ВЕСТНИК ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2003. № 2. с. 116 – 122

УДК 595.773.4

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И СТАДИЯ ЯЙЦА CALLIPHORIDAE (DIPTERA)

© 2003 г. С.П. Гапонов

Воронежский государственный университет

Исследованы биология размножения и репродуктивные стратегии синих мясных мух, определены возможные пути перехода к различным формам паразитизма. Обобщены сведения о строении яиц Calliphoridae, выделены признаки хориона, которые использованы для сравнительного анализа структур яиц. Предлагается фенограмма родов Calliphoridae, построенная на основании признаков яиц и особенностей биологии размножения.

ВВЕДЕНИЕ

Синие мясные мухи – Calliphoridae – разнообразное в экологическом отношении семейство, распространенное во всех зоогеографических областях. Цель работы состояла в выявлении направлений в эволюции различных групп синих мясных мух. В связи с этим были поставлены следующие задачи: выполнить сравнительно-морфологический анализ признаков хориона яиц каллифорид, проанализировать особенности биологии размножения различных родов семейства и определить направления адаптациогенеза в связи с освоением различных субстратов.

МЕТОДИКА

Исследование структур хориона проведено методами световой и сканирующей электронной микроскопии (препараты изготовлены по стандартным методикам). Проанализированы данные, полученные другими авторами по стадии яйца. Для построения фенограммы родов Calliphoridae, для которых описаны детали строения хориона, получена методом взвешенных попарных присоединений (Эвклидова дистанция).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Трофические связи личинок и биология размножения Calliphoridae.

Исходные группы Calliphoridae овипарны и откладывают яйца на поверхность трупов различных животных (личинки этих каллифорид играют колоссальную роль в биогеоценозах как падальщики, деструкторы органических соединений и гумификаторы) (1). Многие каллифориды развиваются в помете, фекалиях, в сыром и вареном мясе, рыбе; личинки некоторых представителей питаются растительными остатками, грибами *Phallus,* а *Eurychaeta palpalis* R.-D. развивается в раковинах моллюсков (по-видимому, умерших). Широкое распространение среди каллифорид получили различные формы паразитизма (2, 3) (табл. 1). В качестве хозяев каллифорид известны олигохеты, моллюски, насекомые, бесхвостые амфибии, птицы и млекопитающие (включая человека). Освоение различных сред обитания и форм паразитизма происходило благодаря адаптациям, связанным с появлением различных способов реализации половой продукции (развитием различных репродуктивных стратегий) и изменениям на преимагинальных стадиях. Переход к паразитическому образу жизни мог происходить несколькими путями. В частности, некоторые виды, обычно развивающиеся в фекалиях или трупах, способны откладывать яйца в раны на теле животных и человека, вызывая факультативные миазы (например, *Lucilia caesar, L.sericata, L.illustris, L.richardsi, L.ampulacea, Phormia regina, Calliphora vicina, Protophormia terraenovae, Cynomya mortuorum, Chrysomia sp., Hemipyrella* и некоторые другие (1, 5, 6, 7, 8)). К облигатным паразитам на стадии личинки, образующим первичные миазы, относятся *Lucilia bufonivora* Moniez (хозяева – амфибии) (3), *L.cuprina* Wied. (хозяева – овцы), *Chrysomyia bezziana* Vill. (хозяева – скот, дикие животные и человек), виды рода *Booponus* (хозяева – копытные), *Cochliomyia hominivorax* Coquerel, *C.macellaria* (хозяева – млекопитающие и человек) (4). *Cordylobia anthropophaga* Blanchard, распространенная в Африке, является возбудителем подкожных миазов у человека (3), а личинки *Auchmeromyia senegalensis* Mcq., встречающейся в бассейне Конго, нападают на спящих людей и сосут кровь в течение 20 минут, после чего скрываются в убежищах для переваривания пищи (другие виды рода *Auchmeromyia* связаны с норами млекопитающих; личинки – временные гематофаги). Виды этой группы являются облигатными миазообразова-

