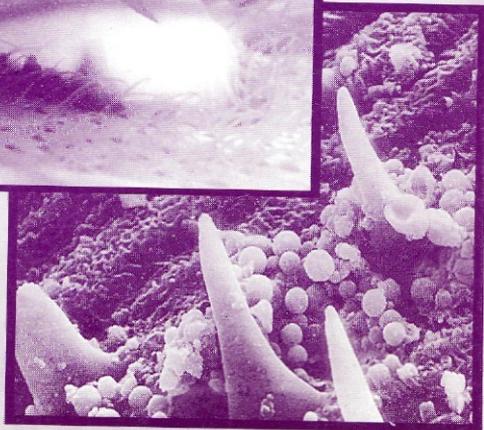
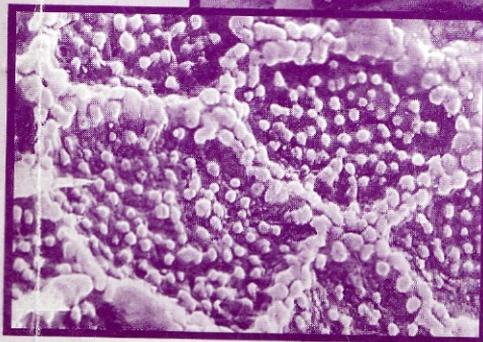
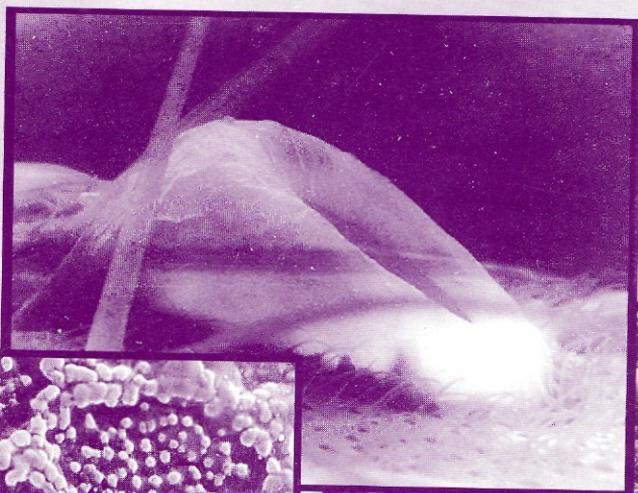


Е.И. Труфанова

Л.Н. Хицова

БИОЭКОЛОГИЯ КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ



ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Е.И. Труфанова, Л.Н. Хицова

**БИОЭКОЛОГИЯ КАЛЛИФОРИД
(Diptera, Calliphoridae)
СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ**

Воронеж 2001

УДК 595.773.4

Рецензент:

доктор биологических наук *Б.В. Ромашов*

Е.И. Труфанова, Л.Н. Хицова

БИОЭКОЛОГИЯ КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ.

- Воронеж, 2001. - 172 с.

ISBN 5-88563-025-9

Впервые для Среднего Подонья указано 32 вида, что расширило ранее известный список каллифорид на 8 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 23 видов, некоторые элементы репродуктивной и рецепторной систем. Предпринята попытка выделения на этой основе экологических групп каллифорид. Предложен новый вариант 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.

Результаты исследования вносят вклад в изучение биологии и экологии, морфологии некоторых систем каллифорид, что дает возможность использовать полученные данные для построения естественной системы каллифорид. Сведения об экологии двух видов - паразитов птиц (*Protocalliphora azurea* Fl. и *Trogocalliphora braueri* Hendl) вносят вклад в развитие представлений о паразитизме в гнездах птиц. Материалы работы используются при составлении кадастра беспозвоночных животных Центрального Черноземья и могут служить основой для более глубокого изучения вопросов экологии, биологии и хозяйственного значения каллифорид в условиях Среднего Подонья. Они представляют интерес для экологов, энтомологов, орнитологов, эпидемиологов и специалистов по охране природы.

УДК 595.773.4

ISBN 5-88563-025-9

© РИЦ ВГУ, 2001

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ	6
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	10
2.1. Методика сбора и определения материала	10
2.2. Морфологические исследования	13
3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ СЕМЕЙСТВА КАЛЛИФОРИД	15
3.1. Основные направления исследований	15
3.2. Экологическая специализация каллифорид	16
3.3. Паразитирование каллифорид на птенцах	22
4. ФАУНА КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ	23
4.1. Краткий фаунистический анализ каллифорид Среднего Подонья	23
4.2. Географический анализ фауны каллифорид Среднего Подонья	42
5. МОРФОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ КАЛЛИФОРИД ...	46
6. ПРЕИМАГИНАЛЬНЫЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ	51
7. СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА КАЛЛИФОРИД	58
8. ЛОКОМОЦИЯ, ЛОКОМОТОРНЫЕ И ГАЗООБМЕННЫЕ СТРУКТУРЫ КАЛЛИФОРИД	66
8.1. Общие сведения о строении и функции дыхалец имаго каллифорид	68
8.2. Видовые особенности строения мезо-, метаторакальных и брюшных дыхалец имаго каллифорид	72
8.2.1. Морфологические особенности мезоторакальных дыхалец	72
8.2.2. Морфологические особенности метаторакальных дыхалец	74
8.2.3. Морфологические особенности брюшных дыхалец	76
8.3. Видовые характеристики дыхалец имаго каллифорид	78
8.4. Дыхальцевые индексы каллифорид и связь их с образом жизни имаго	120
9. ЭКОЛОГИЯ КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ	129
9.1. Экология свободноживущих видов каллифорид и факультативных миазообразователей	129
9.2. Каллифориды как паразиты пойкилотермных животных	135
9.3. Каллифориды как паразиты птиц	138
9.4. Оценка влияния личинок <i>Protocalliphora azurea</i> на развитие птиц	150
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	153
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	155

ВВЕДЕНИЕ

Каллифориды, или синие мясные мухи (Diptera, Calliphoridae) - относительно небольшое семейство высших мух, распространенное почти по всему земному шару. Они заходят далеко в районы южной половины нашей планеты, судя по сведениям из Австралии и Южной Америки, некоторые виды приспособились и к северным широтам (Zumpt, 1956, 1965; Ringdahl, 1960; Nuorteva, 1966, 1967; Kurahashi, 1967, 1970, 1971, 1977; James, 1977; Crosskey, 1980; Pont, 1980; Persson, 1983; Rognes, 1985 а, 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 а; Лобанов, 1976; Скуфьин, Хицова, 1978; Schumann, 1986).

Своеобразна экология каллифорид, личинки которых обладают широкой экологической валентностью, развиваясь в самом различном субстрате (органические остатки, фекалии, трупы, живые ткани животных и человека). Взрослые формы между тем являются типичными сустинентами цветковых растений, выполняя в известной мере опылительную функцию.

Наряду со схизофагией, в ходе эволюции у каллифорид выработалась и закрепилась тенденция к паразитированию на холоднокровных (дождевые черви, моллюски, насекомые) и теплокровных животных (птицы, млекопитающие).

Достаточно высоко оценивается роль Calliphoridae в осуществлении биологического круговорота населенных ими экосистем (минерализация и гумификация органических остатков, привнесение в почву органики, участие в трофических цепях в качестве консументов разного порядка).

В бывшем Советском Союзе изучались, в основном, синантропные виды каллифорид в связи с их медицинским и ветеринарным значением (Зимин, 1948; Сычевская, 1948, 1956, 1969, 1970, 1972, 1974; Лобанов, 1959, 1960; Горбачева, 1961; Гаджей, 1962, 1963; Викторов-Набоков, 1963; Наглова, 1963; Петрова, 1973, 1974, 1976; Хицова, 1976; Хицова, Ермолаев, 1981 и др.).

В области систематики каллифорид активно работал К.Я. Грунин (1947, 1949, 1957, 1966, 1970а, 1970б, 1970в, 1971), кому принадлежит ревизия ряда родов и описание новых видов.

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, Szyscka, 1984; Erzinclioglu, 1985, 1988; Holloway, 1991; и др.).

Тем не менее, продолжают оставаться актуальными исследования этих двукрылых как синантропного элемента сельских и урбанизированных территорий. Решение валеологических проблем актуализирует изучение каллифорид как переносчиков заразных начал в условиях рекреационных территорий.

Еще слабо освещены некоторые вопросы экологии каллифорид (особенно в региональном аспекте), в частности, механизмы взаимосвязи паразитических видов с птицами как их хозяевами.

Цель настоящей работы — изложить результаты исследований по фауне и биоэкологии каллифорид Среднего Подонья, полученные в течение длительного времени с использованием традиционного и нового (морфофункционального) подходов и привлечением световой и электронной микроскопии. Исследования поддержаны Международным научным фондом Джорджа Сороса по разделу «Биоразнообразие» (1992–1993, 1997 гг.), программой «Университеты России» (НИР № 315–42). Настоящая работа является частью научной тематики кафедры теоретической и медицинской зоологии Воронежского университета (выявление адаптационных механизмов разного уровня и состояния биоценозов Центра Русской равнины).

Глава 1.

КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Река Дон - крупная водная артерия Восточно-Европейской равнины, в региональном отношении охватывающая Тульскую, Липецкую, Воронежскую, Волгоградскую, Ростовскую области и впадающая в Азовское море.

По Ф.Н. Милькову (1982) Дон подразделяют на участки: Верхний Дон – от истоков до устья Воронежа, Средний Дон - от устья Воронежа до Калача-на-Дону, Нижний Дон – от г. Калача-на-Дону до впадения в Азовское море. Притоки Среднего Дона: справа – Потудань, Тихая Сосна, Черная Калитва, Богучар, слева – Икорец, Битюг, Осереда, Толучеевка, Хопер, Медведица, Иловля. Правые притоки Дона располагаются на сильно рассеченной глубокими балками и оврагами Среднерусской возвышенности. Значительную часть левобережья занимают плоские низменности: Окско-Донская равнина. Бузулукская низменность, Сальские степи. На водоразделе Хопра и Дона поднимается Калачская возвышенность.

Истоки Дона лежат на очень небольшой высоте над уровнем моря - 179 м. Это определяет малые скорости течения. Дон – крупная река (общая длина - 1870 км, площадь бассейна - 422500 км²), и тем не менее - маловодная. Это объясняется физико-географическими условиями его бассейна. Весь Верхний Дон и значительная часть Среднего располагается в пределах лесостепной географической зоны, остальная территория бассейна - в степной. И лесостепная, и степная зоны характеризуются умеренным количеством атмосферных осадков и высокой испаряемостью, превышающей годовую сумму осадков. В итоге речной сток в бассейне Дона незначителен (Мильков, 1982).

Климат бассейна Среднего Дона умеренно континентальный, со среднегодовой амплитудой температуры около 30 ° и сравнительно небольшим количеством атмосферных осадков (Мильков, 1982). Континентальность климата - прямой результат удаленности бассейна Дона от Атлантического океана, положения его в глубине материка Евразии, сильно прогревающегося летом и переохлажденного зимой. На климат долины Дона определенное влияние оказывают местные географические условия: ее положение на стыке восточной окраины Среднерусской возвышенности с Окско-Донской равниной, находящемся в зоне так называемого фенового эффекта (дождевой тени), а также пониженное, на 50–100 м, топографическое положение, по сравнению с окружающими водоразделами. Годовая сумма осадков в доли-

не Среднего Дона – 450-500 мм. Основную массу осадков поставляют циклоны полярного и арктического фронтов. Образуя понижение в рельефе, долина Дона увлажнена хуже смежных территорий. Преобладающая часть атмосферных осадков - 65-70 % их годовой суммы - приходится на теплый период года. В летнее время осадки выпадают преимущественно в форме коротких ливней. В холодное время года осадки выпадают в форме снега.

Важная особенность климата Подонья - неустойчивость увлажнения. Влажные годы чередуются с засушливыми. Примерно один год из трех в долине Дона засушливый. Засухи теплого периода года усугубляются суховеями - сильными и часто знойными ветрами с низкой относительной влажностью (ниже 30 %). Наиболее часты суховеи в мае; в мае же наблюдается и самая низкая относительная влажность в году (Мильков, 1982).

Фундамент территории Среднего Подонья состоит из докембрийских горных пород (гранита, гнейса, сланцев и других). На них залегают девонские отложения - известняки, гипсы, песчаники, базальты и другие. Выше – каменноугольные известняки и глины, юрские глины и пески, меловые отложения - мел, мергель, пески, песчаники, бурые угли, фосфориты и другие. Четвертичные породы представлены, главным образом, водноледниковыми и древнеаллювиальными песками, и различными по окраске глин и суглинков (Долинно-речные ландшафты Средне-русской лесостепи, 1990).

В почвенном отношении Среднее Подонье неоднородно. Преобладают черноземы различных подтипов. Долина между гг. Семилуки и Георгиу-Дежем (Лиски) протягивается через подзону типичных среднегумусных, среднемощных, легкоглинистых черноземов. Южнее расстилаются степные просторы, покрытые обыкновенными черноземами. В понижениях водоразделов и поймах рек пятнами встречаются засоленные почвы - солонцы и солончаки. В поймах рек распространены аллювиальные, болотные, торфяно-болотные, болотно-луговые и другие типы почв (Ахтырцев, 1982).

В соответствии со свойствами почв распределяются растительные сообщества. Основными зональными типами растительности лесостепи являются дубравы и луговые (или северные) степи, расположенные на водоразделах.

Сосновые леса занимают около 25 % лесопокрытой площади. Среди боров преобладают песчаные боры. Наиболее значительные из естественных сосновых лесов - Усманский (до 35 тыс. га) и Хреновской (более 11 тыс. га). Кроме боров естественного происхождения на песках имеются сосновые леса, созданные искусственным путем (Савальский, Павловский, Старо-Оскольский и др. лесхозы). Они располагаются небольшими массивами на песчаных

надлуговых террасах. Сосна обыкновенная отличается крайней неприхотливостью и способностью расти на бедных песчаных почвах, как на очень сухих, так и на очень влажных, и даже на сфагновых болотах. В борах, наряду с широко распространенными видами встречаются, с одной стороны, представители таежной флоры и фауны, чему благоприятствуют олиготрофность среды, с другой стороны, обитают степные растения (Камышев, Хмелев, 1976).

Наибольшие площади лесов заняты дубравами. Около 2/3 дубовых лесов представлено порослевыми насаждениями (Рубцов, 1966). В лесотипологическом отношении дубрава подразделяется на нагорные, байрачные, водораздельные, пойменные и приборовые, связанные с борами на песках вдоль рек (Хмелев, 1976).

Наибольшие площади занимают нагорные дубравы, приуроченные к крупным склонам речных долин (Воронежская нагорная дубрава, Теллермановская роща, дубравы в бассейне Оскола и Северского Донца, нагорно-водораздельная дубрава «Шипов лес» и др.). В геологическом отношении это относительно древние массивы, начавшие формироваться и расселяться по мере отступления ледника и углубления речных долин.

Дубравы - наиболее сложные по структуре леса, образующие 5-7 ярусов. В первом ярусе дубу сопутствует ясень, липа, клен остролистный. Во второй ярус входят клен остролистный, липа, ясень, а также осина, береза бородавчатая, режа – пушистая, вяз горный, гладкий, полевой. В третьем ярусе растут клен полевой, яблоня, груша и др. Четвертый ярус - кустарниковый (лещина, орешник, крушина, бересклет, жимолость и др.). Травяной покров дубрав образует 2-3 яруса.

Березовые леса, или березняки, состоят в основном из березы бородавчатой и пушистой. Леса из березы бородавчатой приурочены к меловым склонам Дона, леса из березы пушистой встречаются в понижениях надлуговых террас - вокруг болот, на сфагновых болотах и в поймах. Почвы под березняками весьма разнообразны - торфяно-болотные, карбонатные черноземы и даже голый мел. К первичным березовым лесам относятся нагорные березняки (Россошанский, Богучарский и др. районы Воронежской области).

Осиновые леса, или осинники, имеют преимущественно вторичное происхождение: растут на пожарищах, вырубках, местах усохших дубрав. По видовому составу такие осинники близки к дубравам.

Кроме перечисленных лесных сообществ на территории Среднего Подонья произрастают также ольховые, тополевые, ивовые, вязовые и ясеневые леса.

Разнотравно-луговые (северные) и типчаковые и ковыльные (южные) степи до их распашки были самым распространенным типом ландшафта междуречных равнин. В настоящее время они сохранились лишь на охраняемых территориях, на склонах крупных балок и опушках байрачной дубравы.

Согласно Н.С. Камышеву (1961), все степи Центрального Черноземья можно подразделить на разнотравные, злаковые и осоковые. Из злаковых чаще всего встречаются ковыльные, типчаковые, костровые, змеевиковые. Типчаковые и костровые степи формируются в результате неумеренного выпаса скота на местах коренных типов ковыльных и разнотравных.

Естественные луга встречаются в поймах рек. На территории Воронежской области отмечено 1932 вида высших растений (кроме мхов), относящихся к 128 семействам (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, 1978).

Глава 2.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

f 1.1. Методика сбора и определения материала

Материалом для настоящей работы послужили сборы калифорид, проведенные авторами 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 с апреля по октябрь. Сезонную активность мух изучали на территории пос. Краснолесный.

Помимо регулярных выездов в перечисленные пункты, авторы принимали участие в пяти научно-исследовательских экспедициях кафедры теоретической и медицинской зоологии Воронежского университета, что дало возможность значительно пополнить коллекцию имаго и других стадий развития калифорид и получить ранее неизвестные сведения по распространению и экологии изучаемых видов.

Сбор мух осуществляли стандартным энтомологическим сачком с цветущих растений, с разлагающихся органических веществ, с трупов и фекалий позвоночных животных. Кроме того, имаго паразитических видов получали путем выведения из пупариев, а также собирали в гнездах птиц при помощи ловушки оригинальной конструкции.

Ловушки устанавливали на искусственные гнездовья птиц на территории биостанции ВГУ (Усманский бор, кордон «Веневитиново»), где была заложена постоянная пробная площадь, состоящая из 200 стандартных скворечников и синичников (Нумеров, 1992).

Приводим описание разработанной нами ловушки (Труфанова, 1994). Она включает крышку скворечника с выпиленным в центре круглым отверстием, к которому сверху прикрепляется полиэтиленовый пакет для сбора насекомых (рис. 1 а). Отверстие в крышке должно превышать в диаметре отверстие летка, для того, чтобы двукрылые, залетая в гнездо через леток, устремлялись вверх к более светлому отверстию и попадали в пакет. Кроме того, оно должно быть зарешечено металлическими прутиками во избежание срыва пакета птенцами (рис. 1 б). Полиэтиленовый

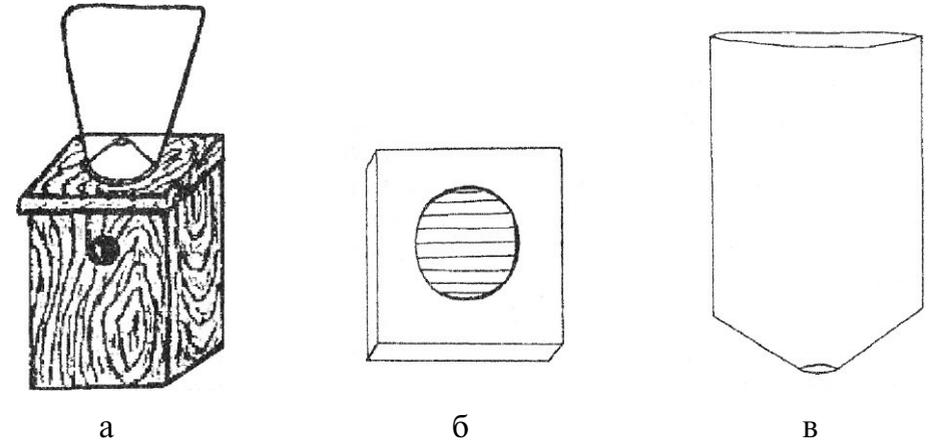


Рис. 1. Ловушка для сбора двукрылых, установленная на искусственном гнездовье (ориг.)

пакет имеет два отверстия - внутреннее (диаметром 10 мм) и внешнее (произвольных размеров) (рис. 1 в). Внутреннее отверстие находится на вершине конуса, который при прикреплении пакета к крышке скворечника вворачивается внутрь. Внешнее отверстие находится с противоположной стороны от внутреннего и предназначено для сбора насекомых после снятия пакета, во время работы ловушки оно закрывается зажимами.

С целью минимального беспокойства гнездящихся птиц, ловушки устанавливали на искусственные гнездовья только после появления в них птенцов. Устанавливать их несколько раньше, например, во время насиживания яиц, не следует, так как птицы могут бросить кладку.

Одна из ловушек (контрольная) была помещена на незаселенный скворечник с прошлогодним гнездовым материалом и оставалась пустой на протяжении всего времени исследования.

Для изучения влияния паразитирования личинок калифорид на птенцов нами проводились измерения массы птенцов обыкновенного скворца (21 гнездо обыкновенного скворца, находящихся на территории Усманского бора, кордон «Веневитиново» в апреле-мае 1995 года). Измерения массы птенцов проводили с момента вылупления их из яиц до вылета из гнезда. Всего проведено 1012 взвешиваний. Птенцов индивидуально метили, взвешивали ежедневно в первой половине дня, для чего их переносили в лабораторию. С целью наименьшего беспокойства взрослых птиц и для снижения возможного негативного влияния эксперимен-

та на развитие, птенцов брали из гнезда двумя частями (по 2-3 особи) и переносили в специально изготовленном термоизоляционном контейнере. Взвешивание проводили с точностью до 0,01 г.

После вылета птенцов гнезда обследовали на наличие паразитических каллифорид. Подсчитывали количество окуклившихся личинок, гнездовую подстилку разбирали на составные компоненты и взвешивали каждую часть, вычисляя ее относительную массу. Кроме того, выделяли и определяли инсектицидные растения, входящие в состав гнездовой подстилки, вычисляя их долю.

Сбор личинок и пупариев каллифорид – некрофагов производили с разлагающихся трупов животных или в непосредственной близости от них, каллифорид – паразитов дождевых червей и амфибий получали путем выведения из них (обследовано 420 особей амфибий пяти видов и 42 особи дождевых червей одного вида), каллифорид-паразитов птиц – из подстилки гнезд и нор, в том числе и из искусственных гнездовых. При этом часть материала фиксировали в 70 °С этиловом спирте, другую – оставляли для выведения имаго.

Всего, таким образом, 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.

Большая часть паразитологического материала получена из гнезд массовых видов птиц-дуплогнездников (обыкновенный скворец, большая синица, полевой воробей, мухоловка-пеструшка, обыкновенная горихвостка), а также из гнезд городской и деревенской ласточек.

Для определения имаго каллифорид использовали определители К.Я. Грунина (1970 а), А.М. Лобанова (1976), К. Рогнеса (Rognes, 1991). Изготовление временных препаратов яйцекладов осуществляли по методике А.А. Штакельберга (1969). Просмотр препаратов проводили под биноклем «МБС-10» и под микроскопом «МБИ-3». 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), принимая, что индекс обилия есть среднее число паразитов (одного вида или всех встреченных видов),

приходящихся на единицу учета (особь хозяина, гнездо, нора), а индекс встречаемости – число проб (особей хозяина, гнезд, нор), в которых обнаружен данный вид паразита. Показатель выражали в процентах от общего числа обследованных проб.

Для характеристики влагообеспеченности района исследования использовали гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова (ГТК) (Шульц, 1981), основанный на том, что испаряемость, т.е. расход влаги тесно коррелирует с уровнем температуры: $ГТК = \frac{ос}{t \cdot 10}$, где ос – сумма осадков за исследуемый период, t – сумма среднесуточных температур воздуха за тот же период. ГТК характеризует влагообеспеченность в летние месяцы. Чем ГТК больше, тем влагообеспеченность территории выше: 1,0 – достаточная влагообеспеченность, 0,9-0,5 – засушливые условия, ниже 0,5 – полная сухость.

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

§ 1.2. Морфологические исследования

Для вычисления дыхальцевого индекса производили промеры длины и ширины мезоторакального дыхальца и длины груди (за длину груди принимали расстояние между обращенной к голове передней частью среднеспинки и обращенной к брюшку задней частью щитка). Промеры проводили под биноклем «МБС-10» при помощи окулярного микрометра. Всего сделано 1869 промеров.

Для изучения морфологии преимагинальных стадий, респираторной и рецепторной систем имаго каллифорид использовали электронный сканирующий микроскоп (ЭСМ). Экспериментальную часть работы выполняли в региональной лаборатории электронной микроскопии ВШИ.

При работе с ЭСМ использовали методику Д. Гоулдстейна, К. Ньюбери и др. (1984). Объект вычленили под биноклем «МБС-10», затем, путем осторожного промывания в воде или механическим путем удаляли инородные частички, загораживающие исследуемую поверхность, 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 со скоростью 6-8 оборотов в секунду при наклоне 180° . Необходимая толщина металлического покрытия – 15–25 нм. Просмотр, измерения и фотографирование подготовленных образцов производили в ЭСМ «Tesla BS-300».

За помощь в работе автор приносит благодарность научному сотруднику региональной лаборатории электронной микроскопии ВГПИ В.П. Иевлеву, доценту кафедры теоретической и медицинской зоологии ВГУ А.Д. Нумерову, научным сотрудникам заповедника Галичья Гора В.С. Сарычеву, В.Г. Турчину, М.Н. Цурикову и Воронежского биосферного заповедника П.Д. Венгерову, А.И. Масалыкину.

Глава 3.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ СЕМЕЙСТВА CALLIPHORIDAE (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

§ 3.1. Основные направления исследований

Каллифориды - синие мясные мухи - семейство высших двукрылых, история которых, по-видимому, уходит корнями в мезозойскую эру (McAlpine, 1970).

Первые сведения по каллифоридам относятся к древним египетским папирусам, написанными еще 3 550 лет до н. э. Герой гомеровской поэмы замечает опасность этих мух, откладывающих яйца и личинок на трупы и делающих их неузнаваемыми (Hennig, 1973). Однако начало научного познания семейства Calliphoridae (синих мясных мух) положено лишь в XVIII веке К. Линнеем и др. С тех пор и до настоящего времени это относительно небольшое по числу видов семейство изучено с разных сторон: таксономической (описания новых видов, ревизии, составление каталогов), экологической (главным образом, в связи с синантропией многих видов и вследствие этого медико-санитарным значением), биологической: а) физиологической, как удобный лабораторный объект; б) расшифровки жизненных циклов, их длительности, в) биоиндикационной (судебно-медицинская экспертиза), причем последнему придается большое значение (Марченко, 1973, 1980, 1987; Reiter, Wollenek, 1983; Виноградова, Марченко, 1984; Озеров, 1988; Leu, Greenberg, 1989).

В бывшем СССР основное внимание уделялось обследованию фауны синантропных каллифорид, как существенного элемента остальных синантропных двукрылых (Зимин, 1948; Сычевская, 1948, 1959, 1969, 1972, 1974; Сухова, 1950, 1951, 1952; Штакельберг, 1956; Чернов, 1965; Горбачева, 1961; Журба, 1962, 1963; Гаджей, 1962, 1963; Викторov-Набоков, 1963; Лобанов, 1960, 1961, 1971; Литвинова, 1969; Скуфьин, Ермолаев, 1960; Ермолаев, 1970а, б, 1971; Петрова, 1973, 1974, 1976; Петрова, Соболева, 1968, 1973; Danka, 1984; и др.).

Экспериментально доказано участие каллифорид в качестве механических переносчиков и контаминаторов в распространении вируса полиомиелита, возбудителей брюшного тифа, паратифа, дизентерии, холеры, туляремии, бруцеллеза, ботулизма, стафилококковых инфекций (Сухова, 1950; Сычевская, 1959; Дербенева-Ухова, 1952; Курючкин, 1970), а также яиц гельминтов (Богоявленский, Прокопович, 1942).

В области систематики за рубежом работали Schumann (1953–1954, 1963, 1965, 1974, 1986), Zumpt (1956), Chen Tzi-tze (1979), Rognes (1960, 1983, 1985b, 1991, 1993), Kurachashi (1970, 1971, 1972, 1992). Из отечественных ученых много сделано К.Я. Груниным (1947, 1949, 1957, 1966, 1970 а, б, в), которому принадлежит ревизия ряда родов и описание новых видов, разработан определитель по стадии имаго (1970 а). Л.С. Зимин описал личинок 49 видов синантропных мух Таджикистана, включая каллифорид (1948). Новый вид из рода *Bellardia* описан Л.Н. Хицовой (1979). Определитель самок каллифорид по яйцекладам разработан А. М. Лобановым (1976). Некоторые виды каллифорид послужили моделью для изучения особенностей фотопериодических реакций высших двукрылых (Виноградова, 1978, 1980, 1983, 1984, 1986 а, б, 1988).

Начиная с конца прошлого столетия и по настоящее время периодически (с разными интервалами) появлялись статьи о связях каллифорид с птицами. Однако до недавнего времени эти сообщения носили лишь фактологический характер, ограничивались списком видов птиц-хозяев. Более полные сообщения появились во второй половине столетия (Баккал, 1980; Лапшин, 1981; Керимов, Лавренченко, Озеров, 1985; Шутова, 1986, 1997; Ковалев, Вербес, 1987; Owen, 1954, 1955; Peus, 1960; Zumpt, 1965; Hakanen, Grunin, Nuorteva, 1974; Rognes, 1960; Hori, Iwasa, 1988; Draber-Monko, 1991; и др.).

Однако остаются еще малоизученными некоторые вопросы экологии, особенно касающиеся паразитизма. Мало изучена морфология многих систем органов двукрылых, в том числе и каллифорид. По дыхательной системе каллифорид имеются сведения о строении дыхалец личинок (Казякина, 1972, 1974), описания трахейной системы имаго (Lowne, 1890–1892; Faucheux, 1973, по Е.Б. Виноградовой, 1984).

Технические возможности позволили перейти к более глубокому изучению морфологии каллифорид (яиц, личинок, сенсорной системы взрослых и личинок) (Труфанова, 1992; Труфанова, Борискин, Хицова, 1992; Хицова, Труфанова, 1993, 1995а, б; Труфанова, Хицова, Масалыкин, 1996; Richards, Morrison, 1972; Greenberg, Szyska, 1984; Erzinclioglu, 1985, 1988; и др.), что естественно влечет за собой понимание или переосмысление фактов по экологии и биологии Calliphoridae, возможности их адаптивной радиации.

§ 3.2. Экологическая специализация каллифорид

Как семейство, обладающее широким трофическим диапазоном, каллифориды в основе своей являются сапрофагами, что распространяется

часто и на имаго, и на личинок. Гемипопуляции личинок ряда видов каллифорид паразитируют на беспозвоночных и позвоночных (холоднокровных и теплокровных). Сапро-, копро- и некрофагия личинок каллифорид играет существенную роль в биологическом круговороте веществ; развиваясь в трупах животных, экскрементах, личинки способствуют минерализации органических остатков и переводу их в форму, доступную для использования растениями. Известно, что потомству 2000 каллифорид требуется 300 кг мяса для завершения развития в течение трех дней (Schumann, 1965). Каллифориды используют органику как животного, так и растительного происхождения. Например, личинки *Lucilia sericata* Mg. может развиваться в мусоре и отбросах исключительно растительного происхождения (Norris, 1965), в то же время она успешно развивается в мясных и рыбных отбросах, трупах позвоночных животных. Л.С. Зимин (1948) считает, что следует рассматривать как обычное нахождение этого вида в ранах животных и человека.

В последние годы усилился интерес к синим мясным мухам в связи с использованием в криминалистике сведений о сроках развитии личинок в трупах, т.е. в данном случае каллифориды-некрофаги используются в качестве индикаторов для определения времени смерти человека при обнаружении трупа (Sommer, 1963; Keiter, Wollenek, 1983; Greenberg, 1985; Nuorteva, 1984; Liu, Greenberg, 1989; Марченко, 1973, 1980, 1987 ж; Виноградова, Марченко, 1984; Озеров, 1983).

Следует учитывать также, что каллифориды наносят большой ущерб рыбной промышленности, представляя постоянную и существенную угрозу для всех видов хранимых мясных и рыбных продуктов (Nielsen, Nielsen, 1976). Прямой доступ к мясу не является единственным условием для успешной инвазии, так как самки каллифорид способны откладывать яйца через защитные сетки или через микроскопические дыры в пластиковых упаковках, покрывающих продукты.

Благоприятным субстратом развития мясных мух служат скопления мусора, что характерно, например, для городов (Rognes, 1991).

Помет как среда развития и питания используется каллифоридами лишь на самых ранних стадиях его появления. Вероятно, вследствие конкуренции с личинками других насекомых, а также по причине малого объема субстрата, каллифориды, не избегая фекалии в имагинальной стадии развития для питания жидкой фракцией, предпочтение отдают гниющей органике животного происхождения, т.е. трупам. И здесь они появляются пер-

выми (Озеров, 1988) совместно с Sarcophagidae, перед Piophilidae и Sepsidae. Уже через несколько часов после гибели животного к его трупам прилетают виды рода *Lucilia* и доминируют вместе с видами рода *Calliphora* среди других каллифорид, позже к ним присоединяются *Protophormia terraenovae* R.-D., нередко встречающаяся на человеческих трупах (Kamal, 1958; Nuorteva, 1977, 1987), как бы являясь своеобразным некрофагом останков человека, что и делает этот вид представляющим интерес в практике судебно-медицинской экспертизы.

Органические остатки каллифоридами-некрофагами заселяются, как видим, из примеров, одновременно, т.е. по мере трансформации белка, аминокислот и других веществ, что сопровождается выделением летучих эфирсодержащих производных, в разной степени привлекающих каллифорид. Этот интересный факт установлен М. Кайбом (Kaib, 1974). Проведя специальные гистохимические, электрохимические, ольфакторные исследования, М. Кайб выяснил на примере *Calliphora vicina* R.-D., что с помощью антеннальных образований эта муха проявляет шесть типов реакций на запахи гниющего и гниющего мяса (I тип - гексанольный; II тип - сильная реакция на меркаптан, слабая на пентанол и гексанол; III тип - тионафтенный; IV тип - сильная реакция на сероводород; V тип - реакция на масляную, валериановую и капроновую кислоты; VI тип - реакция на жирные кислоты). М. Кайб отмечает, что на антеннах каллифоры присутствуют сенсиллы, реагирующие на цветочные запахи (максимальное возбуждение на октанол, терпены: Пинен и камфен и т.д.). Полученные сведения позволили М. Кайбу утверждать, что *Calliphora vicina*, в противоположность другим каллифоридам, для откладки своих личинок отыскивает свежее мясо (подобная возможность дифференцирования запахов отмечена для пчел и муравьев). Исследования М. Кайба позволяют понять спонтанный процесс перехода каллифорид от некрофагии к эктопаразитизму и образованию на покровах живых животных и человека раневых поверхностей - миазов.

Отметим, что миазы бывают первичными и вторичными, факультативными и облигатными, облигатные в свою очередь подразделяются на доброкачественные и злокачественные. Такие виды, как, например, *Lucilia sericata*, могут быть первичными возбудителями миазов (MacLeod, 1937, 1943 a, b; Kamimura, Arakawa, Kosugima, 1991), другие (*Calliphora vicina*, *C. vomitoria* L., *Synomya mortuorum* R.-D., *Lucilia illustris* Mg., *Lucilia caesar* L., *Lucilia silvarum* Mg., *Phormia regina* Mg., *Protophormia terraenovae* R.-D.) - способны вызывать вторичные миазы (Haddow, Thomson, 1937; Brinkmann, 1976;

Nielsen, 1984 a, b), т.е. заселяют личинками уже зараженных особей хозяина.

Так, например, *Lucilia illustris* стала возбудителем вторичного миаса у овцы в Шотландии, первичным же возбудителем, вызвавшим миаз была *Lucilia sericata*.

