

На правах рукописи

Труфанова
Елена Ивановна

**БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
КАЛЛИФОРИД
(CALLIPHORIDAE, DIPTERA)
СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ**

03.00.16 - экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена на кафедре теоретической и медицинской зоологии Воронежского государственного университета

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
доцент Л.Н.Хицова

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор Н.А.Харченко
кандидат биологических наук,
В.С.Сарычев

Ведущая организация: Воронежский биосферный
государственный заповедник

Защита состоится 16 июня 1998 г. в 15²⁰ на заседании диссертационного совета **Д063.48.13** по присуждению ученой степени доктора биологических наук в Воронежском государственном университете по адресу: 394693 Воронеж, Университетская площадь, 1, ВГУ, **биолого-почвенный** факультет

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Воронежского государственного университета

Автореферат разослан 15 мая 1998 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Г.И.Барабаш

Актуальность темы. Каллифориды, или синие мясные мухи (Diptera, Calliphoridae) - относительно небольшое семейство высших мух, распространенное почти по всему земному шару (Ringdahl, 1960; Nuorteva, 1966, 1967; Kurahashi, 1967, 1971, 1977; James, 1977; Crosskey, 1980; Pont, 1980; Persson, 1983; Rognes, 1985, 1991; Dear, 1986; и др.). В настоящее время в мировой фауне насчитывается около 1000 видов каллифорид (Hennig, 1973; Pont, 1980; Shewel, 1987), в Палеарктике - более 250 видов, в бывшем СССР - около 100 видов (Грунин, 1970; Лобанов, 1976; Скуфьин, Хицова, 1978; Schumann, 1986).

Каллифориды Палеарктики изучались, в основном, как синантропные виды двукрылых и как возбудители миазов разного генезиса в связи с их медицинским и ветеринарным значением. Тем не менее, продолжают оставаться актуальными исследования этих двукрылых как синантропного элемента урбанизированных территорий. Решение валеологических проблем актуализирует изучение каллифорид как переносчиков заразных начал в условиях рекреационных территорий.

Пока еще слабо освещены некоторые вопросы экологии каллифорид (особенно в региональном аспекте), в частности, механизмы взаимосвязи паразитических видов с птицами как их хозяевами. Не исследовались глубоко морфолого-анатомические особенности каллифорид, в частности, строение респираторной системы, позволяющее создать интегрированное представление об адекватности их организации воздействию факторов среды жизни. Все это и определило необходимость исследования фауны, морфологии и особенностей экологии двукрылых семейства Calliphoridae в Среднем Подонье.

Цель и задачи исследования. Основная цель настоящего исследования - выявить биоэкологические особенности каллифорид Среднего Подонья, используя к этому новый подход (в частности, данные морфологии респираторной системы). В связи с этим были поставлены следующие задачи: 1. Провести фаунистический анализ каллифорид Среднего Подонья. 2. Изучить респираторную систему (дыхалец имаго) каллифорид в связи с особенностями их экологии. 3. Изучить экологию паразитических личинок некоторых видов каллифорид в условиях Среднего Подонья.

Научная новизна. Впервые для Среднего Подонья указано 8 видов, что расширило ранее известный список каллифорид до 32 видов, для изучаемой территории проведен подробный фаунистический анализ Calliphoridae с выделением основных зоогеографических элементов.

Дана развернутая характеристика респираторной системы каллифорид (дыхалец имаго): с использованием сканирующей микроскопии исследована морфология мезо-, метаторакальных и абдоминальных дыхалец имаго 24 видов. Предпринята попытка выделения на этой основе экологических групп каллифорид. Предложен новый ва-

риант Ловушки для отлова двукрылых насекомых в искусственных гнездовых птиц. Выявлены факультативные и облигатные паразиты из Calliphoridae Среднего Подонья. Подробно изучена и установлена степень воздействия паразитических каллифорид на птенцов.

Теоретическая и практическая ценность работы. Результаты исследования вносят вклад в изучение биологии, экологии и морфологии каллифорид, что дает возможность использовать полученные данные для построения их естественной системы. Сведения об экологии двух видов - паразитов птиц (*Protocalliphora azurea* Fl. и *Tyronecalliphora braueri* Hendel) вносят вклад в развитие представлений о паразитизме в гнездах птиц.

Материалы диссертации используются при составлении кадастра беспозвоночных животных Центрального Черноземья.

Исследования по теме работы поддержаны международным научным фондом Джорджа Сороса по разделу "Биоразнообразие" (1992-1993 гг.). В 1993-1995 гг. поддержка осуществлялась по программе "Университеты России" от биологического факультета МГУ (шифр НИР N315-42).

Тема выполненной работы входит в состав ряда грантов, а также научной тематики кафедры, одним из основных направлений которой является комплексное изучение состояния биоценозов Центрального Черноземья. Материалы исследований включены в соответствующие научные отчеты.

Результаты исследований могут служить основой для более глубокого изучения вопросов экологии, биологии и хозяйственного значения каллифорид в условиях Среднего Подонья. Полученные материалы представляют интерес для экологов, энтомологов, орнитологов, эпидемиологов и специалистов по охране природы.

Апробация работы и публикации. Основные результаты диссертационной работы были представлены и докладывались на Всероссийской конференции "Проблемы кадастра, экологии и охраны животного мира России" (Воронеж, 1990); VI межвузовской научной конференции молодых ученых (Липецк, 1992); Международном энтомологическом симпозиуме по изучению степных ценозов (Розовка, 1993); Первой региональной конференции "Фауна Центрального Черноземья и формирование экологической культуры" (Липецк, 1996); Международной научно-практической конференции (Владимир, 1996); VI Всероссийском диптерологическом симпозиуме (Санкт-Петербург, 1997); Научно-практической конференции, посвященной 70-летию Воронежского биосферного заповедника (Воронеж, 1997); XI съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 1997). Кроме того, разделы работы докладывались на ежегодных сессиях научно-практических конференций Воронежского университета (1992-1998 гг.) и заседаниях кафедры.

По теме диссертации опубликовано 16 работ.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. В приложении приведены таблицы и дополнительные иллюстративные материалы. Работа содержит 161 страницу машинописного текста, иллюстрирована 28 таблицами и 48 рисунками. Список использованной литературы включает 216 источников, в том числе 83 иностранных. Приложение содержит 2 таблицы и 90 рисунков.

Автор благодарен орнитологам, оказавшим квалифицированную помощь в установлении видов птиц - хозяев паразитических каллифорид.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Краткая физико-географическая характеристика района исследований.