Таблица 1

Трофические связи личинок каллифорид

Трофические связи личинок	Подсемейства, трибы, роды
Сапрофагия в фекалиях	*Calliphora vicina*, многие другие
Сапрофагия в гниющем мясе, рыбе	Многие *Calliphora, Cynomya, Phormia, Protophormia, Lucilia, Aldrichina.*
Сапрофагия в гниющих растительных остатках, мусоре	Многие *Lucilia*: *L.caesar, L.illustris, L.sericata*
Гриб *Phallus impudicus* Pers.	*Lucilia ampullacea, L.caesar, L.illustris*
Паразитизм в моллюсках	Ameniinae; *Melinda* и *Eggisops*
Паразитизм в олигохетах	*Pollenia* R.-D., *Bellardia* R.-D., *Onesia* R.-D.
Паразитизм в бесхвостых амфибиях	*Lucilia bufonivora* Moniez
Облигатные миазообразователи у млекопитающих	*Booponus, Lucilia cuprina, Chrysomyia, Cordylobia*
Миазообразователи у птиц	*Trypocalliphora*
Гематофагия на птенцах	*Protocalliphora*
Гематофагия на млекопитающих	*Auchmeromyia senegalensis* Mcq.
Факультативные миазообразователи у млекопитающих	*Lucilia sericata, L. illustris, L.silvarum, L. caesar, L.ampullacea, Phormia regina, Protophormia terraenovae, Calliphora vicina, Cynomya mortuorum, Lucilia caesar, L.richardsi, Chrysomia sp., Hemipyrella* и некоторые другие
Некрофагия в трупах позвоночных	Многие *Calliphora, Lucila, Protophormia,* все Toxotarsinae
Личинки жуков	*Pollenia vera* Jacentkovsky
Кубышки саранчовых	*Stomorhina lunata* F.
Хищники или комменсалы в термитниках и муравейниках	*Bengalia*, представители подсемейств Prosthetosomatinae, Rhiniinae

телями (табл. 1). Представляется вероятным, что переход личинок от свободного образа жизни в гниющих субстратах к развитию в тканях животных мог осуществляться за счет “сбоев” в определении места откладки. Не случайно, что факультативные миазообразователи (в норме развивающиеся в гниющих остатках), способны откладывать яйца в раны, потертости, опрелости и другие повреждения на коже, издающие дурной запах. Впоследствии подобный способ откладки закрепился и появились виды, для которых подобное развитие стало облигатным.

Особую экологическую группу каллифорид составляют паразиты птиц. Личинки *Protocalliphora* и *Trypocalliphora* связаны с птенцами воробьиных и некоторых других птиц, причем личинки видов рода *Protocalliphora* питаются кровью птенцов, а *Trypocalliphora* – являются вкожными паразитами и вызывают миазы (9, 10, 11, 11, 12). Мне представляется вероятным, что становления паразитизма в этих группах каллифорид берет начало от развития в гниющих органических остатках подстилки гнезд. От сапрофагии (или хищничества) в гнездовом материале весьма вероятен переход к гематофагии на птенцах и к освоению тканей хозяина.

Известны каллифориды, связанные развитием с муравьями и термитами (*Bengalia*, представители подсемейств Prosthetosomatinae, Rhiniinae). Обычно личинки этих мух хищничают, питаясь личинками термитов, либо пищей, приносимой термитами, а *Hemigymnochaeta* использует грибы внутри термитников. В этих группах сохраняется овипария. Вероятным толчком к переходу к жизни в термитниках и муравейниках могло послужить развитие комменсализма личинок мясных мух.

Олигохет в качестве хозяев освоили представители родов *Pollenia, Onesia, Bellardia*. Видам из

родов *Bellardia* и, по-видимому, *Pollenia* свойственно яйцеживорождение, а *Onesia* – живорождение. Освоение олигохет, возможно, происходило независимо в разных группах каллифорид. Освоение олигхет, на мой взгляд, можно связать с исходным развитием в разлагающихся фекалиях, где часто встречаются и кольчатые черви. Во всяком случае это были подходящие условия для установления паразито-хозяинных отношений.

