

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О САПРОБИОНТНЫХ ЛИЧИНКАХ КАЛИПТРАТНЫХ КОРОТКОУСЫХ ДВУКРЫЛЫХ (DIPTERA, BRACHYCERA, CALYPTRATAE) СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ. III. НАДСЕМЕЙСТВА MUSCOIDEA И OESTROIDEA

С. П. Гапонов, Н. Ю. Пантелеева

Воронежский государственный университет

Поступила в редакцию 14.06.2016 г.

Аннотация. Статья посвящена изучению трофических связей преимагинальных стадий развития 6 семейств короткоусых двукрылых из надсемейств Muscoidea and Oestroidea, обитающих на территории Среднего Подонья.

Ключевые слова: Muscoidea, Oestroidea, трофика личинок, Среднее Подонье.

Abstract. Trophic relations of immature stages of flies from the Suprafamilies Muscoidea and Oestroidea were studied in Russian Middle Podonye. Saprophagous feeding habits of larvae have been discussed.

Key words: Muscoidea, Oestroidea, larval feeding habit, Middle Podonye

Широкая неспециализированная сапрофагия рассматривается в качестве исходного способа питания личинок двукрылых, ставшего предпосылкой к появлению иных трофических адаптаций [1, 2, 3]. Способность потреблять органические вещества трупов, помета, перегнивающих растительных остатков, включая отмершую древесину, материал подстилки гнезд позвоночных животных, жидких фекалий, отмерших плодовых тел грибов и других разлагающихся органических субстратов стала одним из факторов освоения разнообразных экологических ниш двукрылыми насекомыми. Надсемейства Muscoidea и Oestroidea включают высших короткоусых круглошовных двукрылых, личинки которых освоили практически все известные экологические ниши. Тем не менее, и для них обитание в сапробионтной среде и сапрофагия являются исходными биологическими особенностями. Сведения о развитии личинок двукрылых из надсемейств Muscoidea и Oestroidea в Среднем Подонье были разрозненными или имели частный характер. В связи с этим нами обобщаются и дополняются сведения о сапрофагии личинок указанных надсемейств.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Используя эксперименты в природных и лабораторных условиях с применением садков и изоляторов с естественными субстратами, нам удалось уточнить, дополнить и обобщить данные по трофике личинок двукрылых из надсемейств Muscoidea и Oestroidea, обитающих в Среднем Подонье. В статье приведены материалы по выводу имаго короткоусых двукрылых, полученные авторами за последние 15 лет.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для представителей 6 семейств, принадлежащих к надсемействам Muscoidea и Oestroidea, получены новые и уточняющие данные по трофическим связям личинок-сапрофагов (табл. 1). Материалы статьи не только подтверждают ранее известные данные, но и расширяют сведения о питании личинок короткоусых двукрылых, являясь первым обобщением данных о трофических связях преимагинальных стадий исследуемых групп в регионе исследований.

Надсемейство Muscoidea

1. Семейство Scathophagidae

Личинки скатофагид являются сапрофагами, детритофагами, копрофагами, фитофагами,

Трофические связи личинок-сапрофагов некоторых семейств короткоусых двукрылых в регионе