Значительная часть территории Среднего Подонья располагается в пределах лесостепной географической зоны, остальная территория бассейна - в степной. Климат Среднего Подонья умеренно континентальный. Характерной особенностью климата является неустойчивость увлажнения, влажные годы чередуются с засушливыми. Преобладающая часть атмосферных осадков приходится на теплый период года. Почвы представлены, в основном, черноземами, серыми лесными и аллювиальными луговыми (Ахтырцев, 1982). Естественная растительность сохранилась лишь на небольших территориях. Основными зональными типами растительности лесостепи являются дубравы и луговые (или северные) степи, расположенные на водоразделах. Наибольшие площади лесов заняты дубравами. Сосновые леса представлены отдельными островными массивами. Разнотравно-луговые (северные) и типчаковые и ковыльные (южные) степи в настоящее время сохранились лишь на охраняемых территориях. На территории Воронежской области отмечено 1932 вида высших растений. В соответствии с ботанико-географическим районированием выделено три провинции: Среднерусская дубово-сосновая, Среднерусская лесостепная и Южнорусская степная (Камышев, Хмелев, 1976).

Фауна наземных позвоночных Воронежской области в настоящее время представлена 379 видами. Список земноводных и пресмыкающихся насчитывает 10 и 9 видов соответственно (Климов, 1995). Птицы представлены 290 видами (Нумеров, 1995) и млекопитающие - 70 видами (Климов, Хицова, 1995). Общее количество видов насекомых превышает 6000 видов (Скуфьин, 1979).

Глава 2. Материал и методика исследований.

2.1. Методика сбора и определения материала. Материалом для диссертации послужили сборы каллифорид, проведенные автором в течение 1988 - 1997 гг. на территории Среднего и, частично,

Верхнего Подонья: в Липецкой (заповедник Галичья Гора) и Воронежской (Усманский бор: Воронежский заповедник, кордон "Веневитиново"; Хреновской бор; Хоперский заповедник, Каменная степь Таловского района, Савальское лесничество Терновского района, охотничье хозяйство "Мордва" Острогожского района, пос. Липовка Бобровского района, пос. Рамонь и др.) областях. Сборы проводили в весенне-летний период, с апреля по октябрь. Помимо регулярных выездов в перечисленные пункты, автор принимал участие в пяти научно-исследовательских экспедициях кафедры теоретической и медицинской зоологии Воронежского университета.

Сбор мух осуществляли стандартным энтомологическим сачком с цветущих растений, с разлагающихся органических веществ, с трупов и фекалий позвоночных животных. Сбор личинок и пупариев каллифорид-некрофагов производили с разлагающихся трупов животных или в непосредственной близости от них, каллифорид-паразитов амфибий получали путем выведения из амфибий (обследовано 420 экземпляров амфибий 5 видов), каллифорид-паразитов птиц — из подстилки гнезд и нор, в том числе и из искусственных гнездовых. При этом часть материала фиксировали в 70° этиловом спирте, другую - оставляли для выведения имаго.

Кроме того, сбор имаго *Calliphoridae* осуществляли из искусственных гнездовых при помощи ловушки оригинальной конструкции (кордон "Веневитиново", Усманский бор), описание которой подробно изложено в специальной публикации (Труфанова, 1994).

Для изучения влияния паразитирования личинок каллифорид на птицах, нами проводились измерения массы птенцов обыкновенного скворца в апреле-мае 1995 года. Под наблюдением находилось 21 гнездо обыкновенного скворца (кордон "Веневитиново", Усманский бор). Проводили измерения массы птенцов (с момента выдупления их из яиц до вылета из гнезда). Всего проведено 1012 взвешиваний (точность - 0,01 г). Птенцов индивидуально метили, ежедневно взвешивали, в первой половине дня, для чего их переносили в лабораторию. С целью наименьшего беспокойства взрослых птиц, птенцов брали из гнезда двумя частями (по 2-3 особи) и для снижения возможного негативного влияния эксперимента на развитие птенцов, их переносили в специально изготовленном термоизоляционном контейнере. Гнезда обследовали на наличие паразитических каллифорид, подсчитывали количество окуклившихся личинок. Гнездовую подстилку разбирали на составные компоненты и взвешивали каждую часть. Кроме того, определяли инсектицидные растения, входящие в состав гнездовой подстилки, вычисляя их долю.

Всего в 1988-1997 годах обследовано 714 гнезд 49 видов птиц, относящихся к 7 отрядам (соколообразные - 4 вида, голубеобразные - 2, совообразные - 3, стрижеобразные - 1, ракшеобразные - 3,

дятлообразные - 1 и воробьинообразные - 35 видов).

Собрано около 6300 экземпляров имаго и более 4000 личинок и пупариев каллифорид.

Для определения имаго каллифорид использовали определители К.Я. Грунина (1971), А.М. Лобанова (1976), К. Рогнесса (Rogness, 1991). Изготовление временных препаратов яйцекладов осуществляли по методике А.А. Штакельберга (1969). Для сравнения в качестве эталонных экземпляров использовали коллекционные материалы Воронежского университета, определенные К.Я. Груниным.

Определение личинок и пупариев проводили по вылетевшим из данной серии имаго.

При обработке полученного из гнезд птиц паразитологического материала пользовались следующими количественными показателями, характеризующими взаимоотношения паразитов с хозяевами: индекс обилия и индекс встречаемости (Беклемишев, 1961).

2.2. Морфологические исследования. Для вычисления дыхальцевого индекса производили промеры длины и ширины мезоторакального дыхальца и длины груди. Промеры проводили под бинокулярным "МБС-10" при помощи окулярного микрометра.

Для изучения морфологии респираторной системы имаго каллифорид использовали электронный сканирующий микроскоп (ЭСМ).

Экспериментальную часть работы выполняли в региональной лаборатории электронной микроскопии ВГПИ.

При работе с ЭСМ использовали методику Л. Гоулдстейна, Д. Ньюбери (1984). Объект вычленили под бинокулярным "МБС-10", удаляли инородные частички, приклеивали объект к металлическому столику. Столик помещали в вакуумную установку "ВУП-5" и под давлением 10^{-3} - 10^{-4} Па напыляли на объект катионы золота, вращая его в планетарном движении при наклоне 180° до получения толщины металлического покрытия - 15-25 нм.

Просмотр, измерения и фотографирование подготовленных образцов производили в ЭСМ "Tesla BS-300".

Полученные полевые и лабораторные материалы обрабатывали с использованием основных статистических методов (Плохинский, 1970; Владимирский, 1983; Лакин, 1990) и компьютерных пакетов программ (Stadia, CSS).

Глава 3. Общая характеристика и современное состояние изученности семейства (обзор литературы)

3.1. Основные направления исследований. Каллифориды - сие мясные мухи, история которых, по-видимому, уходит корнями в мезозойскую эру (McAlpine, 1970). Начало научного познания семейства *Calliphoridae* положено в XVIII веке К. Линнеем и др. С тех пор изучение семейства велось в разных направлениях.

Систематике каллифорид посвящены работы К.Я. Грунина (1947, 1949, 1957, 1966, 1970), которому принадлежит ревизия ряда родов и описание новых видов, определитель (1971), Х. Шумана (Schumann, 1963, 1965, 1974, 1986), К. Рогнесса (К. Rognes, 1960, 1983, 1991) и др. А.М. Лобановым разработан определитель самок семейства по яйцекладам (1976). Новый вид рода *Bellardia* описан Л.Н.Хицовой.