Моллюсков в качестве хозяев используют личинки родов *Melinda* и *Eggisops*, причем видам рода *Eggisops* свойственно живорождение, а виды рода *Melinda* откладывают яйца в мантийную полость хозяина. Представители подсемейства Ameniinae также паразитируют в моллюсках, причем самки являются макролярвипарными: в каждом яичнике лишь две овариолы (яйца производятся по одному и развиваются в утерусе до вылупления личинки, которая развивается здесь же до II возраста). Освоение моллюсков в качестве хозяев, вероятно, также происходило независимо. Одним из путей становления паразито-хозяинных отношений между каллифоридами и моллюсками могла служить откладка яиц в умерших моллюсков (или их раковины), как это наблюдается у некоторых *Eurychaeta.* Далее происходило совершенствование способов репродукции (от овипарии к овиларвипарии и затем к макролярвипарии).

Таким образом, исходные группы семейства специализируются в развитии в трупах позвоночных. Часть видов перешла к развитию в отмирающих тканях животных, производя вторичные и третичные инфестации миазов, вызванных другими насекомыми; некоторые каллифориды становятся облигатными первичными миазообразователями. Другая группа видов специализировалась в развитии в гнездах птиц, атакуя птенцов. Часть видов (скорее всего независимо друг от друга) приспосабливается к развитию в олигохетах, моллюсках, а некоторые связаны с навозом, становясь всеядными или хищными. Еще одна ветвь пищевой специализации личинок каллифорид привела к освоению отмерших растений. Часть видов переходит к развитию в термитниках или муравейниках. Переход к паразитизму во многих родах связан с развитием яйцеживорождения и живорождения (вплоть до макролярвипарии), как особой репродуктивной стратегии, связанной с совершенствованием освоения организма хозяина.

2. Сравнительный анализ морфологических признаков хориона.

Мною проанализированы собственные и литературные данные о строении хориона яиц Calliphoridae для сравнительного анализа и выявления основных направлений преобразований яиц, а также изучения становления репродуктивных стратегий в семействе. В целом яйца овипарных каллифорид блестяще-белые, желтоватые или кремовые, цилиндрические или овальные, длина 0,9-1,5 мм, ширина 0,3-0,4 мм. Нижняя часть хориона плоская или же слегка вогнутая, а верхняя – выпуклая. Продольно по центру дорсальной поверхности хориона располагается относительно узкая медианная зона, края которой на задней части яйца соединяются. Поверхность медианной зоны, представленная сетью из ветвящихся в горизонтальной плоскости и анастомозирующих колонок, функционирует в качестве пластрона, позволяя яйцу поглощать кислород из водной среды. Остальная поверхность яйца обычно покрыта гексагональными ячейками. Аэропилярные крипты могут быть одиночными и располагаться на поверхности вне медианной зоны и в медианной зоне. Микропиле имеет вид простого бугорка на переднем полюсе яйца. По признакам яйца Calliphoridae являются весьма консервативной группой. Для овипарных каллифорид в целом характерно развитие полигональных сетей, либо простых, либо структурированных, а также медианной зоны с двуслойным пластроном. Разнообразие признаков яиц каллифорид связано с модификациями сети пластрона в медианной зоне, а также со структурой микропилярного аппарата (табл. 2). Откладка яиц происходит в субстрат развития будущих личинок. *Booponus* приклеивают яйца к волосам млекопитающих. Основные признаки хориона яиц каллифорид приведены в таблице 2.

У ряда Calliphoridae развивается яйцеживорождение или живорождение, связанное с инкубацией яиц в теле самки (табл. 3). С развитием живорождения или яйцеживорождения хорион испытывает редукцию многих структур (медианной зоны, пластрона, полигональной сети), утончается за счет недоразвития воздухоносных полостей внутри скорлупы яйца. У ларвипарных видов все яйца одновременно испытывают инкубацию в утерусе (роды *Bellardia, Onesia, Eggisops*) (табл. 3). У макролярвипарных видов происходит развитие одной личинки в данный промежуток времени (роды *Euphumosia, Helicobosca, Amenia, Mesembrinella*). Развитие ларвипарии и макролярвипарии у Calliphoridae отражается и на строении хориона, который утрачивает дыхательные поверхности, аэропиле и становится тонким и пленчатым.

