

## Экологическая характеристика каллифорид (Calliphoridae, Diptera: Insecta) Дальнего Востока России

© 2012 С. Д. АРТАМОНОВ

Филиал Дальневосточного федерального университета  
692500, Приморский край, Уссурийск, ул. Некрасова, 35  
E-mail: artamonov-sd@yandex.ru

### АННОТАЦИЯ

Рассматриваются особенности преимагинального и имагинального питания каллифорид Дальневосточного региона России, выделяются экологические комплексы, трофические группировки, указывается их видовой состав. Обсуждаются вопросы, касающиеся синантропизма каллифорид.

**Ключевые слова:** каллифориды, трофические группировки, экологические комплексы, имагинальное питание, синантропные виды.

К настоящему времени на территории Дальнего Востока России зарегистрировано 49 видов каллифорид (мировая фауна насчитывает около 1400 видов). Несмотря на сравнительно небольшой видовой состав, это семейство можно считать одним из значимых компонентов экосистем. Представители каллифорид населяют все типы наземных сообществ, при этом плотность их популяций всюду весьма высока. Большинство видов семейства входит в состав экологического комплекса деструкторов органики животного происхождения (трупов, экскрементов). Значительная часть видов входит в синантропную диптерофауну, при этом каллифориды если не качественно, то количественно доминируют в антропоценозах и имеют заметное медицинское и ветеринарное значение, поддерживая циркуляцию болезнетворных агентов. Отдельные представители семейства паразитируют на различных видах беспозвоночных и позвоночных, а также возбуждают раневые миазы у человека и домашних животных.

Видовой состав семейства на Дальнем Востоке России хорошо изучен [1–5]. Исследованы трофические и топические связи отдельных видов [6, 7], а также возможность использования каллифорид как индикаторной группы при анализе состояния экосистем [8]. Однако генерализованная экологическая характеристика каллифорид региона до настоящего времени отсутствует.

В данном сообщении основное внимание уделено трофической составляющей видовых экологических ниш каллифорид. В первую очередь рассмотрены особенности их преимагинального питания.

В предыдущих работах, посвященных таксономически и экологически близкому к каллифоридам семейству саркофагид (Sarcophagidae), мы уже отметили существующие в диптерологической литературе разночтения в трактовке экологических терминов [9]. Они касаются преимущественно трофики личиночных стадий развития.

Имагинальное питание гораздо менее разнообразно, и его описание в достаточной степени унифицировано. На наш взгляд, трудности в создании единой классификации тро-

Артамонов Сергей Дмитриевич

фических группировок высших двукрылых связаны, во-первых, с терминологической неясностью, во-вторых, с часто встречающимся смешением таких понятий, как среда обитания и пищевая среда. К примеру, некрофагия и некробионтность иногда понимаются как синонимы, в то время как в первом случае имеется в виду трофическая, во втором – топоческая связь с объектами среды. Кроме того, известно, что некоторые виды двукрылых, развиваясь в трупе животного, питаются не его содержимым, а представителями других видов, т. е. по своей трофике являются не некрофагами, а типичными хищниками (мы предлагаем называть такие виды некробионтными хищниками). В плане неточного применения терминологии можно указать такие понятия, как “сапрофагия”, “некрофагия”. Сапрофагия предусматривает питание мертвой органикой исключительно растительного происхождения (гниющие плоды, листья, стебли и т. д.). При некрофагии используется мертвый белок животного происхождения (трупы животных). Смешение этих понятий приводит к ошибкам при изучении потоков энергии в экосистемах. Кроме того, в случае, если личинки какого-либо вида каллифорид могут развиваться как в трупах животных, так и в их экскрементах, некоторые авторы весьма свободно используют при описании трофики понятия “копронекрофагия” и “некрокопрофагия”, не объясняя их функциональных отличий. По принятой в биологии традиции последняя часть подобных терминов является базовой, следовательно, она должна отражать трофический преферендум вида, в то время как первая часть термина указывает на факультативную “добавку” к основному пищевому ресурсу. Некоторые трудности вызывает, кроме того, использование понятия “паразитизм” в применении к личинкам двукрылых, в том числе и каллифорид. К примеру, виды, личинки которых облигатно развиваются в живых тканях позвоночных (амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих), обычно называют в диптерологической литературе особым термином – “миазные мухи”, избегая при этом конкретизации типа биотических взаимоотношений. Но миазообразование – это не экологический, а медико-ветеринарный термин (*myiasis*), ха-

рактеризующий особый тип повреждений, наносимых личинками различных семейств двукрылых насекомым организму позвоночного животного или человека. С экологической же точки зрения это типичный паразитизм, который может выступать как в форме экто-, так и эндопаразитизма. В этом смысле, на наш взгляд, наиболее правильная позиция известного диптеролога А. Драбер-Монько [10], которая в своей фундаментальной монографии дает весьма точные описания этого проявления жизнедеятельности каллифорид.