В бывшем СССР основное внимание уделялось обследованию фауны синантропных каллифорид разных регионов (Зимин, 1948; Сычевская, 1956, 1974; Сухова, 1952; Дербенева-Ухова, 1952, 1961; Чернов, 1965; Горбачева, 1960; Гаджей, 1962, 1963; Викторов-Набоков, 1963; и др.). Ряд работ выполнен и по Центральному Черноземью (Скуфьин, Ермолаев, 1960, 1962; Ермолаев, 1970, 1971; Хицова, Ермолаев, 1975). К.В. Скуфьиным и Л.Н. Хицовой (1978) в сводке по каллифоридам Европейской части СССР для ЦЧР указано 24 вида каллифорид.

Новые технические возможности позволили перейти к более глубокому изучению морфологии отдельных стадий онтогенеза каллифорид: яиц, личинок, сенсорной системы имаго (Richards, Morrison, 1972; Rice, 1976; Greenberg, Szyska, 1984; Erzinclioglu, 1985, 1988; Grunnert, Gnatzy, 1987, и др.), но при этом недостаточно изученной оказалась морфология других систем, в частности, респираторной. Имеются лишь общие сведения, касающиеся морфологии дыхалец насекомых вообще (Snodgrass, 1935; Weber, 1966), общие описания трахейной системы имаго каллифорид (Lowne, 1890-1892, Faucheux, 1973), сведения о принципах организации дыхалец личинок (Казякина, 1972, 1974).

3.2. Экологическая специализация каллифорид. Каллифориды - семейство двукрылых, обладающее широким трофическим диапазоном, в основе своей являясь схизофагами. Личинки ряда видов каллифорид паразитируют на беспозвоночных и позвоночных (холоднокровных и теплокровных). Сапро-, копро- и некрофагия личинок каллифорид играет существенную роль в биологическом круговороте веществ.

Многие каллифориды перешли от некрофагии к эктопаразитизму и образованию на покровах живых животных и человека раневых поверхностей - миазов. Такие виды, как, *Lucilia sericata* Mg., могут быть первичными возбудителями миазов (MacLeod, 1937, 1943), другие (*Calliphora vicina* R.-D., *C. vomitoria* L., *Cynomya mortuorum* L., *Lucilia illustris* Mg., *L. caesar* L., *L. silvarum* Mg., *Phormia regina* Mg., *Protophormia terraenovae* R.-D.) - способны вызывать вторичные миазы (Haddow, Thomson, 1937; Brinkmann, 1976; Nielsen, 1984), т.е. заселяют личинками уже зараженных особей хозяина.

Семейство каллифорид включает виды, облигатно паразитирующие на дождевых червях (Keilin, 1909, 1915 и др.), в наземных мол-

люсках (Gregor, 1986), амфибиях (Brumpt, 1934; Zumpt, 1965), птицах (Ковалев, Вербес, 1987; Шутова, 1986, 1997; Owen, 1954; Родендорф, 1957), млекопитающих (Родендорф, 1959; Садовникова, 1963; Коломиец, Гомоюнова, 1971; MacLeod, 1937) и даже человеку (Haarlov, 1961; Rognes, 1991).

3.3. Паразитирование каллифорид на птенцах. Данные по гнездовому паразитизму каллифорид появились сравнительно недавно (Родендорф, 1957; Грунин, 1966; Баккал, 1980; Гилязов, 1981; Керимов, Лавренченко, Озеров, 1985; Шутова, 1986, 1997; Owen, 1954; Gregor, Povolny, 1959; Peus, 1960). В этих работах отмечены факты заражения птенцов некоторых видов птиц-прокормителей, приводятся морфологические описания паразитических личинок.

Глава 4. Каллифориды Среднего Подонья (фауна, экология, распространение)

В результате проведенных нами исследований на территории Среднего Подонья выявлено 32 вида каллифорид, восемь из которых называются впервые: *Calliphora (Acrophaga) subalpina* Ringd., *Lucilia bufonivora* Moniez, *Lucilia regalis* Mg., *Trypocalliphora braueri* Hersdel, *Pollenia intermedia* Mg., *P. atramentaria* Mg., *Pollenia pallida* Rohd., *Pollenia varia* Mg.

В работе приведен список видов *Calliphoridae* Среднего Подонья. Характеристика каждого вида включает литературные источники, описания изученного материала, сведения по биологии, экологии и распространению.

По количеству видовых таксонов доминирует род *Lucilia* (9 видов), близок к нему род *Pollenia* (7 видов), для родов *Bellardia* и *Calliphora* отмечено по 4 вида, род *Protophormia* представлен тремя видами, из остальных 5 родов выявлено только по одному виду.

Среди каллифорид Среднего Подонья 28 % видов - синантропы. Основу синантропного комплекса составляют такие виды как *Calliphora vicina*, *C. uralensis*, *C. vomitoria*, *Lucilia sericata*, *L. illustris*, *L. caesar*, *Phormia regina*, *Protophormia terraenovae*. Доминирующим среди них является *Calliphora vicina* (численность в разных местообитаниях составляет от 15% и выше от всех собранных каллифорид). Субдоминантными видами (численность не выше 5% всех собранных особей) являются: *Protophormia terraenovae*, *Lucilia sericata*, *L. caesar*.

К некрофагам относится 37,5% каллифорид, к факультативным миазообразователям - 31,3%, остальные включают наряду с паразитическими видами с неизвестной биологией.

По распределению имаго в природе (вне синантропных условий) достаточно четко выделяется группа преимущественно эвритошных видов с добавлением к ним очень небольшого числа стенотопных каллифорид. К последним мы относим *Lucilia bufonivora*, виды рода

Bellardia, некоторые виды рода *Pollenia*, приуроченные к увлажненным стациям. Однако, количественные учеты показали, что даже эвритофильные виды проявляют разную тенденцию в предпочтении биотопов: так, в Усманском бору, в пойменно-луговых биотопах (в порядке убывания обилия) отмечены виды рода *Lucilia*, родов *Protophormia*, *Melinda*, а в степных стациях - *Calliphora vicina*, *Cynomya mortuorum*, *Lucilia illustris*.

Сезонные изменения активности каллифорид прослежены на синантропных видах. К ранне-весеннему комплексу этих двукрылых относятся *Calliphora vicina*, *Pollenia rudis*, *Protophormia terraenovae*.

Учитывая темпы развития стадий онтогенеза каллифорид, такие виды как *Lucilia bufonivora*, *Protocalliphora a/urea*, *Trypocalliphora braueri* мы отнесли к бивольтинным, *Calliphora uralensis*, *Lucilia sericata*, *L. caesar* — к бивольтинным-тривольтинным, *C. vicina*, *Protophormia terraenovae* предположительно имеют в условиях Среднего Подонья три-четыре генерации.