Lucilia sericata приносит большой ущерб овцеводству Шотландии, а *Lucilia cuprina* Wiedemann - Австралии и Южной Африки, вызывая первичные миазы у животных и своим внедрением подготавливая дорогу для других видов.

Некоторые виды синих мясных мух могут вызывать и вторичные, и первичные миазы. *Protophormia terraenovae* в Шотландии известна как возбудитель вторичных миазов, а в других странах является возбудителем первичных миазов (Коломиец, Гомоюнова, 1971; MacLeod, 1937; Morison, 1942), в то же время другие виды (*C. vicina*) к первичному внедрению в хозяина не способны.

Факультативные миазы вызываются видами, личинки которых развиваются в трупах и мясных отходах (некрофаги). К ним относятся мухи из родов *Calliphora*, *Lucilia*, *Synomya*. Миазы, вызванные *Lucilia illustris*, *L. caesar*, *L. ampullacea* Vill., *C. vicina* отмечены на насекомыхядных (Nielsen, Nielsen, Walhord, 1978), *Synomya mortuorum* - на зайцеобразных (Stamies, Koskela, 1980). Как возбудитель факультативных миазов нередко упоминается в литературе *Lucilia sericata* (Zumpt, 1965).

Каллифориды вызывают факультативные миазы и у человека. Так, в 1984 году появилось сообщение о миазе у человека, перенесшего ампутацию части голени (после ампутации личинки *L. sericata* заселили гангренозную поверхность, Crosskoff, 1984). В Дании описан случай миаса, вызванного *L. sericata* у двухлетнего ребенка (Haarlov, 1961) и раневой миаз взрослого (Tikiob, Haarlov, 1985). Возбудителями факультативных миазов человека отмечены также *L. illustris* и *L. caesar* (Brinkmann, 1976; Luisto, Nuorteva, 1978; Rognes, 1991), *Phormia regina* (Hall, 1948; Zumpt, 1965; Hall, Anderson, Clark, 1986), *C. vicina* (Nuorteva, Auvinen, 1968) ит.д.

Облигатные миазы вызываются теми видами мух, личинки которых могут развиваться только в живых тканях животных и человека.

Злокачественные миазы возникают в результате паразитирования тех видов, которым свойствен быстрый рост личинок. Самки этих видов откладывают сразу большое число яиц на раны, царапины и слизистые оболочки животных, реже человека. Через неповрежденную кожу они проникнуть не могут, но разрушают слизистые оболочки или через малейшие поврежде-

ния кожи внедряются в подкожную клетчатку, вызывая некроз. Личинки нарушают целостность тканей хозяина при помощи ротовых крючков, а также за счет выделения пищеварительных (гистолитических) ферментов.

Участки тела, поврежденные личинками, воспаляются, возникают нагноения, гангренозные процессы. При проникновении личинок до костей происходит разрушение надкостницы, а затем и некроз костей. Известны случаи миазов с летальным исходом.

Как возбудители злокачественных миазов известны следующие: *Chrysomya* (*Callitroga*, *Cochlyomyia*) *hominivorax* Macquart (широко распространенный в Америке пастбищный вид), *Chrysomya rufifacies* Macquart (миазы которого зафиксированы на животных в Техасе и Аризоне), *Chrysomya albiceps* Wiedemann (широко распространенный в Африке, Азии и Южной Европе вид, часто вызывающий вторичные кожные миазы у овец).

Доброкачественные миазы вызываются личинками, развивающимися поодиночке и медленно (свыше 10 дней). Доброкачественные миазы отмечены для следующих видов: *Cordylobia anthropophaga* Bl. (широко распространена в Африке к югу от Сахары). Вид вызывает кожные миазы у животных и людей. Самка откладывает яйца в песок, особенно смоченный мочой. Личинки, вышедшие из яиц, остаются под тонким слоем песка. При контакте с конечностью человека или животного личинка внедряется в кожу ноги. Развитие личинки длится 12–15 дней. В месте ее развития образуется фурункулезная опухоль с образованием свища, через который личинка задним концом своего тела сообщается с внешней средой (для дыхания) и через которое уходит на окукливание. Хозяевами служат крысы, а также собаки и человек (Zumpt, 1965).

Сходный образ жизни имеют виды рода *Vooronus*, личинок которых обнаруживали только у животных. Личинка пантовой мухи - *Vooronus borealis* Rohd. - вызывает миазы в покровах молодых рогов-пантов маралов. Муха откладывает яйца на неповрежденную кожу пантов маралов (*Servus elaphus sibiricus* Sev.), вылупившиеся через сутки личинки внедряются в соединительную ткань. Закукливание личинок происходит в почве на глубине 1–6 см и заканчивается через 10 суток. Вылет имаго происходит через 35–45 дней. Однако, большая часть личинок впадает в диапаузу (Родендорф, 1959; Захваткин, Землякова, 1959; Садовникова, 1969). Вид весьма пластичен. Отмечены поражения рогов лосей, их кожи на задней поверхности бедер (Садовникова, 1968, 1969). Известен случай подкожного миаса у ребенка (Гомоюнова, Грунин и др., 1973).

В ряде случаев представители *Calliphoridae* перешли к эндопаразитизму. Так, *Pollenia rudis* известна как облигатный паразит дождевых червей (Keilin, 1909, 1915), в частности на *Alloobophora chlorotica* Sav. (Keilin, 1909), *Eisenia rosea* Sav. (Keilin, 1915; Кривошеина, 1961), *Lumbricus terrestris* L. (Зражевский, 1957), *Alloobophora caliginosa* Sav. (Кривошеина, 1961).

Паразитируют на червях также личинки *Onesia* R.-D., причем при массовых заражениях хозяев, личинки могут мигрировать из одного червя в другого (Кривошеина, 1961).

В дождевых червях развивается и живородящий вид *Bellardia pruinosa* End. (Веселкин, 1977). Самка отрождает личинку на экскременты дождевого червя или около его норки. Личинка находит хозяина, внедряется в его тело и локализуется в переднем отделе тела (до пояса), в сегментах, где расположена половая система. На внедрение личинки, которое она осуществляет с помощью острых изогнутых ротовых крючков, дождевой червь реагирует очень сильно: извивается, начинает быстро ползать, выделять обильно слизь. Через сутки у червя развивается воспалительный процесс, а еще через 4 дня на теле червя появляются язвы. Развитие личинки происходит в одной или двух особях хозяина. Продолжительность развития составляет 9–13 суток. При нападении шести и более личинок червь погибает на 5–6 сутки. В условиях Тюмени, где изучалась биология *B. pruinosa* (Веселкин, 1977), этот вид имеет две генерации в год. Зимует *B. pruinosa* в фазе предкуколки в почве, на глубине до 10 см.

Несколько видов рода *Melinda* R.-D., биология которых изучена, паразитируют в наземных брюхоногих моллюсках. Мухи откладывают яйца в мантийную полость хозяина. Личинки ведут эндопаразитический образ жизни, питаются тканями хозяина, в конечном счете вызывая его смерть и съедая его (Rognes, 1991).

Личинки *Pollenia vera* Jacentrovsky развиваются в личинках пластинчатопусых жуков, а личинки *Stomothina lunata* F. - в кубышках саранчовых (Грунин, 1970 а).

Среди хозяев каллифорид отмечены и позвоночные животные. Так, *Lucilia bufonivora* Moniez - один из видов паразитических каллифорид, хозяевами которого являются представители пойкилотермных позвоночных - амфибии (Zumpt, 1965).

Первые описания личинок мух, извлеченных из головных отверстий жаб, были сделаны в Богемии в 1865 году, а год спустя - в Голландии (по Ф. Цумпту, Zumpt, 1965). В монографии Л. Фонтена по амфибиям и реп-

тилиям Люксембурга указано, что у жаб обычными являются миазы, приуроченные к августу и сентябрю и заканчивающиеся гибелью животного. Подобные случаи в конце прошлого века были описаны в России И. А. Порчинским на травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilsson) лягушках (по Ф. Цумпту, Zumpt, 1965).

Рассматривая морфологию и биологию *L. bufonivora*, Е. Брумпт (Brumpt, 1934) отмечает, что личинки этого вида - облигатные паразиты амфибий и не могут развиваться на мясных остатках, как *L. silvarum*, хотя оба вида довольно близки и, по-видимому, связаны общностью происхождения. В качестве основных хозяев *L. bufonivora* во Франции отмечались жабы: *Alytes obstetricans* Laur. (жаба-повитуха) и *Bufo vulgaris* Laur. (европейская жаба), единичные выведения имели место из съедобной лягушки (*Rana esculenta* L.) и пятнистой саламандры (*Salamandra salamandra* L.).

Е. Брумпт в своей работе отмечает, что вылупление личинок *L. bufonivora* из яиц происходит не сразу, а спустя три-четыре дня. Личинки концентрируются в носовой части, в глазной камере и других местах головы амфибий. Хозяин погибает, как только личинки достигают зрелости.

§ 3.3. Паразитирование каллифорид на птицах (птенцах)

Данные по нахождению каллифорид, их преимагинальных стадий в гнездах птиц появились сравнительно недавно (Owen, 1954; Родендорф, 1957; Gregor, Povolny, 1959; Peus, 1960; Грунин, 1966; Grunin, Nuorteva, Rajala, 1969; Hakanen, Grunin, Nuorteva, 1974). В них сообщаются факты заражения птенцов, перечисляются виды птиц-прокормителей, приводятся небольшие морфологические описания личинок-паразитов, но в целом они носят фактологический характер.

В более поздних работах С.Н. Баккала (1980), Н.В. Лапшина (1981), А.Б. Керимова, Л.А. Лавренченко, А.Л. Озерова (1985), С.Л. Скляренко (1989) уделяется внимание вопросу выживания птенцов мелких воробьиных птиц, зараженных личинками каллифорид. Полнее в этом плане работы Е.В. Шутовой (1986, 1997) по Кандалакшскому заповеднику, в которых приведено много новых данных по гостальной топологии заражения, времени развития паразитических личинок каллифорид, влиянию паразитирования каллифорид на выживание птенцов.

Глава 4.

ФАУНА КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ

§ 4.1. Краткий фаунистический анализ каллифорид Среднего Подонья

По двукрылым Среднего Подонья выполнен ряд работ, большая часть которых посвящена синантропной фауне, в том числе и семейству Calliphoridae (Скуфьин, Ермолаев, 1960; Ермолаев, 1970 а, б, 1971; Хицова, 1976; Хицова, Ермолаев, 1981). В то же время, видовой состав каллифорид здесь не подвергался специальному изучению. Фауна семейства остается недостаточно изученной, в связи с чем нами и была взята на себя задача такого исследования (Труфанова, 1994, 1996).

К.В. Скуфьиным и Л.Н. Хицовой (1978) в сводке по каллифоридам Европейской части СССР для ЦЧР указано 24 вида каллифорид, 7 из которых (*Bellardia stricta* Vill., *Lucilia ampullacea* Vill., *Lucilia pilosiventris* Kramer, *Lucilia richardsi* Collin, *Pollenia dasypoda* Pportsch, *Protocalliphora peusi* Greg. et Povolny, *Protocalliphora azurea* Mg.) для Воронежской и Липецкой областей отмечаются впервые.

Приводим список каллифорид Среднего Подонья, составленный на основании собственных сборов авторов, проведенных в 1988–2000 гг. на территории Центрального Черноземья, публикаций по данному региону и анализа имеющегося в Воронежском университете коллекционного материала, часть которого определена К.Я. Груниным (ЗИН РАН). Для каждого вида приведены основные сведения по биологии, экологии и распространению. Таксономической основой списка является каталог палеарктических двукрылых Е. Шумана (Schumann, 1986).

СЕМЕЙСТВО CALLIPHORIDAE ПОДСЕМЕЙСТВО CALLIPHORINAE

Bellardia Robineau-Desvoidy, 1863

1. Bellardia agilis Meigen, 1826

Musca agilis Meigen, 1826; *Calliphora amplectens* Pandelle, 1896; *Onesia borotinensis* Jacentkovsky, 1944.

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Gregor, 1986; Schumann, 1974, 1986.

Изученный материал: Усманский бор: корд. «Веневитиново», берег р. Усмань, июнь 1995, 2самца; Усманский бор: Воронежский заповедник, поляна

в лесу, август, 1992, 1 самец; Усманский бор: Воронежский заповедник, поляна в лесу, 26 июля - 10 августа, 1992, 2 самки, 5 самцов; Хоперский заповедник, берег р. Хопер, 20 мая – 25 мая 1992, 2 самки; Хреновской бор: корд. «Вислый», лес, июнь 1993, 1 самка; Урочище «Мордва», берег реки Потудань, 15 июня-20 июля, 1 самец, 4 самки.

Биология, экология: Личинки: паразиты наземных моллюсков. Имаго: копро-, сапрофаги, отмечались на цветках растений. Влаголюбивый вид. Время лёта: апрель-октябрь.

Распространение: Западная Европа: Австрия, Бельгия, Венгрия, Швейцария, Чехословакия, Германия, Ирландия, Норвегия, Нидерланды, Польша, Румыния, Швеция, Финляндия, Югославия. Неарктика. Россия: центр, юг европейской части. Армения. Впервые отмечен нами в Усманском и Хреновском борах, в Хоперском заповеднике Воронежской области.

2. *Bellardia obsoleta* Meigen, 1824

Tachina obsoleta Meigen, 1824; *Onesia clausa* Macquart, 1835; *Bellardia vemalis* Robineau-Desvoidy, 1863; *Onesia angusta* Seguy, 1928; *Ambrodictia pruinoso*, 1933.

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Gregor, 1986; Schumann, 1974, 1986.

Изученный материал: найден Б.М. Мамаевым в Теллермановском лесничестве (Грунин, 1970).

Биология, экология: Личинки: паразиты дождевых червей. Имаго: отмечены на цветках растений. Светолюбивый вид. Время лёта: май-сентябрь.

Распространение: Западная Европа: Венгрия, Чехословакия, Германия, Испания, Франция, Италия, Польша, Румыния. Азия: Япония. Северная Африка: Алжир, Тунис. Россия: центр, юг европейской части.

3. *Bellardiapandia* Walker, 1849

Musca pandia Walker, 1849; *Muscaunxia* Walker, 1849; *Onesiabiseta* Kramer, 1917.

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Schumann, 1974, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: окр. г. Воронежа, на цветках хризантемы, 29 сентября, 7 октября, 2 самки, 3 самца (Скуфьин, Хицова, 1978).

Биология, экология: Личинки: неизвестны. Имаго: отмечены на цветках хризантемы. Время лёта: апрель-сентябрь.

Распространение: Западная Европа: Австрия, Албания, Венгрия, Швейцария, Чехословакия, Германия, Англия, Франция, Италия, Польша, Румыния, Швеция, Финляндия, Югославия. Россия: сев., центр, юг европейской части.

4. *Bellardia stricta* Villeneuve, 1922

Onesia stricta Villeneuve, 1926; *Xerophilophaga pumicata* Enderlein, 1933; *Ambodictia minutissima* Enderlein, 1933.

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Gregor, 1986; Schumann, 1974, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора»; Хоперский заповедник; Усманский бор: Воронежский заповедник: окр. Воронежа, дубрава, сосновый бор, июнь-июль 1972, 1 самка, 13 самцов (Скуфьин, Хицова, 1978).

Биология, экология: Личинки: неизвестны. Имаго: неизвестны. Влаголюбивый вид. Время лёта: май-сентябрь.

Распространение: Европа: Албания, Чехословакия, Германия, Польша, Швеция, Финляндия. Россия: сев., центр, юг европейской части; Зап. и Вост. Сибирь; Дальний Восток.

Calliphora Robineau-Desvoidy, 1830

5. *Calliphora subalpina* Ringdahl, 1931

Steringomyia subalpina Ringdahl, 1931; *Acrophaga alpina* Stein, 1924.

Литература: Грунин, 1970 а; Озеров, 1988; Nuorteva, 1963; Nielsen, 1967, 1968; Gregor, 1986; Schumann, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Усманский бор: кордон «Веневитиново», поляна в лесу, 15 июля 1990, 2 самки; Усманский бор: Воронежский заповедник, на черede, 28 мая 1992, 1 самец.

Биология, экология. Личинки: некрофаги. Имаго: некро-, копро-, сапрофаги, отмечены на цветках растений, в Дании собран с гриба – веселка обыкновенная (*Phallus impudicus*). Время лёта: июнь-октябрь.

Распространение: Западная Европа: Венгрия, Чехословакия, Германия, Великобритания, Ирландия, Польша, Швеция, Финляндия. Азия: Монголия, Япония. Россия: сев., сев.-зап., центр, вост., Сибирь, Дальний Восток. Для ЦЧР указывается впервые.

6. *Calliphora uralensis* Villeneuve, 1922

Calliphora turanica Rohdendorf, 1926; *Calliphora pseudoerythrocephala* Kramer, 1928.

Литература: Грунин, 1970 а; Greenberg, 1971, 1973; Gregor, 1986; Schumann, 1963, 1965, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора»; Усманский бор: Воронежский заповедник, кордон «Веневитиново»; Хреновской бор: кордон «Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; агроценозы «Каменная

степь»; окр. г. Павловска; окр. г. Воронежа; г. Воронеж; г. Анна; г. Бобров; урочище «Мордва»; пос. Рамонь; пос. Сомово; пос. Дубовка; Хоперский заповедник и др. пункты; стены домов, туалеты, мусорные ящики, поляны в лесу, растения, трупы и фекалии животных, 198 самок, 172 самца.

Биология, экология: Личинки: сапро-, копро-, некрофаги. Имаго: сапро-, копро-, некрофаги, отмечены на цветках растений. Синантропный вид. Время лёта: март-ноябрь. Зимует в фазе имаго. Вид имеет эпидемиологическое значение как переносчик кишечных и других инфекций.

Распространение: Зап. Европа, Гренландия, Великобритания, Ирландия. Азия: Монголия, Китай. Россия: вся территория. Очень обычный вид. В ЦЧР встречается повсеместно, значительно чаще других видов рода *Calliphora*.

7. *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830

Musca erythrocephala Meigen, 1826; *Calliphora littoralis* Robineau-Desvoidy, 1830; *Calliphora spitzbergensis* Robineau-Desvoidy, 1830; *Calliphora monspeliaca* Robineau-Desvoidy, 1830; *Calliphora musca* Robineau-Desvoidy, 1830; *Calliphora nana* Robineau-Desvoidy, 1830; *Calliphora scutellata*, Macquart, 1834; *Musca thuscia* Walker, 1849; *Calliphora insidiosa* Robineau-Desvoidy, 1863.

Литература: Сухова, 1950, 1951; Сычевская, 1959; Грунин, 1970а; Haddow, Thomson, 1937; Zumpt, 1965; Nuorteva, Auvinen, 1968; Hicks, 1970; Greenberg, 1971, 1973; Gregor, 1986; Schumann, 1963, 1965, 1986; Rognes, 1991; и др.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора»; Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд. «Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; агроценозы «Каменная степь»; окр. г. Павловска; окр. г. Воронежа; г. Воронеж; г. Анна; г. Бобров, урочище «Мордва»; пос. Рамонь; пос. Сомово; пос. Дубовка; Хоперский заповедник и др. пункты; стены домов, туалеты, мусорные ящики, поляны в лесу, растения, трупы и фекалии животных, 163 самца, 127 самок.

Биология, экология: Личинки: некро-, сапро-, копрофаги. Имаго: сапро-, копро-, некрофаги, отмечены на цветках растений. Имаго обнаружены в гнездах птиц. Синантропный вид. Время лёта: март-ноябрь. Зимует в фазе имаго. Вид имеет эпидемиологическое значение как переносчик кишечных и других инфекций. Способен вызывать факультативные тканевые миазы у птиц, млекопитающих животных, человека.

Распространение: Западная Европа: вся территория. Азия: Саудовская Аравия, Китай, Монголия, Япония. Неарктика. Россия: вся территория. Очень обычный вид. В ЦЧР встречается повсеместно.

8. *Calliphora vomitoria* Linnaeus, 1758

Musca vomitoria Linnaeus, 1758; *Musca carnaria* Scopoli, 1763; *Musca caerulea* De Geer, 1776; *Musca carnivora* Fabricius, 1794; *Calliphora brunibarbis* Robmeau-Desvoidy, 1830; *Calliphora fulvibarbis* Robmeau-Desvoidy, 1830; *Calliphora affinis* Macquart, 1835.

Литература: Сухова, 1950, 1951; Сычевская, 1959; Грунин, 1970 а; Haddow, Thomson, 1937; Zumpt, 1965; Hicks, 1970; Greenberg, 1971, 1973; Brinkmann, 1976; Nielsen, 1984 а, b; Gregor, 1986; Schumann, 1963, 1965, 1986; Rognes, 1991; и др.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора»; Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд. «Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; агроценозы «Каменная степь»; окр. г. Павловска; окр. г. Воронежа; г. Воронеж; г. Анна; г. Бобров; урочище «Мордва»; пос. Рамонь; пос. Сомово; пос. Дубовка; Хоперский заповедник и др. пункты; стены домов, туалеты, мусорные ящики, поляны в лесу, растения, трупы и фекалии животных, 104 самца, 120 самок.

Биология, экология: Личинки: сапро-, копро-, некрофаги. Имаго: сапро-, копро-, некрофаги, отмечены на цветках растений. Имаго обнаружены в гнездах птиц. Синантропный вид. Время лёта: апрель-октябрь. Зимует в стадии личинки. Имеет эпидемиологическое значение как переносчик кишечных и других инфекций. Способен вызывать факультативные тканевые миазы у млекопитающих.

Распространение: Западная Европа: вся территория. Азия: Афганистан, Китай, Монголия, Япония. Неарктика. Россия: вся территория. Очень обычный вид. Встречается реже двух предыдущих видов. В ЦЧР встречается повсеместно.

Cynomya Robineau-Desvoidy, 1830

9. *Cynomya mortuorum* Linnaeus, 1761

Musca mortuorum Linnaeus, 1761; *Musca chrysocephala* De Geer, 1776.

Литература: Грунин, 1970 а; Hicks, 1970; Itamies, Koskela, 1980; Gregor, 1986; Schumann, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора»; Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд. «Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; агроценозы «Каменная степь»; окр. г. Павловска; окр. г. Воронежа; г. Воронеж; г. Анна; г. Бобров; уроч. «Мордва»; пос. Рамонь; пос. Сомово; пос. Дубовка; Хоперский за-

поведник и др. пункты; цветущие растения, поляны в лесу, трупы животных, разлагающаяся органика, 74 самки, 8 самцов.

Биология, экология: Личинки: сапро-, некрофаги. Имаго: копро-, некрофаги, отмечены на цветках растений. Имаго обнаружены в гнездах птиц. Холодолобивый. Время лёта: март-ноябрь. Способен вызывать факультативные тканевые миазы у млекопитающих.

Распространение: Западная Европа: вся территория. Гренландия. Азия: Китай, Монголия. Россия: вся территория. Обычный вид. В ЦЧР встречается повсеместно.

Lucilia Robineau-Desvoidy, 1830

10. Lucilia bufonivora Moniez, 1876

Литература: Грунин, 1970 а; Brumpt, 1934; Zumpt, 1965; Gregor, 1986; Schumann, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Усманский бор: Воронежский заповедник, ольшаник вблизи водоема, 7 личинок на чесночнице и остромордой лягушке, август, 1995, выведены 5 самок, 2 самца; Усманский бор: корд. «Веневитиново», 26 июля 1997 г., 5 личинок на чесночнице, выведены 3 самца и 1 самка.

Биология, экология: Личинки: облигатные паразиты амфибий. Хозяева в результате паразитирования погибают. Имаго: некро-, сапрофаги, отмечены на цветках растений. Влаголюбивый вид. Время лёта: май-сентябрь. Зимует в фазе имаго.

Распространение: Западная Европа: вся территория. Сев. Африка. Азия: Китай. Россия: на сев. до Архангельской обл., Новосибирская обл., Красноярский край. Редкий вид. Для ЦЧР указывается впервые.

11. Lucilia silvarum Meigen, 1826

Musca silvarum Meigen, 1826.

Литература: Ерунин, 1970а; Hall, 1948; James, 1970; Gregor, 1986; Schumann, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Хоперский заповедник, в лесу на фекалиях, 22–25 мая 1992, 3 самца; Шипов лес, на зонтичных, поляна в лесу, 22 мая – 17 июля 1977, 2 самки, 9 самцов; Усманский бор: корд. «Веневитиново», фекалии человека, дорога в лесу, растения, гнездо с брошенными птичьими яйцами, май 1992, 13 самок, 4 самца; Усманский бор: Воронежский заповедник, фекалии собаки, труп лягушки, цветки лука репчатого, череда, разнотравье, май 1992, июнь – август 1994, 16 самцов, 20 самок; окр. г. Воронеж, берег водохранилища, 16–22 июня 1992, 4 самки; г. Павловск, пус-

тырь с разнотравьем, 6 июля 1978, 3 самки; Савальское лесничество, поляна в лесу, берег пруда, на рыбе, июнь – июль 1993, 9 самок, 4 самца.

Биология, экология: Личинки: некро-, сапрофаги, факультативные паразиты амфибий. Имаго: копро-, сапро-, некрофаги. Синантропный вид. Имеет эпидемиологическое значение. Время лёта: май-октябрь.

Распространение: Западная Европа: вся территория. Сев. Африка. Неарктика. Азия: Китай, Монголия, Япония. Россия: вся территория, кроме севера. Обычный вид. В ЦЧР встречается повсеместно.

12. Lucilia ampullacea Villeneuve, 1922

Lucilia flavipennis Kramer, 1917; Lucilia krameri Seguy, 1925; Lucilia laoshanensis Quo, 1952.

Литература: Ерунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Nielsen, Nielsen, Walhovd, 1978; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: окр. г. Воронежа, сосновый бор, 24 августа 1966, 1 самец (Скуфьин, Хицова, 1978); Усманский бор: корд. «Веневитиново», поляна в лесу, июль 1993, 2 самки.

Биология, экология: Личинки: некро-, копрофаги, факультативные паразиты амфибий; отмечены на цветках растений. Имаго: сапро-, копро-, некрофаги. Лесной вид. Способен вызывать факультативные тканевые миазы у млекопитающих. Время лёта: май–сентябрь.

Распространение: Австралия. Ориентальная обл. Япония. Россия: Ленинградская обл., Украина, Ерузия, Дальний Восток (включительно Курильские о-ва), Саяны. В европейской части ареала редок, в вост. части – обычен. Впервые отмечен нами в Усманском бору Воронежской области.

13. Lucilia caesar Linnaeus, 1758

Musca caesar Linnaeus, 1758; Musca cadaverina Linnaeus, 1758; Musca splendida Meigen, 1826; Lucilia azurea Robineau-Desvoidy, 1830; Lucilia lepida Robineau-Desvoidy, 1830; Lucilia albiceps Meigen, 1838; Somomya jeddensis Bigot, 1877; Lucilia angustifrons Townsend, 1908.

Литература: Ерунин, 1970 а; Hicks, 1970; Скуфьин, Хицова, 1978; Zumpt, 1965; Brinkmann, 1976; Nielsen, Nielsen, Walhovd, 1978; Nielsen, 1984а, б; Gregor, 1986; Schumann, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Усманский бор: корд. «Веневитиново», поляна в лесу, 7–23 июня 1992, 2 самца; пос. Краснолесный, на черede вблизи дома, 12 августа 1994, 1 самец; пос. Краснолесный, на трупе лягушки, 6 июля 1994, 2 самки; Шипов лес, опушка леса, на зонтичных, июнь-июль 1977, 9 самок, 6 самцов; Хоперский заповедник, берег р. Хопер, 20–22 мая 1992,

5 самцов, 1 самка; Хреновской бор: корд. «Вислый», на трупах грызунов, 5 июля 1992, 4 самки, 1 самец; урочище «Мордва», на трупах грызунов, 29 июня 1992, 2 самки, 3 самца.

Биология, экология: Личинки: сапро-, копро-, некрофаги, факультативные паразиты млекопитающих, человека. Имаго: некро-, копро-, сапрофаги, отмечены на цветках растений. Имаго обнаружены в гнездах птиц. Синантропный вид. Имеет эпидемиологическое значение. Лесной, светолюбивый. Время лёта: апрель–октябрь.

Распространение: Западная Европа: Англия, Франция, Германия. Неарктика. Россия: вся территория по Дальний Восток включительно, кроме севера. Обычный вид. В ЦЧР встречается повсеместно.

14. *Lucilia illustris* Meigen, 1826

Musca illustris Meigen, 1826; *Musca parvula* Meigen, 1826; *Musca equestris* Meigen, 1826; *Phaenicia azurea* Robineau-Desvoidy, 1863; *Calliphora simulatrix* Pandelle, 1896.

Литература: Грунин, 1970 а; Hicks, 1970; Скуфьин, Хицова, 1978; Laitinen, Nuorteva, Renkonen, 1970; Brinkmann, 1976; Nielsen, Nielsen, Walhovd, 1978; Nielsen, 1984 а, b; Schumann, 1986; Zumpt, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора», окр. Воронежа, дубовый лес, июль–август, 1975, 4 самца (Скуфьин, Хицова, 1978); Хоперский заповедник, поляна в лесу, май 1992, 2 самки; Савальское лесничество, на экскрементах в лесу, 4 самки, 1 самец; Усманский бор: Воронежский заповедник, поляна в лесу, 3 самца.

Биология, экология: Личинки: некро-, сапро-, копрофаги. Имаго: некро-, сапро-, копрофаги, отмечены на цветках растений. Имаго обнаружены в гнездах птиц. Синантропный вид. Имеет эпидемиологическое значение. Солнцелюбивый. Время лёта: апрель–октябрь. Способен вызывать факультативные тканевые миазы у позвоночных животных и человека.

Распространение: Западная Европа, Финляндия. Азия: Китай, Япония. Неарктика. Австралия. Ориентальная обл. Россия: вся территория, включая Красноярский край, Чукотку (за Полярным кругом). Обычный вид. Впервые отмечен нами в Хоперском заповеднике, в Савальском лесничестве, в Усманском бору Воронежской области.

75. *Lucilia pilosiventris* Kramer, 1910

Литература: Скуфьин, Хицова, 1978; Грунин, 1970 а; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: пос. Рамонь, на посеве гороха вблизи леса, 20 июня 1968, 1 самец (Скуфьин, Хицова, 1978).

Биология, экология: Личинки: неизвестны. Имаго: копро-, некрофаги, отмечены на цветках растений. Теплолюбивый, ксерофильный вид. Время лёта: май–сентябрь.

Распространение: Западная Европа: Австрия, Чехословакия, Германия, Франция, Венгрия. Азия: Китай. Россия: европейская часть, Казахстан. Редкий вид.

16. *Lucilia regalis* Meigen, 1826

Musca regalis Meigen, 1826; *Calliphora longilobata* Pandelle, 1896.

Литература: Грунин, 1970 а; Gregor, 1986; Schumann, 1986; Rognes, 1991.

Изученный материал: Шипов лес, 22 июля 1977, поляна в лесу, 2 самки (Недобежкина).

Биология, экология: Личинки: неизвестны. Имаго: сапро-, копрофаги, отмечены на цветках растений. Время лёта: май–сентябрь.

Распространение: Западная Европа: Англия, Норвегия, Дания, Швеция, Финляндия, Германия, Франция, Албания, Чехословакия, Венгрия, Италия, Польша, Венгрия. Азия: Китай, Монголия. Россия: центр и юг европейской части, Казахстан. Редкий вид.

17. *Lucilia richardsi* Collin, 1926

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Nuorteva, 1959; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора», на валериане, 5 июля 1967, 4 самца; окр. Воронежа, на торилисе японском, 7 августа 1965, 3 самца; с. Вязенка Лискинского района, 1 самец (Скуфьин, Хицова, 1978); Шипов лес, июнь–июль 1977, на зонтичных, поляна в лесу, 3 самца, 4 самки; Усманский бор: Воронежский заповедник, разнотравье, 25 августа 1992, 2 самки; труп лягушки, август 1994, 1 самка; поляна в лесу, август 1995, 2 самца; г. Павловск, пустырь с разнотравьем, 6 июля 1978, 1 самка.

Биология, экология: Личинки: неизвестны. В Финляндии известен случай миазы, вызванный личинками этого вида у козодоя *Caprimulgus europaeus*. Имаго: некро-, копро-, сапрофаги, отмечены на цветках растений. Время лёта: май–сентябрь.

Распространение: Западная Европа: Великобритания, Норвегия, Дания, Швеция, Германия, Франция, Австрия, Албания, Финляндия, Польша, Чехословакия, Италия. Россия: европейская часть, Закавказье. Редкий вид. Впервые отмечен нами в Шиповом лесу, в Острогжском и Лискинском районах Воронежской области.

18. *Lucilia sericata* Meigen, 1826

Musca sericata Meigen, 1826; *Musca nobilis* Meigen, 1826; *Lucilia modesta* Robineau-Desvoidy, 1830; *Lucilia pubescens* Robineau-Desvoidy, 1830; *Lucilia calida* Robineau-Desvoidy, 1830; *Musca tegularia* Wiedemann, 1830; *Musca chloris* Haliday, 1833; *Muscaprumosa* Meigen, 1838; *Lucilia lagyra* Walker, 1849; *Lucilia latifrons* Schiner, 1862; *Phaenicia concinna* Robineau-Desvoidy, 1863; *Lucilia frontalis* Loew in Brauer and Bergenstamm, 1891.

Литература: Скуфьин, Хицова, 1978; Грунин, 1970а; MacLeod, 1937, 1943; Haarlov, 1961; Greenberg, 1984; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора», Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд. «Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; агроценозы «Каменная степь», окр. г. Павловска; окр. г. Воронежа; г. Воронеж; г. Анна, г. Бобров, уроч. «Мордва», пос. Рамонь, пос. Сомово, пос. Дубовка, Хоперский заповедник и др. пункты; туалеты, мусорные ящики, дороги, поляны в лесу, растения, трупы и фекалии животных, 32 самца, 19 самок.

Биология, экология: Личинки: некро-, копро-, сапрофаги. Имаго: некро-, сапро-, копрофаги. Теплолюбивый, ксерофильный. Синантропный вид. Имеет эпидемиологическое значение. Способен вызывать факультативные тканевые миазы у позвоночных животных. Время лёта: май-октябрь.

Распространение: Все части Палеарктического региона. Южная Америка. Новая Зеландия. Очень обычный вид. В ЦЧР встречается повсеместно.

19. *Melinda cognata* Meigen R.-D., 1830

Musca cognata Meigen, 1830; *Musca caerulea* Meigen, 1826; *Onesia viridicyanea* Robineau-Desvoidy, 1830; *Musca anthracina* Meigen, 1838.

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: окр. Воронежа, на лугу у р. Усмани, 29 июня 1956, 1 самец (Скуфьин, Хицова, 1978); Хреновской бор: корд. «Вислый», берег р. Битюг, июль 1992, 2 самки.

Биология, экология: Личинка: паразит наземных моллюсков. Имаго: отмечены на цветках растений. Гигрофильный вид. Гелиобионт. Время лёта: март-октябрь.

Распространение: Западная Европа: Австрия, Албания, Бельгия, Дания, Венгрия, Болгария, Швейцария, Чехословакия, Германия, Италия, Норвегия, Польша, Румыния, Швеция, Испания, Финляндия, Югославия. Сев.

Африка: Марокко. Россия: сев.-зап., центр, юг европейской части; Казахстан; Ср. Азия. Обычный вид. Впервые отмечен нами в Хреновском бору Воронежской области.