Таблица 2

Признаки хориона яиц Calliphoridae

Род	Признаки яиц												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Подсемейство Calliphorinae 1. *Bellardia*	+							+					
2. *Calliphora*		+					+			+			+
3. *C.subalpina*			+		+					+			+
4. *Cynomya*		+			+					+			+
5. *Onesia*	+							+					
6. *Onesioides*	+							+					
Подсемейство Chrysomyiinae 7. *Phormia*		+					+				+		+
8. *Protocalliphora*		+			+					+			+
9. *Protophormia*		+					+				+		+
10. *Trypocalliphora*		+		+						+			+
11. *Chrysomya*		+		+					+				+
12. *Cochliomyia*		+		+						+			+
Подсемейство Helicoboscinae 13. *Eurychaeta* B.B.	+												
Подсемейство Luciliinae 14. *Lucilia* R.-D.		+		+					+				+
Подсемейство Melanomyinae 15. *Melinda* R.-D.			+			+		+				+	
16. *Eggisops* Rd.	+							+					
17. *Paradichosia* Rd.	+							+					
Подсемейство Polleniinae 18. *Pollenia* R.-D.		+					+			+			+
Подсемейство Auchmeromyiinae 19. *Booponus* Aldrich		+		+				+					

* Признаки: I. Хорион: 1) гладкий пленчатый хорион; 2) полигональная сеть с гладким дном ячеек; 3) полигональная сеть со структурированным дном ячеек; II. Пластрон в медианной зоне: 4) булавовидный; 5) сосочковидный; 6) грибовидный; 7) площадковидный с отверстиями; III. Микропиле: 8) ямковидное; 9) воронковидное; 10) на округлой площадке; 11) сосочковидное в углублении; IV. Аэропиле: 12) вне медианной зоны; 13) в медианной зоне

Признаки яйца, развитие ларвипарии и макроларвипарии в отдельных группах каллифорид могут быть использованы (наряду с личиночными и имагинальными) для сравнительно-морфологического анализа и изучения филогении семейства.

Исходным для Calliphoridae следует считать хорион с простой полигональной сетью, медианной зоной, воронковидным или ямковидным микропиле. Дальнейшие преобразования хориона были связаны с развитием структурированности дна полигональный ячеек (появление ямок, сосочков, отверстий), появлением аэропилярных крипт, а также с формированием различных модификаций пластрона в медианной зоне (площадки с отверстиями, грибовидные выросты, булавовидные выросты, сосочки) и микропилярного аппарата (образование площадки или углубления, окаймляющего микропиле). Возможно, различные формы пластрона в медианной зоне отражают адаптивные тенденции в освоении субстратов различной степени разжиженности или вязкости. Другим направлением преобразований хориона у Calliphoridae была редукция структур, связанная с развитием ларвипарии (*Bellardia, Onesia, Onesioides*) или макроларвипарии (Ameniinae, Helicoboscinae, *Eggisops, Angioneura, Paradichosia, Dystritomyia, Euphumosia*).

Изучив признаки яиц Calliphoridae (табл. 2), особенности откладки, и приняв во внимание появление прогрессивных способов размножения в ряде родов (табл. 3), я определил основные тенденции в преобразовании хориона яиц и построил фенограмму, отражающую степень сходства между структурами хориона в разных родах Calliphoridae (рис. 1).