Все представители семейства Calliphoridae в той или иной степени связаны с цветками или вегетативными частями растений, т.е. являются сустинентами. На цветках луковых (*Alliaceae*) нами отмечены *C. vicina*, *C. uralensis*, *C. vomitoria*, Суп. *mortuorum*, Пр. *terraenovae*, *L. silvarum*; на сложноцветных (*Compositae*) - *B. biseta*, *L. sericata*, *P. rudis*, *P. vespillo*, Суп. *mortuorum*, *C. vomitoria*, Пр. *terraenovae*; на зонтичных (*Apiaceae*) - *L. caesar*, *L. silvarum*, *L. richardsi*, *P. intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*; на розоцветных (*Rosaceae*) - Суп. *mortuorum*, *L. silvarum*, *P. intermedia*, Пр. *terraenovae*; на губоцветных (*Lamiaceae*) - *L. ampullacea*, *L. caesar*, Ph. *regina*, Пр. *terraenovae*; на касатиковых (*Iridaceae*) - *C. vicina*, *C. uralensis*, Суп. *mortuorum*, *L. illustris*, *P. rudis*, *P. vespillo*, *P. atramentaria*; на норичниковых (*Scrophulariaceae*) - *B. agilis*, Суп. *mortuorum*, *L. sericata*; на маслиновых (*Oleaceae*) - Суп. *mortuorum*.

С целью изучения круга посещаемых каллифоридами растений, нами с помощью ЭСМ была идентифицирована пыльца, собранная с мух. Это позволяет установить, что мухи данного семейства посещают травянистые и древесные растения, произрастающие в полевых агроценозах, на опушках леса и лугах, склонах балок и оврагов, предпочитая при этом цветки растений открытых мест.

В результате изучения распространения каллифорид Среднего Подонья, нами выделено 9 типов ареалов, объединяемых в три группы: полирегиональную, голарктическую, палеарктическую (классификация типов ареалов дана по К.В. Городкову, 1984).

I. Полирегиональная группа (12,9% от общего количества видов каллифорид Среднего Подонья).

П. Голарктическая группа (35,5%). В этой группе выделены следующие типы ареалов: 1. Циркумпозональный (22,6%). 2. Аркто-

температный (3,2%). 3. Циркумтемператный (3,2%). 4. Субголарктический (3,2%). 5. Американско-европейский (3,2%).

III. Палеарктическая группа (51,6%). Характерны следующие типы ареалов: 1. Транспалеарктический (6,5%): полизональный (3,2%) и азиадизъюнктивный (3,2%). 2. Трансевразийский (9,7%): температурный (6,5%) и азиадизъюнктивный ареал (3,2%). 3. Западно-центральнопалеарктический (9,6%): собственно западно-центральнопалеарктический ареал (6,4%) и евросибирский ареал (3,2%). 4. Западнопалеарктический (29,0%): широко западнопалеарктический (12,9%), евро-кавказский (3,2%), широко европейский (9,7%), евро-кавказско-среднеазиатский (3,2%).

Ареалогический анализ показывает, что среди каллифорид Среднего Подонья преобладают виды с палеарктическим (51,6%) и голарктическим (35,5%) распространением. Небольшую долю (12,9%) составляют виды с полирегиональным распространением.

Глава 5. Особенности морфологической организации дыхательной системы имаго каллифорид в связи с образом жизни.

5.1. Строение и роль дыхалец каллифорид. В жизни имаго каллифорид очень важное значение имеет поиск пищи, хозяев. В связи с этим они обладают хорошо развитым летательным аппаратом (Хицова, 1990), обеспечивающим активную локомоцию. Активная локомоция поддерживается хорошо развитой дыхательной системой.

При помощи ЭСМ нами исследованы следующие морфологические признаки дыхалец имаго каллифорид: особенности формы и отроение фильтра грудных и брюшных дыхалец.

Грудные дыхальца. Мезоторакальные дыхальца ограничены с одной стороны проплеврами, с другой - плечевыми бугорками. Форма дыхалец - эллиптическая. Наружный замыкательный аппарат состоит из двух вертикальных губ, разделенных узкой щелью. Фильтр двурядный, состоит из видоизмененных волосков, представленных "веточками", "кустиками" и т. д. Часто боковые отростки "веточек" фильтра срастаются между собой, образуя своего рода решетку (рис. 1). Метаторакальные дыхальца расположены сразу за гипоплеврами и почти примыкают к основанию жужжалец. Края входа валикообразны, снабжены щетинками и вместе с фильтром закрывают вход в дыхальце. Фильтр состоит из двух пластин (передней и задней) разной формы.

Брюшные дыхальца имаго каллифорид (рис. 2) имеют претигмальные камеры разной высоты, формы (низкие, едва выступающие; высокие, заметно выступающие; прямые или скошенные и т. д.). Поверхность претигмальной камеры и ее внутренние стенки иногда покрыта волосками (некоторые *Pollenia*).



Рис. 1. Фильтр мезоторакального дыхальца рода *Calliphora* с сильным сращиванием его элементов

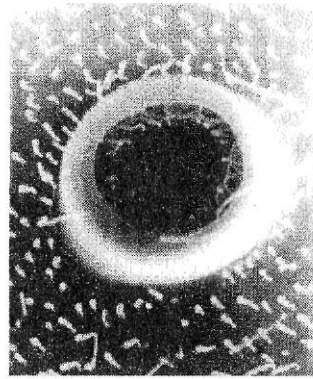


Рис. 2. Брюшное дыхальце *Lucilia silvarum* Meigen.

5.2. Видовые особенности строения мезо-, метаторакальных и брюшных дыхалец. В главе приведены описания строения грудных и брюшных дыхалец 23 видов каллифорид, иллюстрированные фотографиями, выполненными с помощью ЭСМ.

Морфологические особенности мезоторакального дыхальца. Учитывая форму и размерные характеристики (отношение длины дыхальца к ширине) дыхалец, мы выделили три основных группы: 1. виды с удлинённо-вытянутым дыхальцем; отношение длины к ширине: 4:1 (*Cynomya mortuorum*, *Lucilia bufonivora*, *L. caesar*, *Phormia regina*); 2. виды с удлинённо-овальным дыхальцем; отношение длины к ширине: 3:1 (*Bellardia gilis*, *B. obsoleta*, *Calliphora subalpina*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *C. vomitoria*, *L. silvarum*, *L. ampullacea*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *Protocalliphora azurea*, *Trypocalliphora braueri*, *Pollenia intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*, *P. varia*, *P. vespillo*); 3. виды с широкоокруглым дыхальцем; отношение длины к ширине: 2:1 (*Melinda cognata*, *Lucilia sericata*, *Protophormia terraenovae*).