ПОДСЕМЕЙСТВО PHORMIINAE

Phormia Robineau-Desvoidy, 1830

20. *Phormia regina* Meigen, 1826

Musca regina Meigen, 1826; *Musca thalassina* Meigen, 1826; *Phormia cuprea* Robineau-Desvoidy, 1830; *Phormia fulvifacies* Robineau-Desvoidy, 1830; *Phormia vittata* Robineau-Desvoidy, 1830; *Phormia squalens* Robineau-Desvoidy, 1830; *Musca accinta* Wiedemann, 1830; *Somomyia lucens* Robineau-Desvoidy, 1830; *Phormia aurisquama* Villeneuve, 1830.

Литература: Грунин, 1970 а; Hicks, 1970; Скуфьин, Хицова, 1978; Hall, 1948; Zumpt, 1965; Gregor, 1986; Hall, Anderson, Clark, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора»; Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд. «Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; агроценозы «Каменная степь»; окр. г. Павловска, окр. г. Воронежа, г. Воронеж, г. Анна, г. Бобров, урочище «Мордва», пос. Рамонь, пос. Сомово, пос. Дубовка, Хоперский заповедник и др. пункты; стены домов, туалеты, мусорные ящики, поляны в лесу, растения, трупы и фекалии животных, 38 самцов, 19 самок.

Биология, экология: Личинки: некро-, копро-, сапрофаги. Имаго: копро-, некро-, сапрофаги, отмечены на цветках растений. Имаго обнаружены в гнездах птиц. Синантропный вид. Имеет эпидемиологическое значение. Способен вызывать факультативные тканевые миазы у млекопитающих животных, человека. Время лёта: апрель-сентябрь.

Распространение: Все части Палеарктического региона. Неарктика. Россия: повсеместно, кроме севера. Обычный вид.

Protocalliphora Hough, 1899

21. *Protocalliphora azurea* Fallen, 1817

Musca azurea Fallen, 1817; *Phormia caerulea* Robineau-Desvoidy, 1830; *Musca sordida* Zetterstedt, 1838; *Lucilia dispar* Dufour, 1845

Литература: Грунин, 1970 а; Hicks, 1970; Скуфьин, Хицова, 1978; Труфанова, 1996; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: г. Калач (Скуфьин, Хицова, 1978); заповедник «Галичья Гора»; Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд. «Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничес-

ство; агроценозы «Каменная степь»; окр. г. Павловска; окр. г. Воронежа; г. Воронеж; г. Анна; г. Бобров; урочище «Мордва»; пос. Рамонь; пос. Сомово; пос. Дубовка; Хоперский заповедник и др. пункты; в подстилке птичьих гнезд, на птенцах, июнь–сентябрь 1989–1996, более 3500 личинок и пупариев, выведено 28 самок, 37 самцов.

Биология, экология: Личинки: облигатные паразиты птиц, гематофаги, нидиколы; сапрофаги. Имаго: отмечены на цветках растений. Гелиобионт. Время лёта: апрель–сентябрь.

Распространение: Все части Палеарктического региона. Обычный вид. В ЦЧР впервые отмечен нами в Липецкой области (запов. «Галичья Гора»), в Воронежской области (Усманский и Хреновской бор, Хоперский заповедник, Терновский, Острогожский, Аннинский районы).

22. *Protocalliphoradistincta Grunin, 1966*

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Schumann, 1986.

Изученный материал: Таловская степь, 3 июля 1921, 1 самец (Грунин, 1970).

Биология, экология: Личинки: облигатные паразиты птиц, гематофаги, нидиколы. Имаго: неизвестны.

Распространение: Россия: центр европейской части, Западная Сибирь. Казахстан. Редкий вид. В ЦЧР отмечен в Таловской степи Воронежской области.

23. *Protocalliphorapeusi Gregor et Povolny, 1959*

Литература: Скуфьин, Хицова, 1978; Schumann, 1986.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора», на зонтичных, 4 июля 1956, 1 самка (Скуфьин, Хицова, 1978).

Биология, экология: Личинки: облигатные паразиты птиц, гематофаги, нидиколы. Имаго: неизвестны.

Распространение: Западная Европа: Австрия, Чехословакия, Германия, Франция, Испания, Греция, Польша, Румыния. Редкий вид. Россия: центр европейской части.

Protophormia Townsend, 1908

24. *Protophormia terraenovae Robineau-Desvoidy, 1830*

Phormia terraenovae Robineau-Desvoidy, 1830; Musca groenlandica Zetterstedt, 1838; Phormia nigripalpis Robineau-Desvoidy, 1863; Phormia corusca Robineau-Desvoidy, 1863.

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Hall, 1948; Nuorteva, 1959, 1987; Zumpt, 1965; Hicks, 1970; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Заповедник «Галичья гора»; Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд.

«Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; агроценозы «Каменная степь»; окр. г. Павловска; окр. г. Воронежа; г. Воронеж; г. Анна; г. Бобров; уроч. «Мордва»; пос. Рамонь; пос. Сомово; пос. Дубовка; Хоперский заповедник и др. пункты; стены домов, туалеты, мусорные ящики, поляны в лесу, растения, трупы и фекалии животных, 42 самки, 29 самцов.

Биология, экология: Личинки: некро-, сапрофаги. Имаго: некро-, копро-, сапрофаги, отмечены на цветках растений. Имаго обнаружены в гнездах птиц. Синантропный вид. Имеет эпидемиологическое значение. Способен вызывать факультативные тканевые миазы позвоночных животных. Привлекается человеческими трупами, что имеет значение для судебной экспертизы. Время лёта: апрель–октябрь. Зимует как в стадии имаго, так и в стадии личинки.

Распространение: Все части Палеарктического региона, Неарктика. Россия: повсеместно. Обычный вид.

Trypocalliphora Peus, 1960

25. *Trypocalliphora braueri Hendel, 1901*

Avihospita braueri Hendel, 1901; Calliphora nidicola von Heyden in Nowicki, 1868; Trypocalliphordindneri Peus, 1960; Trypocalliphora compacta Grunin, 1966.

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Усманский бор: июль 1990, гнездо большой синицы, 10 пупариев, июль 1992, гнездо большой синицы, 6 пупариев, июль 1993, гнездо мухоловки-пеструшки, 6 пупариев, май 1993, гнездо обыкновенного скворца, 5 пупариев, май 1994, гнездо обыкновенного скворца, 8 пупариев; заповедник «Галичья Гора», июль 1990, гнездо обыкновенной сороки, 10 пупариев; урочище «Мордва», июль 1992, гнездо вертишейки, 16 пупариев.

Биология, экология: Личинки: тканевые облигатные паразиты птиц. Имаго: отмечены на цветках растений. Гелиобионт. Время лёта: май–август.

Распространение: Западная Европа: Австрия, Чехословакия, Германия, Норвегия, Финляндия. Россия: сев., центр, юг европейской части; Зап. Сибирь; Дальний Восток. Неарктика: Канада. Впервые указывается для ЦЧР. Редкий вид.

ПОДСЕМЕЙСТВО POLLENIINAE

Pollenia Robineau-Desvoidy, 1830

26. *Pollenia atramentaria Meigen, 1826*

Musca atramentaria Meigen, 1826; Musca nigrina Meigen, 1838; Pollenia levis Rondani, 1862.

Литература: Грунин, 1970 а; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Хоперский заповедник, 21 мая 1992 г., 1 самка, урочище «Мордва», 4 июля 1992 г., 1 самка.

Биология, экология: Личинки: неизвестны. Имаго: отмечены на цветках растений. Гелиобионт. Время лёта: апрель–октябрь.

Распространение: Западная Европа: Австрия, Чехословакия, Германия, Франция, Италия, Польша, Румыния. Сев. Африка: Алжир. Неарктика. Россия: зап., центр, юг европейской части; Закавказье. Впервые указывается для ЦЧР. Редкий вид.

27. *Pollenia intermedia* Macquart, 1835

Pollenia labialis Robineau-Desvoidy, 1863; *Pollenia excarinata* Wainwright, 1940; *Pollenia vagabunda* Seguy, 1941.

Литература: Грунин, 1970 а; Скуфьин, Хицова, 1978; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Усманский бор: корд. «Веневитиново», на стене дома, 12 августа 1993, 1 самец; Шипов лес, на зонтичных, 15 июня 1977, 1 самец.

Биология, экология: Личинки: сапрофаги. Имаго: копро-, некро-, сапрофаги, отмечены на цветках растений. Время лёта: июнь–август.

Распространение: Западная Европа: Австрия, Албания, Чехословакия, Германия, Франция, Великобритания, Венгрия, Польша, Румыния, Финляндия. Сев. Африка: Алжир. Россия: центр, юг европейской части. Впервые указывается для ЦЧР. Редкий вид.

28. *Polleniapallida* Rohdendorf, 1926

Pollenia carinala Wainwright, 1940

Литература: Грунин, 1970 а; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Шипов лес, на зонтичных, 15 июня 1977, 1 самка (Недобежкина).

Биология, экология: Личинки: неизвестны. Имаго: отмечены на цветках растений. Лесостепной вид. Гелиобионт. Время лёта: июнь–сентябрь.

Распространение: Западная Европа: Албания, Чехословакия, Бельгия, Франция, Великобритания, Венгрия, Польша, Румыния. Россия: юг европейской части. Средняя Азия. Казахстан. Узбекистан. Киргизия. Впервые указывается для ЦЧР. Редкий вид.

29. *Pollenia rudis* Fabricius, 1794

Musca obscura Bigot, 1888

Литература: Грунин, 1970 а; Hicks, 1970; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора», Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд. «Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; агроценозы «Каменная степь»; окр. г. Павловска; окр. г. Воронежа; г. Воронеж; г. Анна; г. Бобров; урочище «Мордва»; пос. Рамонь; пос. Сомово; пос. Дубовка; Хоперский заповедник и др. пункты; стены и окна домов, поляны в лесу, растения, берег реки, 45 самцов, 38 самок.

Биология, экология: Личинки: сапрофаги, облигатные паразиты дождевых червей. Имаго: некро-, копро-, сапрофаги, отмечены на цветках растений. Имаго обнаружены в гнездах птиц. Холодолюбивый, влаголюбивый вид. Гелиобионт. Время лёта: март–октябрь.

Распространение: Все части Палеарктического региона. Неарктика. Ориентальная область. Очень обычный вид. В ЦЧР встречается повсеместно.

30. *Pollema dasypoda* Portschinsky, 1881

Литература: Скуфьин, Хицова, 1978; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора», И августа 1965, 1 самец (Скуфьин).

Биология, экология: Личинки: неизвестны. Имаго: отмечены на цветках растений. Теплолюбивый, ксерофильный. Время лёта: март–октябрь.

Распространение: Западная Европа: Бельгия, Чехословакия, Германия, Венгрия, Польша, Румыния. Россия: центр, юг европейской части; Закавказье; Средняя Азия. Азия: Сирия, Арабские государства, Ливан. Впервые указывается для ЦЧР. Редкий вид.

31. *Pollema varia* Meigen, 1826

Литература: Грунин, 1970 а; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Хреновской бор: корд. «Вислый», берег р. Битюг, июнь 1993, 2 самки.

Биология, экология: Личинки: сапрофаги. Имаго: копро-, некро-, сапрофаги. Время лета: апрель–сентябрь.

Распространение: Западная Европа: вся территория. Россия: сев., сев.-зап., центр, юг европейской части. Впервые указывается для ЦЧР. Редкий вид.

32. *Pollema vespillo* Fabricius, 1794

Musca vespillo Fabricius, 1794; *Chaetopollenia moravica* Jacentkovsky, 1941.

Литература: Грунин, 1970 а; Gregor, 1986; Schumann, 1986.

Изученный материал: Заповедник «Галичья Гора», Усманский бор: Воронежский заповедник, корд. «Веневитиново»; Хреновской бор: корд.

«Вислый»; Шипов лес; Савальское лесничество; окр. г. Воронежа; г. Воронеж, г. Анна; г. Бобров; уроч. «Мордва»; пос. Рамонь; пос. Сомово; Хоперский заповедник и др. пункты; стены и окна домов, поляны в лесу, растения, 22 самки, 30 самцов.

Биология, экология: Личинки: неизвестны. Имаго: копро-, некро-, сапрофаги. Холодолобивый, гигрофильный вид, гелиобионт. Время лёта: март–октябрь.

Распространение: Западная Европа: вся территория. Сев. Африка: Марокко. Россия: сев., сев.-зап., центр, юг европейской части. Очень обычный вид. В ЦЧР встречается повсеместно.

Всего в Среднем Подонье отмечено 32 вида каллифорид, восемь из которых указываются впервые (*Calliphora subalpina* Ringdahl, *Lucilia bufonivora* Moniez, *Lucilia regalis* Meigen, *Trypocalliphora braueri* Hendel, *Pollenia intermedia* Meigen, *Pollenia atramentaria* Meigen, *Pollenia pallida* Rohdendorf, *Pollenia varia* Meigen).

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 *Protocalliphora* представлен тремя видами, а из остальных пяти родов выявлено только по одному виду.

Почти все обнаруженные виды (кроме родов *Protocalliphora*, *Trypocalliphora*, *Bellardia*, *Melinda* и некоторых видов *Pollenia*) относятся к видам с широкой диетой, т.е. являются схизофагами. Развиваясь на трупах животных и в экскрементах, личинки этих видов способствуют минерализации органических остатков и переводу их в форму, доступную для использования растениями.

Среди каллифорид Среднего Подонья 28 % видов – синантропы, т.е. они являются утилизаторами остатков органики в условиях проживания человека. Основу синантропного комплекса составляют такие виды как *Calliphora vicina*, *C. uralensis*, *C. vomitoria*, *Lucilia sericata*, *L. illustris*, *L. caesar*, *Phormia regina*, *Protophormia terraenovae*.

Синантропные виды обычны как в городах, так и в сельской местности, причем в сельской местности они встречаются в значительных количествах как вблизи человеческого жилья, так и в условиях дикой природы.

Взрослые мухи питаются на цветках, разлагающихся органических веществах, фекалиях. В условиях городов они обычны вблизи мусорных ящиков, около помойных ям, в особенности с гниющими мясными отбросами, а также в больших количествах встречаются в местах открытой

продажи продуктов питания (мяса, рыбы, фруктов, пива и т.п.), попадают и в закрытые помещения торговой сети по продаже продуктов питания.

В сельской местности мухи в массовых количествах встречаются на бойнях, внутри и около уборных, вблизи животноводческих ферм, в местах открытой продажи мясных и других продуктов питания; попадают они на огородах и в садах на гниющих овощах и фруктах.

Личинки развиваются в мясных отбросах на бойнях, кухонных отходах, в навозе и фекалиях. В сельской местности основным местом выплода мух является навоз домашних животных, а наиболее привлекателен для откладки яиц – свиной навоз. Коровий и, особенно, конский навоз – менее привлекательны.

В связи с наличием мест выплода синантропными видами каллифорид особенно интенсивно заселяются животноводческие фермы: помещения для скота, кормушки, территория вокруг помещений, навозохранилища. Внутри помещений для скота местами выплода являются скопления навоза в расщелинах полов, в углах загонов свиней и телят, под полом, в различных выбоинах, под кормушками и даже в кормушках. Садятся мухи на животных редко, в основном на тех, поверхность тела которых загрязнена пометом, мочой или кормом. Особенно много мух скапливается на наружных стенах построек с солнечной стороны, в свалках навоза.

В естественных биоценозах *Calliphoridae* одна из основных групп насекомых, участвующих в процессах деструкции и утилизации органики трупов животных. К некрофагам относится 37,5 % каллифорид Среднего Подонья. Мухи этой группы, особенно виды родов *Calliphora*, *Lucilia*, *Protophormia*, находятся среди первых насекомых, посещающих трупы самых разнообразных позвоночных животных.

Некрофагия отмечена у целого ряда каллифорид как в личиночной стадии, так и на стадии имаго. Так среди каллифорид Среднего Подонья личиночная некрофагия отмечена для 12 видов: *C. subalpina*, *C. vicina*, *C. uralensis*, *C. vomitoria*, *Cup. mortuorum*, *L. silvarum*, *L. caesar*, *L. ampullacea*, *L. illustris*, *L. sericata*, *Ph. regina*, *Pr. terraenovae*. У 18 видов некрофагия отмечена на стадии имаго: *C. subalpina*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *C. vomitoria*, *L. sericata*, *L. silvarum*, *L. bufonivora*, *L. richardsi*, *L. ampullacea*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. pilosiventris*, *Ph. regina*, *Pr. terraenovae*, *P. intermedia*, *P. radis*, *P. varia*, *P. vespillo*.

Трупы посещают как самцы, так и самки. Самцы и часть самок питаются разлагающейся органикой трупов, самки же, в основном, откладывают на трупы яйца. Наиболее активно самки откладывают яйца в пер-

вые дни после смерти животного. Личинки появляются из отложенных яиц спустя сутки после откладки. Развитие личинок в трупе продолжается от 5 до 14 дней. Окукливание происходит в почве на небольшом расстоянии от трупа (до 1 метра).

На трупах мелких грызунов в степных ценозах (в порядке убывания обилия) оказались такие виды как *C. vicina*, *Суп. mortuorum*, *L. illustris*, в лесных ценозах – *L. silvarum*, *L. caesar* (Хицова, Труфанова, Коломоец, 1993).

К факультативным миазообразователям относятся 31,3 % каллифорид Среднего Подонья (*C. vicina*, *C. vomitoria*, *C. mortuorum*, *L. silvarum*, *L. ampullacea*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. sericata*, *Ph. regina*, *Pr. terraenovae*,), остальные 59,4 % включают наряду с паразитическими (*B. agilis*, *B. obsoleta*, *L. bufonivora*, *M. cognata*, *Pr. peusi*, *Pr. azurea*, *Pr. distincta*, *Tr. braueri*, *P. rudis*, *P. vespillo*) виды с неизвестной биологией.

По распределению имаго в природе (вне синантропных условий) достаточно четко выделяется группа преимущественно эвритопных видов с добавлением к ним очень небольшого числа стенотопных каллифорид. К последним мы относим *L. bufonivora*, виды рода *Bellardia*, некоторые виды рода *Pollenia*, приуроченные кувлажненным стациям. Однако, количественные учеты показали, что даже эвритопные виды проявляют разную тенденцию в предпочтении биотопов: так, в Усманском бору, в пойменно-луговых биотопах (в порядке убывания обилия) отмечены виды родов *Lucilia*, *Protophormia*, *Melinda*, а в степных участках – *Calliphora*, *Cynomya*, *Lucilia* (Труфанова, 1994; Труфанова, Хицова, 1997). Доля разных видов каллифорид в сборах в течение восьми лет (1990–1997 гг.) изменялась следующим образом. У *Calliphora vicina* она была достаточно высокой в 1991, 1995 и 1997 годах, составив по этим годам соответственно 16,3; 16,1 и 14,4 % от общего числа имаго каллифорид. Наименьшей она была в 1992 и 1996 годах, составив соответственно 7,3 и 7,1 % (рис. 2).

Наибольшая доля *Calliphora uralensis* зарегистрирована в 1990 году (20,5 %). В 1992 и 1996 годах она составила: 14,7 % и 16,2 %. В остальные годы доля мух этого вида колебалась незначительно, в пределах от 7,5 % (1995 г.) до 10,7 % (1997 г.).

Доля *Calliphora vomitoria* наиболее высокой была в 1990–1992 годах (13,4–17,3 %). В остальные годы наблюдений она изменялась от 5,9 % (1996 г.) до 9,1 % (1997 г.).

В целом, суммарная доля мух рода *Calliphora* была наиболее высокой в 1990 и 1991 годах: 46,2 % и 43,7 %, самой низкой – в 1993 году (23,2 %). В осталь-

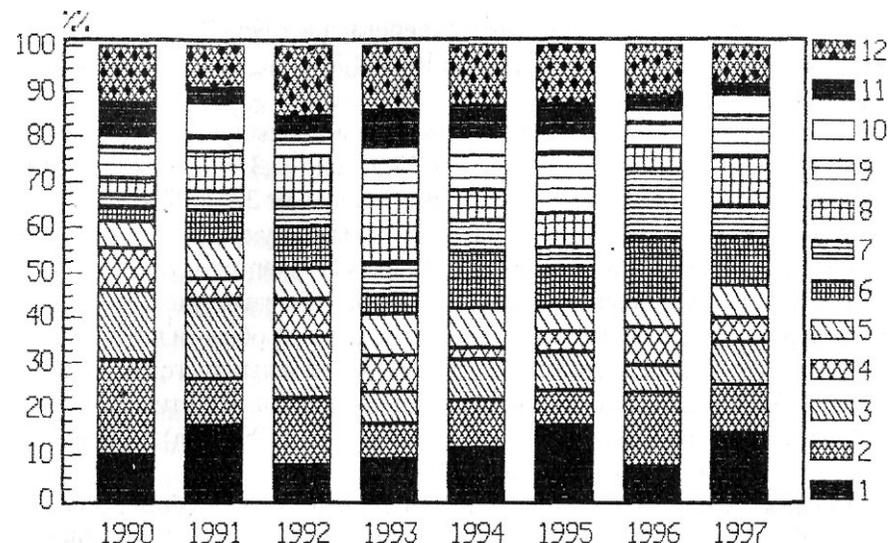


Рис. 2. Доля отдельных видов каллифорид в отловах в 1990–1997 гг. (пос. Краеннолесный)

1 – *Calliphoravicina*, 2 – *C. uralensis*, 3 – *C. vomitoria*, 4 – *Protophormiaterraenovae*, 5 – *Phormia regina*, 6 – *Pollenia radis*, 7 – *P. vespillo*, 8 – *Lucilia sericata*, 9 – *L. caesar*, 10 – *L. illustris*, 11 – *Cynomya mortuorum*, 12 – все другие каллифориды.

ные годы она характеризовалась относительно близкими показателями (35,4; 30,6; 32,2; 29,2; 34,2 %).

Доля мух *Lucilia sericata* была наиболее высокой в 1993 году, 14,9 %, низкой – в 1990 и 1996 годах: 4,0 % и 5,0 %. В остальные годы она изменялась незначительно, в пределах от 6,8 % до 11,1 %.

Доля мух *Lucilia caesar* наиболее высокой была – в 1995 году (13,4 %). В 1990, 1994 и 1997 годах – она приблизительно одинакова (6,6–8,8 %), а в 1991 году она снизилась до 3,5 %.

Увеличение и уменьшение доли мух *Lucilia illustris* отмечены в 1991 году (7,29 %) и 1992 году (1,6 %).

В целом, суммарная доля мух рода *Lucilia* была высокой в 1993, 1995 и 1997 годах (25,5 %; 24,9 %; 24,6 %). В остальные годы она изменялась от 13,0 % до 19,5 %.

Невысокой в годы наблюдений была доля *Phormia regina*, она изменялась от 5,4 % в 1995 году до 9 % в 1993 году.

Высокая доля *Pollenia radis* зарегистрирована в 1996 (13,9 %) и 1994 годах (12,9 %), а низкая – в 1990 (3,8 %) и 1993 (4,3 %) годах. В остальные годы она колебалась от 7,1 % до 10,7 %.

Высокая доля *Pollenia vespillo* также как и предыдущего вида наблюдалась в 1996 году (15,3 %), низкая - в 1990 году (2,3 %). Доля этого вида в сборах остальных лет наблюдений изменялась от 3,9 до 7,4 %.

Суммарная доля мух рода *Pollenia* достигла максимума в 1996 году (29,2 %) и минимума - в 1990 году. В отличие от данных П. Нуортевы (Nuorteva, 1969) по Финляндии, такой широко распространенный и обычный синантропный вид как *Protophormia terraenovae* в условиях Воронежской области не был многочисленным, его доля в сборах колебалась по отдельным годам от 2,6 % до 9,2 %. В Финляндии в отдельные годы доля этого вида достигала 53 %.

Доля *Synomya mortuorum* не превышала 8 % (1993 год), изменяясь в другие годы от 1,7 % (1997 г.) до 7,3 % (1990 г.).

В целом, заметной оказалась тенденция к снижению в сборах доли мух рода *Calliphora* (от 46,2 % до 35 %) за период наблюдений с 1990 по 1997 год. С другой стороны, сопоставляя суммарные доли мух рода *Calliphora* с такой синантропных мух другого рода (*Lucilia*) видим, что они пропорциональны: когда больше каллифор, меньше люцилий и наоборот. Возможно, это является следствием конкуренции из-за субстрата выплаживания.

§ 4.2. Географический анализ каллифорид Среднего Подонья

Привлечение сведений из литературы о распространении 32 видов каллифорид, отмеченных в Среднем Подонье, позволило выявить 10 типов ареалов, объединяемых в три группы: полирегиональную, голарктическую, палеарктическую (классификация типов ареала дана по К.Б. Городкову, 1984) (табл. 1). Ниже приведена их характеристика.

I. Полирегиональная группа включает 4 вида (*L. illustris*, *L. ampullacea*, *L. sericata*, *P. rudis*) (12,5 % от общего количества видов Среднего Подонья), ареалы которых охватывают несколько зоогеографических областей как в южной части Земного шара, так и в северной.

II. Голарктическая группа включает 11 видов (34,4 %). В этой группе выделены следующие типы ареалов:

1. Циркумпозональный, т.е. собственно голарктический, характерен для 7 видов (*C. uralensis*, *C. vicina*, *C. vomitoria*, *Syn. mortuorum*, *L. silvarum*, *Ph. regina*, *Pr. terraenovae*) (21,9 %).

2. Аркто-температным типом ареала обладает 1 вид (*T. braueri*) (3,1 %), распространенный от Арктики на севере, до Краснодарского края на юге.

3. Циркумтемператное распространение характерно для 1 вида (*L. caesar*) (3,1 %), ареал которого лежит в пределах умеренного пояса Палеарктики и Неарктики.

4. Субголарктический тип ареала характерен только для 1 вида: *P. atramentaria* (3,1 %).

5. Американско-европейским типом ареала обладает 1 вид *B. agilis* (3,1 %).

III. Палеарктическая группа включает 17 видов каллифорид (53,1 %). Для видов характерны следующие типы ареалов:

1. Транспалеарктический, охватывающий Северную Африку поизональный и азиадизъюнктивный ареалы имеют виды *Pr. azurea* и *B. obsoleta* соответственно (6,2 %).

2. Трансевразийский тип ареала характерен для четырех видов (12,5 %). Трансевразийский температурный ареал, охватывающий умеренный пояс Евразии, имеют два вида: *B. stricta* и *C. subalpina* (6,2 %). У вида *L. pilosiventris*, почти с таким же распространением как у предыдущих видов, наблюдается разрыв ареала в Азии (трансевразийский азиадизъюнктивный ареал) (3,1 %). Ареал *L. regalis* охватывает умеренный и субтропический пояса Евразии (трансевразийский температурно-субтропический) (3,1 %).

3. Западно-центральнопалеарктический тип ареала характерен для двух видов (6,2 %). Среди них широко западно-центральнопалеарктический ареал (*L. bufonivora*) (3,1 %) и евросибирский ареал (*P. distincta*) (3,1 %).

4. Западнопалеарктический тип ареала характерен для 9 видов (28,1 %). Виды с такими ареалами распространены в Европе, проникая иногда в Северную Африку. К ним относятся следующие ареалы: широко западнопалеарктический (*M. cognata*, *P. intermedia*, *P. pallida*, *P. vespillo*) (12,5 %), еврокавказский (*L. richardsi*) (3,1 %), широко европейский (*B. pandia*, *Pr. reusi*, *P. varia*) (9,4 %), еврокавказско-среднеазиатский (*P. dasypoda*) (3,1 %).

Среди каллифорид Среднего Подонья преобладают виды с палеарктическим (53,1 %) и голарктическим (34,4 %) распространением. Небольшую долю (12,5 %) составляют виды с полирегиональным распространением. Некоторые виды, возможно, имеют более широкие ареалы, что объясняется малочисленностью данных по некоторым регионам, в частности, по Сибири.

Таким образом, в настоящее время в Среднем Подонье отмечено 32 вида каллифорид, 8 из которых для данного региона указаны впервые. По количеству видовых таксонов доминирует род *Lucilia* (9 видов), близок к нему

Таблица 1

Распределение видов каллифорид по типам ареалов

Типы ареалов и группы типов	Виды каллифорид	% от общего числа видов
I. Полирегиональная группа	<i>L. illustris</i> , <i>L. sericata</i> , <i>L. ampullacea</i> , <i>P. rudis</i>	12,5
II. Голарктическая группа		34,4
1. Циркумпользональный тип	<i>C. uralensis</i> , <i>C. vicina</i> , <i>C. vomitoria</i> , <i>L. silvarum</i> , Суп. <i>mortuorum</i> , <i>Ph. regina</i> , <i>Pr. terraenovae</i>	21,9
2. Аркто-температный	<i>T. braueri</i>	3,1
3. Циркумтемператный	<i>L. caesar</i>	3,1
4. Субголарктический	<i>P. atramentaria</i>	3,1
5. Американско-европейский	<i>B. agilis</i>	3,1
III. Палеарктическая группа		53,1
1. Транспалеарктический тип		6,2
1.1. полизональный	<i>Pr. azurea</i>	3,1
1.2. азиадизъюнктивный	<i>B. obsoleta</i>	3,1
2. Трансевразийский тип		12,5
2.1. температурный	<i>B. stricta</i> , <i>C. subalpina</i>	6,2
2.2. азиадизъюнктивный	<i>L. pilosiventris</i>	3,1
2.3. температурно-субтропический	<i>L. regalis</i>	3,1
3. Западно-центрально-палеарктический тип		6,2
3.1. широко западно-центрально-палеарктический	<i>L. bufonivora</i>	3,1
3.2. евро-сибирский	<i>P. distincta</i>	3,1
4. Западнопалеарктический тип		28,1
4.1. широко западнопалеарктический	<i>M. cognata</i> , <i>P. intermedia</i> , <i>P. pallida</i> , <i>P. vespillo</i>	12,5
4.2. евро-кавказский	<i>L. richardsi</i>	3,1
4.3. широко европейский	<i>B. pandia</i> , <i>Pr. peusi</i> , <i>P. varia</i>	9,4
4.4. евро-кавказско-средне-азиатский	<i>P. dasypoda</i>	3,1

род *Pollenia* (7 видов), для родов *Bellardia* и *Calliphora* отмечено по 4 вида, род *Protocalliphora* представлен тремя видами, а из остальных 5 родов выявлено только по одному виду.

Среди каллифорид Среднего Подонья 28 % видов – синантропы. По распределению имаго в природе (вне синантропных условий) достаточно четко выделяется группа эвритопных видов с добавлением к ним очень небольшо-

го числа стенотопных каллифорид (*Lucilia bufonivora*, виды рода *Bellardia*, некоторые виды рода *Pollenia*, приуроченные к увлажненным станциям).

В условиях Среднего Подонья такие виды как *Lucilia bufonivora*, *Protocalliphora azurea*, *Trypocalliphora braueri* имеют две генерации, *C. uralensis*, *L. sericata*, *L. caesar* – две-три генерации, *C. vicina*, *Pr. terraenovae* – три-четыре генерации.

В результате зоогеографического анализа выделено 9 типов ареалов, объединяемых в три группы: полирегиональную, голарктическую, палеарктическую. Преобладают виды с палеарктическим (50,1 %) и голарктическим (34,4 %) распространением. Небольшую долю (12,5 %) составляют виды с полирегиональным распространением.

**Глава 5.
МОРФОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ КАЛЛИФОРИД
СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ**

Яйца насекомых богаты желтком, занимающим центральное положение (полилецитальный тип). Им свойственен поверхностный или эндолецитальный тип дробления. Деление ядра не сопровождается цитокинезом, а образовавшиеся нуклеусы передвигаются к поверхности яйца, где вокруг них формируются мембраны.

Оогенез - процесс, в ходе которого в развивающемся яйце откладываются запасы питательных веществ. Различают солитарный, фолликулярный и нутриментарный типы оогенеза (Барнси др., 1992). Фолликулярный тип свойственен насекомым, но у некоторых из них, как будет показано далее, названный тип протекает с элементами нутриментарного оогенеза (наличие синцитиального комплекса, в котором ооциты и питающие клетки соединены цитоплазматическими мостиками). Так, Х. Вебер (Weber, 1966) отмечал, что фолликул овариолы (в т.ч. овариолы двукрылых тахиноидного комплекса) со стороны гермария не изолирован полностью. Яйцеклетка изученных нами высших двукрылых включает от 9 до 11-12 питающих клеток (трофоцитов), которые по аналогии с таковым в формирующемся яйце рассматриваются как система генной амплификации, которая способствует поступлению образующейся в их ядрах матричной РНК в цитоплазму ооцита. Весь формирующийся комплекс (яйцеклетка и питающие клетки) окружается фолликулярным эпителием мезодермального происхождения.

Питательные вещества частично используются на создание ооплазмы, частично образуют «запас». Внешний слой ооплазмы образует вителиновую оболочку, в то время как фолликулярный эпителий дает начало хориону, внешний плотный слой которого - экзохорион - строится из липопротеинов. Тонкий эндохорион химически и по морфоструктуре близок к эпикутикуле и несет ростовые функции (Weber, 1966). Ю.А. Захваткин (1975) сообщает, что клетки фолликулярного эпителия не только выделяют хорион, но и утилизируют недоразвившиеся или погибшие ооциты.

Хорион сформировавшегося яйца извне гладкий или скульптурирован, несет структуры, служащие для регуляции газового и водного обменов и (или) укрепления яйца.

Яичник отродившихся самок каллифорид имеет компактную форму, различен по объему и достаточно быстро приобретает форму, сопряженную с

объемом формирующейся продукции. В первые часы, как показали наши исследования, яичник оплетен и «пронизан» трахеями разного диаметра.

Сведения о плодовитости каллифорид немногочисленны; в русской литературе они содержатся, преимущественно, в работах А.М. Лобанова (1984). С учетом наших исследований можно предполагать, что плодовитость каллифорид колеблется от 5-25 (по результатам одноразовых вскрытий) до 400 яиц (на примере *Calliphora vomitoria* L., табл. 2).

Таблица 2

**Сведения о плодовитости изученных видов каллифорид
(литературные и оригинальные)**

Виды каллифорид	Число яиц	Источник сведений
<i>Acrophaga subalpina</i> Ringdahl	89	Лобанов, 1984
<i>Bellardia agilis</i> Mg.	144	Лобанов, 1984
<i>B. biseta</i> Mull.	64	Лобанов, 1984
<i>Calliphora loewi</i> End	99	Лобанов, 1984
<i>C. vomitoria</i> L.	101-441	Лобанов, 1984; ориг.
<i>C. uralensis</i> Vill.	182-343	Лобанов, 1984; ориг.
<i>C. vicina</i> R.-D.	117-187	Лобанов, 1984; ориг.
<i>Lucilia ampullacea</i> Vill.	175	Лобанов, 1984
<i>L. caesar</i> L.	54-227	Лобанов, 1984, ориг.
<i>L. richardsi</i> Coll.	72	Лобанов, 1984
<i>L. silvarum</i> Mg.	83-94	Лобанов, 1984; ориг.
<i>L. pilosiventris</i> Kram.	247	Лобанов, 1984
<i>L. sericata</i> Mg.	81-199	Лобанов, 1984; ориг.
<i>Cynomya mortuorum</i> L.	86-151	Лобанов, 1984; ориг.
<i>Booponus borealis</i> Rohd.	60	Захваткин, Землякова, 1975
<i>Protocalliphora azurea</i> Fll.	25-30	Лобанов, 1984; ориг.
<i>Pollenia rudis</i> F.	30-171	Лобанов, 1984; ориг.
<i>P. varia</i> Mg.	73	Лобанов, 1984
<i>P. vespillo</i> F.	120-273	Лобанов, 1984; ориг.
<i>P. intermedia</i> Mcq.	106	Лобанов, 1984;
<i>Protophormiaterraenovae</i> R.-D.	92-382	Лобанов, 1984; ориг.
<i>Phormia regina</i> Mg.	11-54	Лобанов, 1984; ориг.
<i>Boreelus atriceps</i> Ztt.	56	Лобанов, 1984

Приведенные цифры (несмотря на значительный их разброс) показывают, что максимальная плодовитость характерна для видов с высокой степенью синантропности (копрофаги и схизофаги).