Мы предлагаем рассмотреть в первую очередь особенности преимагинальных трофических группировок видов каллифорид, обитающих в условиях изучаемого региона. В качестве критерия при причислении представителя семейства к той или иной группировке используем данные только по трофическим преферендумам видов, не учитывая весь его пищевой диапазон. Последнее понятие гораздо шире, поскольку включает и ряд других, не всегда типичных для вида трофических сред, использование которых объясняется фактором случайности (который может оказаться эволюционным толчком к освоению новых экониш). К примеру, некоторые каллифориды-некрофаги иногда обнаруживаются не только в типичных пищевых средах, но и в ранах позвоночных животных. Факультативность этого явления очевидна, поэтому причислять данные виды к зоофагам нецелесообразно. Кроме того, предлагаем отказаться от использования (по крайней мере, в отношении каллифорид и саркофагид) понятия “личиночная полифагия”, поскольку оно неинформативно и не определяет место вида в энергетике экосистемы. Применение этого понятия, однако, вполне уместно при описании экологии имаго двукрылых, о чем будет сказано ниже.

Трофические группировки личинок объединяются в два экологических комплекса.

I. Комплекс деструкторов:

1. Некрофаги.
2. Копронекрофаги.

II. Комплекс зоофагов:

1. Хищники.
2. Паразиты:
  - 1) дождевых червей;

- 2) наземных моллюсков;
- 3) позвоночных животных.

Экологическая роль видов деструктивно-го комплекса заключается в физической и химической переработке трупов организмов и экскрементов. Благодаря жизнедеятельности двукрылых – некро- и копрофагов, как известно, происходит ускоренное вовлечение мертвой органики в экосистемные циклы. Известно, что личинки каллифорид этого экологического комплекса обладают поведенческими и физиолого-биохимическими адаптациями, позволяющими пройти цикл развития в короткие сроки. Они выделяют протеолитические ферменты (в частности, коллагеназу), осуществляя таким образом распад коллагена и эластина [10]. Пищевой субстрат приобретает полужидкую консистенцию, что способствует активному перемещению личинок внутри него и эффективному усвоению органики. Некоторые исследователи полагают, что такой способ питания был большим шагом вперед в эволюции как каллифорид, так и других групп высших двукрылых [11]. Следует отметить, что фотофобия личинок заставляет их перемещаться в глубь субстрата, что в значительной степени предохраняет их от воздействия хищников, а также защищает от экстремальных погодных условий. По нашим наблюдениям, каллифориды (как и их основные конкуренты – саркофагиды) в процессе питания обычно не нарушают поверхность пищевого субстрата, создавая относительно автономную среду обитания, своеобразную микроэкосистему сукцессионного типа. Только на завершающей стадии развития личинок происходит полная деструкция трофической среды, после чего главной их задачей является максимально быстрое перемещение в почву для формирования пупария. Именно в этот период онтогенеза личинки наиболее уязвимы для многочисленных хищников (в основном из семейств Formicidae, Vespidae, Carabidae). По нашим данным, успешная миграция удается далеко не всем личинкам, завершившим питание, – в результате синергизма целого ряда факторов (повышенная плотность почвы, неблагоприятные погодные условия, обилие хищников, паразитов) гибель составляет 20–30 % от их общего числа.

По трофическим предпочтениям в комплексе деструкторов выделяются группиров-

ки некро- и копронекрофагов. Необходимо отметить, что специализированные копрофаги среди каллифорид дальневосточной фауны не обнаружены.

**Некрофаги.** Личинки каллифорид-некрофагов развиваются в трупах позвоночных животных, а также в отбросах мясо- и рыбокомбинатов, звероводческих хозяйств, в пищевых отходах человека. Представители этой трофической группировки предпочитают заселять пищевые среды большого объема. По классификации, предложенной А. Л. Озеровым [7], это объекты от средних (0,5–10 кг) до очень крупных (свыше 150 кг). Личинки каллифорид обнаруживаются в трупах на I–III стадиях разложения, редко – на IV стадии. При одновременном питании личинок разных возрастов и высокой плотности их населения нами отмечены случаи каннибализма. В синантропных ценозах (в том числе урбанизированных) некрофаги часто заселяют мясо и рыбу, в том числе в жилых помещениях. Самки в ряде случаев откладывают яйца на шерсть новорожденных домашних животных (собак, кошек), однако, по нашим наблюдениям, личинки не способны к дальнейшему развитию и погибают. Исключением в данном случае является миазообразование, которое носит факультативный характер. Необходимым условием для его проявления является наличие открытых ран на теле животного.