На основании изучения морфологии фильтров выделены следующие типы: 1. "Рыхлый" тип (12 видов). Фильтр состоит из отдельных "веточек", перекрывающих друг друга в разных направлениях, но не сращенных между собой. Элементы фильтра рассредоточены, так что между ними остаются свободные промежутки: а) отдельные толстые "веточки" несут игловидные волоски, переплетающиеся в разных направлениях (*Melinda cognata*); б) редкие длинные искривленные тонкие "веточки" с боковыми отростками, слегка переплетающимися между собой (*Bellardia agilis*, *B. obsoleta*, *Phormia regina*); в) отдельные толстые "веточки" густо ветвящиеся и перекрывающие друг друга в

виде решетки (*Pollenia intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*, *P. varia*, *P. vespillo*); г) отдельные толстые "веточки" слабо ветвящиеся, покрытые большим числом густых игловидных волосков, почти не переплетающихся между собой (*Protocalliphora azurea*, *Protophormia terraenovae*, *Trypocalliphora braueri*). 2. "Метельчатый" тип. Фильтр состоит из отдельных "веточек" с редким опушением и элементами сращивания. Фильтр средней густоты (*Cynomya mortuorum*, *L. bufonivora*, *L. silvarum*, *L. ampullacea*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*). 3. "Сетчатый" тип. Фильтр состоит из сильно ветвящихся и переплетающихся "веточек", с хорошо заметным сильным сращиванием, в виде сетки, очень плотный (*C. subalpina*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *C. vomitoria*) (Хицова, Труфанова, 1997).

Морфологические особенности метаторакального дыхальца. Типичная форма метаторакального дыхальца - треугольная. Мы выделили три группы, различающиеся размерами и формой пластин.

По типу строения элементов фильтра внутри исследуемого семейства мы выделили следующие группы: 1. "Пластинчато-рыхлый" тип. Пластины фильтра состоят из отдельных толстых "веточек", расходящихся по свободному краю и почти не переплетающихся между собой, покрытых игловидными волосками (*Bellardia agilis*, *B. obsoleta*, *Melinda cognata*, *Phormia regina*, *Protocalliphora azurea*, *Protophormia terraenovae*, *Trypocalliphora braueri*). 2. "Пластинчато-метельчатый" тип. Фильтр обеих пластин состоит из отдельных утолщенных у основания "веточек", очень густо покрытых игловидными волосками (*Cynomya mortuorum*, *Lucilia bufonivora*, *L. silvarum*, *L. ampullacea*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*). 3. "Пластинчато-сетчатый" тип. Фильтр состоит из сильно ветвящихся и переплетающихся "веточек", с хорошо заметным сильным сращиванием (*Calliphora subalpina*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *C. vomitoria*). 4. "Веерообразный" тип. Фильтр состоит из сильно ветвящихся тонких "веточек", покрытых густыми крючкообразно загнутыми на концах отростками (*Pollenia intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*, *P. varia*, *P. vespillo*). У *P. pallida* крючкообразные волоски имеют общую пластинку-основание и отрастают от нее по 7-10 штук. Фильтр этого вида более густой, чем у остальных видов *Pollenia*.

Морфологические особенности брюшных дыхалец. Каллифориды относятся к насекомым у которых дыхальца находятся на поверхности тергитов и имеют претергитальную камеру над входным отверстием в атриум.

По степени приподнятости над поверхностью покровов выделяют следующие типы претергитальных камер: а) высокие, сильно выступающими над поверхностью тергитов (*Bellardia agilis*, *Calliphora uralensis*, *C. vomitoria*, *Lucilia bufonivora*, *L. caesar*, *L. illustris*,

L. richardsi, *L. sericata*, *Melinda cognata*, *Phormia regina*, *Protocalliphora azurea*, *Protophormia terraenovae*, *Trypocalliphora braueri*); б) средней высоты (*Pollenia intermedia*, *P. vespillo* *B. obsoleta*, *C. subalpina*, *Cynomya mortuorum*); в) низкие, маловыступающие над поверхностью (*C. vicina*, *Lucilia silvarum*, *L. ampullacea*, *Pollenia pallida*, *P. rudis*, *P. varia*).

Установлено, что форма простигмальных камер может варьировать а) прямые у *Bellardia agilis*, *Calliphora vicina*, *Lucilia bufonivora*, *L. silvarum*, *M. cognata*, *Protocalliphora azurea*, *Trypocalliphora braueri*, *P. pallida*, *P. varia*, *Pollenia vespillo*; б) скошенные: "телескопические" у *C. uralensis*, *Cynomya mortuorum*, *Phormia regina*; "конусообразные" у *C. vomitoria*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*, *Protophormia terraenovae*, *P. intermedia*, *P. rudis*; "изогнутые" у *C. subalpina*; "закрученные" у *L. ampullacea*.

Входы в простигмальные камеры могут быть: а) широкими (диаметр входного отверстия значительно превышает толщину стенки камеры) (*Bellardia agilis*, *B. obsoleta*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *Cynomya mortuorum*, *Pollenia intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*, *P. varia*, *P. vespillo*); б) средними (диаметр входного отверстия равен толщине стенки камеры) (*C. subalpina*, *C. vomitoria*, *Protocalliphora azurea*, *Trypocalliphora braueri*, *Phormia regina*, *Protophormia terraenovae*, *Lucilia bufonivora*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*); в) узкими (диаметр входного отверстия меньше толщины стенки камеры) (*Melinda cognata*).

Структура стенок простигмальных камер бывает: а) гладкой, без складок (*Bellardia agilis*, *B. obsoleta*, *C. subalpina*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *C. vomitoria*, *L. bufonivora*, *L. silvarum*, *L. ampullacea*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*, *Phormia regina*, *Protocalliphora azurea*, *Protophormia terraenovae*, *Pollenia intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*, *P. varia*, *P. vespillo*); б) со складками (*Cynomya mortuorum*, *Trypocalliphora braueri*).

Наружная поверхность камеры: а) без волосков (*Bellardia agilis*, *B. obsoleta*, *C. subalpina*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *C. vomitoria*, *L. bufonivora*, *L. silvarum*, *L. ampullacea*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*, *Phormia regina*, *Protocalliphora azurea*, *Protophormia terraenovae*, *P. rudis*, *P. vespillo*); б) с волосками (*Pollenia intermedia*, *P. pallida*, *P. varia*).

Вход в простигмальную камеру: а) слегка прикрыт волосками (*Bellardia agilis*, *B. obsoleta*, *C. subalpina*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *C. vomitoria*, *L. bufonivora*, *L. silvarum*, *L. ampullacea*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*, *Protocalliphora azurea*); б) сильно прикрыт волосками (*Phormia regina*, *Protophormia terraenovae*, *P. rudis*, *P. vespillo*).

Используя условные характеристики морфологического строения дыхальцевого аппарата калифорид, мы предприняли попытку систематизировать обследованные виды семейства *Calliphoridae* с помощью кластеризации данных (метод одиночных и комплексных соединений на основе Евклидова расстояния). Полученное объединение видов, практически не отличается от данных традиционной систематики (Shumann, 1986). Следовательно морфологические признаки строения дыхалец можно использовать для определения видов.

5.3. Дыхальцевые индексы калифорид и их связь с образом жизни имаго. Экологическую приспособленность двукрылых насекомых к условиям обитания можно характеризовать по величине дыхальцевого индекса (Виноградская, 1969). Этот индекс может служить одним из критериев для выяснения влаголюбивости и сухоустойчивости видов.