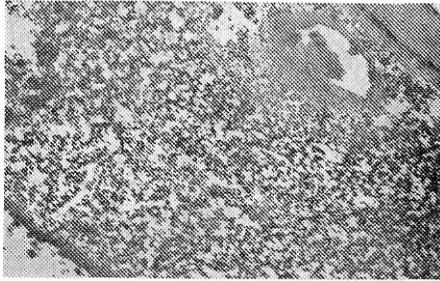


Рис. 3. Тонкая структура стенки сперматеки каллифориды (x 4000)

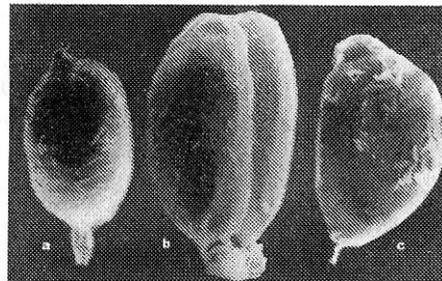


Рис. 4. Типы сперматек: а - *Protosphormia terraenovae* R.-D. (отдельная сперматека), б - *Phormia regina* Mg., в - *Lucilia sericata* Mg. (x 1400).

Важным элементом репродуктивной системы самки являются сперматеки (семяприемники), строение которых, как оказалось, видоспецифично; поступающие из них в непарный яйцевод мужские гаметы оплодотворяют яйцеклетки.

Изучение среза сперматеки *Protocalliphora azurea* Flin. с помощью электронного микроскопа (Труфанова, 1992) позволило выявить аморфную железистую структуру наружной оболочки (рис. 3). Обнаружен слой гладкой мускулатуры, состоящей из продольных мышечных волокон, сокращение которых обеспечивает продвижение гамет по семенному протоку. В области миофибрилл обнаружены митохондрии, обеспечивающие активацию указанного процесса. Мышечный слой пронизан сетью разветвляющихся воздухоносных полостей - трахей. Внутренняя стенка семенной камеры и семенного протока представляет электронноплотный слой, обогащенный липидами. Многослойное строение стенки сперматеки достаточно хорошо заметно на срезе сперматеки другого вида каллифорид - *Lucilia* sp.

Сперматеки многих каллифорид имеют овально-удлиненную форму (рис. 4), нередко с обособленной вершиной, у некоторых одна их сторон выпуклая, а противоположная ей - плоская (рис. 4).

Внутренняя поверхность сперматек каллифорид родов *Calliphora* и *Lucilia* имеет складчатое строение (обращает на себя внимание спиральное расположение складок, рис. 5). У каллифорид складчатость может быть как внутренней, так и наружной (рис. 6).

У двукрылых тахиноидного комплекса кроме общего признака - наличия трех (как правило) или двух сперматек (реже), отмечают и существенное

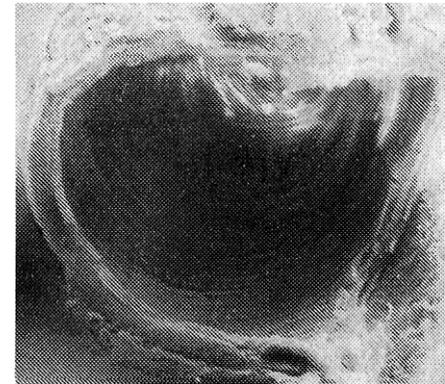


Рис. 5. Сперматека *Lucilia* sp. (внутренняя поверхность) (x 1700)



Рис. 6. Наружная поверхность сперматеки *Calliphora* sp. (x 235)

различие в способе связи протоков сперматек с непарным яйцеводом: 1) каждый соединяется сепаратно (характерно для тахин); 2) два протока соединяются и вливаются вместе в яйцевод (саркофагиды, ринофориды, каллифориды). У каллифорид нами выявлено не только соединение двух протоков, но и образование анастомозов между наружными оболочками двух сперматек (рис. 4 в, 7).

Предполагаем, что в процессе эволюции тахиноидных двукрылых исходным было формирование разного количества неинкубированных яиц. Дальнейшая диверсификация формирования и реализации репродуктивного материала двукрылыми разных семейств тахиноидного комплекса обусловлена экологическими и биологическими факторами (переход к паразитированию, становление и трансформация круга хозяев, субстрат для развития личинок, изменение физических и химических свойств среды жизни и т.д.).

Эмбриогенез (начальная стадия онтогенеза) включает митотические циклы, пролиферативный покой, миграцию клеток, их дифференциацию и т.д. Для него характерны необратимые морфогенетические процес-

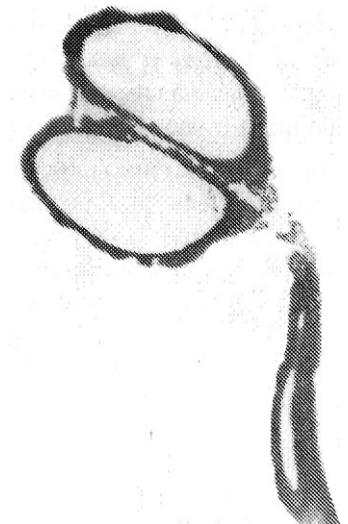


Рис. 7. Анастомозы между камерами сперматек *Phormia regina* Meigen (x 1700)

сы и эквивалентность (при всех изменениях, как правило, результат типичен для эмбрионального развития конкретного вида).

Ооплазматическая сегрегация и последующий аллометрический рост сопряжены с возрастанием возможных различий, не приводящих однако к прекращению развития или хаотичности, что определяется существованием порядка симметрии - т.е. числом различных симметричных преобразований - поворотов, отражений, переносов (Белоусов, 1980). Дисимметризация (нарушение порядка симметрии) приводит к энантиоморфности яйцеклетки. Это может происходить и на разных этапах морфогенеза. При дисимметризации не только изменяется количественный и качественный набор элементов симметрии развивающегося эмбриона, но и нарушается метамерность (трансляционная симметрия) - примером может служить развитие яйцевых трубочек, сегментация зародыша: так, четкая гетерономность характеризует зародышей каллифорид. Однако, утрата симметричности - импульс к потере устойчивости процесса развития. Дисимметризация, выявленная эмбриологами (и нами на примере тахиноидных двукрылых) позволяет понять финальные изменения эмбриогенеза, так как вид симметрии (ее утрата) определяют не только форму, геометрию расположения развивающихся структур, но и влияет на процесс развития. Это связывают с геномными корреляциями (Белоусов, 1980). Наши исследования на тахиноидных двукрылых позволяют согласиться с ним в том, что порядок фенотипа эмбрионального зачатка ниже порядка симметрии ее генотипа. Изменение в процессе эмбриогенеза понижают уровень симметрии в фенотипе.

Глава 6. ПРЕИМАГИНАЛЬНЫЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ

Сведения о тонком строении яйца каллифорид приведены Х. Хинтоном (Hinton, 1960, 1981), который дает описание наружной оболочки яиц пяти видов этого семейства (*Calliphora vicina* R.-D., *C. vomitoria* L., *Protophormia terraenovae* R.-D., *Lucilia sericata* Mg., *Pollenia rudis* E).

Б. Гринберг и М. Шишка (Greenberg, Szycska, 1984) подробно исследовали хориональный пластрон 15 перуанских видов каллифорид, а Д. Лиу и Б. Гринберг (Liu, Greenberg, 1989) привели характеристику строения яиц и четырех широко распространенных видов (*Calliphora vicina* R.-D., *Phormia regina* Mg., *Lucilia illustris* Mg., *L. cuprina* Wied, ареал последнего приурочен, в основном, к тропическим и субтропическим районам Земного шара, но, возможно, охватывает и Дальний Восток).

Яйца двукрылых тахиноидного комплекса (тахиниды, каллифориды), сирфид, сфероцерид и др. по текстуре наружной оболочки и размерам можно отнести к двум основным типам: перепончатые (тонкооболочковые, длинные: длина всегда в несколько раз превышает ширину) и неперепончатые, хлебцеобразные, с разной степенью инкубации зародыша (плотнооболочковые, мелкие, микротипические, как правило, инкубированные, и более крупные, макротипические, как правило, неинкубированные). Перепончатые яйца тахинид не имеют хорионального пластрона; яйца каллифорид, по-видимому, следует отнести к такому варианту перепончатых яиц, которые снабжены своеобразным пластроном («физиологической жаброй»), что, вероятно, связано с характером того субстрата, куда они откладываются (экскременты, гниющие органические остатки, мертвые и живые ткани животных организмов). Характерным является наличие продольных складок, идущих вдоль поверхностных оболочек яйца или личинки под оболочкой (они служат для выхода личинки, Weber, 1966).

Б. Гринберг и М. Шишка на эндемичных видах, а мы - применительно к некоторым каллифоридам региона исследований - обнаружили раздвоение продольного шва яйца вблизи переднего полюса с образованием участка, несущего так называемые распорки, форма которых специфична для видов разных подсемейств каллифорид (присосковидные, раздвоены на вершине, колышковидные, расширены апикально, по нашему мнению, ампуловидные).

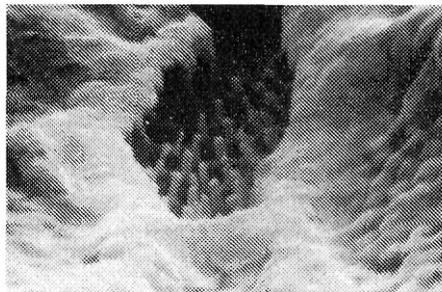


Рис. 8. Апикальный отдел яйца *Lucilia sericata* Mg (x 9100)

Рис. 9. Микропиле яйца *Calliphora subalpina* Ringdahl (x 2600)

Используя сканирующий микроскоп, мы установили строение яиц некоторых видов каллифорид, собранных, в основном, в Усманском бору (Воронежская область) или (как исключение) за пределами Среднего Подонья.

Перепончатое яйцо (личинка под перепончатой оболочкой) *Lucilia sericata* Mg. удлинненное (отношение длины к ширине 7:1). Передний конец немного расширен; в этом расширении (треугольной формы) хорошо заметны слегка изогнутые ампуловидные образования (распорки) (рис. 8), сходные с таковыми *Chrysomya rafflesiae* Mcq., указанными Б. Гринбергом. Поверхность наружной оболочки несет округлые или слегка вытянутые пентагоны, с невысокими выступами, их образующими. Кроме них, обнаружена система глубоких отверстий, среди которых одно выделяется по небольшим размерам и положению (рис. 9). Логично предположить, что оно является микропиле.

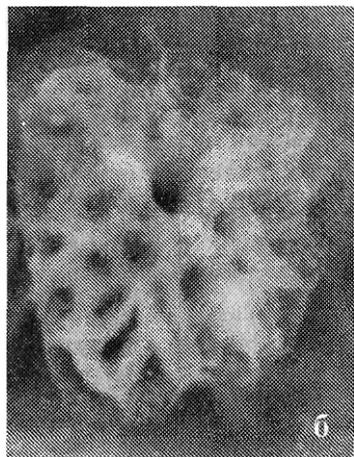
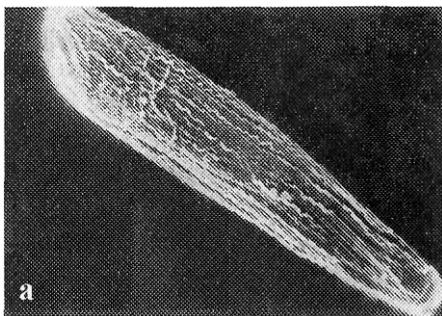


Рис. 10. Яйцо *Calliphora uralensis* Vill.: а - общий вид яйца (x 200); б - отдел яйца с микропиле (x 2600)

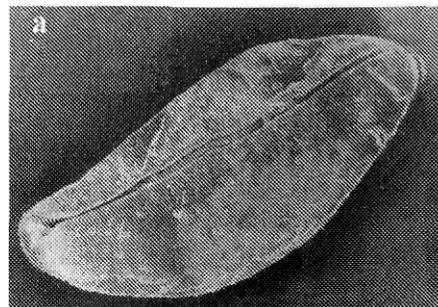


Рис. 11. Яйцо *Calliphora subalpina* Ringdahl: а - общий вид (x 130), б - передний конец (x 640)

Яйцо (личинка под оболочкой) *C. uralensis* Vill. имеет строение, сходное с предыдущим описанием (рис. 10 а). Отношение его длины к ширине - 5:1. Наружная поверхность с пластронными полигонами. Передний полюс несет шапочковидную структуру с крупным отверстием, расположенным по центру (рис. 10 б). Полагаем, что наружные оболочки яиц двух рассмотренных видов во внешней среде имеют непродолжительный срок существования: находящаяся под ними личинка быстро освобождается, будучи отложенной самкой в тот или иной субстрат (например, на заднем полюсе яйца *C. vomitoria* L., под оболочкой хорошо заметен кончик тела личинки с зачатками дыхательных бугорков).

Изученное нами яйцо *Calliphora* (*Acrophaga*) *subalpina* Ringdahl, отличается по морфологии от описанных выше яиц формой и размерами (довольно широкое - отношение длины к ширине как 2,5:1 (рис. 11); хориональный пластрон хорошо развит, с более глубокими округло-четыреугольными или пятиугольными ячейками, поверхность которых несет ампуловидные (сосочковидные) выросты (рис. 12), наиболее заметные в месте расхождения шва (передний полюс), но здесь более редкие и вплотную не примыкающие). Уникальной для этого вида оказалась система беспорядочно расположенных вдоль шва эллипсовидных отверстий и тубусов (возможно обес-

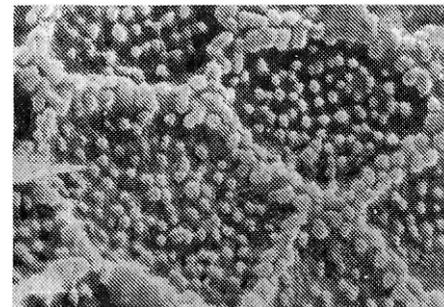


Рис. 12. Поверхность яйца *Calliphora subalpina* Ringdahl (фрагменты хорионально-пластронной структуры) (x 4500)

печивают газообмен в случае продолжительного развития яйца в экстремальных условиях).

Яйцо *Pollenia rudis* F. продолговатое, относительно узкое (4:1), с развитой полигональной сетью. Результаты измерения (и математической обработки) серии яиц этого вида приведены в таблице 3. Личинки очень быстро, после откладки их самкой на дождевых червей, выходят из-под оболочки; привлекаемые запахом слизи и выделений семенной жидкости дождевого червя, вбуравливаются в его тело (по А. Томпсону и Д. Дэвису - Thomson, Davies, 1973), на *Eisenia rosea* это происходит чаще всего в области 24-74 сегментов. Уместно заметить, что А. Томпсон и Д. Дэвис на основе эмпирических данных высказали предположение о том, *Pollenia rudis* F. не может использовать дождевых червей как хозяев в том случае, если хозяева очень активны (личинке ползению трудно внедриться), или личинки локализируются в почве на глубине ниже 10 см.

Таблица 3

Количественная характеристика яйца *Pollenia rudis* F. (измерения даны в мк)

Измеряемые признаки	Средняя $M \pm m$	Сигма
Длина	51,02±0,163	1,151
Ширина	19,76±0,177	1,254
Отношение ширины к длине	0,387±0,0032	0,023

Сведения о строении личинок III возраста (преимущественно, ротоглоточного аппарата) каллифорид с разной экологией приведены в работах многих исследователей (Зимин, 1948; Лобанов, 1971; Schumann, 1974; Веселкин, 1977; Erzinclioglu, 1985; и др.).

Одним из облигатных паразитов многих видов амфибий является каллифорид *Lucilia bufonivora* Moniez, что установлено еще в 1865 году (Zumpt, 1965). Общая морфология и биология вида рассмотрена в работе Е. Брумпта (Brumpt, 1934). Нами обнаружены личинки этого вида в амфибиях, уже указанных другими авторами, а также в тех, которые приводятся впервые (например, чесночница).

Приводим описание ротоглоточного и дыхательного аппаратов рассматриваемого вида люцилии.

Как у всех представителей тахиноидных двукрылых, ротовой аппарат личинок третьего возраста каллифорид состоит из трех компонентов: мандибу-

лярного, гипостомального и фарингеального склеритов (рис. 13). Мандибулярный склерит (или крючок) личинки *Lucilia bufonivora* Moniez слабо изогнут и слегка притуплен. Гипостомальный склерит склеротизован, заостренным юнцом обращен к выемке фарингеального склерита, дорсальная ветвь которого вдоль дорсального края перепончатая, а перемычка и внутренняя часть вентральной ветви сильно склеротизованы.

Передние дыхальца личинки *Lucilia bufonivora* Moniez хорошо заметны, с пятью пальцевидными выростами (рис. 14 а). Каждый из них на вершине несет дыхальцевые поры. Задние дыхальца крупные, одно от другого находится на расстоянии, равным 1-1,5 поперечника одного дыхальца. Наружный или внутренний край каждой из трех коротких дыхальцевых щелей несет сбоку короткие периспиракулярные волоски. По сравнению с тахинами, обладающими разными вариантами строения задних дыхалец и дыхальцевых щелей (простые, ветвящиеся, фрагментированные, на бугорках или вытянутых трубочках - тубусах), задние дыхальца изученных нами личинок каллифорид несут по три прямых, лишь слегка изогнутых дыхальцевых щели с хорошо заметными в их просвете анастомозами, рис. 15). Вокруг задних дыхалец расположены 12 характерных для



Рис. 13. Ротоглоточный аппарат личинки III возраста *Lucilia bufonivora* Moniez

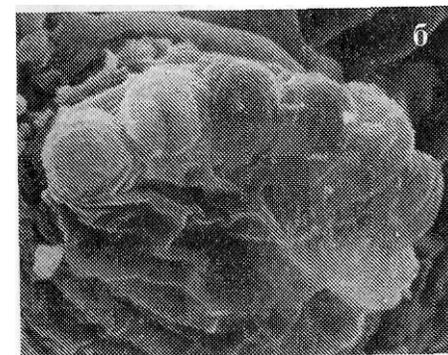


Рис. 14. Передние дыхальца личинок III возраста *Lucilia bufonivora* Moniez (а) и *Protocalliphora azurea* Fallen (б) (x 1300)

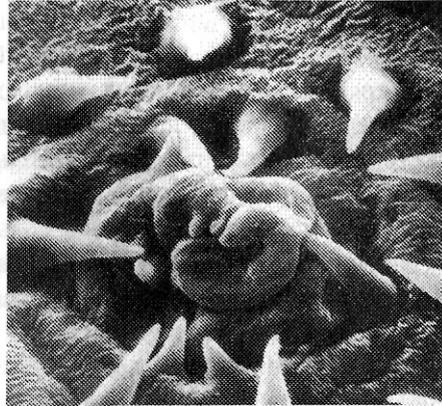
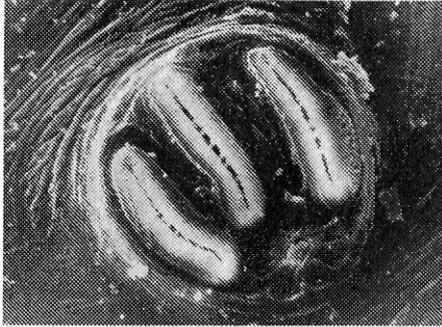


Рис. 15. Область задних дыхалец личинок III возраста *Tsurucalliphora braueri* Hendel (x 750)

Рис. 16. Область задних дыхалец с видоизмененным бугорком *Tsurucalliphora braueri* Hendel (x 180)

личинок каллифорид конических бугорков, невысоких, со сглаженными вершинами у рассматриваемого вида (рис. 16). Их постепенную редукцию можно отметить, сопоставляя личинок – схизофагов с личинками паразитических каллифорид (*Pollenia radis* F., *Lucilia bufonivora* Moniez, *Protocalliphora azurea* Fl., *Tsurucalliphora braueri* Hend.). Упомянутые периспиракулярные волоски (4-5 экземпляров) могут быть расположены на разном расстоянии от рамы дыхальцевой щели (иногда, что указано выше, локализируются непосредственно на раме).

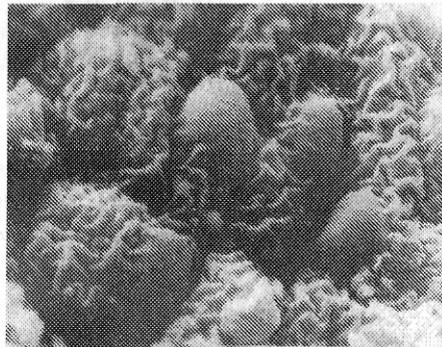
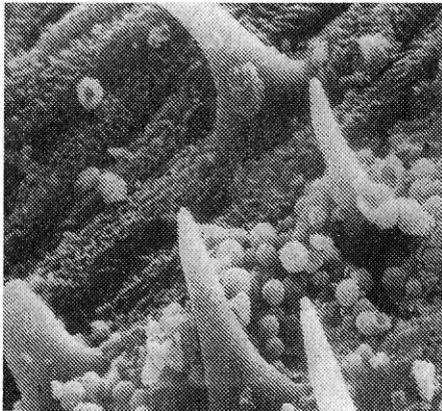


Рис. 17. Фрагменты тегумента личинки III возраста *Tsurucalliphora braueri* Hendel (а - отдельные шипики, б - фрагмент тегумента без шипиков)

Тегумент личинок каллифорид третьего возраста вооружен поясками хорошо развитых шипиков, выполняющих опорно-локомоторную функцию. У некоторых паразитических каллифорид почти вся поверхность тегумента покрыта шипиками, например, у *Tsurucalliphora braueri* Hendel. (рис. 17).

Приведенные нами сведения о строении личинок каллифорид, в целом подтверждают уже известные факты, однако, изучение отдельных личиночных структур на ультратонком уровне позволило выявить приведенные выше особенности, которые позволяют лучше понять экологию видов этого семейства.

Глава 7.
СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА КАЛЛИФОРИД

Каллифориды (имаго) несут на поверхности тела щетинки, густо покрывающие все тагмы. Большая часть из них принадлежит к производным тегумента, но достаточно хорошо развита и система сенсорных волосков разной модальности (на лабеллуме, отделах головы, грудной и брюшной тагмах). Сенсорные (чувствующие) волоски, обладающие способностью к дистантной ольфактации, обеспечивают каллифоридам способность воспринимать запахи органики на разных этапах ее разложения (например, терпены, октаны и др. химические вещества, Kaib, 1974). По-видимому, эволюция рецепторной системы каллифорид осуществлялась именно в направлении хеморецепции, связанной с обнаружением субстратов белкового разложения. Хеморецепция, способствующая обнаружению источников нектара (углеводсодержащего субстрата), не получила аналогичного прогресса в своем становлении. Так, К.Л. Фегри (1982) считает, что вообще двукрылые, посещающие цветки нектароносных растений, должны быть отнесены к дистропному типу видов, не имеющих адаптации к морфофизиологии цветка. Каллифориды, по мнению этого же автора, отдают предпочтение цветкам с разными оттенками коричневого цвета (если при этом они обладают запахом разлагающегося вещества). Наши наблюдения показывают, что отмеченное К.Л. Фегри не является закономерностью, так как наряду с другими представителями тахиоидного комплекса каллифориды (хотя и реже других) встречаются на цветущих растениях разных семейств с цветками разной окраски. Следует заметить, что «привязанность» (без особой избирательности) к нектароносам разных ботанических семейств характерна для родов *Lucilia* и *Bellardia* (особенно).

Хеморецепцию (восприятие химических стимулов) относят к древнейшим типам чувствительности. Насекомые, в том числе каллифориды, являются макросоматиками, т.е. имеют сильно развитый обонятельный аппарат, позволяющий им ориентироваться по запаху.

Группы сенсилл (чувствительных волосков этого типа рецепции) приводим по Р.Е. Снодграссу (Snodgrass, 1935), К. Детье (Dethier, 1955, 1962), Х. Мерклу (Marcl, 1974) и Ю.А. Елизарову (1972), выделяя по характеру взаимодействия с раздражителем контактные и дистантные или ольфакторные хеморецепторные волоски. Контактные сенсиллы располагаются на ротовых частях, лапках (претарзусе), антеннах и яйцекладе. Число их

может быть большим (у каллифориды *Phormia regina* Mg. обнаружено 300 вкусовых на ротовом и 3120 сенсилл на ее шести конечностях).

К дистантным хеморецепторам относят несколько вариантов обонятельных сенсилл, которые иннервируются разным числом нейронов и располагаются преимущественно на антеннах (усиках).

* В литературе имеются сведения о хеморецепторах *Calliphora vicina* R.-D., *Phormia regina* Mg., *Protophormia terraenovae* R.-D.

Среди хеморецепторов на теле двукрылых насекомых чаще всего обнаруживают базиконические сенсиллы – короткие закругленные чувствительные волоски, с обонятельными или контактными свойствами (в зависимости от тонкой структуры). Иногда они перфорированы, и число пор может быть большим (например, К. Детье на базиконических сенсиллах *Phormia regina* Mg. обнаруживал от 180 до 360 пор). Базиконические сенсиллы рассредоточены среди микротрихий (кроющих нечувствительных волосков). Общее их число и форма достаточно широко варьируют у разных двукрылых. Наряду с этим типом сенсилл на антеннах каллифорид встречаются удлиненные волоски с односторонним несмыкающимся и не образующим "воротничок" валиком, а также целокопические чувствительные образования - в виде ямкообразных инвагинаций кутикулы. Тонкая структура целокопических сенсилл изучена Б. Кухбандером у каллифориды *Calliphora vicina* R.-D. Автор отмечает, что стимулпроводящую систему таких сенсилл (двухстенных и перфорированных) образует электронноплотное вещество (предположительно, липидной природы), формирующееся в онтогенезе за счет остатков оболочек дендритов (Kuchbander, 1984).

У двукрылых на медиальном склерите головы (затылочная часть) могут быть развиты две группы волосков, названные Г. Стейскелом (Steiscal, 1976) суперцервикальными. Волоски имеют достаточно большую длину, заострены на конце и по названным признакам должны быть отнесены к механорецепторам (трихoidalным) сенсиллам. Наличие названных волосков, их число и расположение у конкретного представителя рода оказались характерными для родовых таксонов каллифорид (рис. 18). Так, у *Lucilia sericata* Mg. - 23-24, а у *Cynomya mortuorum* L. - 15. Наименьшее количество суперцервикальных волосков обнаружено у видов рода *Pollenia* – 8–10.

Каллифориды, как и другие насекомые не имеют статоцистов. Восприятие соответствующей информации в основе имеет механизм, свойственный волосковой клетке, чувствительной к малейшим механическим смещениям. Этим обеспечивается формирование гравитационной системы, определяющей ориентацию мышечной активности насекомых. По Г. Ше-

перду (1987) и Х. Мэрклу (1974) в целом весь наружный скелет (экзокутикула) насекомых можно считать функциональной системой, аналогичной статоцисту. В свете этих представлений, сенсиллы, обнаруженные нами между 1 и 2 стернитами брюшка, на коксах, вертлугах, престернуме и в области причленения к голове латеро-цервикальных (шейно-боковых) склеритов, могут быть отнесены к гравирецепторам, воспринимающим действие сил гравитации, изменение линейной и угловой скорости локомоции, направление токов воздуха и т.д.

Коксально-вертлужные волосковые пластинки (участки поверхности склеритов) способствуют удержанию тела над поверхностью субстрата (при их удалении координация движений нарушается).

Широкий функциональный диапазон имеют колоколовидные сенсиллы конечностей каллифорид (Grunert, Gnatzy, 1987). В общей сложности эти исследователи обнаружили у каллифорид 1200 колоколовидных сенсилл, расположенных на конечностях, крыльях, жужжальцах (т.е. на органах локомоции). Колоколовидные сенсиллы, как указывал У Турм, обладают проприоцептивной способностью воспринимать тактильные раздражения путем смещения одного членика (или сегмента) относительно другого (Thurm, 1970). При этом пограничный участок кутикулы оказывает механическое воздействие на волоски рецепторных (волосковых) пластинок, вызывая возбуждение нервных окончаний.

Приводим результаты исследования поверхности конечностей каллифорид на предмет обнаружения гравирецепторных волосковых пластинок (рис. 19).

На границе коксы и плейральной области первой пары конечностей расположены две рецепторные зоны (с одним рядом из 3 чувствительных волосков и двумя рядами из 8 волосков). Морфологически волоски рецепторных зон

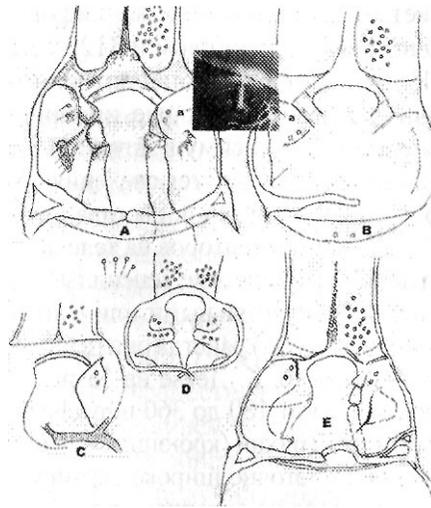


Рис. 18. Суперцервикальные сенсиллы (а) каллифорид: *Lucilia sericata* Mg. (A), *Synomya mortuorum* L. (B), *Pollenia rudis* F. (C), *Melinda viridicyanea* R.-D. (D), *Protophormiaterraenovae* R.-D. (E)

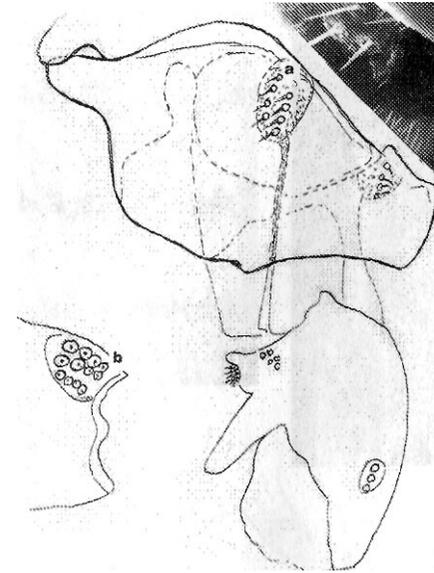


Рис. 19. Сенсиллы конечностей каллифорид: а - отдельные волосковые пластинки; б - колоколовидные сенсиллы

вертлуге (в области сочленения с коксой) хорошо развита зона с рядом из пяти сенсилл и двумя рядами из 4 волосков в каждом.

Коксы третьей пары конечностей на поверхности, пограничной с таковыми второй пары, вооружены волосковой пластинкой из 8 волосков (два ряда). Для каллифорид оказалось примечательным (по сравнению с видами родственных семейств) сильное развитие “феморальной” зоны из колоколовидных сенсилл на последней паре конечностей.

Жужжальце каллифорид (рис. 20), сохраняет общий план строения, характерный для двукрылых насекомых, но отличается от других семейств более тонкой стемой и чашевидной головкой. Стема вооружена рядами колоколовидных сенсилл, между которыми расположены многочисленные волоски, что свойственно жужжальцам одного из родственных семейств – ринофоридам.

У разных видов каллифорид нами обнаружены сенсиллы, расположенные, как отмечено выше, между первым и вторым стернитами брюшка, которые мы относим к гравирецепторным образованиям и называем их абдоминальными органами (комплекс из двух сенсилл, связанных с пластинкой разной степени развития).

сходны с окципитально-цервикальными, т.е. имеют воротничок и тонкостенный наружный конус. На границе коксы и вертлуга обнаружен ряд из пяти таких волосков (расположение симметричное, одинаково на правой и левой конечности). С внутренней стороны вертлуга (на его мембранозном участке) присутствует сдвоенный ряд из 8 волосков. Ближе к наружному краю вертлуга расположены три чувствительных волоска. Внутренняя поверхность вершины бедра несет участок слаборазвитых колоколовидных (феморальных - по названию членика конечности) сенсилл.

Внутренний край левой и правой кокс второй пары также имеет волосковые пластинки; на каждой из них по два ряда из 4 волосков. На

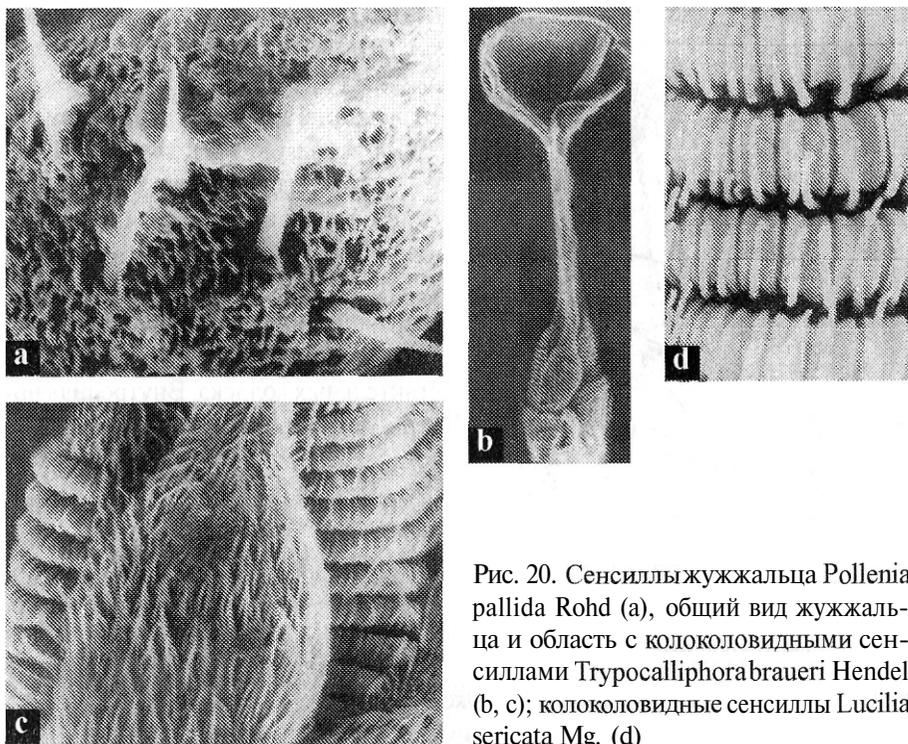


Рис. 20. Сенсиллы жужальца *Pollenia pallida* Rohd (a), общий вид жужальца и область с колоколовидными сенсиллами *Trypocalliphora braueri* Hendel (b, c); колоколовидные сенсиллы *Lucilia sericata* Mg. (d)

Х. Чорсниг (Tschorsnig, 1985) в работе по тахинам, обратил внимание на волосковые образования, расположенные между первым и вторым стернитами, а также по краю 3–5 стернитов, и не только у тахин, но и у представителей родственных семейств. Позднее К. Рогнес (Rognes, 1991) в монографии по каллифоридам указал топографию этих сенсилл для нескольких видов, но не акцентировал внимания на первую их пару. С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов нами изучена морфология этой пары и выявлены особенности ее тонкой организации, характерной для многих видов, рассмотренных в настоящей работе, и тех каллифорид, которые не встречаются в регионе обследований, но привлечение которых дает возможность получить более полное представление о структуре абдоминальных органов.