Характер трофической специализации	Подсемейства, трибы, рода
Гнезда птиц: <i>Alauda arvensis</i> Linnaeus, 1758; <i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758; <i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758); <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas, 1764); <i>Lanius excubitor</i> Linnaeus, 1758; <i>Luscinia luscinia</i> (Linnaeus, 1758); <i>Motacilla flava</i> Linnaeus, 1758; <i>Muscicapa striata</i> (Pallas, 1764); <i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Parus major</i> Linnaeus, 1758; <i>P. caeruleus</i> Linnaeus, 1758; <i>Passer domesticus</i> (Linnaeus, 1758); <i>P. montanus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1887); <i>Ph. trochilus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Sylvia communis</i> Latham, 1787; <i>Turdus merula</i> Linnaeus, 1758; <i>T. pilaris</i> Linnaeus, 1758	Anthomyiidae: <i>Anthomyia</i> sp., <i>Hylemya vagans</i> (Panzer, 1798); Calliphoridae: <i>Calliphora vicina</i> Robineau-Desvoidy, 1830, <i>Lucilia illustris</i> (Meigen, 1826); Fanniidae: <i>Fannia aequilineata</i> Ringdahl, 1945, <i>F. scalaris</i> (Fabricius, 1794); Muscidae: <i>Helina</i> sp., <i>Muscina stabulans</i> (Fallen, 1817), <i>Mydaea urbana</i> (Meigen, 1826), <i>Myospila medietabunda</i> (Fabricius, 1781)
Трупы позвоночных	Calliphoridae: <i>Lucilia caesar</i> (Linnaeus, 1758), <i>Phormia regina</i> (Meigen, 1826), <i>Protophormia terraenovae</i> (Robineau-Desvoidy, 1830); Fanniidae: <i>Fannia canicularis</i> (Linnaeus, 1761), <i>F. scalaris</i> (Fabricius, 1794); Muscidae: <i>Eudasyphora cyanicolor</i> (Zetterstedt, 1845), <i>Hydrotaea aenescens</i> (Wiedemann, 1830), <i>H. ignava</i> (Harris, 1780), <i>H. pellucens</i> Porchinskiy, 1879, <i>Limnophora maculosa</i> (Meigen, 1826), <i>Morellia simplex</i> (Loew, 1857), <i>Musca domestica</i> Linnaeus, 1758, <i>M. sorbens</i> Wiedemann, 1830, <i>Muscina levida</i> (Harris, 1780), <i>Neomyia cornicina</i> (Fabricius, 1781); Sarcophagidae: <i>Parasarcophaga crassipalpis</i> (Macquart, 1839)
Грибы (перезревшие плодовые тела)	Anthomyiidae: <i>Mycophaga fungorum</i> (De Geer, 1776); Calliphoridae: <i>Lucilia caesar</i> (Linnaeus, 1758), <i>L. illustris</i> (Meigen, 1826)
Помет, навоз	Anthomyiidae: <i>Adia cinerella</i> (Fallen, 1825), <i>Anthomyia pluvialis</i> (Linnaeus, 1758), <i>Eustalomyia hilaris</i> (Fallen, 1823), <i>Hylemya nigrimana</i> (Meigen, 1826), <i>H. urbica</i> Van der Wulp, 1896, <i>H. vagans</i> (Panzer, 1798), <i>H. variata</i> (Fallen, 1823); Calliphoridae: <i>Calliphora uralensis</i> Villeneuve, 1922, <i>C. vicina</i> Robineau-Desvoidy, 1830, <i>Cynomyia mortuorum</i> (Linnaeus, 1761), <i>Lucilia caesar</i> (Linnaeus, 1758), <i>L. illustris</i> (Meigen, 1826), <i>L. richardsi</i> Collin, 1926; Fanniidae: <i>Fannia aequilineata</i> Ringdahl, 1945, <i>F. canicularis</i> (Linnaeus, 1761), <i>F. scalaris</i> (Fabricius, 1794); Muscidae: <i>Coenosia atra</i> Meigen, 1830, <i>Dasyphora penicillata</i> (Egger, 1865), <i>Eudasyphora cyanicolor</i> (Zetterstedt, 1845), <i>Graphomyia maculata</i> (Scopoli, 1763), <i>Haematobia irritans</i> (Linnaeus, 1758), <i>Haematobosca stimulans</i> (Meigen, 1824), <i>Hebecnema fumosa</i> (Meigen 1826), <i>H. umbratica</i> (Meigen, 1826), <i>Helina</i> sp., <i>Hydrotaea ignava</i> (Harris, 1780), <i>H. meteorica</i> (Linnaeus, 1758), <i>H. pellucens</i> Porchinskiy, 1879, <i>Limnophora maculosa</i> (Meigen, 1826), <i>L. riparia</i> (Fallen, 1824), <i>Lispe tentaculata</i> (De Geer, 1776), <i>Mesembrina meridiana</i> (Linnaeus, 1758), <i>M. mystacea</i> (Linnaeus, 1758), <i>Morellia aenescens</i> Robineau-Desvoidy, 1830, <i>M. hortorum</i> (Fallen, 1817), <i>M. simplex</i> (Loew, 1857), <i>Musca autumnalis</i> De Geer, 1776, <i>M. domestica</i> Linnaeus, 1758, <i>M. larvipara</i> Porchinskiy, 1910, <i>M. sorbens</i> Wiedemann, 1830, <i>M. tempestiva</i> Fallen, 1817, <i>Muscina levida</i> (Harris, 1780), <i>M. stabulans</i> (Fallen, 1817), <i>Mydaea urbana</i> (Meigen, 1826), <i>Myospila medietabunda</i> (Fabricius, 1781), <i>Neomyia cornicina</i> (Fabricius, 1781), <i>Polyetes domitor</i> (Harris, 1780), <i>P. lardarius</i> Fabricius, 1781, <i>Pyrellia rapax</i> (Harris, 1780), <i>Stomoxys calcitrans</i> (Linnaeus, 1758); Sarcophagidae: <i>Ravinia pernix</i> (Harris, 1780); Scathophagidae: <i>Scathophaga stercoraria</i> (Linnaeus, 1758)
Гниющие растительные материалы	Anthomyiidae: <i>Anthomyia pluvialis</i> (Linnaeus, 1758), <i>Hylemya nigrimana</i> (Meigen, 1826), <i>H. urbica</i> Van der Wulp, 1896, <i>H. vagans</i> (Panzer, 1798), <i>H. variata</i> (Fallen, 1823); Calliphoridae: <i>Calliphora uralensis</i> Villeneuve, 1922, <i>Lucilia silvarum</i> (Meigen, 1826), <i>L. sericata</i> (Meigen, 1826); Fanniidae: <i>Fannia aequilineata</i> Ringdahl, 1945, <i>F. canicularis</i> (Linnaeus, 1761), <i>F. scalaris</i> (Fabricius, 1794); Muscidae: <i>Coenosia atra</i> Meigen, 1830, <i>Eudasyphora cyanicolor</i> (Zetterstedt, 1845), <i>Haematobosca stimulans</i> (Meigen, 1824), <i>Helina confinis</i> (Fallen, 1825), <i>Hydrotaea aenescens</i> (Wiedemann, 1830), <i>H. ignava</i> (Harris, [1780]), <i>Limnophora maculosa</i> (Meigen, 1826), <i>Morellia simplex</i> (Loew, 1857), <i>Musca domestica</i> Linnaeus, 1758,