Нами вычислены дыхальцевые индексы для 16 видов калифорид, причем, кроме длины мезоторакального дыхальца учитывалась его ширина; дыхальцевый индекс, предложенный нами - выраженное в процентах отношение суммы длины и ширины переднего дыхальца к длине груди. Он позволяет более надежно отразить связь строения дыхалец с особенностями экологии этих видов.

Значения дыхальцевых индексов исследованных видов находятся в пределах: от 14,81 % до 29,63 %. Анализируя распределение средних значений дыхальцевого индекса внутри каждого рода, можно отметить общие закономерности: внутри рода виды хорошо разделяются по средним значениям индекса и его распределению.

На уровне родов по средним значениям дыхальцевого индекса наиболее близки: *Phormia* и *Calliphora* (24,67±0,354%; 22,83±0,165%); *Protophormia* (21,18±0,292%), *Lucilia* (21,36±0,193%) и *Pollenia* (21,43±0,174%). Наиболее сходными оказались распределения значения индексов опять же для указанных родов *Protophormia*, *Lucilia* и *Pollenia*, то есть их требования к влажности среды, в соответствии с дыхальцевым индексом, близки. Наименьшее значение дыхальцевого индекса отмечено у *Cynomya mortuorum* (18,35±0,205%), что определяет эвритопность этого вида.

Используя данные морфологии дыхалец и значения вычисленных дыхальцевых индексов, мы предприняли попытку выстроить экологический ряд родов семейства калифорид в порядке возрастания степени их гигрофильности: ксеро-мезофилы (роды *Calliphora* и *Cynomya*), мезофилы (*Lucilia*), мезо-гигрофилы (*Bellardia*, *Melinda*, *Phormia*, *Protophormia*, *Protocalliphora*, *Trypocalliphora*, *Pollenia*).

Глава 6. Экология некоторых видов паразитических каллифорид Среднего Подонья.

6.1. Личинки каллифорид как паразиты беспозвоночных. Отмечен случай паразитирования *Pollenia rudis* на малом выползке (*Lumbricus rubellus*) в ботаническом саду ВГУ. Пупарии *P. rudis* обнаружены так же в надгерпетобиальном ярусе липовой дубравы вместе с пупариями других видов мух.

6.2. Личинки каллифорид как паразиты амфибий. Установлено 6 случаев паразитирования *Lucilia bufonivora* в Усманском бору на остромордой лягушке (*Rana arvalis* Nills.) и обыкновенной чесночнице (*Pelobates fuscus* Laur.). Отмечено, что паразитирование личинок люцилии приводит к гибели хозяина, и личинки, не закончившие развитие, продолжают питаться мертвыми тканями, проявляя тенденцию к некрофагии (Труфанова, Хицова, Масалыкин, 1996).

6.3. Личинки каллифорид как паразиты птиц. В обследованных нами в Среднем Подонье 714 гнездах 49 видов птиц обнаружено два вида паразитических каллифорид: *Protocalliphora azurea* Fl. и *Trypocalliphora braueri* Hendel. Как известно для *Protocalliphora* характерна периодическая, но облигатная личиночная гематофагия. Личинки рода *Trypocalliphora* - тканевые паразиты, проникающие под кожу и питающиеся живыми тканями хозяина, проделывающие при этом подкожные ходы.

В результате исследований установлено, что 31,4±1,74% обследованных гнезд всех видов оказались заселенными личинками *Calliphoridae*. В течение пяти лет процент заселения колебался от 25,1±1,62% в 1993 году до 35,8±1,79% в 1995 году. Выяснилось, что птенцы больше подвержены нападению *Pg. azurea* (30,3 %), чем *T. braueri*, на долю которой приходится всего 1,1 % обследованных гнезд.

Взяв за основу классификацию А.С. Гембицкого (1972), мы подразделили гнезда птиц на три основные экологические группы, выделяемые по их месторасположению: 1. Норовые гнезда. 2. Наземные гнезда, в том числе расположенные невысоко над землей. 3. Надземные гнезда: а) открытые, расположенные на кустарниках и деревьях; б) закрытые гнезда, расположенные в дуплах и искусственных гнездовьях, на хозяйственных постройках и жилых помещениях.

Выявлена экологическая приуроченность *T. braueri* к птицам, гнездящимся в надземных гнездах закрытого типа, расположенных в дуплах и искусственных гнездовьях. Число зараженных гнезд данной экологической группы составило 2,2 % обследованных гнезд. Паразитирование *T. braueri* отмечено нами на пяти видах птиц: вертишейке, обыкновенной сороке, большой синице, мухоловке-пеструшке, обыкновенном скворце.

Pg. azurea обнаружена в гнездах всех выше приведенных типов. Менее активно она заселяет наземные гнезда (всего 3,6 % обследованных гнезд), затем - норовые (6,1 %), надземные открытого типа (13,4 %). Наиболее активно использует надземные гнезда закрытого типа (37,3 %), преимущественно на жилых помещениях и хозяйственных постройках (39,2 %), а также - в дуплах и искусственных гнездовьях (36,4%). Наиболее часто личинки *Pg. azurea* отмечены в гнездах городской и деревенской ласточек (66,6 % и 35,1 %), большой синицы (48,9%), обыкновенного скворца (48,6%), полевого воробья (42,2%).

Приводим список птиц-хозяев *Pg. azurea*, дополняющий литературные данные: сизый голубь, ушастая сова, береговая ласточка, обыкновенная сорока, обыкновенная зеленушка, сорокопуд-жулан.

Из 493 обследованных гнезд массовых видов птиц личинки и пупарии *Pg. azurea* обнаружены в 185 гнездах (37,5% от числа обследованных), причем в 100 гнездах (54,1 %) находилось от 1 до 10 личинок, в 31-м (16,8 %) - от 11 до 20, в 27-ми (14,6%) - от 21 до 30, в 14-ти (7,6 %) - от 31 до 40, в 4 (2,2%) - от 41 до 50, в пяти (2,7%) - более 61 пупария. Максимальное количество пупариев обнаружено в гнездах полевого воробья (67) и обыкновенного скворца - 65, 76 и 79.

Гибель птенцов может быть достаточно высокой как в случае паразитирования *T. braueri* (29,6% при индексе обилия 1,7), так и в случае паразитирования *Pg. azurea* (42,2% при индексе обилия 7,1).

6.4. Оценка влияния личинки *Protocalliphora azurea* на рост и развитие птенцов обыкновенного скворца. С целью выявления влияния паразитирования личинок каллифорид на рост и развитие птенцов, нами в апреле-мае 1995 года проводились измерения массы птенцов обыкновенного скворца. Вылупление и развитие птенцов в 1995 году проходило в период с 6 по 29 мая. Этот период характеризовался более низкой средней температурой воздуха (15,3 °С, среднее многолетнее - 18,4 °) по сравнению с другими годами, резкими скачкообразными понижениями температуры в первых двух декадах месяца, и выпадением осадков в первой декаде месяца.