Первая пара абдоминальных сенсилл каллифорид расположена в перепонке между первым и вторым стернитами, находясь в связи с одной или двумя пластинками разного уровня склеротизации. Очень часто они втянуты вместе

СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА КАЛЛИФОРИД

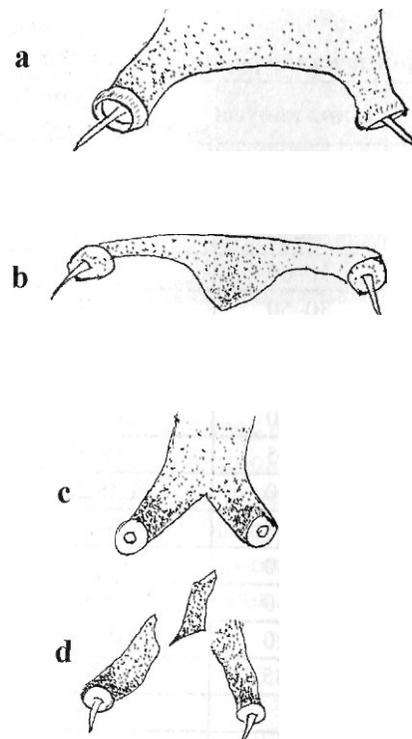


Рис. 21. Абдоминальные сенсиллы *Pollenia labialis* R.-D. (a), *P. dasipoda* Port. (b), *P. atramentaria* Mg. (c), *P. rudis* F. (d) (Хицова, 1990)

Касаясь топографии абдоминальных сенсилл, отметим, что у изученных нами 30 видов каллифорид обсуждаемые сенсиллы не присутствуют на переднем крае второго стернита, появляясь далее на третьем-пятом стернитах. Отличаются они не только своим положением на склеритах, но и размерами (диаметр воротничка и высота конуса намного меньше, чем у первой пары).

Следует отметить некоторые межвидовые и внутривидовые варьирования размеров компонентов абдоминального органа. Наибольший размах колебаний диаметра воротничка выявлен у *Synomya mortuorum* L., расстояния между сенсиллами (*Protophormia terraenovae* R.-D., *Lucilia caesar* L., *L. ampullacea* Vill). У других видов колебания размеров элементов абдоминального органа были менее значительны. Усредненные показатели размеров воротничка и конуса приведены в таблице 4.

с пластинками под первый стернит и поэтому при морфологических исследованиях оказываются незамеченными. Абдоминальная сенсилла состоит из маленького наружного конуса со слегка изогнутым острым кончиком. Его основание окружено воротничком (в световом микроскопе волосок с воротничком выглядит как хорошо очерченный светлый кружок с точкой по центру - это хорошо отличает абдоминальную сенсиллу от других хет).

Пластинка, с которой связаны абдоминальные сенсиллы, чаще одинарна. Сопоставление ее строения у разных видов каллифорид показало, что она может в разной степени раздваиваться, что по нашим данным наиболее характерно для видов рода *Pollenia* (рис. 21). Полностью разделена такая пластинка на две части у многих видов

родственного семейства тахинид

Таблица 4

Размеры сенсилл абдоминального органа каллифорид (в микронах)

Виды каллифорид	Диаметр воротничка	Длина конуса	Расстояние между сенсиллами
<i>Calliphora subalpina</i> Ringdahl	20–25	25–30	45
<i>C. genarum</i> Ztt.	45	450	90
<i>C. loewi</i> End.	35	30–50	50
<i>C. uralensis</i> Vill.	40	50–60	145–150
<i>C. vicina</i> R.-D.	30–50	30–50	150
<i>C. vomitoria</i> L.	30–50	30–35	40
<i>Synomya mortuorum</i> L.	20–70	30	50–150
<i>Lucilia silvarum</i> Mg.	15–30	30–40	50–200
<i>L. fuscipalpis</i> Ztt.	40–45	35–45	70–75
<i>L. ampullacea</i> Vill.	20–30	40–50	120–200
<i>L. caesar</i> L.	25–30	30–35	70–250
<i>L. sericata</i> Mg.	30–35	35–40	100–250
<i>Melinda viridicyanea</i> R.-D.	20–40	20–40	50–150
<i>Onesia austriaca</i> Vill.	30–40	18–20	85–90
<i>Protocalliphora azurea</i> Fll.	40–50	30–35	170
<i>P. azurea chrysorrhea</i> Mg.	40–50	35	155
<i>Protophormia terraenovae</i> R.-D.	30–60	50	100–350
<i>Pollenia intermedia</i> Mcq.	35	60–70	90
<i>P. rudis</i> F.	30–35	40–50	50–80
<i>P. vera</i> Jac.	30–35	45–80	60
<i>P. atramentaria</i> Scop.	20–30	20–50	50–150

Обращает на себя внимание то, что размерные характеристики абдоминального органа не зависят от размеров особей того или иного вида каллифорид. Так, диаметр воротничка таких крупных каллифорид как *Synomya mortuorum* L., *Protophormia terraenovae* R.-D. (с учетом внутривидовых колебаний) в среднем составляет 35 мк, тогда как у *Melinda viridicyanea* R.-D., вчетверо по размерам уступающей первым двум видам, он достигает 30 мк.

Количественные признаки (диаметр воротничка, длина конуса и расстояние между сенсиллами) абдоминального органа по нашим наблюдениям подвержены географической изменчивости, что отмечено для особей вида *Synomya mortuorum* L. и видов рода *Calliphora* (по сравнению с

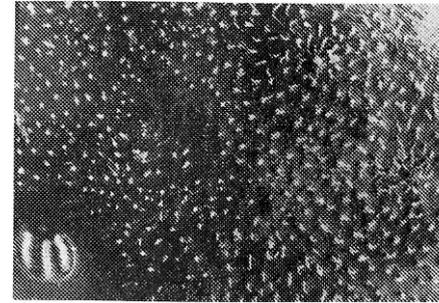


Рис. 22. Задние дыхальца личинки III возраста *Tryptocalliphora braueri* Hendel (область с сенсорными образованиями)

европейскими, их особи из Восточной Сибири и Дальнего Востока имеют меньшие размеры перечисленных выше компонентов). Отмечена количественная изменчивость диаметра воротничка абдоминальных сенсилл в условиях вертикальной зональности. Так, его размеры у *Synomya mortuorum* L. уменьшаются по мере подъема в горы (возможно, это связано с изменением атмосферного давления).

Вызывают интерес неописанные ранее сенсорные (?) образования паразитических личинок каллифорид, например, *Tryptocalliphora braueri* Hendel - возле ее задних дыхалец (предположительно, на месте бугорков) развиты особые структуры, слегка прикрытые щетинками (рис. 22). По форме их можно отнести к очень сильно измененным целоконическим сенсиллам с очень своеобразным наружным обрамлением.

Глава 8.
ЛОКОМОЦИЯ, ЛОКОМОТОРНЫЕ И ГАЗООБМЕННЫЕ СТРУКТУРЫ
КАЛЛИФОРИД

Каллифориды как представители тахиноидного комплекса обладают летательным аппаратом маложилкового мускоидного типа (Родендорф, 1951), для которого характерно наличие изгиба передней медиальной ветви, сокращение кубитальной ячейки, увеличение анальной лопасти и заднекрайней части крыла, лишенной жилок. Для этого типа крыла характерным является развитие эластичности переднего края за счет появления перерывов или местных утончений костальной жилки. Перерывы в основании переднего края служат своего рода амортизаторами или регуляторами при чрезмерной нагрузке крыла при взмахе. Приведенные признаки строения крыла свидетельствуют об их эволюционном значении в освоении местообитаний, поиске субстратов для развития потомства.

Жилкование крыльев обуславливает их прочность, форму, размеры. Кроме механической (скелетной) опоры, жилкование имеет важное значение в качестве сосудистой системы крыльев, обеспечивающей циркуляцию гемолимфы и являющейся проводящими путями нервов и трахей (Шванвич, 1949). Волоски на ряде жилок имеют сенсорную природу, выполняя соответствующие функции. Подъем и полет насекомых определяются числом Рейнольдса (отношение произведения длины тела на скорость встречного воздушного потока к вязкости среды), достижение оптимальных значений которого достигается каллифоридами разными путями (увеличение размеров тела, частоты взмахов крыла и т.д.).

Измерение и анализ параметров крыла каллифориды *Protophormia terraenovae* R.-D. (левого и правого, самцов и самок) позволили установить, что радио-медиальная жилка как один из стабильных признаков имеет тенденцию к проксимальному сдвигу (т.е. к увеличению рабочей части крыла). Выявлена более высокая костализация крыла (относительное уменьшение отрезков костальной, "сдвиг жилок", увеличение анальной лопасти крыла) самки по сравнению с самцами.

Полет каллифорид, как и других насекомых, осуществляется не только благодаря наличию крыльев, но и еще двум механизмам: развитию мышечного мотора (мышцы прямого и непрямого действия) и интенсивному поступлению кислорода, обеспечивающему своеобразный обмен летательных мышц (их сокращение полностью зависит от такого типа метаболизма).

У насекомых баланс между потребностью в кислороде и его доставкой обеспечивает трахейная система. Каждая клетка связана как бы "прямым каналом" с неисчерпаемым резервуаром кислорода – окружающей атмосферой. Трахеолы, тесно примыкая к митохондриям, образуют "митохондриально-трахеолярный континуум" (Хочачко, Сомеро, 1977). Необходимая (и энергичная) вентиляция более крупных трахей осуществляется с помощью движения грудной ТАГМЫ и брюшка. Каллифориды, как и другие двукрылые насекомые, в качестве источника энергии для полета используют углеводы (гликоген, глюкозу, трегалозу).

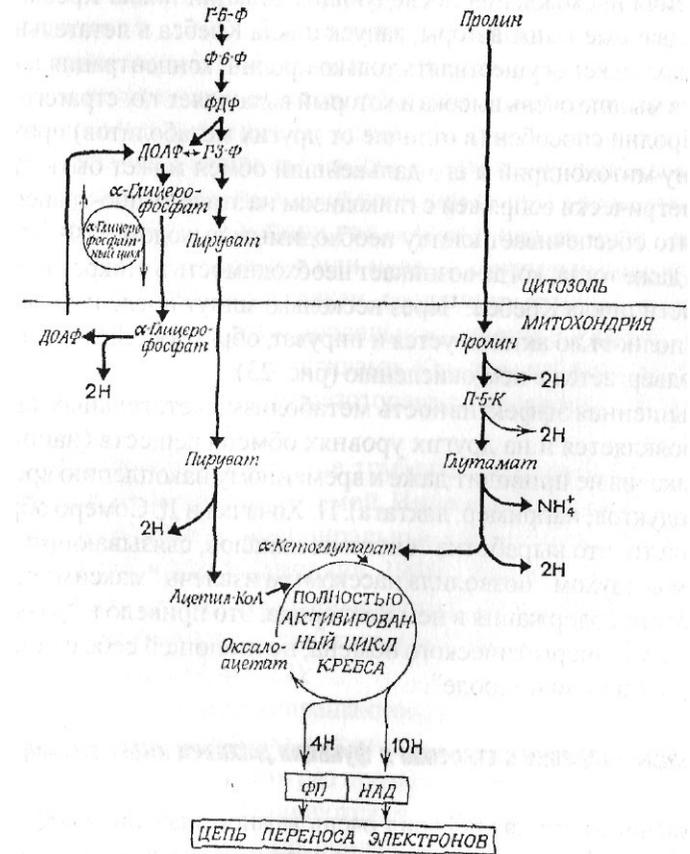


Рис. 23. Сопряжение между катаболизмом глюкозы и пролина во время полета у мясной мухи (по: П. Хочачко и Д. Сомеро, 1977)

П. Хочачка и Д. Сомеро показали, что у двукрылых насекомых имеет место необычное взаимодействие между гликолизом и МИТОХОНДРИАЛЬНЫМ метаболизмом. У мясной мухи в первые минуты полета образование пирувата (пирувиноградной кислоты, одного из продуктов расщепления гликогена, глюкозы) при гликолизе идет быстрее, чем он может окисляться в митохондриях в цикле Кребса. Пируват в таком случае накапливается, а затем превращается в другие метаболиты, среди которых преобладает аланин (его аминокетон является производным пролина). Причиной указанного служит неадекватное поступление оксалоацетата для реакции и образования цитратсинтазы (т.е. обеспечения прохождения последующих реакций цикла Кребса). Как сообщают названные выше авторы, запуск цикла Кребса в летательных мышцах насекомых может осуществлять только пролин, концентрация которого в покоящейся мышце очень высока и который выполняет т.о. стратегическую функцию. Пролин способен (в отличие от других метаболитов) проходить через мембрану митохондрий и его дальнейший обмен может быть эффективно и стехиометрически сопряжен с гликолизом на этапе аминокетон-трансферазной реакции, что обеспечивает клетку необходимым выходом АТФ (донор энергии клетки) даже тогда, когда возникает необходимость в стократном увеличении активности цикла Кребса. Через несколько минут после начала полета цикл Кребса полностью активируется и пируват, образующийся в процессе гликолиза, подвергается в нем окислению (рис. 23).

Повышенная эффективность метаболизма летательных мышц насекомых проявляется и на других уровнях обмена веществ (например, аэробный гликолиз не приводит даже к временному накоплению вредных конечных продуктов, например, лактата). П. Хочачка и Д. Сомеро обращают внимание на то, что выработка "системы каналов, связывающих клетки с наружным воздухом" позволила насекомым извлечь "максимальную пользу" из высокого содержания в нем кислорода; это привело к "развитию аэробной системы энергетического обмена, не имеющей себе равной по эффективности в живой природе".

§ 8.1. Общие сведения о строении и функции дыхалец имаго каллифорид

В жизни имаго каллифорид очень важное значение имеет поиск пищи, хозяев. В связи с этим они обладают хорошо развитым летательным аппаратом, обеспечивающим активную локомоцию. Активная локомоция поддерживается хорошо развитой дыхательной системой, обеспечивающей ткани

и органы кислородом. Кислород, как отмечено выше, поступает к тканям и органам по хорошо развитой системе, состоящей из большого числа сильно разветвленных воздухоносных трубок-трахей, пронизывающих все тело и открывающихся наружу особыми отверстиями – дыхальцами или стигмами. Описанию строения дыхалец у различных насекомых посвящено значительное число работ (Snodgrass, 1935; Bergold, 1934; Keilin, 1944; Hassan, 1944).

Общие описания дыхалец как наружных элементов дыхательной системы содержатся в работе Р. Снодграсса (Snodgrass, 1935), Н. Вебера (Weber, 1966). Строение трахейной системы имаго каллифорид рассматривается в двух специальных работах (Lowne, 1890–1892; Faucheux, 1973; по Е. Виноградовой, 1984). Сведения о строении дыхалец личинок Calliphoridae приведены В.И. Казякиной (1972, 1974).

Схематичное изображение дыхалец некоторых видов каллифорид и их расположение относительно грудных сегментов дано К. Рогнесом (Rognes, 1991). Более полных описаний морфологии дыхательной системы каллифорид, в частности дыхалец имаго, в доступной нам литературе не отмечены.

Дыхательная система каллифорид включает 9 пар дыхалец: две пары грудных (передне- и заднегрудные или мезо- и метаторакальные) и семь пар брюшных, от которых идут трахеи, соединенные одной парой латеральных стволов; латеральные и дорсальные стволы с каждой стороны объединяются поперечными коннективами. Крылья снабжаются трахеями от грудных дыхалец; отходящая от мезоторакального дыхальца трахея направляется в голову.

Трахеи представляют собой полые трубочки эктодермального происхождения, изнутри выложенные интимой. Интима образует на своей внутренней поверхности нитевидные спиральные утолщения – тенидии, препятствующие сжатию трахей (Шванвич, 1949). Для мух характерно преобразование многих трахей в воздушные мешки, имеющие аэростатическое значение и участвующие в снабжении кислородом высококоразвитой системы крыловых мышц (рис. 24).

В груди в воздушные мешки превращаются латеральные трахейные стволы, в брюшке – две пары поперечных коннектив и дорсальные стволы. Диаметр воздушных мешков во много раз превышает диаметр самих стволов. Помимо своего диаметра, они отличаются от трахей отсутствием спирального утолщения, поэтому их полость спадается при выходе из них воздуха. Кроме участия в дыхательной функции трахей, воздух в воздушных мешках во время полета нагревается вследствие работы мышц, и они, таким

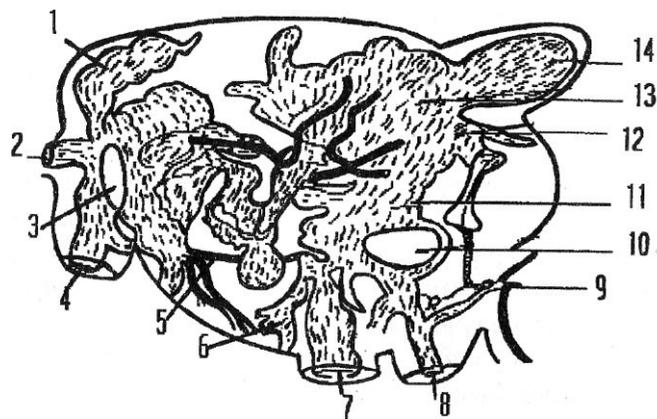


Рис. 24. Воздушные мешки в грудной части трахейной системы имаго каллифоры (Fauscheux, 1973; по Е.Б.Виноградовой): 1 - Переднескутальный воздушный мешок (ВМ); 2 - головная трахея; 3 - мезоторакальное дыхальце; 4, 7, 8 - трахеи, снабжающие конечности; 5 - латеральная трахея; 6 - стерно-плевральный ВМ; 9 - первое брюшное дыхальце; 10 - метаторакальное дыхальце; 11 - плевральный ВМ; 12 - постнотальный ВМ; 13 - медиоскутальный ВМ; 14 - скутеллярный ВМ

образом, приобретают аэростатическое значение. Воздушные мешки выполняют функцию заполнения объема внутренней полости брюшка при изменениях объема других органов. Так, например, по Б.Н. Шванвичу, 1949, у только что вылупившейся мухи люцилии два воздушных мешка в брюшке содержат немного воздуха и сморщены, а само брюшко еще не растянуто. Растяжение брюшка до нормальной величины происходит от давления воздуха, набираемого в кишечник. Затем кишечник освобождается от воздуха, но мешки наполняются, увеличиваясь во много раз и заполняя освободившееся пространство. Затем начинается созревание яичников, которые постепенно превращаются в объемистые органы. Параллельно с их ростом воздух выходит из воздушных мешков, и они снова становятся маленькими. Таким образом, значительная часть брюшной полости занимает поочередно кишечником, воздушными мешками и яичниками. Воздушные мешки головы мухи играют роль в разрывании хоботка.

Роль дыхалец в жизни насекомых и, в частности мух, довольно сложна. Во-первых, ток воздуха сквозь дыхальца произвольно регулируется насекомыми и может быть совершенно прекращен. Во-вторых, дыхальца предохраняют трахеи от засорения; в-третьих, СТИГМАЛЬНЫЕ камеры предохраняют трахеи от

ЛОКОМОЦИЯ, ЛОКОМОТОРНЫЕ И ГАЗООБМЕННЫЕ СТРУКТУРЫ КАЛЛИФОРИД

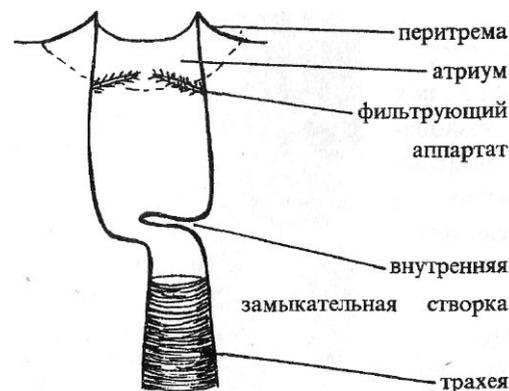


Рис. 25. Схема дыхальца (по Б.Н. Шванвичу, 1949)

высыхания. В связи с этим дыхальца приобретают сложное строение, и в них развиваются запирательные и фильтрующие аппараты. Дыхальца располагаются по бокам сегментов и являются метамерными образованиями. Обычно дыхальце имеет вид овального или округлого отверстия с утолщенными краями, образующими кольцеобразную раму дыхальца - перитрему, или стигмальную пластинку. За отверстием следует особая камера - атриум. Атриум лишен спиральной выкладки, служит преддверием в стигмальную трахею. Перитрема и атриум производные покровов. За счет перитремы и атриума развиваются три аппарата: 1. наружный замыкательный аппарат в виде подвижных губ при входе в атриум; 2. внутренний замыкательный аппарат в виде различного рода структур в глубине атриума; 3. фильтрующий аппарат в виде волосков и выростов близ входа в атриум при внутреннем замыкательном аппарате (рис. 25). Наружные замыкательные аппараты свойственны грудным дыхальцам, внутренние - брюшным.

ГРУДНЫЕ ДЫХАЛЬЦА. Высшие двукрылые, в том числе и Calliphoridae, имеют одну пару переднегрудных и одну пару заднегрудных дыхалец. Мезоторакальные (переднегрудные) дыхальца органичены с одной стороны проплеврами (верхне-латеральная граница), с другой - плечевыми бугорками (каудальный конец дыхальца). Плечевые бугорки хорошо развиты, возвышаются над дыхальцами, а щетинки, покрывающие их, образуют как бы второй фильтр. 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. Метаторакальные (заднегрудные дыхальца) расположены сразу за гипоплеврами и почти примыкают к основанию жужжалец. Типичная форма метаторакального дыхальца - треугольная, со сглаженными вершинами. Вход в дыхальце имеет округлую или овальную форму. Нередко края входа валикообразны, снабжены щетинками и вместе с фильтром закрывают вход в дыхальце. Фильтр

состоит из двух пластин (передней и задней) разной формы (Хицова, Труфанова, 1997).

Строение мезо- и метаторакальных дыхалец изученных двукрылых позволяет предполагать, что они функционируют как респираторные образования в активный период (при движении насекомого), при этом часть воздуха по внутренней трахейной системе может попадать в брюшные дыхальца. Когда насекомые находятся в покое, активно работают лишь брюшные дыхальца, грудные, как мы предполагаем, закрыты фильтрами или их входы замкнуты с помощью мышечных затворов.

БРЮШНЫЕ ДЫХАЛЬЦА смещены как у всех *Brachycera* из перепончатой части, соединяющей тергиты и стерниты, на ventральные края тергитов (рис. 26). Они располагаются по искривленной траектории. Брюшные дыхальца имеют престигмальные камеры разной высоты, формы, склеротизованности: низкие, едва выступающие; высокие, заметно выступающие; прямые или скошенные и т.д. Иногда волоски покрывают поверхность престигмальной камеры снаружи, например, у некоторых *Pollenia*. Атриум трубчатый, мешковидный. Внутри атриума находится фильтр в виде волосков, образующих иногда правильную решетку.

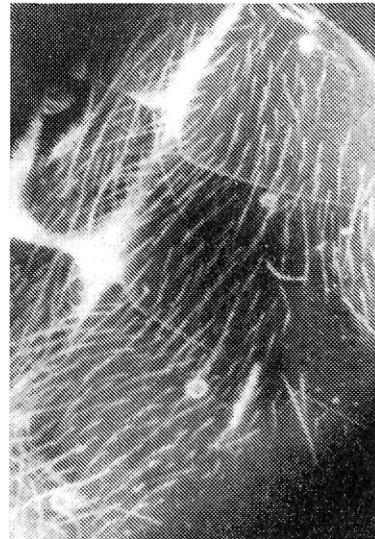


Рис. 26. Брюшко *Protophormia terraenovae* (x 89)

§ 8.2. Видовые особенности строения мезо-, метаторакальных и брюшных дыхалец имаго каллифорид

При помощи ЭСМ нами исследовались следующие морфологические признаки дыхалец имаго каллифорид: форма и строение фильтра мезоторакальных дыхалец, форма и строение фильтра метаторакальных дыхалец, форма, строение фильтра и строение атриумов брюшных дыхалец.

§ 8.2.1. Морфологические особенности мезоторакальных дыхалец

Форма мезоторакального дыхальца – эллиптическая с зауженным каудальным концом. Учитывая размерные характеристики (отношение длины дыхальца к ширине), мы выделили три основных группы:

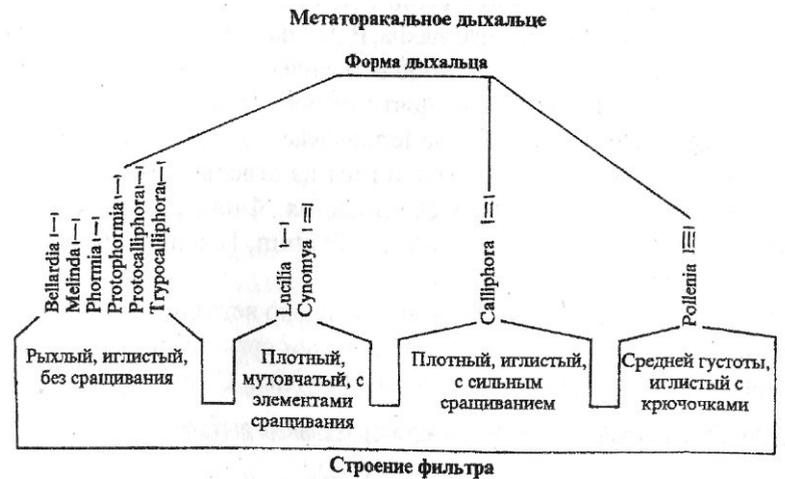


Рис. 27. Схема типов строения фильтра и формы мезоторакальных и метаторакальных дыхалец имаго каллифорид

1. Отношение длины к ширине: 4:1 (*Cynomya mortuorum*, *Lucilia bufonivora*, *L. caesar*, *Phormia regina*).

2. Отношение длины к ширине: 3:1 (*Bellardia agilis*, *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. Отношение длины к ширине: 2:1 (*Melinda cognata*, *Lucilia sericata*, *Protophormia terraenovae*).

Строение фильтра. По строению фильтра внутри исследуемого семейства мы выделили три основных группы, внутри первой группы в свою очередь выделяются четыре подгруппы:

1. «Рыхлый» тип. 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 (12 видов).

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. radis*, *P. varia*, *P. vespillo*);

г) отдельные толстые «веточки» слабо ветвящиеся, покрытые большим числом густых игловидных волосков, почти не переплетающихся между собой (*Protophormia azurea*, *Protophormia terraenovae*, *Trypocalliphora braueri*).

2. «Метельчатый» тип. Фильтр состоит из отдельных «веточек» с редким опушением и элементами сращивания. Фильтр средней густоты (*Synomya 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*) (рис. 27).

§ 8,2.2. Морфологические особенности метаторакальных дыхалец

Метаторакальное дыхальце имеет форму треугольника со сглаженными вершинами. Учитывая форму и размерные характеристики обеих пластин, мы выделили три основных группы:

1. Обе пластины треугольной формы, но площадь передней пластины гораздо больше площади задней пластины. Отношение площадей передней и задней пластин дыхальца равно у *Calliphora vomitoria* - 4,4:1; *C. subalpina* - 3:1; *Synomya mortuorum* - 3:1; *C. vicina* - 3:1; *C. uralensis* - 2:1.

2. Передняя пластина треугольная, задняя - овальной формы. Пластины дыхалец немного отличаются друг от друга по площади или равны.

ЛОКОМОЦИЯ, ЛОКОМОТОРНЫЕ И ГАЗООБМЕННЫЕ СТРУКТУРЫ КАЛЛИФОРИД

Отношение площадей передней и задней пластин: *Bellardia agilis* - 1,7: 1; *Bellardia obsoleta* - 2:1; *Protophormia azurea* - 2:1; *Trypocalliphora braueri* - 2:1; *Phormia regina* - 2:1; *Lucilia caesar* - 2:1; *Lucilia sericata* - 2:1; *Lucilia illustris* - 1,6:1; *Lucilia silvarum* - 2:1; *Lucilia ampullacea* - 1:1; *Lucilia richardsi* - 1:1; *Lucilia bufonivora* - 1:1; *Protophormia terraenovae* - 1:1; *Abonesia genarum* - 1,6:1; *Melinda cognata* - 1:1.

3. Передняя пластина вытянута, серповидной формы, задняя - круглая опахаловидная. Площади пластин равны - 1:1 (*Pollenia intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*, *P. varia*, *P. vespillo*).

Строение фильтра. По строению фильтра внутри исследуемого семейства мы выделили четыре 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. Передняя пластина несколько плотнее задней (*Bellardia agilis*, *B. obsoleta*, *Melinda cognata*, *Phormia regina*, *Protophormia azurea*, *Protophormia terraenovae*, *Trypocalliphora braueri*).

2. «Пластинчато-метельчатый» тип. Фильтр обеих пластин состоит из отдельных утолщенных у основания «веточек», очень густо покрытых игловидными волосками. Фильтр очень плотный, с элементами сращивания, отростки располагаются мутовчато. Плотность фильтра одинакова на обеих пластинах (*Synomya mortuorum*, *Lucilia bufonivora*, *L. silvarum*, *L. ampullacea*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*). У некоторых видов *Lucilia* задняя пластина несет от 3 до 8 крупных щетинок.

3. «Пластинчато-сетчатый» тип. Фильтр состоит из сильно ветвящихся и переплетающихся «веточек», с хорошо заметным сильным сращиванием. Фильтр в виде сетки, очень плотный. Плотность фильтра одинакова на обеих пластинах (*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. Фильтр средней густоты, передняя пластина более плотная. Задняя пластина состоит из нескольких утолщенных у основания «веточек», веерообразно разрастающихся (*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*.

§ 8.2.3. Морфологические особенности брюшных дыхалец

Каллифориды относятся к насекомым, у которых дыхальца находятся на поверхности тергитов и имеют простигмальную камеру над входным отверстием в атриум (апоморфные признаки).

По степени приподнятости над поверхностью покровов простигмальные камеры бывают:

- а) высокими, 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) низкими, маловыступающими над поверхностью (*C. vicina*, *Lucilia silvarum*, *L. ampullacea*, *Pollenia pallida*, *P. radis*, *P. varia*).

Установлено, что форма простигмальных камер может варьировать:

- а) камеры прямые (*B. agilis*, *C. vicina*, *L. bufonivora*, *L. silvarum*, *M. cognata*, *Pr. azurea*, *Tr. braueri*, *P. pallida*, *P. varia*, *P. vespillo*);
- б) камеры скошенные: «телескопические» (*C. uralensis*, *Cynomya mortuorum*, *Phormia regina*); «конусообразные» (*C. vomitoria*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*, *Pr. terraenovae*, *P. intermedia*, *P. rudis*); «изогнутые» (*C. subalpina*); «закрученные» (*L. ampullacea*).

Вход в простигмальную камеру может быть:

- а) широким (диаметр входного отверстия значительно превышает толщину стенки камеры) (*B. agilis*, *B. obsoleta*, *C. uralensis*, *C. vicina*, *Суп. mortuorum*, *P. intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*, *P. varia*, *P. vespillo*);
- б) средним (диаметр входного отверстия равен толщине стенки камеры) (*C. subalpina*, *C. vomitoria*, *Pr. azurea*, *Tr. braueri*, *Ph. regina*, *Pr. terraenovae*, *L. bufonivora*, *L. caesar*, *L. illustris*, *L. richardsi*, *L. sericata*);
- в) узким (диаметр входного отверстия меньше толщины стенки камеры) (*M. cognata*).

Структура стенок простигмальных камер:

- а) гладкая, без складок (*B. 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*, *Ph. regina*, *Pr. azurea*, *Pr. terraenovae*, *P. intermedia*, *P. pallida*, *P. rudis*, *P. varia*, *P. vespillo*);
- б) со складками (*Суп. mortuorum*, *Tr. braueri*).

Наружная поверхность камеры:

- а) без волосков (*B. 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*, *Ph. regina*, *Pr. azurea*, *Pr. terraenovae*, *P. rudis*, *P. vespillo*);
- б) с волосками (*P. intermedia*, *P. pallida*, *P. varia*).

Вход в простигмальную камеру:

- а) слегка прикрыт волосками (*B. 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*, *Pr. azurea*);
- б) сильно прикрыт волосками (*Ph. regina*, *Pr. terraenovae*, *P. radis*, *P. vespillo*).

Используя условные характеристики морфологического строения дыхальцевого аппарата каллифорид, мы предприняли попытку систематизировать исследованные виды семейства Calliphoridae с помощью кластеризации данных (метод одиночных и комплексных присоединений на основе Евклидова расстояния).

В результате кластерного анализа род *Pollenia* оказался выделенным в особый кластер, т.е. по исследованным признакам два вида рода *Pollenia* наиболее близки между собой и достаточно сильно отличаются от всех других видов (рис. 28). В другом кластере четко выделяется группа рода *Lucilia*. Все виды этого рода, за исключением *L. silvarum* сходны между собой и образуют одну группу. В следующую группу сходных по морфо-

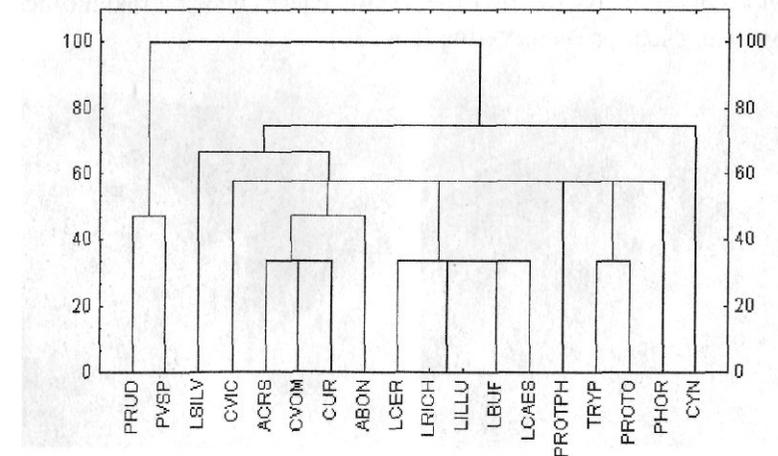


Рис. 28. Дендрограмма сходства различных видов сем. Calliphoridae по морфологическим признакам дыхалец имаго

логическим признакам дыхалец вошли следующие виды: *C. uralensis*, *C. vomitoria*, *C. subalpina*. тоже достаточно сходные виды и составляют единую группу. Обособленно от других групп стоит род *Супомау*.

Полученное объединение видов практически не отличается от традиционной систематики (Shumann, 1986). Следовательно, морфологические признаки строения дыхалец можно использовать в традиционной систематике, а также для определения видов.

§ 8.3. Видовые характеристики дыхалец имаго каллифорид

Приводим описание признаков строения дыхалец видов семейства Calliphoridae. Для ряда видов нами проведены измерения дыхальцевых отверстий и груди, а также вычислены дыхальцевые индексы.

BELLARDIA AGILIS. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 29). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - сильно вытянут, заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,45 мм, ширина - 0,15 мм, отношение длины к ширине - 3:1. Площадь - 0,048 мм². Фильтр дыхальца средней густоты. В каудальной части дыхальца «веточки» фильтра более короткие, хорошо различимы. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 2/3 длины дыхальца. Фильтр состоит из отдельных «веточек», покрытых боковыми отростками, слегка переплетающимися друг с другом. Тип фильтра - «рыхлый» (рис. 30).