Таблица 1 (Продолжение)

Трофические связи личинок-сапрофагов некоторых семейств короткоусых двукрылых в регионе

Характер трофической специализации	Подсемейства, трибы, рода
Гниющие растительные материалы	<i>M. sorbens</i> Wiedemann, 1830, <i>M. tempestiva</i> Fallen, 1817, <i>Muscina levida</i> (Harris, 1780), <i>M. stabulans</i> (Fallen, 1817), <i>Mydaea urbana</i> (Meigen, 1826), <i>Myospila meditabunda</i> (Fabricius, 1781), <i>Neomyia cornicina</i> (Fabricius, 1781), <i>Phaonia gracilis</i> Stein, 1916, <i>Ph. pallida</i> (Fabricius, 1787), <i>Ph. signata</i> (Meigen, 1826), <i>Stomoxys calcitrans</i> (Linnaeus, 1758)
Мертвая и трухлявая древесина	Muscidae: <i>Phaonia gracilis</i> Stein, 1916, <i>Ph. pallida</i> (Fabricius, 1787), <i>Ph. signata</i> (Meigen, 1826)
Гниющие продукты белкового происхождения	Calliphoridae: <i>Cynomyia mortuorum</i> (Linnaeus, 1761), <i>Phormia regina</i> (Meigen, 1826); Fanniidae: <i>Fannia aequilineata</i> Ringdahl, 1945, <i>F. canicularis</i> (Linnaeus, 1761), <i>F. scalaris</i> (Fabricius, 1794); Muscidae: <i>Hydrotaea ignava</i> (Harris, 1780), <i>Limnophora maculosa</i> (Meigen, 1826), <i>Musca domestica</i> Linnaeus, 1758, <i>M. sorbens</i> Wiedemann, 1830, <i>Muscina stabulans</i> (Fallen, 1817); Sarcophagidae: <i>Parasarcophaga argyrostoma</i> (Robineau-Desvoidy, 1930), <i>P. crassipalpis</i> (Macquart, 1839)
Богатая перегноем почва	Muscidae: <i>Coenosia atra</i> Meigen, 1830, <i>Phaonia gracilis</i> Stein, 1916, <i>Ph. pallida</i> (Fabricius, 1787), <i>Ph. signata</i> (Meigen, 1826)

мицетофагами, хищниками [4]. Личинки рода *Spaziphora* ведут водный образ жизни, питаются водорослями, грибами, детритом или личинками других насекомых. Большинство видов рода *Scathophaga* - копрофаги [5]. В Среднем Подонье имаго *Scathophaga stercoraria* была выведена из коровьего помета [6, 7].

2. Семейство Anthomyiidae

Личинки антомиид экологически очень разнообразны и могут быть сапрофагами, копрофагами, фитофагами, хищниками, паразитами, инквилинами. Чаще всего для питания и развития используются помет, гниющие растительные и животные остатки, а также грибы, отмирающую и мертвую древесину [1, 8-13].

В Среднем Подонье мухи из родов *Hylemya* (*Hylemya vagans*) и *Anthomyia* (*A. sp.*) выведены нами из гнездовой подстилки *Parus major*, *P. caeruleus*, *Muscicapa striata*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Ficedula hypoleuca*, *Passer domesticus*, *P. montanus*. Кроме этого имаго *Anthomyia pluvialis* выведена из гниющих растительных остатков, *Adia cinerella* – из лесной влажной подстилки, *Hylemya variata* - из степной многолетней ветши, *Mycophaga fungorum* – из плодовых тел грибов *Phalus impudicus* и *Russula nigricans* [14], а *Adia cinerella*, *Eustalomyia hilaris* – из коровьего и лошадиного помета [6, 7, 15]. Такие виды, как *Anthomyia pluvialis*, *Hylemya nigrimana*, *H. urbica*, *H. vagans*, *H. variata* выводились из коровьего и лошадиного помета и гниющих растительных остатков.

3. Семейство Fanniidae

Развитие личинок осуществляется в разнообразных гниющих органических субстратах, в гнездах птиц и перепончатокрылых, грибах, отмирающей древесине, разлагающихся растительных остатках, уборных, сточных ямах, помете, норах млекопитающих, трупах [12, 16-22]. Четыре вида известны как возбудители миазов у человека: *Fannia incisurata* (Zetterstedt, 1838), *F. manicata* (Meigen, 1826), *F. scalaris*, *F. canicularis* [16].