Группировка некрофагов включает 11 видов: *Calliphora genarum* Ztt., *C. subalpina* Rindahl, *C. terraenovae* Mcq., *Cynomya mortuorum* L., *C. cadaverina* R.-D., *Lucilia magnicornis* Siebke, *L. caesar* L., *L. ampullacea* Vill., *L. silvarum* Mg., *Boreelus atriceps* Wd., *Protophormia terraenovae* R.-D.

**Копронекрофаги.** Как и представители предыдущей трофической группы, развиваются в трупах позвоночных, мясных и рыбных отбросах, но в равной мере заселяют и экскременты млекопитающих – зоо- и полифагов (реже – фитофагов) а также фекалии человека. Личинки обнаруживаются в пищевых средах различного объема. Группировка включает 13 видов: *Aldrichina grahmi* Aldrich, *Calliphora vicina* R.-D., *C. nigribarbis* Vollenhoven, *C. vomitoria* L., *C. uralensis* Vill., *C. loewi* Enderlein, *Triceratopiga calliphoroides* Rohd., *Lucilia cuprina* Wd., *L. sericata* Mg., *L. illustris*

Mg., *Chrysomya albiceps* Wd., *C. megacephala* F., *Phormia regina* Mg.

**Комплекс зоофагов** включает 18 нижеследующих видов.

**Эндопаразиты дождевых червей.** Потомство размещается самкой или непосредственно на покровы червя, или на краю его норы. Заражение обычно в период дождей, когда хозяева в массе появляются на поверхности почвы. В результате инвазии черви погибают. Паразитизм достоверно известен для семи видов дальневосточной фауны каллифорид: *Bellardia stricta* Vill., *B. chosenensis* Chen, *B. bayeri* Jacentkovsky, *B. nartshukae* Grunin, *Onesia subalpina* Kurahashi, *Pollenia pectinata* Grunin, *P. rudis* F. Указанные виды развиваются в представителях родов *Allobophora* и *Eisenia* (Lumbricidae). Влияние паразитизма каллифорид на плотность популяций дождевых червей недостаточно изучено.

**Эндопаразиты наземных моллюсков.** Яйца откладываются в мантийную полость хозяина. Личинки развиваются внутри раковины моллюска, постепенно выедавая жизненно важные органы. Инвазия приводит к гибели хозяина. В регионе отмечен паразитизм трех видов: *Melinda gentilis* R.-D., *M. io* Kurahashi, *Pollenomyia sinensis* Seguy. Хозяевами являются легочные моллюски (Pulmonata): *Bradibaena taackii* (Gerstf.), *B. middendorffii* (Gerstf.) (Bradibaenidae), виды рода *Succinea* (Succineidae).

**Экто- и эндопаразиты позвоночных.** Потомство размещается самкой на открытые раны, иногда на неповрежденные покровы амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Группировка включает 9 видов: широко распространенный облигатный паразит жаб и лягушек *Lucilia bufonivora* Moniez, подкожный паразит копытных *Booporus inexpectatus* Grunin, кожные паразиты птенцов *Protocalliphora ambliogma* Peus, *P. azurea* Fl., *P. maruyamensis* Kano et Shinonaga, *P. sabroskyi* Grunin, *P. rognesi* Thompson et Pont, *P. proxima* Grunin, подкожный паразит птенцов нескольких десятков видов птиц *Trypocalliphora braueri* Hendel.

Для ряда представителей семейства трофические связи личинок остаются неизвестными, их можно указать только предположительно, с учетом данных по экологии таксономически близких видов. В частности,

*Polleniopsis mongolica* Seguy и *Pollenomyia okazakii* Kano – вероятные паразиты дождевых червей или моллюсков; у *Lucilia chini* Fan, *L. regalis* Mg., *L. shenyangensis* Fan не исключена копро- или некрофагия; личинки *Stomorphina obsoleta* Wd., возможно, хищничают на преимагинальных стадиях муравьев. Какие-либо предположения отсутствуют лишь для *Gymnadichosia pusilla* Vill., хотя и приведенные выше прогнозы могут оказаться неточными, поскольку в пределах рода у каллифорид наблюдаются значительные видовые отличия по трофике личинок.