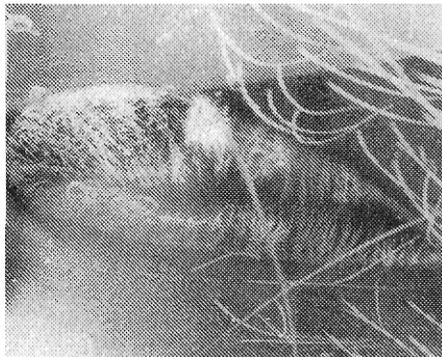


Рис. 29. Мезоторакальное дыхальце *Bellardia agilis* Meigen (x 310)



Рис. 30. Фильтр мезоторакального дыхальца *Bellardia agilis* Meigen (x 2300)

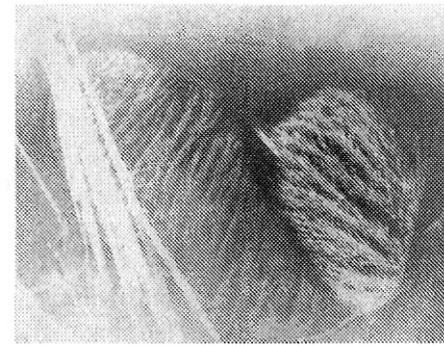


Рис. 31. Мезоторакальное дыхальце *Bellardia agilis* Meigen (x 390) Отношение площадей передней и задней пластин 1,7:1. Пластины фильтра соприкасаются друг с другом, но не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде узкой щели. Фильтр обеих пластин средней густоты, на передней пластине он более плотный. Состоит из отдельных «веточек» утолщенных у основания и ветвящихся, покрытых иглистыми «волосками». Тип фильтра - «пластинчато-рыхлый».

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов. Камеры прямые. Диаметр ка-

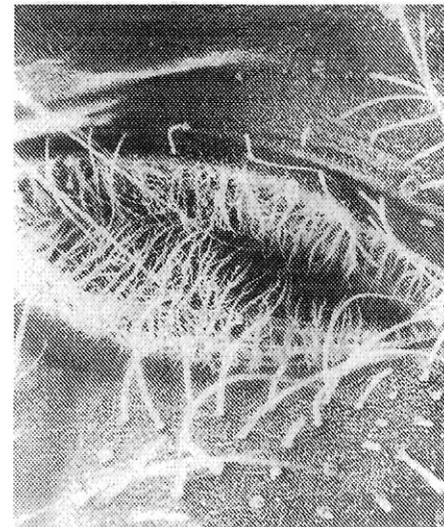


Рис. 32. Мезоторакальное дыхальце *Bellardia obsoleta* Meigen (x 700)

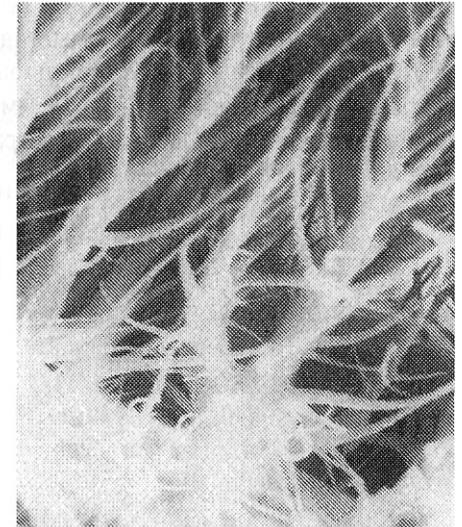


Рис. 33. Фильтр мезоторакального дыхальца *Bellardia obsoleta* Meigen (x 2100)

меры I пары дыхалец и диаметр входа в атриум: 0,025 мм и 0,019 мм, II пары дыхалец – 0,035 мм и 0,028 мм; IV пары дыхалец - 0,042 мм и 0,034 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Вход в прстигмальную камеру широкий (диаметр входа превышает толщину стенки). Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в атриум слегка прикрыт короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности прстигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, состоит из параллельно расположенных «веточек», покрытых короткими боковыми отростками.

BELLARDIA OBSOLETA. Мезоторакальное дыхальце – эллиптическое, расположено ниже уровня поверхности плейритов (рис. 32). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,44 мм, ширина - 0,15 мм, отношение длины к ширине – 3:1. Площадь – 0,050 мм². Фильтр очень редкий. В каудальной части дыхальца веточки фильтра более редкие и короткие. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении всей длины дыхальца (в переднем отделе дыхальца - за счет редкости фильтра). Фильтр состоит из отдельных «веточек» с длинными боковыми отростками, почти не переплетающимися между собой (рис. 33). Тип фильтра - «рыхлый».

Метаторакальное дыхальце - в форме треугольника с закругленными вершинами, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 34). Передняя пластина треугольной формы, задняя пластина - круглая. Площадь исследуемого дыхальца - 0,059 мм², площадь передней пластины - 0,040 мм², площадь задней пластины - 0,019 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 2:1. Пластины фильтра соприкасаются друг с другом. Вход в атриум не виден. Фильтр обеих пластин очень рыхлый. Фильтр передней пластины немного плотнее, чем фильтр задней пластины. Фильтр состоит из утолщенных у основания «веточек», густо покрытых у основания иглистыми волосками. Передняя пластина несет по переднему краю 5 крупных щетинок. Тип фильтра - «пластинчато-рыхлый».



Рис. 34. Метаторакальное дыхальце *Bellardia obsoleta* Meigen (x 710)

Брюшные дыхальца - округлой формы. Прстигмальные камеры средней высоты. Камеры прямые.

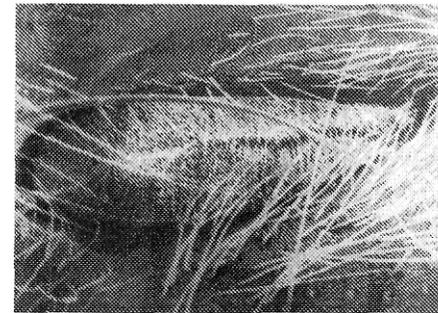


Рис. 35. Мезоторакальное дыхальце *Calliphora subalpina* Ringdahl (x 340)

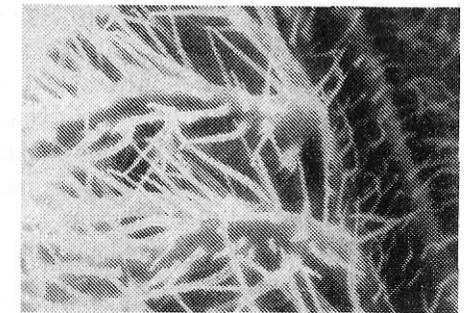


Рис. 36. Фильтр мезоторакального дыхальца *Calliphora subalpina* Ringdahl (x 2100)

Вход в камеру широкий. Диаметр камеры V пары дыхалец и диаметр входа в атриум: 0,041 мм и 0,037 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в атриум слегка прикрыт редкими короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности прстигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, состоит из густых параллельных веточек, покрытых короткими боковыми отростками.

CALLIPHORA SUBALPINA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено ниже поверхности плейритов (рис. 35). Передний конец дыхальца закруглен, задний – заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,69 мм, ширина - 0,25 мм, отношение длины к ширине – 3:1. Площадь - 0,123 мм². Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 2/3 длины дыхальца. Фильтр



Рис. 37. Метаторакальное дыхальце *Calliphora subalpina* Ringdahl (x 210)

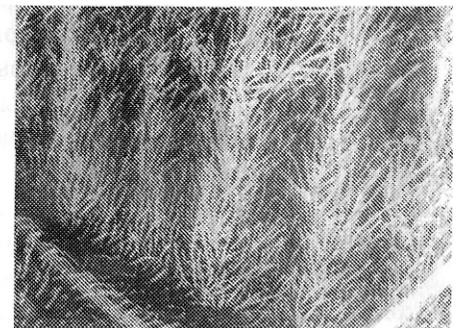


Рис. 38. Фильтр метаторакального дыхальца *Calliphora subalpina* Ringdahl (x 1700)

дыхальца очень густой, густота фильтра неодинакова по всей длине дыхальца: в передней части он более плотный. Фильтр состоит из отдельных утолщенных у основания «веточек» с сильно переплетающимися боковыми отростками (рис. 36). Боковые отростки прямые, разнонаправленные. В фильтре заметно сильное сращивание его элементов, тип фильтра «сетчатый». Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 5.

Метаторакальное дыхальце - в форме треугольника с закругленными вершинами (рис. 37). Дыхальце расположено ниже уровня плейритов, окружено «бортиком», образованным рамой дыхальца. Площадь дыхальца - 0,150 мм², площадь передней пластины - 0,110 мм², площадь задней пластины - 0,040 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 3:1. Передняя пластина треугольная, задняя - овальная. Пластины фильтра не перекрывают друг друга и смыкаются лишь на 1/3 длины дыхальца. Вход в атриум виден в виде треугольной щели. Вдоль передней пластины дыхальца расположены ряды щетинок. Фильтр обеих пластин похожий, очень густой, состоит из отдельных «веточек», растущих параллельно друг другу, покрытых многочисленными короткими волосками (рис. 38). Совокупность этих волосков создает плотную структуру фильтра, с хорошо заметными элементами сращивания. На пластинах фильтра хорошо заметны утолщенные основания, но пластины фильтра не подразделяются на отдельные фрагменты. Тип фильтра - «пластинчато-сетчатый».

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры средней высоты. Камеры скошенные, лежат на боку под углом 35°, «горшочковидной» формы (рис. 39). Вход в камеру широкий. Диаметр камеры и диаметр входа в атриум II пары дыхалец - 0,050 мм и 0,030 мм; III пары дыхалец - 0,060 мм и 0,050 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру слегка прикрыт редкими короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности



Рис. 39. Брюшное дыхальце *Calliphora subalpina* Ringdahl (x 1120)

ти престигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, в виде «решетки», состоит из параллельно расположенных веточек, покрытых короткими боковыми отростками. На дне некоторых атриумов заметна щель (вход непосредственно в трахею).

Таблица 5

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 7)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,55	0,90	0,70±0,049	0,130	18,44
Ширина мезоторакального дыхальца	0,18	0,30	0,23±0,016	0,043	18,47
Длина груди	3,95	5,60	4,59±0,231	0,613	13,36

CALLIPHORA URALENSIS. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено чуть ниже уровня поверхности плейритов (рис. 40). Передний конец дыхальца широкий, округлой формы, задний - слегка заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,60 мм, ширина - 0,22 мм, отношение длины к ширине - 3:1. Площадь дыхальца - 0,100 мм². Фильтр дыхальца очень густой, состоит из сильно ветвящихся и переплетающихся «веточек», сращенных между собой и покрытых боковыми отростками, крючкообразно загнутыми на концах. В фильтре заметно сильное сращивание его элементов, фильтр - «сетчатого» типа. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Вход в атриум виден на протяжении 2/3 длины дыхальца. Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 6.



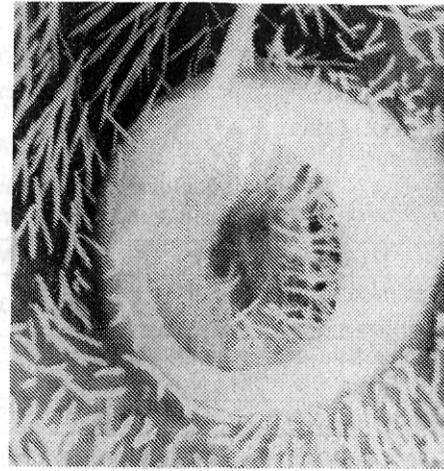
Рис. 40. Мезоторакальное дыхальце *Calliphora uralensis* Villeneuve (x 260)



Рис. 41. Метаторакальное дыхальце *Calliphora uralensis* Villeneuve (x 230)

Морфологическая характеристика дыхалец
исследованных экземпляров (n = 63)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,40	1,15	0,87±0,016	0,127	14,52
Ширина мезоторакального дыхальца	0,13	0,38	0,29±0,005	0,042	14,52
Длина груди	3,25	5,90	5,14±1,060	0,480	9,35

Рис. 42. Фильтр метаторакального дыхальца *Calliphora uralensis* Villeneuve (x 1700)Рис. 43. Брюшное дыхальце *Calliphora uralensis* Villeneuve (x 1700)

Метаторакальное дыхальце - в форме треугольника с закругленными вершинами (рис. 41). Площадь исследуемого дыхальца - 0,130 мм², площадь передней пластины - 0,087 мм², площадь задней пластины - 0,039 мм². Обе пластины треугольной формы с округлыми вершинами. Отношение площадей передней и задней пластин: 2:1. Пластины фильтра не перекрывают друг друга, соприкасаются лишь в нижней части дыхальца. Вход в атриум в виде треугольной щели. Фильтр обеих пластин похожий, очень плотный, состоит из «веточек», густо покрытых короткими извитыми отростками (рис. 42). Вершины «веточек» сильно разветвляются, поэтому сами «веточки» видны не на всей поверхности пластины, а лишь у их основания. Боковые отростки сильно переплетаются, образуя плотную структуру фильтра, с хорошо заметными элементами сращивания. Тип фильтра - «пластинчато-сетчатый».

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов. Камеры скошенные, «телескопической» формы. Вход в камеру широкий (рис. 43). Диаметр камеры и диаметр входа в атриум I пары дыхалец - 0,030 мм и 0,020 мм; II пары дыхалец - 0,040 мм и 0,030 мм; III пары - 0,070 мм и 0,060 мм. Стенки камеры гладкие, без складок, наружная поверхность не покрыта волосками. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру слегка прикрыт волосками, расположенными на ее внутренней поверхности. Фильтр атриума хорошо развит, состоит из ветвящихся волосков. Атриумы мешковидные, короткие, уменьшаются от I пары к последней.

CALLIPHORA VICINA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено чуть ниже уровня поверхности плейритов (рис. 44). Передний конец дыхальца - округлой формы, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,67 мм, ширина - 0,26 мм, отношение длины к ширине - 2,6:1. Площадь - 0,062 мм². Фильтр дыхальца очень густой, состоит из отдельных толстых «веточек», разветвляющихся на более тонкие, сросшиеся между собой «веточки» (рис. 45). От них отходит множество боковых отростков разной длины, переплетающихся между собой. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра полное. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Вход в атриум виден на протяжении 2/3 длины дыхальца. Тип фильтра - «сетчатый». Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 7.

Метаторакальное дыхальце - в форме равностороннего треугольника с закругленными вершинами (рис. 46).

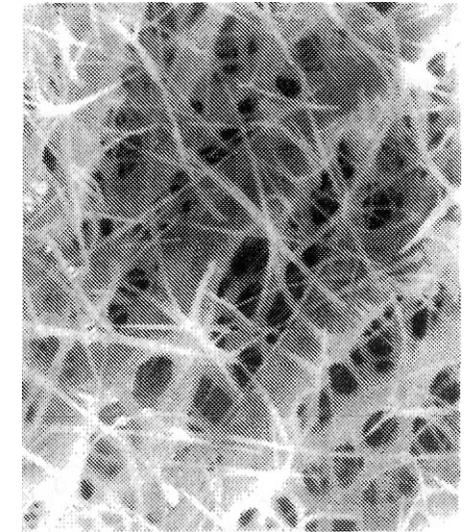
Рис. 44. Мезоторакальное дыхальце *Calliphora vicina* R.-D. (x 210)Рис. 45. Фильтр мезоторакального дыхальца *Calliphora vicina* R.-D. (x 2400)



Рис. 46. Метаторакальное дыхальце *Calliphoravicina* R.-D. (x 210)

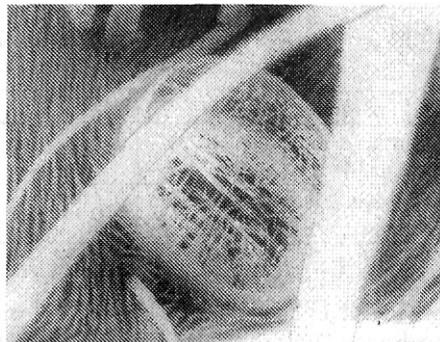


Рис. 47. Брюшное дыхальце *Calliphora vicina* R.-D. (x 1700)

Площадь исследуемого дыхальца – 0,112 мм², площадь передней пластины – 0,080 мм², площадь задней пластины – 0,029 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 3:1. Рама дыхальца образует небольшой валик, обрамляющий дыхальце. Передняя пластина треугольной формы с закругленными вершинами, задняя – овальная. Вдоль нижнего края передней пластины располагаются крупные щетинки. Пластины фильтра не соприкасаются и не перекрывают друг друга. Вход в атриум в виде треугольной щели, виден по всей высоте дыхальца. Фильтр обеих пластин похожий, очень густой, состоит из отдельных «веточек», растущих параллельно друг другу, разветвляющихся на концах. «Веточки» покрыты густыми волосками, которые в совокупности образуют плотную структуру, с хорошо заметными элементами сращивания. Тип фильтра – «пластинчато-сетчатый».

Таблица 7

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 72)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0.350	1.100	0.786±0.022	0.185	23.60
Ширина мезоторакального дыхальца	0.116	0.366	0.262±0.007	0.062	23.59
Длина груди	2.750	5.750	4.525±0.083	0.701	15.49

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры низкие, мало выступают над поверхностью тергитов. Камеры прямые. Вход в камеру широкий (рис. 47). Диаметр камеры и диаметр входа в атриум III

пары дыхалец- 0,038 мм и 0,036 мм; IV пары дыхалец- 0,043 мм и 0,038 мм; V пары - 0,054 мм и 0,049 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры не покрыта волосками. Края камеры очень тонкие, слегка загнуты внутрь. Вход в камеру прикрыт волосками средней длины, расположенными на внутренней поверхности простигмальной камеры. Фильтр атриума располагается вблизи входа. Он хорошо развит и состоит из параллельно растущих волосков покрытых боковыми отростками. Атриумы мешковидные, короткие.

CALLIPHORA VOMITORIA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено ниже уровня поверхности плейритов. Передний конец дыхальца имеет округлую форму, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,79 мм, ширина - 0,26 мм, отношение длины к ширине – 3:1. Площадь – дыхальца 0,13 мм². Фильтр дыхальца очень густой, состоит из сильно ветвящихся и переплетающихся «веточек», с хорошо заметным, сильным сращиванием его элементов, т.е. фильтр - «сетчатого» типа. Боковые отростки прямые или слегка изогнутые. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 3/4 длины дыхальца. В каудальной части дыхальца фильтр более редкий. Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 8.

Метаторакальное дыхальце - в виде треугольника с закругленными вершинами (рис. 48). Площадь исследуемого дыхальца - 0,147 мм², площадь передней пластины - 0,120 мм², площадь задней пластины - 0,027 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 4,4:1. Рама дыхальца образует небольшой валик, обрамляющий дыхальце. Передняя пластина в виде треугольника с закругленными вершинами, задняя - овальная. Пластины фильтра со-

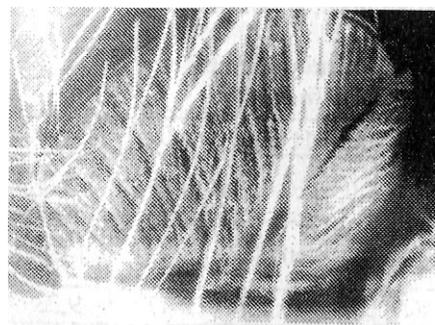


Рис. 48. Метаторакальное дыхальце *Calliphora vomitoria* Linnaeus (x 790)

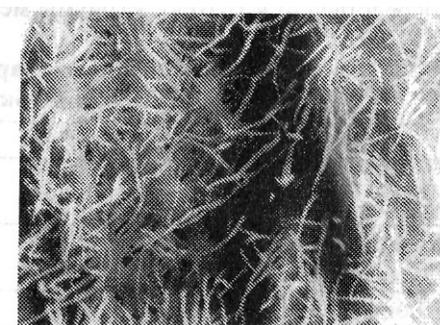


Рис. 49. Фильтр метаторакального дыхальца *Calliphora vomitoria* Linnaeus (x 2800)

прикасаются друг с другом по всей длине входа в атриум, но не перекрывают друг друга. Фильтр обеих пластин похожий, очень густой, состоит из отдельных «веточек», покрытых густыми волосками. Часть волосков сращена между собой и образует плотную структуру. Фильтр «пластинчатосетчатого» типа (рис. 49). На передней пластине заметны бороздки, подразделяющие пластину на отдельные лопасти (их 15). Задняя пластина не подразделяется на лопасти, но в ней очень хорошо заметны крупные «веточки» фильтра, растущие параллельно друг другу и ветвящиеся на концах. Вдоль нижнего края передней пластины расположены крупные щетинки.

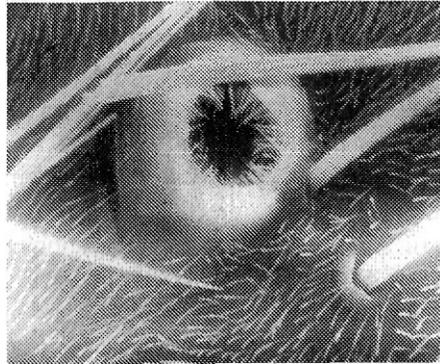


Рис. 50. Брюшное дыхальце *Calliphora vomitoria* Linnaeus (x 1900)

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов. Камеры скошенные, «конусные». Вход в камеру средней величины (диаметр входа равен толщине стенки). Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры не покрыта волосками. Края камеры закруглены и загнуты внутрь. Вход в камеру слегка прикрыт волосками, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры (рис. 50). Фильтр атриума хорошо развит, в виде «решетки», состоит из параллельно растущих «веточек» с короткими боковыми отростками. На дне некоторых атриумов заметна щель - вход непосредственно в трахею. Атриумы мешковидные, короткие.

Таблица 8

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 63)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,55	1,25	0,89±0,015	0,125	14,09
Ширина мезоторакального дыхальца	0,18	0,41	0,29±0,005	0,041	14,11
Длина груди	3,70	6,00	5,11±0,059	0,472	9,23

CYNOMYA MORTUORUM. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено в углублении плейритов (рис. 51). Передний конец

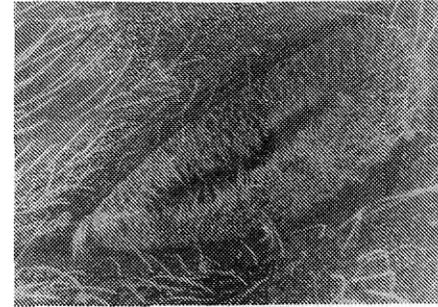


Рис. 51. Мезоторакальное дыхальце *Synomya mortuorum* Linnaeus (x 110)

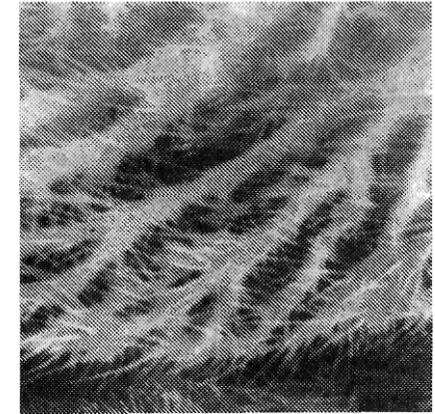


Рис. 52. Фильтр мезоторакального дыхальца *Synomya mortuorum* Linnaeus (x 1270)

дыхальца округлой формы, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,56 мм, ширина - 0,15 мм, отношение длины к ширине - 4:1. Площадь дыхальца - 0,054 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 3/4 длины дыхальца. В каудальной части дыхальца «веточки» верхнего и нижнего рядов фильтра перекрывают друг друга. Фильтр «метельчатого» типа, состоит из ветвящихся у основания «веточек», покрытых короткими боковыми отростками, переплетающимися между собой (рис. 52). Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 9.



Рис. 53. Метоторакальное дыхальце *Synomya mortuorum* Linnaeus (x 230)

Метоторакальное дыхальце - в виде треугольника с закругленными вершинами (рис. 53). Передняя пластина фильтра треугольная с закругленными вершинами, окружена по переднему краю складкой, образованной рамой дыхальца - «бортиком». Задняя пластина овальной формы. Площадь исследуемого дыхальца - 0,091 мм², площадь передней пластины - 0,063 мм², площадь задней пластины - 0,019 мм². Отно-

шение площадей передней и задней пластин: 3:1. Пластины фильтра не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде узкой щели. Фильтр обеих пластин похожий, очень плотный, с элементами сращивания, «пластинчато-метельчатого» типа. Состоит из утолщенных у основания «веточек» немного ветвящихся на концах, покрытых иглистыми волосками.

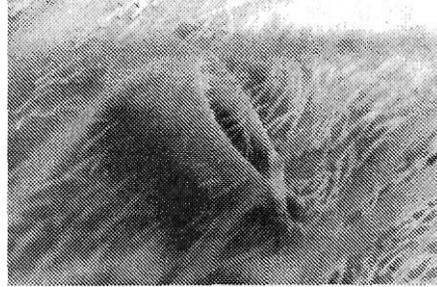


Рис. 54. Брюшное дыхальце *Synonyma mortuorum* Linnaeus (сбоку, x 2500)

Брюшные дыхальца – округлой формы. Престигмальные камеры средней высоты, скошенные, лежат под углом 35°, «телескопической» формы (рис. 54). Вход в камеру широкий. Диаметр камеры и диаметр входа в атриум I пары дыхалец – 0,031 мм и 0,026 мм; II пары дыхалец – 0,035 мм и 0,031 мм; III пары – 0,038 мм и 0,032 мм, IV пары дыхалец – 0,040 и 0,033 мм; V пары дыхалец – 0,056 мм и 0,050 мм. Стенки камеры со складками (рис.55). Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру прикрыт волосками, расположенными на ее внутренней поверхности. Фильтр атриума хорошо развит, располагается близко к входу, состоит из тонких веточек, покрытых короткими боковыми отростками.



Рис. 55. Брюшное дыхальце *Synonyma mortuorum* Linnaeus (x 2500)

Таблица 9

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 55)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,45	1,00	0,66±0,017	0,128	19,47
Ширина мезоторакального дыхальца	0,11	0,25	0,16±0,004	0,032	19,45
Длина груди	3,25	6,25	4,48±0,093	0,694	15,49

LUCILIA BUFONIVORA. Мезоторакальное дыхальце – эллиптическое, расположено на уровне поверхности плейритов (рис. 56). Передний конец дыхальца округлой формы, задний – сильно заострен. Длина исследуемого дыхальца – 0,39 мм, ширина – 0,10 мм, отношение длины к ширине – 4:1. Площадь дыхальца – 0,039 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/3 длины дыхальца. «Веточки» верхнего ряда фильтра более длинные, перекрывают «веточки» нижнего ряда. В каудальной части дыхальца «веточки» фильтра становятся более редкими и короткими, но в нижнем ряду они длиннее, чем в верхнем. Фильтр «метельчатого» типа, состоит из отдельных «веточек» с утолщенным основанием и многочисленными прямыми короткими отростками (рис. 57). В фильтре заметны элементы сращивания.

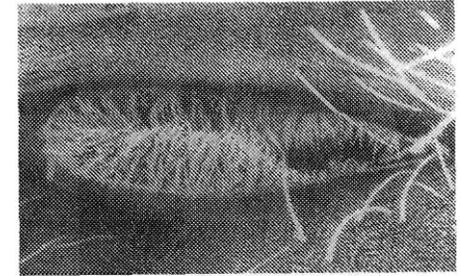


Рис. 56. Мезоторакальное дыхальце *Lucilia bufonivora* Moniez (x 380)

Метаторакальное дыхальце – в виде треугольника с закругленными вершинами, слегка возвышается над прилегающими плейритами (рис. 58). Передняя пластина фильтра треугольная, окружена по переднему краю «борти-

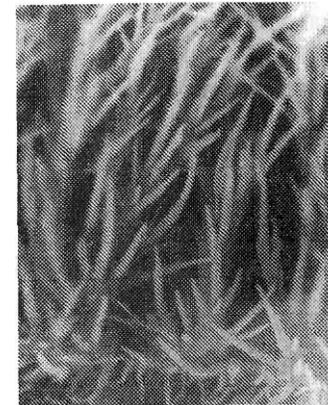


Рис. 57. Фильтр мезоторакального дыхальца *Lucilia bufonivora* Moniez (x 2300)

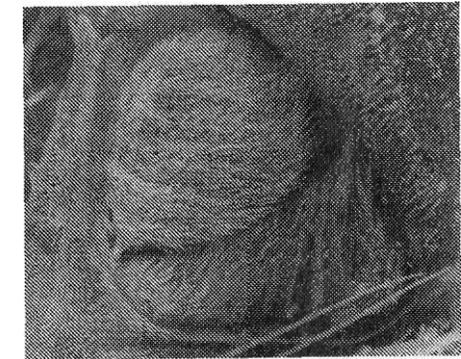


Рис. 58. Метаторакальное дыхальце *Lucilia bufonivora* Moniez (x 440)

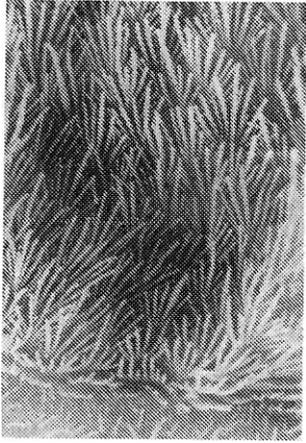


Рис. 59. Фильтр метоторакального дыхальца *Lucilia bufonivora* Moniez (x 2200)

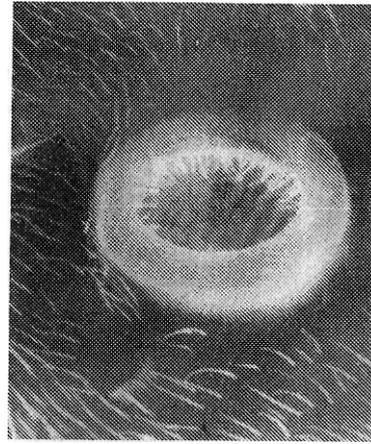


Рис. 60. Брюшное дыхальце *Lucilia bufonivora* Moniez (x 1250)

ком». Задняя пластина круглая. Площадь исследуемого дыхальца – 0,036 мм², площадь передней пластины – 0,016 мм², площадь задней пластины – 0,019 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1. Пластины фильтра не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде узкой щели. Фильтр обеих пластин похожий, очень плотный, состоит из отдельных «веточек» с утолщенными основаниями, от которых отходят многочисленные мутовчато расположенные иглистые отростки (рис. 59). В фильтре заметны элементы сращивания. Тип фильтра – «пластинчато-метельчатый».

Брюшные дыхальца – округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов, прямые (рис. 60). Вход в камеру широкий. Диаметр камеры и диаметр входа в атриум I пары дыхалец – 0,025 мм и 0,016 мм; II пары – 0,031 мм и 0,020 мм. Стенки престигмальной камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность – без волосков. Края камеры загнуты внутрь, вход слегка прикрыт волосками, расположенными на внутренней поверхности камеры. Фильтр атриума хорошо развит, располагается близко к входу, состоит из тонких, параллельно растущих «веточек», покрытых короткими боковыми отростками.

LUCILIA SILVARUM. Мезоторакальное дыхальце – эллиптическое, расположено чуть выше уровня поверхности плеуритов (рис. 61). Передний конец дыхальца округлой формы, задний – заострен. Длина исследуемого дыхальца – 0,33 мм, ширина – 0,13 мм, отношение длины к ширине

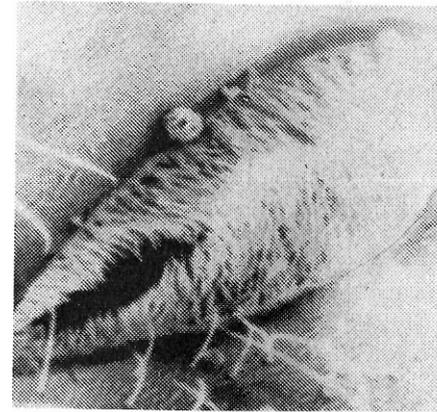


Рис. 61. Мезоторакальное дыхальце *Lucilia silvarum* Meigen (x 470)



Рис. 62. Фильтр мезоторакального дыхальца *Lucilia silvarum* Meigen (x 2700)

– 2,5:1. Площадь дыхальца – 0,037 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/3 длины дыхальца. В каудальной части дыхальца веточки фильтра более короткие. Фильтр «метельчатого» типа, состоит из отдельных «веточек» с утолщенным основанием и многочисленными отростками, крючкообразно загнутыми на концах (рис. 62). В фильтре заметны элементы сращивания. Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 10.

Мезоторакальное дыхальце – в виде треугольника с закругленными вершинами, расположено под наклоном к поверхности плеуритов (рис. 63). Пе-

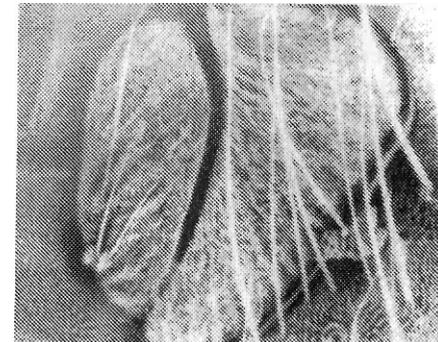


Рис. 63. Метоторакальное дыхальце *Lucilia silvarum* Meigen (x 450)

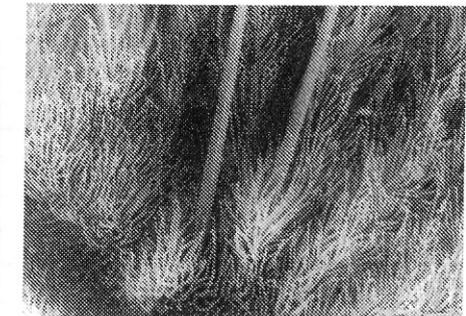


Рис. 64. Фильтр метоторакального дыхальца *Lucilia silvarum* Meigen (x 2000)

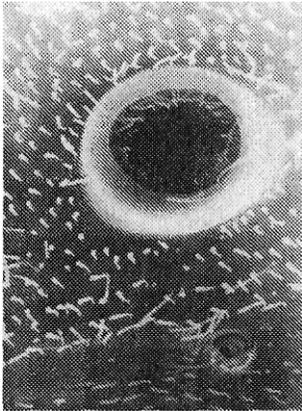


Рис. 65. Брюшное дыхальце *Lucilia silvarum* Meigen (x 2000)

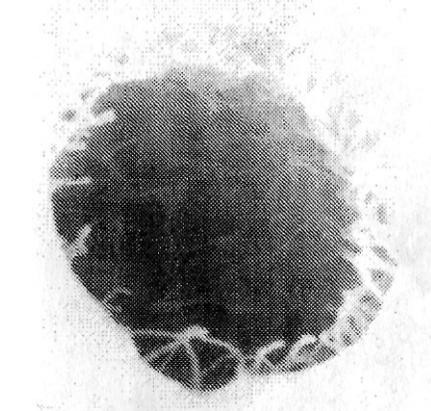


Рис. 66. Внутренний фильтр брюшного дыхальца *Lucilia silvarum* Meigen (x 6500)

редняя пластина дыхальца чуть выше уровня плейритов, окружена спереди «бортиком», образованным рамой дыхальца. Задняя пластина расположена ниже передней. Площадь исследуемого дыхальца – 0,048 мм², площадь передней пластины - 0,030 мм², площадь задней пластины – 0,016 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 2:1. Пластины фильтра не соприкасаются и не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде узкой длинной щели. Фильтр обеих пластин похожий, очень плотный. Состоит из отдельных «веточек», от которых отходят многочисленные мутовчато расположенные иглистые отростки, загнутые на концах в виде крючочков (рис. 64). В фильтре заметны элементы сращивания. Тип фильтра «пластинчато-метельчатый». Задняя пластина несет 4 крупные щетинки.

Таблица 10

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 34)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	StDev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,40	0,75	0,57±0,012	0,070	12,37
Ширина мезоторакального дыхальца	0,16	0,30	0,22±0,004	0,028	12,36
Длина груди	3,30	4,50	3,85±0,051	0,300	7,79

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры низкие, мало выступают над поверхностью тергитов (рис. 65). Камеры прямые. Стен-

ки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность – без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру средней величины, слегка прикрыт волосками, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, в виде «решетки», располагается близко к входу, состоит из параллельно расположенных волосков, покрытых короткими боковыми отростками (рис. 66). Атриумы мешковидные, короткие.