На территории региона мухи семейства Fanniidae выводились из разных сапробионтных субстратов: рода *Fannia* (*F. aequilineata*, *F. canicularis*, *F. scalaris*) выводились из коровьего и лошадиного помета (последние два вида неоднократно выводились из гниющих продуктов белкового происхождения) [7] и из гнездового материала *Alauda arvensis*, *Emberiza citrinella*, *Erithacus rubecula*, *Lanius excubitor*, *Luscinia luscinia*, *Motacilla flava*, *Oriolus oriolus*, *Passer montanus*, *Phylloscopus collybita*, *Ph. trochilus*, *Sylvia communis*, *Turdus merula*, *T. pilaris*; из трупа серой крысы и из растительных остатков выведены имаго *Fannia canicularis* [6, 7, 15, 23].

4. Семейство Muscidae

Среды обитания и развития личинок разнообразны [5]. Личинкам мусцид свойственны факультативная сапрофагия или факультативное хищничество, либо они являются облигатными хищниками в субстратах, где проходят их развитие [24-26]. Личинки ряда видов питаются пометом, фекалиями [21, 27], разлагающимися рас-

тительными остатками, отмершей древесиной, перезревшими плодовыми телами грибов, трупами позвоночных [26], мертвыми беспозвоночными [28, 29], веществами подстилки гнезд птиц, перепончатокрылых [30], перегноем почвы [26]. Личинки некоторых видов являются гематофагами, эктопаразитами или даже эндопаразитами, питающимися кровью или вызывающими миазы, другие - фитофагами. Личинки 42 родов мировой фауны развиваются в навозе, 18-19 родов - в разлагающихся растительных остатках, 10-12 родов - в гумусе почвы, 12 родов - в воде или около воды, 10 родов - подо мхом, 9 родов - в трупах беспозвоночных, 8-9 родов развиваются в грибах, от 7 до 9 родов - в трупах позвоночных, до 7 родов - под корой (включая вытекающий сок и отмирающую древесину), 7 родов - в птичьих гнездах; 5-6 родов - в гнездах перепончатокрылых, 6 родов - в мусоре, 2 родов - питаются кровью птенцов, являются возбудителями миазов, 2 родов – фитофаги во влажных листьях или соцветиях [1].

В Среднем Подонье муциды, личинки которых связаны с сапробионтной средой, выводились из разных субстратов. Со свежим коровьим пометом связаны *Eudasyphora cyanicolor*, *Hebecnema fumosa*, *Hydrotaea ignava*, *H. irritans*, *H. meteorica*, *Limnophora maculosa*, *Mesembrina meridiana*, *M. mystacea*, *Morellia hortorum*, *M. simplex*, *Musca autumnalis*, *M. larvipara*, *M. tempestiva*, *Neomyia cornicina*, *Pyrellia rapax*; с конским пометом - *Hydrotaea pellucens*, *Morellia aenescens*, *Muscina levida*, *Polietes domitor*, *P. lardarius*; со свиным - *Hydrotaea meteorica*, *Musca larvipara*, *Muscina levida*; с собачьими экскрементами - *Musca sorbens*, *Polietes lardaria* [31, 32]. Из гниющих остатков растительного происхождения выведены *Haematobosca stimulans* и *Stomoxys calcitrans* [32, 33], *Coenosia atra*, *Eudasyphora cyanicolor*, *Helina confinis*, *Hydrotaea aenescens*, *H. ignava*, *Limnophora maculosa*, *Morellia simplex*, *Musca domestica*, *M. sorbens*, *M. tempestiva*, *Muscina stabulans*, *M. levida*, *Mydaea urbana*, *Myospila mediatibunda*, *Neomyia cornicina*, *Phaonia gracilis*, *Ph. pallida*, *Ph. signata* [7]. Из трупов грызунов и насекомых получены выводением *Eudasyphora cyanicolor*, *Hydrotaea aenescens*, *H. ignava*, *H. pellucens*, *Limnophora maculosa*, *Morellia simplex*, *Musca domestica*, *M. sorbens*, *Muscina levida*, *Neomyia cornicina*. Из гниющих продуктов белкового происхождения были выведены *Hydrotaea ignava*, *Limnophora maculosa*, *Musca domestica*, *M. sorbens*, *Muscina stabulans*. Из богатой перегноем

почвы выводились *Coenosia atra*, *Phaonia gracilis*, *Ph. pallida*, *Ph. signata*, а из отмершей гнилой древесины - *Phaonia gracilis*, *Ph. pallida*, *Ph. signata* [31]. Из подстилки гнезд птиц получены выводением *Helina* sp., *Muscina stabulans*, *Mydaea urbana*, *Myospila mediatibunda* [34].