Сравнивая полученную схему с системой Calliphoridae (1), следует отметить, что по признакам яйца подсемейства Calliphorinae, Chrysomyiinae, Luciliinae оказываются сборными. Наибольшим различием (94 пункта) обладают живородящие и овипарные виды. В пределах группы родов, в которых развивается ларвипария и макроларвипария формируются пленчатый хорион и ямковидное микропиле. В эту группу попадают *Eggisops* (подсем. Melanomyinae), *Onesia, Bellardia* (подсем. Calliphorinae), а также не отмеченные на схеме все Ameniinae, *Paradichosia* (подсем. Melanomyinae), *Onesioides* (подсем. Calliphorinae) и *Eurychaeta* (подсем. Helicoboscinae), которые не отличаются по строению хориона от *Eggisops*. Отличия *Onesia* и *Eggisops* связаны со строением микропилярного аппарата. По его строению от обоих родов отличается *Bellardia*. Вторую большую группу составили овипарные рода Calliphoridae, производящие

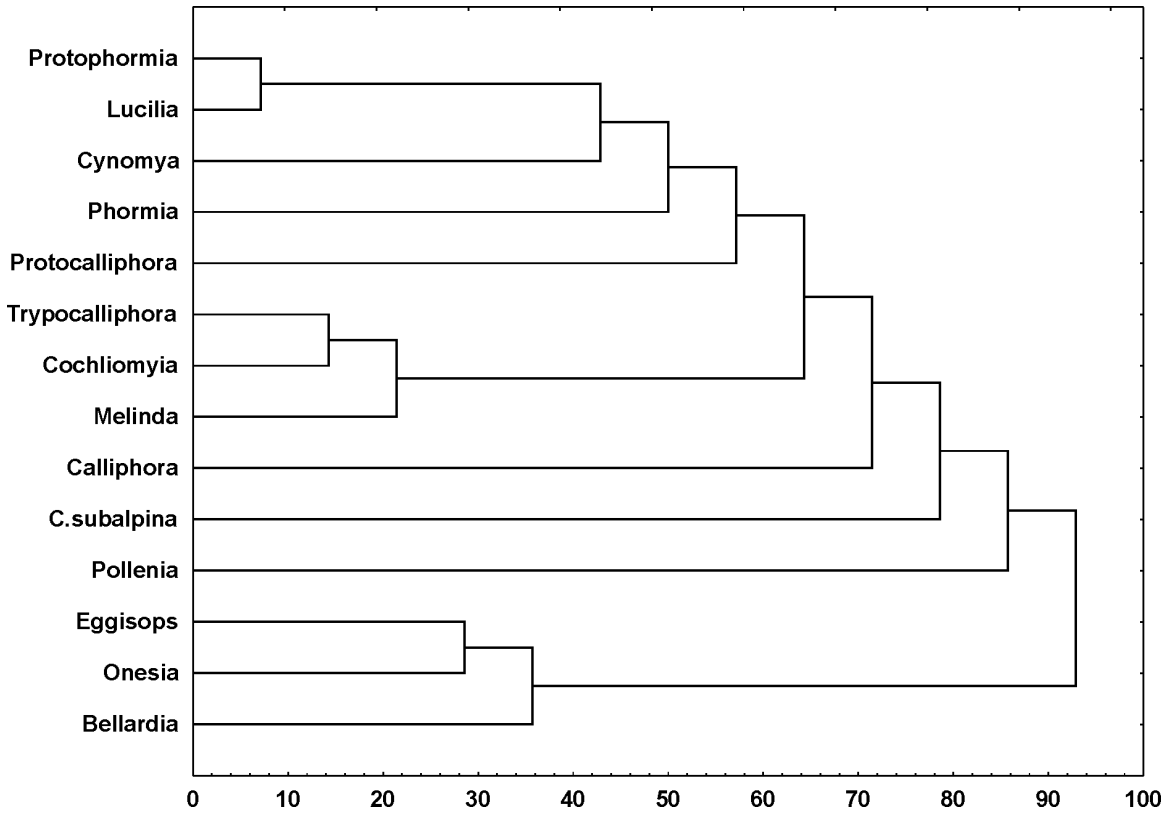

Рис. 1. Фенограмма родов Calliphoridae по признакам яиц

Таблица 3

Способы реализации половой продукции у Calliphoridae

Подсемейства, рода	Овипария	Ларвипария	Макролarвипария
Calliphorinae			
Calliphora R.-D.	+		
Cynomya R.-D.	+		
Bellardia R.-D.		+	
Onesia R.-D.		+	
Onesioides Schumann		+	
Ameniinae			+
Helicoboscinae			+
Chrysomyinae			
Chloroprocta Wulp	+		
Chrysomya R.-D.	+		
Cochliomyia Tns.	+		
Phormia R.-D.	+		
Protocalliphora Hough	+		
Protophormia Tns.	+		
Trypocalliphora Hendel	+		
Melanomyinae			
Eggisops Rd.			+
Angioneura B.B.			+
Paradichosia Rd.			+
Melinda R.-D.	+		
Luciliinae			
Lucilia R.-D.	+		
Phaenicia Tns.	+		
Dyscritomyia			+
Polleniinae			
Pollenia R.-D.			
Toxotarsinae	+		
Phumosiinae			
Euphumosia Malloch			+
Auchmeromyiinae			
Booponus Aldrich	+		
Bengaliinae			
Catapicephala Mcq.	+		
Bengalia R.-D.	+		

яйца с хорошо структурированным хорионом. Внутри этой группы высокую степень сходство показывают рода *Protophormia* + *Lucilia*; *Cochliomyia* + *Trypocalliphora* (и близкая к ним *Melinda*). Последний кластер содержит паразитические роды.