LUCILIA AMPULLACEA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено ниже уровня поверхности плейритов (рис. 67). Передний конец дыхальца округлой формы, задний – сильно заострен. Длина исследуемого дыхальца – 0,40 мм, ширина – 0,12 мм, отношение длины к ширине – 3:1. Площадь - 0,04 мм². Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/2 длины дыхальца. Пластины фильтра как бы подразделяются на отдельные фрагменты. Фильтр «метельчатого» типа, состоит из параллельных «веточек», покрытых короткими волосками. В фильтре заметны элементы сращивания. По направлению к заднему концу дыхальца «веточки» фильтра обоих рядов укорачиваются, но в нижнем ряду они несколько длиннее, чем в верхнем.

Метаторакальное дыхальце - в виде треугольника с закругленными вершинами, расположено ниже уровня поверхности плейритов (рис. 68). Передняя и задняя пластины треугольной формы, передняя пластина окружена по переднему краю «бортиком». Площадь исследуемого дыхальца - 0,036 мм², площадь передней пластины - 0,018 мм², площадь задней

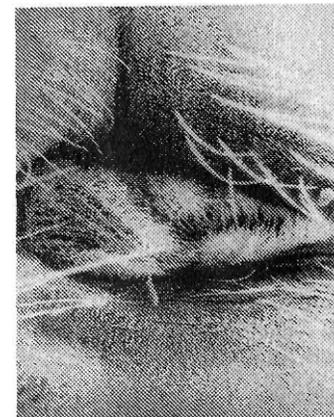


Рис. 67. Мезоторакальное дыхальце *Lucilia ampullacea* Villeneuve (x 330)



Рис. 68. Метаторакальное дыхальце *Lucilia ampullacea* Villeneuve (x 400)

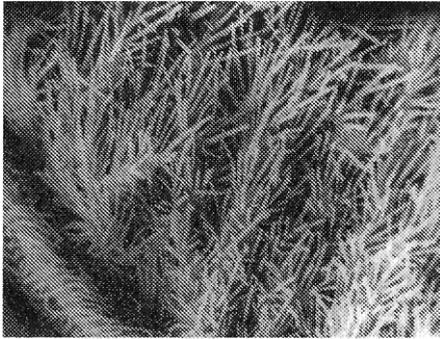


Рис. 69. Фильтр метаторакального дыхальца *Lucilia caesar* Linnaeus (x 2700)

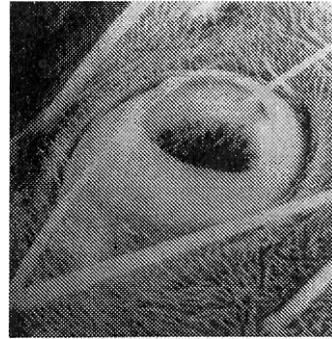


Рис. 70. Брюшное дыхальце *Lucilia ampullacea* Villeneuve (x 1370)

пластины - 0,013 мм. Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1. Пластины фильтра не соприкасаются и не перекрывают друг друга. У вершины дыхальца в фильтре задней пластины имеется небольшая выемка, которая придает входу в атриум вид изогнутой щели. Фильтр обеих пластин похожий, очень плотный, «пластинчато-метельчатого» типа (рис. 69). Состоит из утолщенных у основания ветвящихся веточек, покрытых густыми мутовчато расположенными иглистыми волосками. В фильтре заметны элементы сращивания.

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры низкие, маловыступающие над поверхностью тергитов (рис. 70). Камеры скошенные, «закрученные». Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру средней величины, слегка прикрыт короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности простигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, в виде «решетки», располагается близко к входу, состоит из параллельно расположенных «веточек», покрытых короткими боковыми отростками.

LUCILIA CAESAR. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено ниже уровня поверхности плейритов (рис. 71). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - вытянутый, острый. Длина исследуемого дыхальца - 0,66 мм, ширина - 0,16 мм, отношение длины к ширине - 4:1. Площадь дыхальца - 0,091 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/3 длины дыхальца. В каудальной части дыхальца «веточки» фильтра становятся более короткими, в нижнем ряду исчезают совсем. Фильтр «метельчатого» типа, состоит из па-

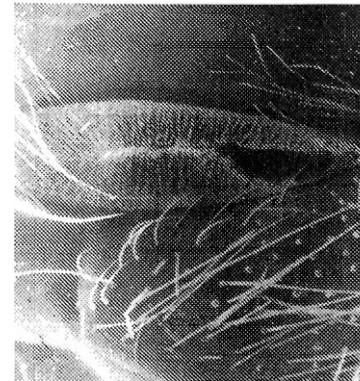


Рис. 71. Мезоторакальное дыхальце *Lucilia caesar* Linnaeus (x 200)



Рис. 72. Метаторакальное дыхальце *Lucilia caesar* Linnaeus (x 220)

раллельных слабоветвящихся «веточек» с редкими короткими боковыми отростками. В фильтре заметны элементы сращивания. Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 11.

Метаторакальное дыхальце - в форме треугольника с закругленными вершинами, расположено ниже уровня поверхности плейритов (рис. 72). Передняя пластина имеет форму вытянутого треугольника с закругленными вершинами, окружена «бортиком», образованным рамой дыхальца. Задняя пластина овальной формы, погружена ниже передней. Площадь исследуемого

дыхальца - 0,0119 мм², площадь передней пластины - 0,079 мм², площадь задней пластины - 0,037 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 2:1. Пластины фильтра не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде узкой щели. Фильтр обеих пластин похожий, очень плотный, «пластинчато-метельчатого» типа. Состоит из параллельных «веточек», покрытых короткими мутовчато расположенными иглистыми волосками. В фильтре заметны элементы сращивания. Задняя пластина несет 3 крупные щетинки.

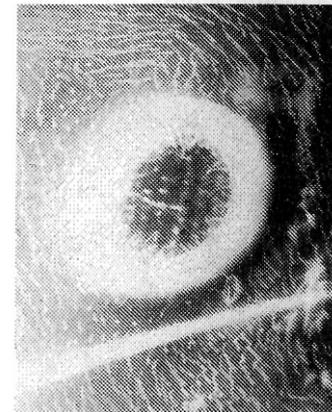


Рис. 73. Брюшное дыхальце *Lucilia caesar* Linnaeus (x 1800)

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов (рис. 73). Камеры скошенные, «конусные». Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность — без ВОЛОСКОВ. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру средней величины, слегка прикрыт короткими «волосками», расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры. Диаметр камеры III пары дыхалец и диаметр входа в атриум: 0,042 мм и 0,024 мм. Фильтр атриума хорошо развит, в виде «решетки», располагается близко к входу, состоит из параллельно расположенных волосков, покрытых короткими боковыми отростками. Атриумы мешковидные, короткие.

Таблица 11

**Морфологическая характеристика дыхалец
исследованных экземпляров (n = 51)**

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV %
Длина мезоторакального дыхальца	0,40	0,95	0,72±0,017	0,121	16,74
Ширина мезоторакального дыхальца	0,10	0,23	0,18±0,004	0,030	16,80
Длина груди	3,20	5,24	4,37±0,065	0,465	10,64

LUCILIA ILLUSTRIS. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено на уровне поверхности плеуритов (рис. 74). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - вытянут, заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,44 мм, ширина - 0,14 мм, отношение длины к ширине - 3:1.

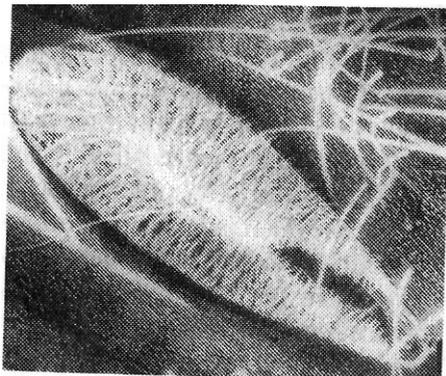


Рис. 74. Мезоторакальное дыхальце *Lucilia illustris* Meigen (x 360)

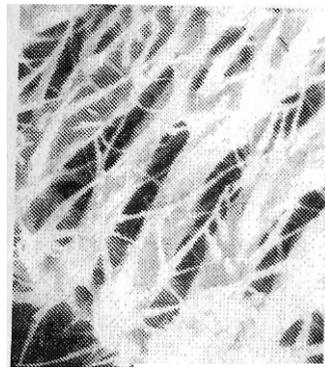


Рис. 75. Фильтр мезоторакального дыхальца *Lucilia illustris* Meigen (x 2800)



Рис. 76. Мезоторакальное дыхальце *Lucilia illustris* Meigen (x 400)

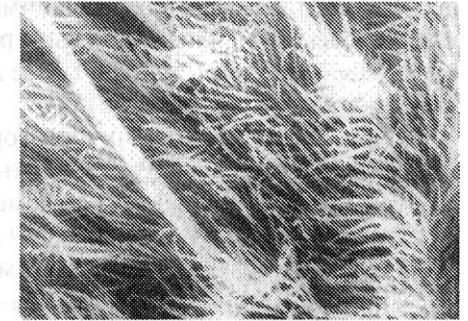


Рис. 77. Фильтр мезоторакального дыхальца *Lucilia illustris* Meigen (x 2400)

Площадь - 0,048 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/3 длины дыхальца. «Веточки» верхнего ряда фильтра более длинные, перекрывают «веточки» нижнего ряда. В каудальной части дыхальца они становятся более редкими и короткими. Фильтр «метельчатого» типа, состоит из отдельных параллельных слабовеетвящихся «веточек» покрытых короткими боковыми отростками (рис. 75). В фильтре заметны элементы сращивания. Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 12.

Мезоторакальное дыхальце - в виде треугольника с закругленными вершинами, расположено чуть ниже уровня поверхности плеуритов (рис. 76). Передняя пластина в форме вытянутого треугольника, окружена по передне-

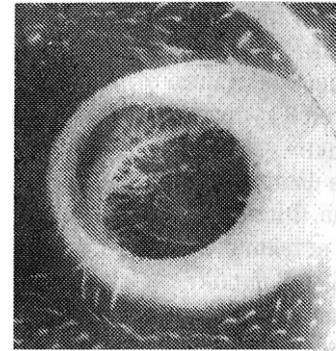


Рис. 78. Брюшное дыхальце *Lucilia illustris* Meigen (x 2700)

му краю складкой, образованной рамой дыхальца - «бортиком». Задняя пластина овальной формы, погружена ниже передней. Площадь исследуемого дыхальца - 0,052 мм², площадь передней пластины - 0,032 мм², площадь задней пластины - 0,020 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1,6:1. Пластины фильтра соприкасаются друг с другом по всей длине входа в атриум, но не перекрывают друг друга. Вход в атриум не виден. Фильтр обеих пластин по-

хожий, очень плотный, «пластинчато-метельчатого» типа. Состоит из отдельных «веточек», покрытых мутовчато расположенными иглистыми волосками. Вершины волосков загнуты в виде крючочков (рис. 77). В фильтре заметны элементы сращивания.

Брюшные дыхальца – округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступающие над поверхностью тергитов. Камеры скошенные, «конусные». Диаметр камеры и диаметр входа в атриум II пары дыхалец – 0,025 мм и 0,017 мм; III пары – 0,029 мм и 0,018 мм; IV пары – 0,030 мм и 0,021 мм; V пары – 0,037 мм и 0,022 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру средней величины, слегка прикрыт волосками средней длины, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, состоит из параллельных «веточек», покрытых короткими боковыми отростками (рис. 78). Атриумы мешковидные, короткие.

Таблица 12

**Морфологическая характеристика дыхалец
исследованных экземпляров (n = 21)**

Параметры, мм	Mm	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,40	0,85	0,64±0,024	0,112	17,36
Ширина мезоторакального дыхальца	0,15	0,28	0,21±0,008	0,037	17,40
Длина груди	3,25	5,00	3,91±0,094	0,435	11,13

LUCILIA RICHARDSI. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено на уровне поверхности плейритов (рис. 79). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - сильно заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,40 мм, ширина – 0,19 мм, отношение длины к ширине - 3:1. Площадь дыхальца - 0,040 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра неодинакова: в задней части дыхальца «веточки» фильтра более короткие и редкие. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/3 длины дыхальца. Фильтр «метельчатого» типа, состоит из сильно утолщенных у основания ветвящихся «веточек», покрытых короткими иглистыми отростками (рис. 80). В фильтре заметны элементы сращивания. Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 13.

Метаторакальное дыхальце - в виде треугольника с закругленными вершинами, расположено чуть ниже уровня плейритов. Рама вокруг дыхальца

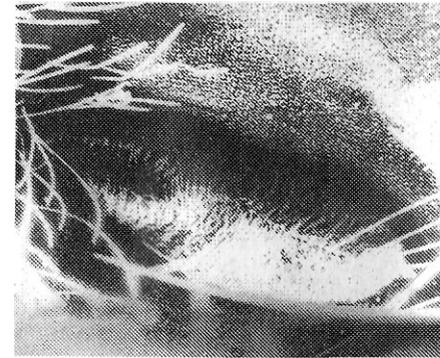


Рис. 79. Мезоторакальное дыхальце *Lucilia richardsi* Collin (x 300)

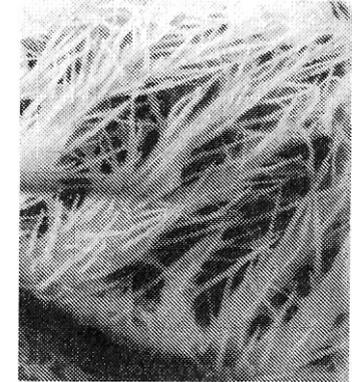


Рис. 80. Фильтр мезоторакального дыхальца *Lucilia richardsi* Collin (x 2400)

образует «бортик,» повторяющий контуры дыхальца (рис. 81). Передняя пластина фильтра треугольной формы, задняя - овальная. Площадь исследуемого дыхальца - 0,048 мм², площадь передней пластины – 0,027 мм², площадь задней пластины - 0,020 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1. Передняя пластина немного перекрывает заднюю. Задняя пластина короче передней, за счет чего у вершины дыхальца виден вход в атриум. Фильтр обеих пластин похожий, очень плотный. Тип фильтра - «пластинчато-метельчатый». Состоит из отдельных «веточек» с утолщенными основаниями, от которых отходят многочисленные мутовчато расположенные

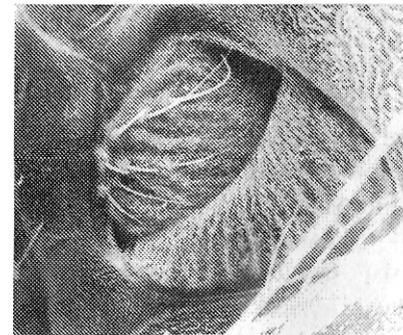


Рис. 81. Метаторакальное дыхальце *Lucilia richardsi* Collin (x 450)

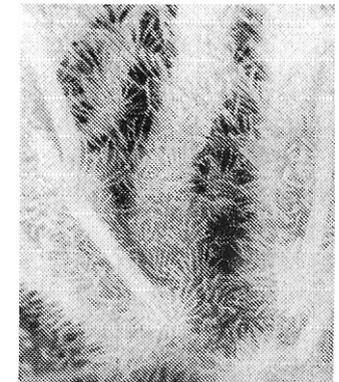


Рис. 82. Фильтр метаторакального дыхальца *Lucilia richardsi* Collin (x 2300)

иглистые отростки, крючкообразно загнутые на концах (рис. 82). В фильтре заметны элементы сращивания.

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступающие над поверхностью тергитов. Камеры скошенные, «конусные» (рис. 83). Вход в камеру средней величины. Диаметр камеры и диаметр входа в атриум I пары дыхалец - 0,023 мм и 0,017 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру слегка прикрыт редкими короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры. Фильтр атриума в виде «решетки» состоит из тонких длинных параллельно расположенных волосков, покрытых короткими боковыми отростками. Атриумы мешковидные, короткие.

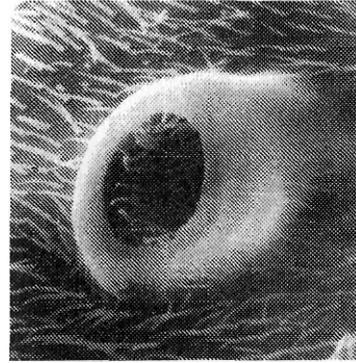


Рис. 83. Брюшное дыхальце *Lucilia richardsi* Collin (x2100)

Таблица 13

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 35)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV %
Длина мезоторакального дыхальца	0,45	1,00	0,65±0,022	0,131	20,18
Ширина мезоторакального дыхальца	0,15	0,33	0,21±0,007	0,043	20,18
Длина груди	3,25	6,25	4,40±1,110	0,651	14,80

LUCILIA SERICATA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 84). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - немного вытянут, заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,27 мм, ширина - 0,12 мм, отношение длины к ширине - 2:1. Площадь дыхальца - 0,025 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра неодинакова: в каудальной части дыхальца веточки более редкие и короткие. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/4 длины дыхальца. Веточки верхнего ряда более длинные, перекрывают концы веточек нижнего ряда. Фильтр



Рис. 84. Мезоторакальное дыхальце *Lucilia sericata* Meigen (x 590)



Рис. 85. Фильтр мезоторакального дыхальца *Lucilia sericata* Meigen (x 2200)

«метельчатого» типа, состоит из отдельных веточек с утолщенным основанием и многочисленными отростками, крючкообразно загнутыми на концах (рис. 85). В фильтре заметны элементы сращивания. Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 14.

Метаторакальное дыхальце - в виде треугольника с закругленными вершинами, расположено на уровне поверхности плейритов (рис. 86). Передняя пластина дыхальца треугольной формы с двумя округлыми и одной острой вершинами, окружена по переднему краю «бортиком», образованным рамой дыхальца. Задняя пластина овальной формы, несет по переднему краю 2 крупные щетинки. Площадь исследуемого дыхальца - 0,035 мм², площадь передней пластины - 0,020 мм², площадь задней пластины - 0,012 мм². Отношение площа-

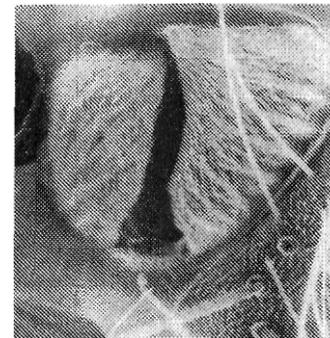


Рис. 86. Метаторакальное дыхальце *Lucilia sericata* Meigen (x 460)

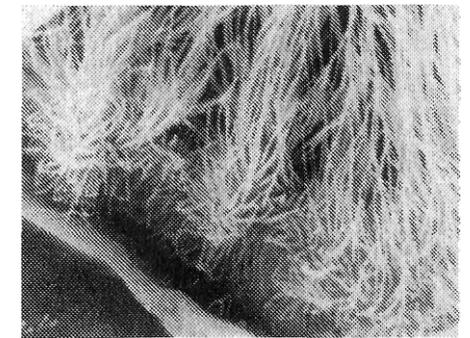


Рис. 87. Фильтр метаторакального дыхальца *Lucilia sericata* Meigen (x 2300)

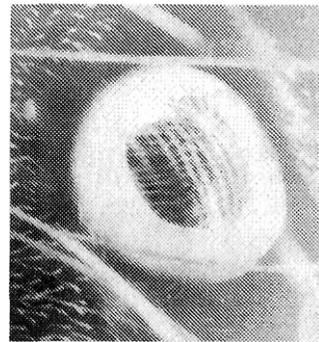
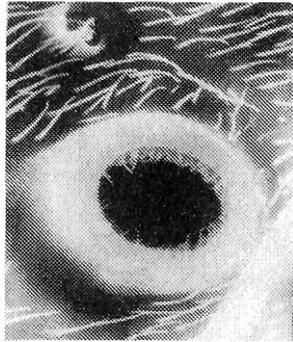


Рис. 88. Брюшное дыхальце *Lucilia sericata* Meigen (x 2600)

Рис. 89. Фильтр брюшного дыхальца *Lucilia sericata* Meigen (x 2300)

дей передней и задней пластин: 2:1. Пластины фильтра не соприкасаются и не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде широкой щели. Фильтр обеих пластин **ПОХОЖИЙ**, очень плотный. Тип фильтра - «пластинчато-метельчатый». Состоит из отдельных «веточек», с мутовчато расположенными иглистыми отростками (рис. 87). В фильтре заметны элементы сращивания.

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, выступающие над поверхностью тергитов (рис. 88). Камеры скошенные, «конусные». Диаметр камеры и диаметр входа в атриум II пары дыхалец - 0,031 мм и 0,019 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру средней величины, слегка прикрыт короткими редкими волосками, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, в виде «решетки», располагается вблизи входа в атриум, состоит из параллельных «веточек», покрытых короткими боковыми отростками (рис. 89). Атриумы мешковидные, короткие.

Таблица 14

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 37)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	StDev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,40	0,80	0,63±0,017	0,104	16,53
Ширина мезоторакального дыхальца	0,20	0,40	0,31±0,008	0,052	16,54
Длина груди	3,00	4,75	3,93±0,070	0,427	10,88



Рис. 90. Мезоторакальное дыхальце *Melinda cognata* Meigen (x 700)

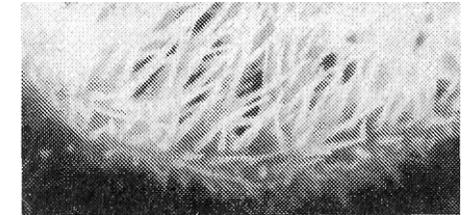


Рис. 91. Фильтр мезоторакального дыхальца *Melinda cognata* Meigen (x 2800)

MELINDA COGNATA. Мезоторакальное дыхальце – эллиптическое, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 90). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,20 мм, ширина - 0,09 мм, отношение длины к ширине – 2:1. Площадь дыхальца - 0,012 мм². «Бортик» слабо развит, но дыхальце хорошо очерчено. Фильтр дыхальца очень густой. В каудальной части дыхальца «веточки» фильтра более короткие. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/2 длины дыхальца. Фильтр состоит из отдельных утолщенных у основания «веточек», сильно ветвящихся, покрытых иглистыми волосками. Волоски переплетаются друг с другом в разных направлениях. Тип фильтра - «рыхлый» (рис. 91).

Метоторакальное дыхальце - овальной формы, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 92). Передняя пластина треугольной формы, задняя пластина - овальная. Площадь исследуемого дыхальца - 0,023 мм², площадь передней пластины – 0,010 мм², площадь задней пластины - 0,012 мм². Отношение площа-

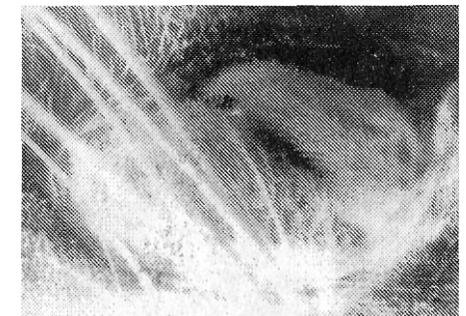


Рис. 92. Метоторакальное дыхальце *Melinda cognata* Meigen (x 740)

дей передней и задней пластин: 1:1. Пластины фильтра соприкасаются друг с другом. Вход в атриум не виден. Фильтр состоит из отдельных «веточек» густо покрытых иглистыми волосками. Тип фильтра – «пластинчато-рыхлый».

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов. Камеры прямые. Вход в камеру узкий (диаметр входа меньше толщины стенки). Диаметр камеры I пары дыхалец и диаметр входа в атриум: 0,021 мм и 0,008 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в атриум слегка прикрыт редкими короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, состоит из дуговидных «веточек», покрытых короткими боковыми отростками.

PHORMIA REGINA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено на уровне поверхности плейритов (рис. 93). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,52 мм, ширина - 0,14 мм, отношение длины к ширине – 4:1. Площадь - 0,140 мм².

Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца, но в каудальной его части «веточки» фильтра более короткие. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра полное. Фильтр состоит из сильно утолщенных у основания ветвящихся «веточек», покрытых короткими прямыми или слабо изогнутыми отростками (рис. 94). Элементы фильтра слегка переплетаются друг с другом. Тип фильтра - «рыхлый». Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 15.

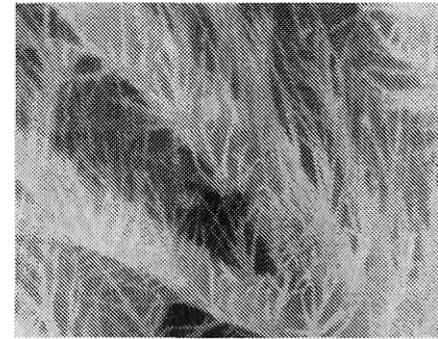


Рис. 95. Фильтр мезоторакального дыхальца *Phormia regina* Meigen (x 2300)

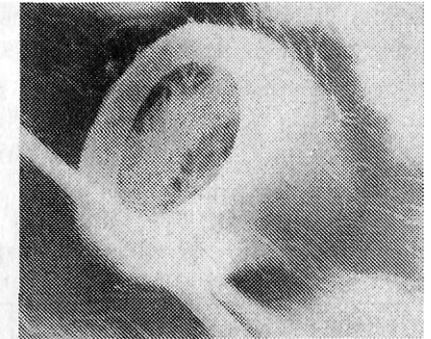


Рис. 96. Брюшное дыхальце *Phormia regina* Meigen (x 2500)

Мезоторакальное дыхальце - в виде треугольника с закругленными вершинами. Расположено чуть выше уровня плейритов. Площадь исследуемого дыхальца - 0,067 мм², площадь передней пластины - 0,038 мм², площадь задней пластины – 0,021 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 2:1. Передняя пластина треугольной формы с двумя округлыми вершинами, задняя - округлая. По переднему краю передней пластины тянется «бортик», образованный рамой дыхальца. Пластины фильтра не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде небольшой треугольной щели. Фильтр обеих пластин рыхлый. Фильтр передней пластины несколько плотнее задней. Состоит из отдельных «веточек», утолщенных у основания и ветвящихся у вершины, покрытых короткими иглистыми волосками, которые в свою очередь несут иглистые отростки. По переднему краю и в нижней части передней пластины расположены 16 щетинок. Фильтр задней пластины состоит из нескольких утолщенных «веточек» (7-9), которые ветвятся у вершины. Они покрыты короткими иглистыми волосками (рис. 95). Элементы фильтра почти не переплетаются и не смыкаются друг с другом. Тип фильтра - «пластинчато-рыхлый».

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов. Камеры скошенные, «телескопической» формы (рис. 96). Диаметр камеры в 2 раза меньше, чем диаметр входа в атриум. Вход в камеру средней величины. Диаметр камеры и диаметр входа в атриум I пары дыхалец - 0,028 мм и 0,018 мм; II пары дыхалец - 0,030 мм и 0,019 мм; III пары - 0,033 мм и 0,023 мм, IV пары дыхалец - 0,036 мм и 0,026 мм. Стенки камеры



Рис. 93. Мезоторакальное дыхальце *Phormia regina* Meigen (x 260)



Рис. 94. Фильтр мезоторакального дыхальца *Phormia regina* Meigen (x 1600)

гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры тонкие и загнуты внутрь. Вход в камеру прикрыт короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности простигимальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, состоит из тонких параллельно расположенных веточек, покрытых короткими боковыми отростками. Атриумы мешковидные, короткие.

Таблица 15

**Морфологическая характеристика дыхалец
исследованных экземпляров (n = 27)**

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,50	0,90	0,70±0,087	0,016	12,43
Ширина мезоторакального дыхальца	0,12	0,22	0,17±0,021	0,004	12,40
Длина груди	3,50	4,80	4,13±0,365	0,070	8,83

PROTOLLIPHORA AZUREA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено ниже уровня поверхности плейритов (рис. 97). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,56 мм, ширина - 0,18 мм, отношение длины к ширине - 3:1. Площадь - 0,074 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 1/2



Рис. 97. Мезоторакальное дыхальце *Protocalliphora azurea* Fallen (x 250)



Рис. 98. Метаторакальное дыхальце *Protocalliphora azurea* Fallen (x 270)

длины дыхальца. В каудальной части дыхальца «веточки» фильтра более короткие. Фильтр состоит из отдельных ветвящихся на концах «веточек», покрытых густыми иглистыми волосками. Волоски почти не переплетаются друг с другом. Тип фильтра - «рыхлый».

Метаторакальное дыхальце - треугольной формы, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 98). Передняя пластинка серповидной формы, задняя пластинка - круглая, «опаваловидная». Передняя пластинка окружена складкой, образованной рамой дыхальца - «бортиком». Площадь исследуемого дыхальца - 0,072 мм², площадь передней пластинки - 0,043 мм², площадь задней пластинки - 0,029 мм². Отношение площадей передней и задней пластинок - 1,5:1. Пластины фильтра не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде изогнутой щели. Фильтр передней пластинки немного плотнее, чем фильтр задней пластинки. Фильтр состоит из утолщенных у основания «веточек», ветвящихся на концах и покрытых иглистыми волосками. Тип фильтра - «пластинчато-рыхлый». Передняя пластинка несет по переднему краю 10 крупных щетинок.

Брюшные дыхальца - округлой формы. Простигимальные камеры высокие, сильно выступающие над поверхностью тергитов (рис. 99). Камеры прямые. Вход в камеру средней величины. Диаметр камеры П пары дыхалец и диаметр входа в атриум: 0,042 мм и 0,035 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в атриум слегка прикрыт короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности простигимальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, в виде «решетки», состоит из параллельно расположенных «веточек», покрытых короткими боковыми отростками. Атриумы мешковидные, длинные.

PROTOPHORMIA TERRAENOVAE. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено в углублении плейритов (рис. 100). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,25 мм, ширина - 0,12 мм, отношение длины к ширине - 2:1. Площадь - 0,023 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра

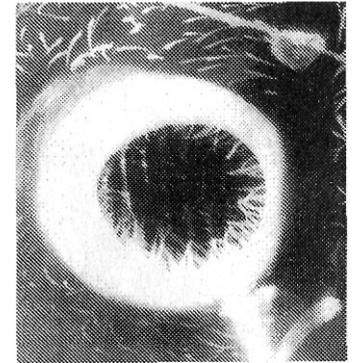


Рис. 99. Брюшное дыхальце *Protocalliphora azurea* Fallen (x 2100)

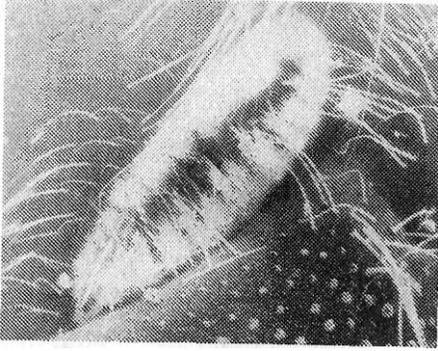


Рис. 100. Мезоторакальное дыхальце *Protophormiaterraenovae* R.-D. (x 300)



Рис. 101. Метоторакальное дыхальце *Protophormia terraenovae* R.-D. (x 810)

одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении всей длины дыхальца. Фильтр состоит из сильно утолщенных у основания ветвящихся веточек, покрытых короткими боковыми отростками, почти не переплетающимися между собой. Тип фильтра – «рыхлый». Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 16.

Метоторакальное дыхальце - в виде треугольника с закругленными вершинами (рис. 101). Передняя пластина фильтра удлиненно-треугольная, задняя - овальной формы. Площадь исследуемого дыхальца - 0,042 мм², площадь передней пластины - 0,022 мм², площадь задней пластины - 0,020 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1. По переднему краю передней пластины тянется «бортик», образованный рамой дыхальца. Пластины фильт-

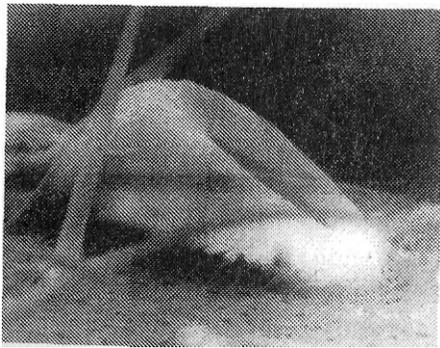


Рис. 102. Брюшное дыхальце *Protophormia terraenovae* R.-D. (сбоку, x 2800)

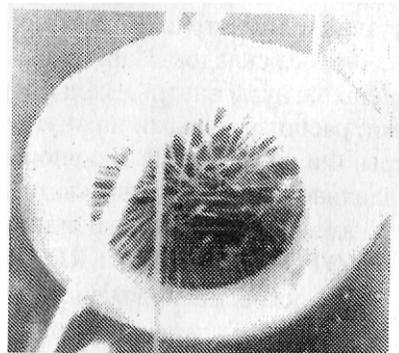


Рис. 103. Фильтр брюшного дыхальца *Protophormia terraenovae* R.-D. (x 1800)

ра не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде небольшой щели. Фильтр обеих пластин рыхлый. Состоит из отдельных толстых «веточек», немного ветвящихся на концах, покрытых игольчатыми волосками, и почти не переплетающихся друг с другом. Тип фильтра «пластинчато-рыхлый». По краю в нижней части передней пластины расположены 16 щетинок.

Брюшные дыхальца – округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов. Камеры скошенные, лежат под углом 35°, «конусные» (рис. 102). Вход в камеру средней величины. Диаметр камеры и диаметр входа в атриум I пары дыхалец - 0,038 мм и 0,023 мм; II пары - 0,047 мм и 0,025 мм; III пары - 0,062 мм и 0,026 мм, IV пары - 0,070 мм и 0,045 мм; V пары - 0,078 мм и 0,047 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в камеру сильно прикрыт волосками средней длины, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры (рис. 103). Фильтр атриума располагается близко к входу, состоит из тонких «веточек», покрытых короткими боковыми отростками. Атриумы мешковидные, короткие.

Таблица 16

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 53)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV %
Длина мезоторакального дыхальца	0,50	0,85	0,66±0,013	0,097	14,62
Ширина мезоторакального дыхальца	0,25	0,42	0,33±0,006	0,048	14,62
Длина груди	3,20	4,50	4,03±0,038	0,281	6,97

TRYPOCALLIPHORA BRAUERI. Мезоторакальное дыхальце – эллиптическое, расположено ниже уровня поверхности плеуритов (рис. 104). Передний конец дыхальца округлой формы, задний - заострен. Длина исследуемого дыхальца - 0,44 мм, ширина – 0,15 мм, отношение длины к ширине – 3:1. Площадь - 0,046 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца, но в каудальной части веточки фильтра более короткие. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден в каудальной части дыхальца. Фильтр состоит из отдельных утолщенных у основания «веточек», разветвляющихся на вершинах, покрытых игольчатыми волосками. Волоски почти не переплетаются друг с другом (рис. 105). Тип фильтра – «рыхлый».

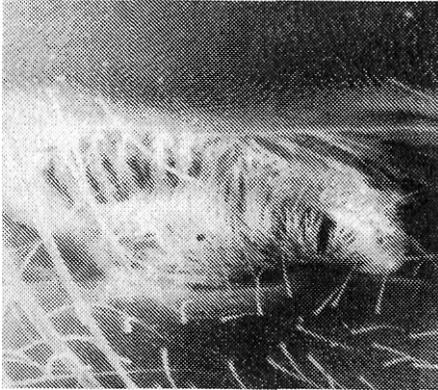


Рис. 104. Мезоторакальное дыхальце *Trypocalliphora braueri* Hendel (x 340)

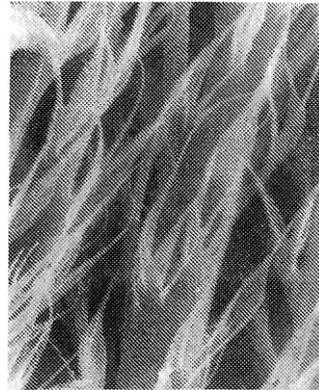


Рис. 105. Фильтр мезоторакального дыхальца *Trypocalliphora braueri* Hendel (x 1100)

Метаторакальное дыхальце ~ в форме треугольника с закругленными вершинами, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 106). Передняя пластина треугольная с закругленными вершинами, задняя пластина – круглая. Передняя пластина окружена складкой, образованной рамой дыхальца – «бортиком». Площадь исследуемого дыхальца - 0,068 мм², площадь передней пластины - 0,039 мм², площадь задней пластины - 0,020 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 2:1. Пластины фильтра не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде широкой щели. Фильтр обеих пластин очень рыхлый. Фильтр передней пластины немного плотнее, чем фильтр задней пластины. Фильтр состоит из утолщенных у основания «веточек», ветвящихся на



Рис. 106. Метаторакальное дыхальце *Trypocalliphora braueri* Hendel (x 500)



Рис. 107. Брюшное дыхальце *Trypocalliphora braueri* Hendel (x 1900)

концах и покрытых иглистыми волосками. Тип фильтра - «пластинчато-рыхлый». Передняя пластина несет по переднему краю 7 крупных щетинок.