По особенностям питания личинок двукрылых из семейств Muscidae, Fanniidae и Anthomyiidae, обитающих в сапробионтной среде, можно разделить на группы: сапрофаги-схизофаги (развиваются в кормах растительного и животного происхождения), копрофаги (питаются навозом, пометом, фекалиями), некрофаги (питаются на трупах), хищники (чаще всего в помете, навозе - копробионты, реже в трупах - некробионты, питающиеся личинками других насекомых, в том числе и двукрылых), полифаги (потребляют разнообразную по происхождению пищу). На территории региона исследований среди надсемейства Muscoidea копрофагами (хотя бы в первом возрасте) являются личинки 13 видов (28,26 %): *Adia cinerella*, *Eustalomyia hilaris* (Anthomyiidae), *Haematobia irritans*, *Hebecnema umbratica*, *Morellia aenescens*, *M. hortorum*, *M. simplex*, *Musca autumnalis*, *M. larvipara*, *Neomyia cornicina*, *Polietes domitor*, *P. lardarius*, *Pyrellia rapax* (Muscidae). Копрофагию со схизофагией (копросапрофаги) сочетают 13 видов (28,26 %): *Anthomyia pluvialis*, *Hylemya nigrimana*, *H. vagans*, *H. variata*, *H. urbica* (Anthomyiidae), *Fannia aequilineata* (Fanniidae) и *Eudasyphora cyanicolor*, *Haematobosca stimulans*, *Musca domestica*, *M. sorbens*, *M. tempestiva*, *Myospila mediatibunda*, *Stomoxys calcitrans* (Muscidae). Копро-некро-сапрофагами являются личинки 3 видов (6,52 %): *Fannia canicularis*, *F. scalaris* (Fanniidae) и *Muscina levida* (Muscidae).

Хищный образ жизни в сапробионтной среде свойствен личинкам 17 видов (36,96 %) из семейства (Muscidae): *Coenosia atra*, *Dasyphora penicillata*, *Graphomyia maculata*, *Helina confinis*, *Hydrotaea ignava*, *H. irritans*, *H. meteorica*, *Limnophora maculosa*, *L. riparia*, *Mesembrina meridiana*, *M. mystacea*, *Muscina stabulans*, *Mydaea urbana*, *Phaonia gracilis*, *Ph. pallida*, *Ph. signata*. При этом хищничество в помете характерно для личинок 5 видов (10,86 %): *Hydrotaea ignava*, *H. irritans*, *H. meteorica*, *Mesembrina meridiana*, *M. mystacea*. Личинки 8 видов (17,39 %) – *Graphomyia maculata*, *Helina confinis*, *Limnophora maculosa*, *L. riparia*, *Mydaea urbana*, *Phaonia gracilis*, *Ph. pallida*, *Ph. signata* хищничают в помете и расти-

тельных остатках, а 2 видов (4.38 %) - *Dasyphora penicillata* и *Muscina stabulans* – в помете, трупах, растительных и животных остатках. Личинки *Coenosia atra* и *Lispe tentaculata* (4.38 %) хищничают в органических остатках растительного происхождения. Личинки некоторых видов на ранних возрастах являются копрофагами, а в III-м возрасте – хищниками: *Hebecnema umbratica*, *Myospila mediatubunda*, *Polietes domitor*, *P. lardaria*.

Оценивая трофические связи личинок надсемейства Muscoidea, следует отметить, что наиболее распространенной оказывается сапрофагия (часто широкого профиля), основанная на потреблении помета, навоза, растительных остатков, в меньшей степени – трупов (включая мясо и рыбу). Значительное число видов на стадии личинки является хищниками, сохраняя при этом топические связи с исходным субстратом (помет, навоз, органические остатки растительного происхождения). Переход к хищничеству характерен для личинок мусцид, причем он сопровождается, как правило, сокращением личиночных возрастов с трех до двух. Таким образом, личинки одних видов являются сапрофагами (чаще всего – копрофагами), других – хищниками, третьих – сочетают сапрофагию и хищничество на разных стадиях своего развития.

Надсемейство Oestroidea

1. Семейство Calliphoridae

Личинки каллифорид играют существенную роль в биогеоценозах как падальщики, деструкторы органических соединений и гумификаторы [35, 36]. Большинство видов из родов *Calliphora*, *Cynomyia*, и некоторые виды из родов *Lucillia*, *Protophormia* развиваются в помете, фекалиях, в сыром и вареном мясе, рыбе. Личинки некоторых синих мясных мух питаются растительными остатками, грибами из рода *Phallus*. Широкое распространение среди каллифорид получили различные формы паразитизма: в олигохетах [36, 37], моллюсках [1], амфибиях [36, 38], птицах [39-42], млекопитающих, включая человека [43, 44].