Имагинальное питание каллифорид гораздо более разнообразно в сравнении с личиночным, и специализации в выборе пищевого субстрата у них не наблюдается. Все виды дальневосточной фауны следует отнести к категории полифагов. По данным Н. А. Куликовой [12], их ротовой аппарат относится к разрыхляюще-фильтрующе-сосущему морфотипу. Следовательно, имаго каллифорид имеют возможность использовать органику как животного, так и растительного происхождения в жидком или полужидком состоянии. Преферендумы в питании легко проверяются при сборе мух на приманки с использованием стандартных ловушек, а также путем отловов с тех или иных трофических сред. Предпочитаемые пищевые среды – трупы позвоночных, их экскременты, мясные и рыбные продукты питания человека, нектар растений, падь тлей. Кроме того, каллифориды отмечены нами во время питания потовыми выделениями человека, слизистыми выделениями парнокопытных, кровью и лимфой на открытых ранах позвоночных, клеточным соком на поврежденных участках древесных растений, детритом на берегах водоемов, гемолимфой больных и погибших куколок и гусениц чешуекрылых. На территории рыбообрабатывающих комбинатов каллифориды отмечены в процессе питания органикой, которой пропитан грунт.

Говоря о каллифориде, нельзя не отметить их место в комплексе синантропных двукрылых. История изучения этого семейства началась именно с описания видов, входящих в окружение человека. Синантропию, по нашему мнению, следует понимать как принадлежность вида к антропоценозу, в котором постоянное присутствие человека

определяет характеристики экологических ниш и является доминирующим фактором, “разрешающим” или “запрещающим” вселение представителей естественной фауны в антропогенные условия. Обычно в указанном комплексе диpterологи выделяют две группировки видов: *эусинантропы* (эндо- и экзотфильные) и *гемисинантропы* (коммуникативные и акоммуникативные). Представителей фауны, избегающих каких-либо экологических контактов с человеком и, следовательно, не входящих в синантропный комплекс, принято называть асинантропами. Как мы уже отмечали [13], эусинантропные каллифориды в экосистемах Дальнего Востока России не представлены. Специализированная экологическая связь с человеком как единственным «поставщиком» пищевых сред для личинок и имаго характерна только для регионов с весьма высокой плотностью населения (к примеру, южных и восточных провинций Китая, а также Кореи и Японии). В изучаемом регионе пока не выявлено ни одного вида каллифорид, который обитал бы исключительно в населенных пунктах. Группировка гемисинантропов включает виды с гораздо большей экологической пластичностью в сравнении с эусинантропами. Их популяции способны заселять как окультуренные, так и естественные ценозы, хотя в первых плотность их популяций обычно выше, чем во вторых. Соотношение “диких” и синантропных популяций конкретного вида может быть совершенно разным в зависимости от региона обитания. К примеру, в условиях северных и северо-восточных территорий Дальнего Востока России (Чукотка, Камчатка) популяции гемисинантропов “втянуты” почти исключительно в населенные пункты всех типов, а на юге региона (Приморье) они равномерно распределены как в естественных, так и в антропогенных ценозах. Коммуникативные гемисинантропы в процессе адапциогенеза формировали (и продолжают формировать) связи с человеком на трофической основе – состояние их популяций непосредственно зависит от наличия в антропоценозе пищевых отходов, экскрементов человека и домашних животных, остатков синантропных млекопитающих и птиц. По пищевой специализации личинок это некро- и копро-некрофаги, развивающиеся в указанных тро-

фических средах. В данную подгруппу гемисинантропов мы включаем 22 вида дальневосточной фауны. Это все восемь представителей рода *Calliphora* (*C. genarum* Ztt., *C. subalpina* Ringdahl, *C. vicina* R.-D., *C. vomitoria* L., *C. nigribarbis* Vollenhoven, *C. uralensis* Vill., *C. terraenovae* Mcq., *C. loewi* Enderlein), шесть видов рода *Lucilia* (*L. cuprina*, *L. illustris*, *L. caesar*, *L. sericata*, *L. ampullacea*, *L. shenyangensis* Fan), а также *Aldrichina grahami* Aldrich, *Triceratopyga calliphoroides* Rohd., *Chrysomya albiceps* Wd., *Ch. megacephala* F., *Phormia regina* Mg., *Protophormia terraenovae* R.-D., *Cynomya mortuorum* L., *C. cadaverina* R.-D.