Изменение массы наблюдаемых птенцов по дням соответствует общим представлениям о развитии и росте птенцов воробьиных птиц (Мина, Клевезаль, 1976; Познанин, 1979). В первые 10-11 суток развития птенцов их масса линейно увеличивается по дням в 1,3-2 раза, но в дальнейшем нарастание массы замедляется. Изменение массы птенцов скворца по дням наилучшим образом аппроксимируется уравнением логистической кривой. Для удобства последующего анализа все расчеты проведены нами для трех групп птенцов: первая - развивающихся без паразитических каллифорид (контроль), вторая - о индексе обилия личинок до 5,0 и третья - более 5,0 экземпляров личинок каллифорид на одного птенца.

Нами построены кривые и вычислены уравнения по развитию птенцов с различной степенью паразитизма. Характер кривых для всех трех групп сходный (рис. 3), однако в 3 группе птенцов наблюдаются более сильные колебания массы по дням. Кривые роста птенцов в трех группах до 11 дня развития практически совпадают. С 12 дня уже наблюдаются различия, которые усиливаются к концу развития птенцов в гнезде. Средняя масса птенцов перед вылетом из гнезда составила в первой группе - $76,65 \pm 0,689$ г, второй - $72,10 \pm 0,802$ г, третьей - $72,20 \pm 0,844$ г., т.е. масса птенцов первой группы выше, чем двух других ($P < 0,001$). Наиболее сильное влияние паразитирования личинок калифорид проявляется во времени пребывания птенцов в гнезде. В возрасте 20 дней гнезда благополучно покинули 13,2% птенцов первой группы. Максимально длительный срок пребывания птенцов в гнездах этой группы составляет 23 дня, хотя во второй и третьей группах птенцы этого возраста еще находятся в гнездах. Во второй группе последние птенцы (10,5%) вылетали из гнезда в возрасте 24 дней, а в третьей группе вылет последних птенцов (29,6%) происходил в возрасте 24-25 дней. Таким образом, наибольшее количество птенцов первой группы покинули гнезда в возрасте 21-22 дней, второй группы - в возрасте 22-23 дней, третьей группы - в возрасте 23-24 дней. По средней продолжительности пребывания в гнезде птенцы первой группы ($21,18 \pm 0,11$ суток) достоверно отличаются от второй ($22,68 \pm 0,19$) и третьей ($22,71 \pm 0,23$) ($p < 0,001$).

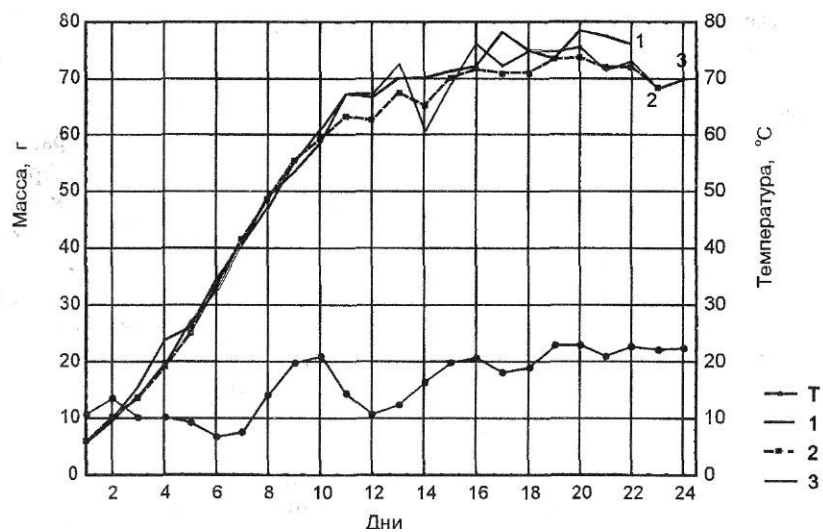


Рис. 3. Изменение массы птенцов скворца по дням в зависимости от индекса обилия личинок *Protocalliphora azurea* (1-3 группы) и среднесуточной температуры (Т)

Кроме того, наблюдавшиеся в период исследования колебания температуры совпадают с колебаниями массы птенцов, однако у птенцов первой группы эта зависимость менее выражена, чем у птенцов двух других групп. Это приводит нас к выводу о том, что влияние паразитирования усиливает воздействие негативных факторов среды, в частности, таких как понижение температуры.

Разбор состава гнезд обыкновенного скворца и мухоловки-пеструшки показал, что они содержат по 4-8 основных строительных компонентов, среди которых присутствуют растения или их части, обладающие инсектицидными свойствами (до 90% от массы гнезда). Анализ взаимосвязи доли инсектицидных растений в гнезде и относительного обилия личинок калифорид в этом же гнезде, не выявил достоверной зависимости ($r = -0,14 \div -0,31$; $p > 0,05$). Однако, четко просматривается тенденция: чем больше доля инсектицидных растений, тем ниже индекс обилия паразитов. В предыдущей главе нами показано, что успешность развития птенцов взаимосвязана с количеством паразитов в гнезде. Появление в гнездах птиц растений, обладающих инсектицидными свойствами, вероятно, произошло не случайно и может рассматриваться как один из элементов коэволюции в системе "паразит-хозяин".

ВЫВОДЫ

1. Фауна калифорид Среднего Подонья в настоящее время представлена 32 видом, 8 из которых для данного региона отмечены впервые. Среди калифорид преобладают виды с палеарктическим (51,6 %) и голарктическим (35,5%) распространением. Небольшую долю (12,9 %) составляют виды с полирегиональным распространением.
2. Доминирующими по числу видов в Среднем Подонье являются роды *Lucillia* и *Pollenia*, по численности *Calliphora vicina* и *Calliphora uralensis*. На долю синантропных приходится 29 % всех видов.
3. Для калифорид свойственна своеобразная сезонность: раннее появление (март-апрель) и пребывание в природе до поздней осени (сентябрь-октябрь). Максимум видового разнообразия и обилия наблюдается в июне-июле.
4. Идентификация пыльцы, собранной с мух, показывает, что калифориды посещают травянистые и древесные растения, произрастающие в полевых агроценозах, на опушках леса и лугах, склонах балок и оврагов, предпочитая при этом цветки растений открытых мест.
5. Исследование респираторной системы позволило выявить особенности организации дыхалец, выявить особый тип строения фильтрующего аппарата и связать их с экологией калифорид. По совокупности морфологических признаков строения дыхалец выделяются виды рода *Pollenia*. Морфологические признаки строения дыхалец

каллифорид можно использовать для определения видов и в спорных вопросах систематики.

6. Значения дыхальцевых индексов исследованных видов каллифорид находятся в пределах: от 14,81 % до 29,63 %, что позволяет оценить их экологическую приуроченность к различным биотопам. Наименьшим значением дыхальцевого индекса (среди каллифорид) обладает *Cynomya mortuorum*, что возможно определяет голарктическое распространение и эвритопность этого вида..