В Среднем Подонье мухи семейства Calliphoridae выводились из разных субстратов: род *Calliphora* (*C. vicina*, *C. uralensis*) из перегнивающих растительных остатков, фекалий человека [6, 45], гнездового материала *Turdus pilaris* [34], из миазов у *Erinaceus europeus*, *Sus scrofa* [46]; род *Cynomyia* (*C. mortuorum*) и *Phormia* (*Ph. regina*) – из фекалий человека, собаки, кабана, гниющего мяса; род *Protophormia* (*Pr. terraenovae*) – из трупов крысы и собаки; род *Lucilia* (*L. caesar*, *L. illustris*,

L. sericata, *L. silvarum*, *L. richardsi*) – из гниющего растительного мусора, трупа лошади, фекалий человека, из миаса в ухе человека, коровьего помета, миазов у *Alces alces*, *Sciurus vulgaris*, *Sorex araneus*, гнездового материала *Lanius excubitor*, из плодового тела *Phallus impudicus* [34, 45-47]. В целом, полученные материалы подтверждают ранее известные факты, существенно уточняя перечень кормовых субстратов [48].

2. Семейство Sarcophagidae

Трофические связи личинок саркофагид наиболее разнообразны среди всех семейств калиптратных двукрылых [49, 50]. Многие паразитируют в членистоногих, другим свойственна сапрофагия, некрофагия, копрофагия, имеются хищники, инквилины и клептопаразиты [1, 51-54].

Муhy семейства Sarcophagidae нами выводились из следующих субстратов: *Ravinia pernix* – из коровьего помета, *Parasarcophaga argyrostoma* и *P. crassipalpis* – из гниющего мяса, трупа крысы.

Таким образом, для личинок многих видов надсемейства Oestroidea (сем. Calliphoridae, Sarcophagidae) характерно обитание в сапробионтной среде. По-видимому, исходные группы семейства Calliphoridae специализировались в развитии в трупах позвоночных. Часть видов перешла к развитию в отмирающих тканях живых животных, производя вторичные и третичные инфестации миазов, вызванных другими насекомыми; некоторые каллифориды становятся облигатными первичными миазообразователями. Другая группа видов специализировалась в своем развитии в гнездах птиц, атакуя птенцов. Часть видов приспособляется 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.

Для Sarcophagidae также характерно первичное обитание в гниющих субстратах с последующим развитием паразитизма с освоением самых разнообразных групп хозяев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ferrar P. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha / P. Ferrar // *Entomograph*. — 1987. — V. 8. — 478 pp.
2. Кривошеина Н.П. Филогенез и эволюционная экология двукрылых насекомых / Н.П. Кривошеина // *Вестник ВГУ, серия: химия. биология. фармация*, 2017, № 1

вошеина, А.И. Зайцев // Итоги науки и техники. — 1989. — ВИНТИ, серия энтомология. — 162 с.

3. Нарчук Э.П. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран / Э.П. Нарчук. — СПб., 2003. — 250 с. — (Тр. Зоологического института РАН. Т. 294).

4. Dahlem G.A. Scathophagidae (Muscoidea) / G.A. Dahlem // *Immature Insects*. — 1993a. — V. 2. — P. 850-852.

5. Dahlem G.A. Muscidae (Muscoidea) / G.A. Dahlem // *Immature Insects*. — 1993b. — V. 2. — P. 857-862.

6. Гапонов С.П. Морфология и эволюционные преобразования яиц двукрылых (Diptera) / С.П. Гапонов. — Воронеж: изд-во ВГУ, 2003а. — 316 с.

7. Сотникова М.А. Экология зоофильных и синантропных двукрылых Воронежской области / М.А. Сотникова, С.П. Гапонов // Проблемы региональной экологии. — М., 2011. — №4. — С. 258-263.

8. Chillcott J.G. A new species of *Paraprosalpia* Villeneuve (Diptera: Anthomyiidae) reared from a beetle larva / J.G. Chillcott, H.G. James // *Canadian Entomologist*. — 1966. — V. 98. — P. 699-702.

9. Steyskal G.S. *Anthomyia procellaris* Rondani in North America (Diptera, Anthomyiidae) / G.S. Steyskal // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. — 1967. — V. 69. — P. 240.

10. Disney R.H.L. A note on some filth-inhabiting flies of Cameroon / R.H.L. Disney // *The Entomologist's monthly magazine*. — 1973. — V. 108. — P. 212-213.

11. O'Toole C. Association with other animals and microorganisms. Ants, bees and wasps (aculeate Hymenoptera) / C.O'Toole // *A Dipterist's Handbook*. Amateur Entomologists' Society. — 1978. — V. 15. — P. 157-164.

12. Skidmore P. Some micro-habitats. Dung. In: Stubbs A., Chandler P. (eds.) / P. Skidmore // *A Dipterist's Handbook*. Amateur Entomologists' Society. — 1978. — V. 15. — P. 73-79.

13. Dahlem G.A. Anthomyiidae (Muscoidea) / G.A. Dahlem, F.C. Thompson // *Immature Insects*. — 1993с. — V. 2. — P. 853-857.

14. Пантелеева Н.Ю. Короткоусые двукрылые юго-западной части Усманского бора и их трофические связи / Н.Ю. Пантелеева // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. — Вып. 15. — Воронеж, 2001. — С. 54-62.