Акоммуникативные гемисинантропы связаны с человеком исключительно в топическом аспекте. Плотность их популяций значительно выше (в сравнении с естественными ценозами) на территориях населенных пунктов, в лесопарковых и дачных зонах, сельскохозяйственных угодьях, площадках лесозаготовок и т. д. Причина этого явления заключается в том, что такого рода биотопы часто служат местами довольно плотного сосредоточения хозяев паразитических каллифорид. В указанную подгруппу следует включить всех эндопаразитов дождевых червей (7 видов). В качестве примера можно указать на стабильно высокую численность в городских и сельских населенных пунктах видов рода *Pollenia*.

Асинантропы – это в первую очередь специализированные в трофическом отношении виды, для которых переход к синантропии в эволюционном аспекте закрыт в связи с отсутствием соответствующих преадаптаций. В данную группу мы включаем всех паразитов наземных моллюсков и позвоночных (12 видов). Кроме того, к асинантропам следует отнести некоторых некро- и зоофагов, которые по неясным пока причинам (возможно, имеет место биотопическая специализация) не сформировали контактов с человеком и его окружением. В частности, это *Lucilia magnicornis* Siebke, который и в западных частях своего ареала отмечен как асинантроп [14], некрофаг и факультативный паразит амфибий *L. silvarum* Mg. Следует отметить, что некоторые асинантропные виды периодически отмечаются в отловах на территории населенных пунктов, однако возникновение их популяций в этих условиях не-

возможно из-за отсутствия необходимого комплекса для формирования экологических ниш.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Петрова Б. К. Определитель синантропных мух Приморья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 101 с.
2. Петрова Б. К. Синие и зеленые (мясные) мухи (Сем. Calliphoridae) // Насекомые и клещи Дальнего Востока, имеющие медико-ветеринарное значение / под ред Р. Г. Соболева. Л.: Наука. Ленинград. отд-ние, 1987. С. 96–102.
3. Артамонов С. Д. Каллифориды (Calliphoridae, Diptera) г. Уссурийска // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 1995. Вып. 2. С. 3–10.
4. Артамонов С. Д. Каллифориды (Calliphoridae, Diptera) Уссурийского заповедника // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 1997. Вып. 3. С. 1–5.
5. Вербес Ю. Г., Хрокало Л. А. Сем. Calliphoridae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. VI. Двукрылые и блохи. Ч. 4. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 15–60.
6. Петрова Б. К. Экологическая характеристика синантропных и зоофильных мух юга Приморского края // Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. Вып. 2. С. 78–83.
7. Озеров А. Л. К изучению некробионтных двукрылых насекомых Дальнего Востока // Насекомые в экосистемах Сибири и Дальнего Востока. М.: МГУ, 1989. С. 114–142.
8. Артамонов С. Д. Возможности использования данных по фауне и экологии двукрылых насекомых семейств Sarcophagidae и Calliphoridae (Diptera) при анализе состояния экосистем // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 2005. Вып. 9. С. 5–9.
9. Артамонов С. Д. Особенности использования некоторых экологических терминов в диптерологии (на примере семейств Sarcophagidae и Calliphoridae) // Чтения памяти А. И. Куренцова. Владивосток: Дальнаука, 2005. Вып. 16. С. 81–85.
10. Draber-Mońko A. Calliphoridae. Fauna Polski. Т. 23. Warszawa: Muzeum I Instytut Zoologii, 2004. 661 s.
11. Disney R. Y. L. Morphological and other observations on Chonocephalus (Phoridae) and phylogenetic implications for the Cyclorrhapha (Diptera) // J. Zool. 1986. Vol. 210. P. 77–87.
12. Куликова Н. А. Сравнительная морфология ротового аппарата имаго мух семейств калиптратного комплекса (Diptera, Caliptrata). Эколого-эволюционные аспекты: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2004. 45 с.
13. Артамонов С. Д. Особенности формирования синантропии у саркофагид и каллифорид (Diptera: Sarcophagidae, Calliphoridae) // Энтомологические исследования в Северной Азии: мат-лы VII Межрегион. совещ. энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 2006. С. 184–186.
14. Nuorteva P. Synantrophy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) in Finland // Suomen Hyont. Aikak. 1963. Vol. 29. P. 1–49.

## Ecological Characterization of Calliphorides (Calliphoridae, Diptera: Insecta) of the Russian Far East

S. D. ARTAMONOV

*Affiliation of the Far East Federal University  
692500, Primorsky Territory, Ussuriysk, Nekrasov str., 35  
E-mail: artamonov-sd@yandex.ru*

Features of pre-imaginal and imaginal feeding of calliphorides of the Far Eastern region of Russia are considered, ecological complexes and trophic groupings are distinguished, their species composition is indicated. Aspects concerning synanthropism of calliphorides are discussed.

**Key words:** calliphorides, trophic groupings, ecological complexes, imaginal feeding, synanthropic species.