7. Объединенные данные по морфологии дыхалец и значению дыхальцевых индексов позволили условно разделить роды семейства Calliphoridae на три группы, в порядке возрастания степени их гигрофильности: ксеро-мезофилы (*Cynomya*, *Calliphora*), мезофилы (*Lucilia*) и мезогигрофилы (*Bellardia*, *Melinda*, *Phormia*, *Protophormia*, *Protocalliphora*, *Tyronecalliphora*, *Pollenia*).

8. Как семейство, обладающее широким трофическим диапазоном, каллифориды выступают в биогеоценозах не только как редуцирующее звено, но и в качестве консументов II порядка, паразитируя на других животных. В условиях Среднего Подонья каллифориды отмечены как паразиты *Lumbricus rubellus*, амфибий (остромордая лягушка и обыкновенная чесночница), птиц. В гнездах 49 видов птиц Среднего Подонья обнаружено два вида паразитических каллифорид: *Protocalliphora azurea* Fl. (30,3 % обследованных гнезд всех видов) и *Tyronecalliphora braueri* Hendel. (1,1 %).

9. Установлена экологическая приуроченность *Tyronecalliphora braueri* к птицам, гнездящимся в наземных гнездах закрытого типа, расположенных в дуплах и искусственных гнездовьях. Паразитирование *T. braueri* отмечено нами на пяти видах птиц: вертишейке, обыкновенной сороке, большой синице, мухоловке-пеструшке, обыкновенном скворце. Паразитирование *T. braueri* наносит значительный ущерб развитию птенцов и часто приводит их к гибели (29,6 % при индексе обилия 1,7).

10. *Protocalliphora azurea* обнаружена в гнездах всех типов. Наиболее активно она использует наземные гнезда закрытого типа, преимущественно расположенные на жилых помещениях и хозяйственных постройках, а также - в дуплах и искусственных гнездовьях (городская и деревенская ласточки, большая синица, обыкновенный скворец, полевой воробей). Список птиц-хозяев *Pr. azurea*, может быть дополнен следующими видами: сизый голубь, ушастая сова, береговая ласточка, обыкновенная сорока, обыкновенная зеленушка, сорокопут-жулан.

11. Паразитирование *Pr. azurea* задерживает рост и развитие птенцов, что сказывается на сроках их вылета. Птенцы обыкновенного скворца, не подверженные нападению паразитических каллифорид

(контрольная группа) покидают гнездо, в среднем, на 1,5 суток раньше, имея достоверно большую массу, чем птенцы из гнезд с паразитическими личинками ($P < 0,001$).

12. Большое количество видов птиц, используемых в качестве хозяев свидетельствует о давности (в эволюционном плане) возникновения гематофагии и эндопаразитизма у личинок ряда каллифорид.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Хицова Л.Н., Труфанова Е.И., Акименко Н.И., Борискин Д.А. К экологии каллифорид - паразитов птиц Центра и Юго-Востока Европейской части СССР. - Деп. в ВИНТИ 13.07.90, №3935 - В90, Воронеж, 1990. - 11 с.

2. Хицова Л.Н., Труфанова Е.И., Кубышкина О.С. К экологофаунистической характеристике пастбишных мух Воронежской области // Проблемы кадастра, экологии и охраны животного мира России. Тезисы Всероссийской конференции (15-19 октября 1990 г.) г. Воронеж. - С.100-102.

3. Труфанова Е.И., Хицова Л.Н. Новые данные по фауне и экологии каллифорид Усманского бора // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. - Воронеж, 1992. - Вып.1. - С.82-85.

4. Труфанова Е.И. К изучению тонкой структуры сперматек каллифорид // Тезисы 6-ой Межвузовской научн. конф. молодых ученых. - Липецк, 1992. - С.191-192.

5. Хицова Л.Н., Труфанова Е.И. Новые данные о строении респираторной системы яиц синих мясных мух (Diptera, Calliphoridae) // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. - Воронеж, 1993. - Вып.3. - С.102-109.

6. Хицова Л.Н., Труфанова Е.И., Коломеец Т.П. К познанию каллифорид как редуцирующего элемента степных ценозов // Энтомологические исследования в заповедниках степной зоны. Тезисы докладов Международного симпозиума (25-28 мая 1993г.) п. Розовка. - С. 72-73.

7. Труфанова Е.И. Использование ловушки новой конструкции при изучении каллифорид (Diptera, Calliphoridae) - паразитов птиц-дуплогнездящих // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. - Воронеж, 1994. - Вып.4. - С.165-169.

8. Труфанова Е.И. К фауне каллифорид (Diptera, Calliphoridae) Воронежской области // Состояние и проблем экосистем Среднего Подонья. - Воронеж, 1994. - Вып.5. - С.117-121.

9. Гапонов С.П., Труфанова Е.И. *Protocalliphora azurea* и *Tyronecalliphora braueri* (Diptera, Calliphoridae) в птичьих гнездах в Центральном Черноземном регионе России // Зоол. журн. - 1995. - Т. 74. Вып. 10. - С.77-82.

10. Труфанова Е.И., Хицова Л.Н., Масалькин А.И. Новые данные о *Lucilia bufonivora* Moniez (Diptera, Calliphoridae) - паразите амфибий // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. - Воронеж, 1996. - Вып.9. - С. 99-102.

11. Труфанова Е.И. Обзор фауны каллифорид (Diptera, Calliphoridae) Воронежской и Липецкой областей // Фауна Центрального Черноземья и формирование экологической культуры. Материалы Первой региональной конференции г. Липецк, 1996. - С. 96-98.

12. Труфанова Е.И. К изучению экологии *Protocalliphora azurea* Fl. (Diptera, Calliphoridae) паразита птиц // Экология и охрана окружающей среды. Тезисы Международной научно-практической конференции (26-28 сентября 1996г.) г. Владимир. - Владимир, 1996 - С. 262-264.

13. Труфанова Е.И., Хицова Л.Н. Каллифориды (Diptera, Calliphoridae) как элемент фаунистического многообразия и его трансформации в экосистемах Уманского бора // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы научно-практической конференции, посвященной 70-летию ВБГЗ, 8-11 сентября 1997. Воронеж, 1997. - С.152-153.

14. Хицова Л.Н., Труфанова Е.И. Особенности строения дыхательного аппарата имаго и преимагинальных стадий двукрылых семейства Calliphoridae (Diptera) // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. Сб. науч. тр. - Санкт-Петербург, 1997. - С. 133-134.

15. Труфанова Е.И. К изучению каллифорид (Diptera, Calliphoridae) паразитирующих на птенцах // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. - Воронеж, 1997. - Вып.11. - С. 61-75.

18. Труфанова Е.И. К изучению экологии *Protocalliphora azurea* Fl. (Diptera, Calliphoridae) - облигатного паразита птиц // Проблемы энтомологии в России. Материалы XI съезда Русского энтомологического общества. Сб. науч. тр. - Санкт-Петербург, 1997. - Т.2. - С. 171-172.