15. Гапонов С.П. Морфология яиц двукрылых семейства Anthomyiidae (Diptera) / С.П. Гапонов // *Зоологический журнал*. — 2003. — Т. 82. — С. 1347-1356.

16. Hennig W. Muscidae. In.: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region / W. Hennig., Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1955-1964. — V. 7 (2). — S. 224.

17. Лобанов А.М. Экология двукрылых рода *Fannia* (Diptera, Muscidae) в Ивановской области / А.М. Лобанов // *Зоологический журнал*. — 1975. — Т. 54. — С. 1894-1897.

18. Skidmore P. Notes on the biology of Palaearctic muscids (1); (2) / P. Skidmore // *Entomologist*. — 1973. — V. 106. — P. 25-59.

19. Holloway B.A. Larvae of New Zealand Fanniidae (Diptera: Calyptrata) / B.A. Holloway // *New Zealand Journal of Zoology*. — 1984. — V. 3. — P. 239-257.

20. Pont A. A revision of Australian Fanniidae (Diptera: Calyptrata) / A. Pont // *Australian Journal of Zoology*. — 1977. — V. 51. — P. 1-60.

21. Ishijima H. Revision of the third stage larvae of synantropic flies of Japan (Diptera: Anthomyiidae, Muscidae, Calliphoridae and Sarcophagidae) / H. Ishijima // *The Japan Society of Medical Entomology and Zoology*. — 1967. — V. 18. — P. 47-100.

22. Сычевская В.И. 1960. К морфологии и биологии синантропных видов рода *Fannia* R.D. (Diptera, Muscidae) / В.И. Сычевская // *Энтомологическое обозрение*. — Т. 39. — С. 349-360.

23. Гапонов С.П. Экология и биология двукрылых рода *Fannia* R.-D. (Diptera, Fanniidae) Центрального Черноземья / С.П. Гапонов, М.А. Сотникова // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи. — Воронеж, 2010. — С. 97-101. — (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ. Вып. 24) .

24. Zumpt F. The stomoxiine biting flies of the world. Diptera: Muscidae. Taxonomy, biology, economic importance and control measures / F. Zumpt. — Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1973. — 175 pp.

25. Лобанов А.М. Морфология яйцекладов и классификация подсемейства Muscinae (Diptera, Muscidae) / А.М. Лобанов // *Зоологический журнал*. — 1976. — Т. 55. — С. 1178-1186.

26. Skidmore P. The biology of the Muscidae of the World / P. Skidmore — Junk. The Hague, 1985. — 300 pp.

27. Schumann H. Zur Bedeutung des *Musca domestica*-Antagonisten *Ophyra aenescens* (Diptera: Muscidae). II. Morphologie der Entwicklungsstadien / H. Schumann // *Angew Parasitol*. — 1982. — V. 23. — P. 86-92.