Отмечена высокая степень близости между *Protophormia* и *Lucilia* (*Protophormia* принадлежит к подсем. Chrysomyiinae, а *Lucilia* к. Luciliinae). К этому кластеру наиболее близкими оказываются *Cynomya* (подсем. Calliphorinae), *Phormia*, *Protocalliphora* (подсем. Chrysomyiinae), а далее группа родов, близких между собой, – *Trypocalliphora*, *Cochliomyia* (подсем. Chrysomyiinae), далее – *Melinda* (подсем. Melanomyinae). Ото всех этих родов достаточно далеко отстоит род *Calliphora* (Calliphorinae, степень отличий 72 пункта) с сильно отличающимся видом *C.subalpina*. И еще более сильно в группе овипарных видов отличается по признакам яйца *Pollenia* (Polleniinae) (86 пунктов).

Таким образом, освоение различных субстратов личинками сопровождалось изменениями деталей строения хориона с сохранением овипарии. У большинства паразитических каллифорид освоение различных групп хозяев сопровождались

становлением яйцеживорождения и живорождения, которые в свою очередь сопряжены с редукционными изменениями структур хориона. Признаки яиц должны учитываться при построении естественной системы семейства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Rognes K.* Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark. Oslo, Brill ed. 1991. 272 p.

2. *Весёлкин Г.А.* // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. С.-Пб. 1977. С. 15-20.

3. *Zumpt F.* Myiasis in man and animals in the Old World. London. 1965. 267 p.

4. *Greenberg B., Szyska M.L.* // J. Med. Ent. 1984. V.77. P.488-517.

5. *Eichler W.* Grundzuge der veterinarmedizinischen Entomologie. Jena. 1980. 184 p.

6. *Soulsby E.J.L.* Helminths, arthropods and protozoa of domesticated animals. London. 1982. 809 p.

7. *Gaponov S.P.* // Proc. XX Congr. Entomol. Florence. 1996. P.763.

8. *Greenberg B.* Two cases of human myiasis caused by *Phaenicia sericata* (Diptera: Calliphoridae) in Chicago area hospitals // J. Med. Ent. 1984. V.21. P. 615.

9. *Ковалев В.Г., Вервес Ю.Г.* // Проблемы молекулярной и общей биологии. 1987. Вып. 6. С.59-61.

10. *Шутова Е.В.* // Сб. научных тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 1986. С.71-82.

11. *Гапонов С.П., Труфанова Е.И.* // Зоологический журнал. 1995. Т.74. Вып. 10. С. 77-82.

12. *Hori K., Iwasa M.* // Appl. Entomol. Zool. 1988. № 23. P.298-303.

13. *Iwasa M.* // Abstr. Vol. IIIrd Intern. Congr. Dipterology. 1994. P.104.