28. Pont C.A. A synopsis of the genus *Ochromusca* Malloch, 1927 (Diptera: Muscidae) / C.A. Pont, J.P.

- Dear // *Annals of the Natal Museum*. — 1976. — V. 22. — P. 747-753.
29. Albuquerque D. de O. Redescricao de *Chortinus bequaerti* Aldrich, 1932 (Diptera - Muscidae - Cyrtoneturininae) / D. de O. Albuquerque, S.M.R. Lopes // *Revista Brasileira de Biologia*. — 1983. — V. 43. — P. 191-194.
30. Couri M.S. Descricao de 6 species novas de *Philornis* Meinert, 1890 (Diptera, Muscidae, Cyrtoneturininae) / M.S. Couri // *Revista Brasileira de Biologia*. — 1983. — V. 43. — P. 297-310.
31. Гапонов С.П. Экологический обзор двукрылых рода *Hydrotaea* R.-D. (Diptera, Muscidae) Среднего Подонья / С.П. Гапонов, М.А. Сотникова // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи. — Воронеж, 2010. — С. 77-81. — (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ. Вып. 24).
32. Гапонов С.П. Экологические особенности осенней жигалки *Stomoxys calcitrans* L. (Diptera, Muscidae) в условиях эксперимента / С.П. Гапонов, М.А. Сотникова // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. — 2008. — Вып. 10. — С. 119-121.
33. Биология двукрылых из семейства Muscidae (Diptera) в Среднем Подонье / С.П. Гапонов [и др.] // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. — 2010. — Вып. 20. — № 32. — С. 45-55.
34. Гапонов С.П. Круглошовные двукрылые (Diptera, Cyclorhapha) в гнездах воробьиных птиц (Aves, Passeriformes) в Центральном Черноземье / С.П. Гапонов // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. — С.-П., 1997. — С. 35-37.
35. Озеров А.Л. Роль двукрылых - факультативных некробионтов в утилизации трупов позвоночных животных / А.Л. Озеров // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. — 1987. — С. 98-100.
36. Rognes K. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark / K. Rognes // *Fauna Entomologica Scandinavica*. — 1991. — V.24. — P.1-272.
37. Веселкин Г.А. О цикле развития *Bellardia pruinosa* End. (Diptera, Calliphoridae) / Г.А. Веселкин // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. — Л., 1977. — С. 15-20.
38. Zumpt F. Myiasis in man and animals in the Old World / F. Zumpt. — London, 1965. — 267 pp.
39. Грунин К.Я. Новые и малоизвестные Calliphoridae (Diptera), главным образом кровососущие или подкожные паразиты птиц / К.Я. Грунин // Энтомологическое обозрение. — 1966. — Т. 45. - Вып. 4. - С. 897-903.
40. Шутова Е.В. К биологии калифорид (Calliphoridae, Diptera), паразитирующих на птенцах воробьиных птиц / Е.В. Шутова // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. — М., 1986. — С. 71-82. — (Научн. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР).
41. Гапонов С.П. *Protocalliphora azurea* и *Trypocalliphora braueri* (Diptera, Calliphoridae) в птичьих гнездах в Центральном Черноземном регионе России / С.П. Гапонов, Е.И. Труфанова // Зоологический журнал. — 1995. — Т. 74. — Вып. 10. — С. 77-82.
42. Iwasa M. Flies occurring in bird nests in Hokkaido, Japan / M. Iwasa // Third International Congress of Dipterology. — Guelph, Canada, 1994. — 1994. — P. 104.
43. Родендорф Б.Б. Оленья муха *Vooronus borealis* sp.n. (Diptera, Calliphoridae) - новый паразит марала (*Cervus elaphus sibiricus* Sev.) в южной Сибири / Б.Б. Родендорф // Энтомологическое обозрение. — 1959. — Т. 38. — С. 583-589.
44. Greenberg B. Immature stages and biology of fifteen species of Peruvian Calliphoridae (Diptera) / B. Greenberg, M.L. Szyska // *Annals of the Entomological Society of America* — 1984. — V. 77. — P. 488-517.
45. Труфанова Е.И. Биоэкология калифорид Среднего Подонья / Е.И. Труфанова, Л.Н. Хицова. — Воронеж, 2001. — 170 с.
46. Gaponov S.P. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) caused myiasis in the Central Black Soil Region of Russia / S.P. Gaponov // *Proceedings XX International Congress Entomology*. — Florence, Italy. — 1996. — P. 763.
47. Хицова Л.Н. Эколого-эволюционные стратегии вида у синих мясных мух (Diptera, Calliphoridae) / Л.Н. Хицова, С.П. Гапонов // В мире научных открытий. — 2010. — № 4 (10). — Ч. 1. — С. 80-85.
48. Скуфьин К.В. К фауне калифорид Европейской части СССР / К.В. Скуфьин, Л.Н. Хицова // Вестник зоологии. — 1978. — № 4. — С. 87-89.
49. Родендорф Б.Б. Направления исторического развития саркофагид (Diptera, Sarcophagidae) / Б.Б. Родендорф // Тр. Палеонтологического института РАН. — 1967. — Т. 116. — С. 1-91.
50. Dahlem G.A. Sarcophagidae (Oestroidea) / G.A. Dahlem // *Immature Insects*. — 1993d. — V. 2. — P. 871-873.
51. Артамонов С.Д. Двукрылые подсемейства Paramacronychiinae (Diptera, Sarcophagidae) фауны российского Дальнего Востока / С.Д. Артамонов // Биологические исследования на Горнотаежной станции ДВЦ РАН. — 1995. — № 2. — С. 168-185.

Гапонов С. П., Пантелеева Н. Ю.

52. Артамонов С.Д. Обзор видов родов *Bellieriomima* Rohd., *Pierretia* (R.-D&) и *Arachnidomyia* Town. (Diptera: Sarcophagidae, Sarcophaginae) Дальнего Востока России / С.Д. Артамонов // Биологические исследования на Горнотаежной станции ДВЦ РАН. — 1996. — № 3. — С. 161-168.

53. Coffey M.D. Studies on the association of flies (Diptera) with dung in southeastern Washington

/ M.D. Coffey // *Annals of the Entomological Society of America*. — 1966. — V. 59. — P. 207-218.

54. Скуфьин К.В. Материалы по фауне серых падальных мух (Diptera, Sarcophagidae) Воронежской области / К.В. Скуфьин, Л.Н. Хицова // Полезные и вредные насекомые. — Воронеж, 1967. — С. 160-167.

Воронежский государственный университет
Гапонов С. П., профессор, доктор биологических наук, зав. кафедрой зоологии и паразитологии

E-mail: gaponov2003@mail.ru

Пантелеева Н. Ю., доцент, кандидат биологических наук, кафедра экологии и систематики беспозвоночных животных

E-mail: nupanteleeva@mail.ru

Voronezh State University
Gaponov S. P., PhD, Dsci., Full Professor, Head of zoology and parasitology dept.
E-mail: gaponov2003@mail.ru

Panteleeva N. J., PhD, Associate Professor, ecology and systematics of invertebrates dept.,
E-mail: nupanteleeva@mail.ru