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры высокие, сильно выступают над поверхностью тергитов (рис. 107). Камеры прямые. Вход в камеру средней величины. Диаметр камеры IV пары дыхалец и диаметр входа в атриум: 0,033 мм и 0,028 мм. Стенки камеры со складками. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в атриум слегка прикрыт редкими короткими волосками, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, состоит из параллельных «веточек», покрытых короткими боковыми отростками. Атриумы мешковидные, длинные.

POLLENIA INTERMEDIA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено чуть выше уровня поверхности плейритов. Длина исследуемого дыхальца - 0,33 мм, ширина - 0,11 мм, отношение длины к ширине - 3:1. Площадь - 0,025 мм². Фильтр дыхальца рыхлый. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 2/3 длины дыхальца. Пластины фильтра располагаются на особом валике, образованном рамой дыхальца. Фильтр состоит из «веточек», сильно ветвящихся у основания, покрытых длинными прямыми отростками, крючкообразно загнутыми на концах. Отростки переплетаются между собой, но не срастаются друг с другом. Тип фильтра - «рыхлый».

Метаторакальное дыхальце — в форме треугольника с закругленными вершинами, расположено выше уровня поверхности плейритов. Передняя

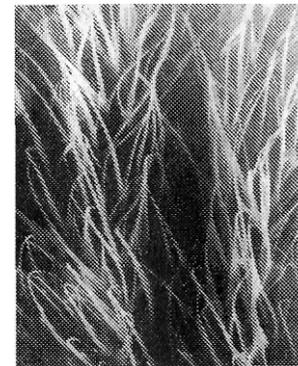


Рис. 108. Фильтр метаторакального дыхальца *Pollenia intermedia* Macquart (x 2700)

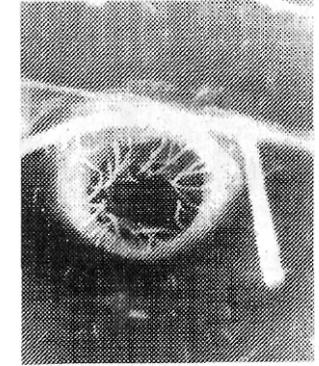


Рис. 109. Брюшное дыхальце *Pollenia intermedia* Macquart (x 2300)

пластина серповидной формы, задняя пластина – круглая. Площадь исследуемого дыхальца - 0,045 мм², площадь передней пластины - 0,020 мм², площадь задней пластины – 0,025 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1. Пластины фильтра плотно прилегают друг к другу. Вход в атриум не виден. Фильтр обеих пластин средней густоты. Фильтр передней пластины состоит из тонких «веточек», покрытых иглистыми волосками, крючкообразно загнутыми на концах. Задняя пластина состоит из «веточек», веерообразно разрастающихся от основания к вершине и покрытых густыми отрезками, крючкообразно загнутыми на концах (рис. 108). Тип фильтра – «веерообразный».

Брюшные дыхальца – округлой формы. Престигмальные камеры средней высоты (рис. 109). Камеры скошенные, «конусные». Вход в камеру широкий. Диаметр камеры и диаметр входа в атриум I пары дыхалец: 0,024 мм и 0,019 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры покрыта волосками. Волоски средней длины. Края камеры загнуты внутрь. Вход в атриум закрывается волосками, отрастающими прямо от наружной поверхности камеры.

POLLENIA PALLIDA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено чуть выше уровня поверхности плейритов (рис. 110). Длина исследуемого дыхальца – 0,48 мм, ширина – 0,18 мм, отношение длины к ширине – 3:1. Площадь – 0,171 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра полное. Вход в атриум не виден. Пластины фильтра располагаются на особом валике, образованном рамой дыхальца. Состоит из «веточек», сильно ветвящихся у основания, их длинные прямые отрезки пе-

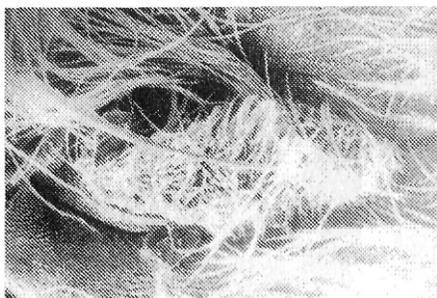


Рис. 110. Мезоторакальное дыхальце *Pollenia pallida* Rohdendorf (x 270)

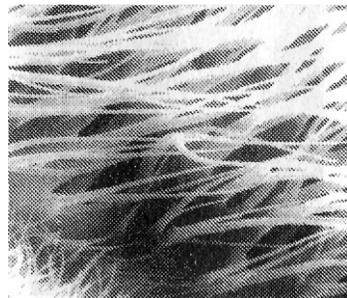


Рис. 111. Фильтр мезоторакального дыхальца *Pollenia pallida* Rohdendorf (x 2400)

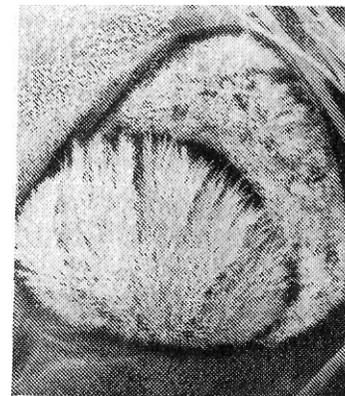


Рис. 112. Метаторакальное дыхальце *Pollenia pallida* Rohdendorf (x 390)

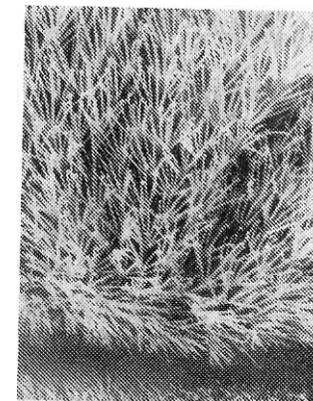


Рис. 113. Фильтр метаторакального дыхальца *Pollenia pallida* Rohdendorf (передняя пластина, x 1310)

реплетаются между собой в виде «решетки», но не срастаются друг с другом. Тип фильтра – «рыхлый» (рис. 111).

Метаторакальное дыхальце - в форме треугольника с округлыми вершинами, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 112). Передняя пластина серповидной формы, задняя пластина - круглая, опахаловидная. Площадь исследуемого дыхальца - 0,090 мм², площадь передней пластины - 0,036 мм², площадь задней пластины - 0,049 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1,4. Пластины фильтра не перекрывают друг друга. Вход в атриум не виден. Фильтр обеих пластин плот-

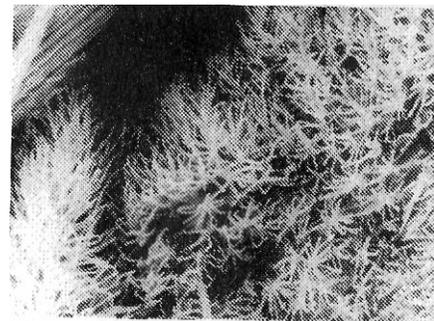


Рис. 114. Фильтр метаторакального дыхальца *Pollenia pallida* Rohdendorf (задняя пластина, (x 1370)

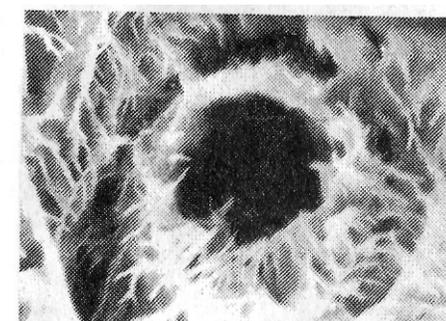


Рис. 115. Брюшное дыхальце *Pollenia pallida* Rohdendorf (x 2100)

ный. Фильтр задней пластины состоит из веточек, густо покрытых волосками, крючкообразно загнутыми на концах. Волоски имеют общую пластину-основание и отрастают от нее по 7–10 штук (рис. 113). Задняя пластина подразделяется на отдельные фрагменты, заканчивающиеся пушистыми вершинами. Фильтр передней пластины по строению сходен с фильтром задней пластины, но он более «кудрявый», т.к. волоски более короткие и изогнутые, чем в задней пластине (рис. 114). Тип фильтра - «веерообразный».

Брюшные дыхальца – округлой формы. Престигмальные камеры низкие, мало выступают над поверхностью тергитов (рис. 115). Камеры прямые. Вход в камеру широкий. Диаметр камеры и диаметр входа в атриум II пары дыхалец: 0,040 мм и 0,032 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры покрыта короткими волосками. Края камеры загнуты внутрь.

POLLENIA RUDIS. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено выше уровня поверхности плейритов. Длина исследуемого дыхальца - 0,46 мм, ширина – 0,14 мм, отношение длины к ширине – 3:1. Площадь - 0,045 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 2/3 длины дыхальца. Фильтр состоит из тонких «веточек», сильно ветвящихся у основания, густо покрытых прямыми отрезками, крючкообразно загнутыми на концах, переплетающимися между собой. Тип фильтра - «рыхлый». Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 17.

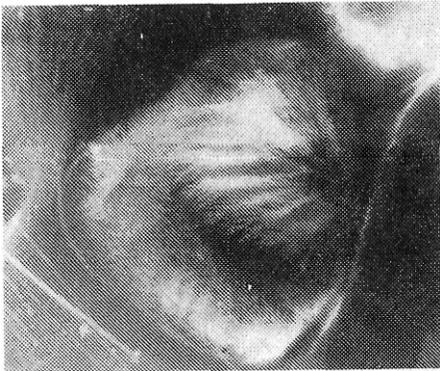


Рис. 116. Мезоторакальное дыхальце *Pollenia radis* Fabricius (x 680)

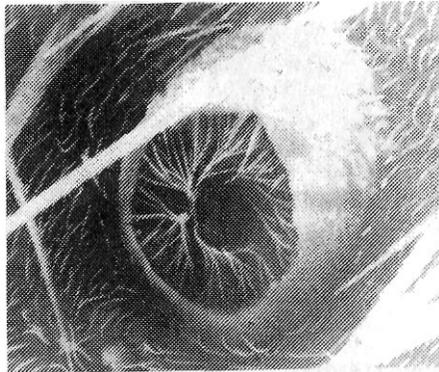


Рис. 117. Брюшное дыхальце *Pollenia rudis* Fabricius (x 1550)

Метаторакальное дыхальце - в форме треугольника с закругленными вершинами, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 116). Передняя пластина серповидной формы, задняя пластина - округлая, опахаловидная. Площадь исследуемого дыхальца - 0,059 мм², площадь передней пластины - 0,028 мм², площадь задней пластины – 0,027 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1. Пластины фильтра не перекрывают друг друга. Вход в атриум виден в виде изогнутой щели. Фильтр средней густоты. Передняя пластина более плотная. Задняя пластина состоит из нескольких утолщенных у основания «веточек», веерообразно разрастающихся. Фильтр состоит из сильно ветвящихся тонких «веточек», покрытых густыми иглистыми волосками, крючкообразно загнутыми на концах. Тип фильтра - «веерообразный».

Брюшные дыхальца - округлой формы. Престигмальные камеры низкие, маловыступающие над поверхностью тергитов (рис. 117). Камеры скошенные, «конусные». Вход в камеру широкий. Диаметр камеры I пары дыхалец и диаметр входа в атриум - 0,029 мм и 0,027 мм, II пары дыхалец – 0,035 мм и 0,033 мм, III пары дыхалец – 0,039 мм и 0,037 мм, IV пары дыхалец - 0,042 мм и 0,040 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в атриум сильно прикрыт длинными густыми волосками, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры.

Таблица 17

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 53)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,40	0,75	0,60±0,010	0,070	11,67
Ширина мезоторакального дыхальца	0,13	0,25	0,20+0,003	0,023	11,69
Длина груди	3,20	4,45	3,85+0,046	0,313	8,12

POLLENIA VARIA. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено чуть выше уровня поверхности плейритов. Передний и задний концы дыхальца закруглены. Длина исследуемого дыхальца - 0,47 мм, ширина - 0,14 мм, отношение длины к ширине - 3,4:1. Площадь - 0,052 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден по всей длине дыхальца. Фильтр состоит из отдельных «веточек» с утолщенным основанием и ветвящимися вершинами. Каждая пластина фильтра несет около 33



Рис. 118. Мезоторакальное дыхальце *Pollenia varia* Meigen (x 800)



Рис. 119. Метаторакальное дыхальце *Pollenia varia* Meigen (x 850)

таких «веточек». В каудальной части дыхальца «веточки» фильтра становятся более короткими. «Веточки» перекрывают друг друга в виде «решетки», но не срастаются друг с другом. Тип фильтра «рыхлый» (рис. 118).

Метаторакальное дыхальце — в форме треугольника с закругленными вершинами, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 119). Передняя пластина серповидной формы, задняя пластина - круглая, опахаловидная. Площадь исследуемого дыхальца - 0,030 мм², площадь передней пластины — 0,013 мм², площадь задней пластины - 0,017 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1. Пластины фильтра соприкасаются, но не перекрывают друг друга. Вход в атриум не виден. Фильтр обеих пластин средней густоты. Фильтр передней пластины состоит из тонких «веточек», покрытых прямыми отростками. Задняя пластина состоит из «веточек», веерообразно разрастающихся от основания к вершине и покрытых густыми отростками. Тип фильтра - «веерообразный».



Рис. 120. Брюшное дыхальце *Pollenia varia* Meigen (x 1700)

Брюшные дыхальца — округлой формы. Престигмальные камеры

низкие, мало выступают над поверхностью тергитов (рис. 120). Камеры прямые. Вход в камеру широкий. Диаметр камеры III пары дыхалец и диаметр входа в атриум: 0,042 мм и 0,040 мм. Наружные стенки камеры покрыты волосками разной длины, которые защищают вход в камеру.

POLLENIA VESPILLO. Мезоторакальное дыхальце - эллиптическое, расположено чуть выше уровня поверхности плейритов (рис. 121). Длина исследуемого дыхальца - 0,56 мм, ширина - 0,18 мм, отношение длины к ширине — 3:1. Площадь - 0,078 мм². Фильтр средней густоты. Густота фильтра одинакова по всей длине дыхальца. Смыкание верхнего и нижнего рядов фильтра неполное. Вход в атриум виден на протяжении 4/5 длины дыхальца. Пластины фильтра располагаются на особом валике, образованном рамой дыхальца. Фильтр состоит из «веточек», сильно утолщенных у основания, покрытых длинными прямыми отростками, крючкообразно загнутыми на концах. Отростки переплетаются между собой, но не срастаются друг с другом. Тип фильтра - «рыхлый». Размеры мезоторакального дыхальца приведены в табл. 18.

Метаторакальное дыхальце — в форме треугольника с закругленными вершинами, расположено выше уровня поверхности плейритов (рис. 122). Передняя пластина серповидной формы, задняя пластина - круглая. Площадь исследуемого дыхальца - 0,045 мм², площадь передней пластины — 0,020 мм², площадь задней пластины - 0,025 мм². Отношение площадей передней и задней пластин: 1:1. Пластины фильтра плотно прилегают друг к другу. Вход в атриум не виден. Фильтр обеих пластин средней густоты. Фильтр передней пластины состоит из тонких «веточек», покрытых иглистыми волосками, крюч-



Рис. 121. Мезоторакальное дыхальце *Pollenia vespillo* Fabricius (x 900)



Рис. 122. Метаторакальное дыхальце *Pollenia vespillo* Fabricius (x 300)

кообразно загнутыми на концах. Задняя пластина состоит из «веточек», веерообразно разрастающихся от основания к вершине и покрытых густыми иглистыми волосками, крючкообразно загнутыми на концах. Тип фильтра – «веерообразный».

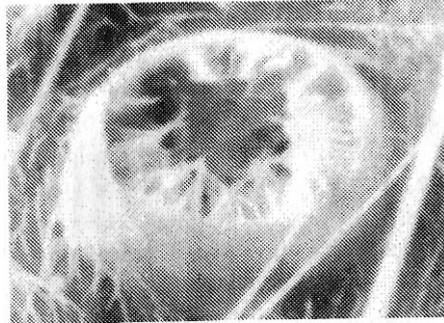


Рис. 123. Брюшное дыхальце *Pollenia vespillo* Fabricius (x 1700)

Брюшные дыхальца – округлой формы. Престигмальные камеры средней высоты (рис. 123). Камеры прямые. Вход в камеру широкий. Диаметр камеры I пары дыхалец и диаметр входа в атриум – 0,041 мм и 0,037 мм, II пары – 0,044 мм и 0,038 мм, III пары – 0,046 мм и 0,040 мм, IV пары – 0,048 мм и 0,043 мм. Стенки камеры гладкие, без складок. Наружная поверхность камеры без волосков. Края камеры загнуты внутрь. Вход в атриум сильно прикрыт длинными волосками, расположенными на внутренней поверхности престигмальной камеры. Фильтр атриума хорошо развит, состоит из параллельных «веточек», покрытых короткими боковыми отростками.

Таблица 18

Морфологическая характеристика дыхалец исследованных экземпляров (n = 44)

Параметры, мм	Min	Max	M±m	St.Dev.	CV%
Длина мезоторакального дыхальца	0,50	0,85	0,64±0,014	0,094	14,65
Ширина мезоторакального дыхальца	0,16	0,28	0,21±0,004	0,031	14,65
Длина груди	3,00	4,50	3,90±0,055	0,367	9,42

§ 8.4. Дыхательные индексы каллифорид и связь их с образом жизни имаго

Экологическую приспособленность двукрылых насекомых к условиям обитания можно характеризовать по величине дыхательного индекса. Этот индекс может служить одним из критериев для выяснения влаголюбивости и сухоустойчивости видов (Виноградская, 1969).

Испарение воды у двукрылых осуществляется через трахейную систему и дыхательный аппарат. У некоторых видов эта отдача воды облегчена

связи с большими размерами дыхательных отверстий; такие виды могут существовать только во влажном климате или подходящих для них условиях микроклимата. Данные по связи дыхательного индекса с влажностью биотопов подтвердились исследованиями А.В. Долматовой (1949) на комарках, А.В. Маслова (1957) и О.Н. Виноградской (1969) – на комарах.

Дыхательный индекс (по О.Н. Виноградской, 1969) – выраженное в процентах отношение длины переднего грудного дыхальца к длине груди. Расчеты и анализ дыхательных индексов для комаров рода *Anopheles* и других родов показал, что виды приуроченные к более влажному климату и микроклимату, имеют большие размеры дыхательных отверстий и, следовательно, наибольшие дыхательные индексы (Виноградская, 1969).

Нами предпринята попытка исследования дыхательных индексов у каллифорид с целью оценки их экологической приспособленности и приуроченности к различным биотопам. Дыхательные индексы вычислены нами для 16 видов каллифорид по модифицированной методике, в которой учитывается большая вариабельность ширины мезоторакального дыхальца, где дыхательный индекс – выраженное в процентах отношение суммы длины и ширины переднего дыхальца к длине груди. Оказалось, что этот индекс наиболее точно отражает экологическую приуроченность каллифорид к условиям обитания. Кроме того, распределение средних значений нашего индекса несколько лучше разделяет виды и позволяет более точно трактовать их экологическую приспособленность. Поэтому обсуждение мы проводим по новому индексу, учитывая его лучшие характеристики.

Таблица 19

Морфологическая характеристика дыхательных индексов для видов рода *Calliphora*

Вид	N	Min	Max	M±m	SD	CV%
<i>C. subalpina</i>	7	17,25	25,09	20,520±0,995	2,633	12,83
<i>C. uralensis</i>	63	16,41	28,66	22,662±0,252	1,998	8,82
<i>C. vicina</i>	72	14,81	28,92	22,889±0,336	2,849	12,45
<i>C. vomitoria</i>	63	18,18	27,78	23,186±0,243	1,927	8,31
<i>Calliphora</i>	205	14,81	28,92	22,830±0,165	2,367	10,37

Для более детального анализа, рассмотрим результаты статистической обработки индексов по отдельным родам. В табл. 19 представлены результаты вычислений индекса для 4 видов рода *Calliphora*. Вариабельность индекса составила 8,31-12,83 %. Последовательность расположения видов (по возрастанию средних значений индекса) у каллифор оказа-

лась следующей: *C. subalpina* (20,52), *C. uralensis* (22,66), *C. vicina* (22,89), *C. vomitoria* (23,19). Таким образом, наиболее влаголюбивый вид среди каллифор это - *C. vomitoria*, и наименее влаголюбивый – *C. subalpina*. *C. uralensis* и *C. vicina* занимают промежуточное положение.

Таблица 20

Морфологическая характеристика дыхальцевых индексов для видов рода *Lucilia*

Вид	N	Min	Max	M±m	SD	CV%
<i>L.richardsi</i>	15	16,29	25,09	19,643±0,314	1,859	9,47
<i>L.caesar</i>	51	15,15	24,42	20,676±0,278	1,989	9,62
<i>L.silvarum</i>	34	16,00	25,45	20,896±0,416	2,429	11,62
<i>L.illustris</i>	21	17,14	25,19	21,968±0,432	1,981	9,01
<i>L.sericata</i>	37	18,46	29,54	23,990±0,383	2,333	9,72
<i>Lucilia</i>	178	15,15	29,54	21,356±0,194	2,584	12,10

Распределение значений индексов по видам показано на рис. 124, а для рода в целом на рис. 125. Как видим, распределения не отличаются от нормальных. У *C. uralensis*, *C. vicina* и *C. vomitoria* они очень сходны.

Из рода *Lucilia* дыхальцевые индексы исследованы у 5 видов (табл. 20). Вариабельность индекса составила 9.01–11.62%, что сходно с таковой для представителей рода *Calliphora*.

По возрастанию средних значений дыхальцевого индекса виды расположились следующим образом: *L. richardsi* (19,64), *L. caesar* (20,68), *L. silvarum*

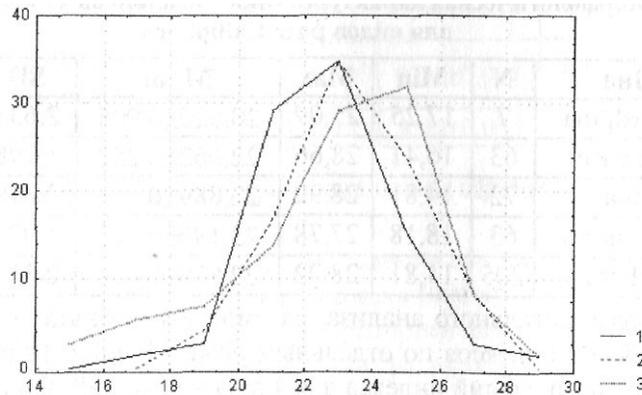


Рис. 124. Распределение значений дыхальцевых индексов видов рода *Calliphora*, 1 - *Calliphora uralensis*, 2 - *C. vomitoria*, 3 - *C. vicina*

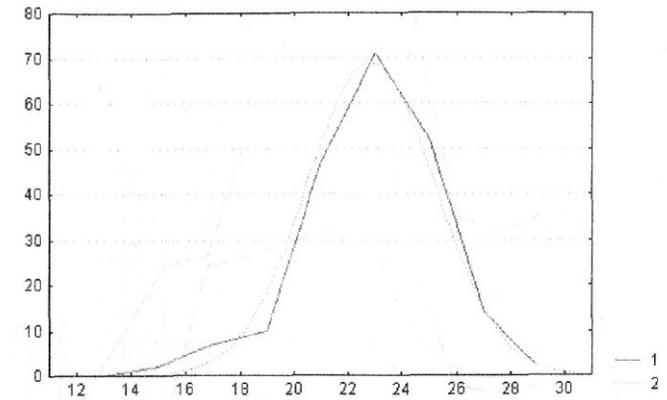


Рис. 125. Распределение значений (1) дыхальцевых индексов рода *Calliphora*, 2 - нормальное распределение.

(20,90), *L. illustris* (21,97), *L. sericata* (23,99). Наиболее влаголюбивый вид среди люцилий это - *L. sericata*, наименее влаголюбивый - *L. richardsi*.

Таблица 21

Морфологическая характеристика дыхальцевых индексов для видов рода *Pollenia*

Вид	N	Min	Max	M±m	SD	CV%
<i>P. rudis</i>	45	16,41	23.53	21,864±0,184	1,237	5,93
<i>P. vespillo</i>	44	18,80	25.97	22,031±0,273	1,809	8,22
<i>Pollenia</i>	89	16,41	25.97	21,427±0,174	1,641	7,66

На рис. 126 показаны кривые распределения значений дыхальцевых индексов у изученных видов. Судя по характеру кривых наиболее сходные распределения значений индексов, мы наблюдаем у *L. richardsi*, *L. silvarum* и *L. sericata*. А распределение значений индекса у *L. illustris* сходно с таковым у *L. caesar*. Это сходство позволяет предположить и сходство требований, указанных двух групп видов рода *Lucilia* к условиям среды. Визуальные наблюдения подтверждают одновременное появление последних двух видов в природе в одних и тех же биотопах. Распределение значений индексов не отличается от нормального (рис. 127). Для видов рода *Pollenia* сведения о дыхальцевых индексах представлены в табл. 21. Графическое распределение индексов этих двух видов показано на рис. 128. Как видим, у *P. rudis* большая часть значений индексов расположена в узком интервале 19,5 – 22,5. У *P. vespillo* интервал

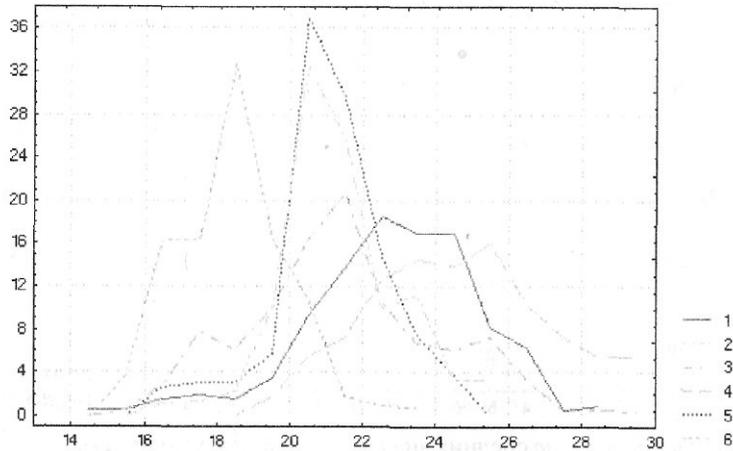


Рис. 131. Распределение значений дыхальцевых индексов по родам:
1 – *Calliphora*, 2 – *Synomya*, 3 – *Lucilia*, 4 – *Phormia*, 5 – *Protophormia*, 6 – *Pollenia*

ющего аппарата и связать их с экологией каллифорид. По совокупности морфологических признаков строения дыхалец выделяются виды рода *Pollenia*.

Объединение видов, полученное с помощью кластеризации данных морфологических признаков строения дыхалец (метод одиночных и комплексных присоединений на основе Евклидова расстояния), практически не отличается от традиционной систематики. Следовательно морфологические признаки строения дыхалец можно использовать в традиционной систематике, а также для определения видов.

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 *Synomya mortuorum*, что возможно определяет широкое распространение и эвритопность этого вида.

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

Глава 9. ЭКОЛОГИЯ КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ

§ 9.1. Экология свободноживущих видов каллифорид и факультативных миазообразователей

Как отмечено ранее, каллифориды (синие мясные мухи) составляют определенную часть группы синантропных двукрылых. Синантропизация, возникшая у каллифорид, по-видимому, очень давно, характерна (в разной степени) для подавляющего числа видов, выявленных нами в районе исследований. В экологии синантропных видов практический интерес представляет их сезонная активность. Анализируя ее, мы выявили следующее. Обработка многолетних сведений позволила установить для *Calliphora vicina* три пика активности, которые приходятся на май, июль и сентябрь: 18,1 %, 21,2 % и 26,7 % от всех мух этого вида (рис. 132). У *Calliphora uralensis* оказалось таких пика два - июльский (19,3 %) и сентябрьский (21,0 %) (рис. 133).

Для *Calliphora vomitoria* зарегистрирован лишь один пик сезонной активности, приходящийся на август (26 %) (рис. 134).

Изменения сезонной активности *Protophormia terraenovae* характеризуются двумя подъемами: майским (21,9 %) и августовским (23,1 %) (рис. 135).

Активность *Phormia regina* наиболее заметна в период с мая по июнь (26,3 %; 25,4 %) (рис. 136).

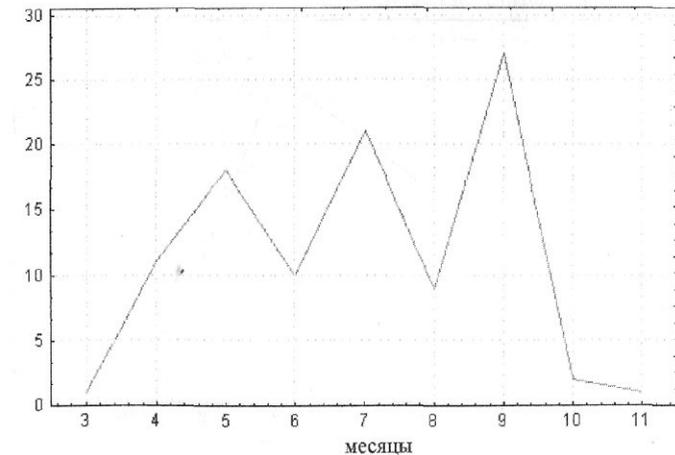


Рис. 132. Динамика сезонной активности *Calliphora vicina*

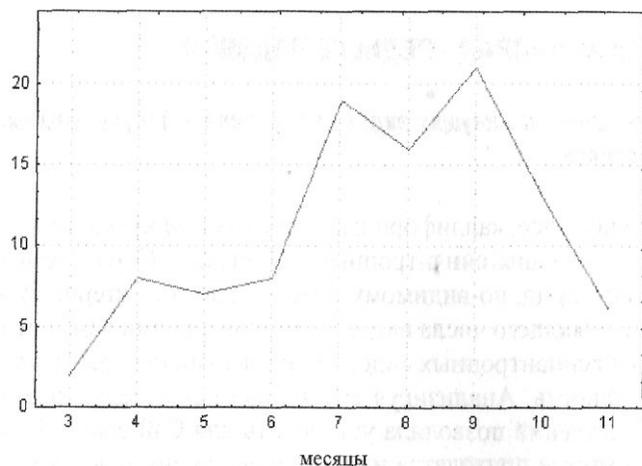


Рис. 133. Динамика сезонной активности *Calliphora uralensis*

Видам рода *Lucilia* в районе исследований свойственен лишь один пик сезонной активности: у видов *Lucilia sericata* и *Lucilia caesar* он приходится на июль (30,3 % и 35,9 %), *Lucilia illustris* наиболее активна в августе (28 %) (рис. 137–139).

Мухи рода *Pollenia* проявляют разную тенденцию к накоплению численности особей в природе и активности имаго. Так, массовое появление *Pollenia radis* в условиях Среднего Подонья происходит дважды в сезон: в апреле (18,2 %) и

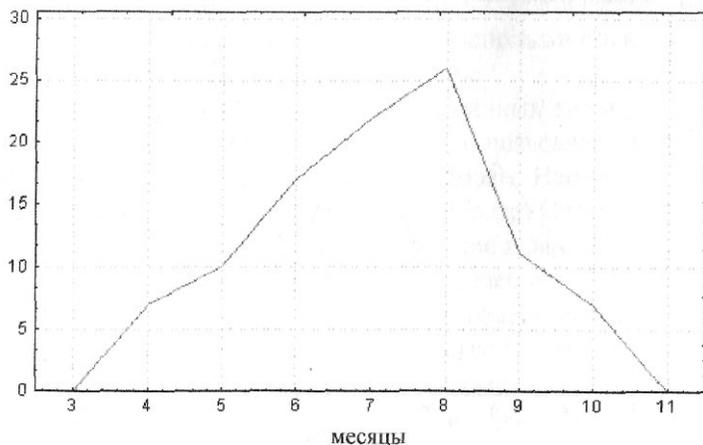


Рис. 134. Динамика сезонной активности *Calliphora vomitoria*

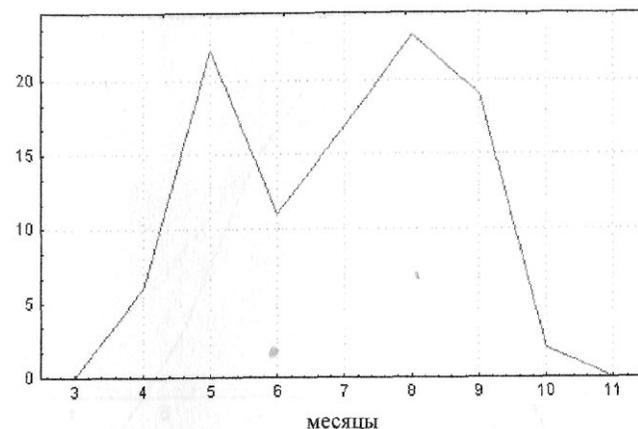


Рис. 135. Динамика сезонной активности *Protophormia terraenovae*

в сентябре-октябре (29,8 %; 28,05) (рис.140). Для *Pollenia vespillo* характерен один осенний подъем активности - (октябрьский, 30,8 %) (рис. 141)

Для видов, максимум сезонного обилия которых приходится на летние месяцы (*C. vicina*, *C. uralensis*, *C. vomitoria*, *L. sericata*, *L. illustris*, *L. caesar*, *Ph. regina*, *Pr. terraenovae*), выявлено, что засушливые условия 1996 года (ГТК = 0,6; по Г.Е. Шульцу, 1978), отразились на их обилии, приведя к его спаду. Влажные условия 1993 года (ЕТК = 1,8) и близкие к достаточной условия влагообеспеченности других лет (ЕТК = 0,9 - 1,3) не повлияли на обилие мух.

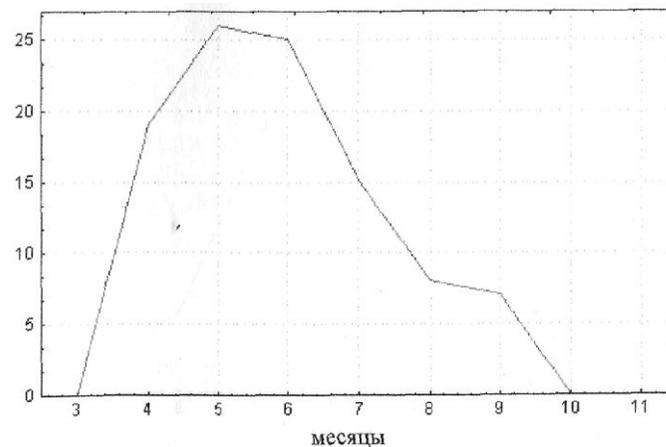


Рис. 136. Динамика сезонной активности *Phormia regina*

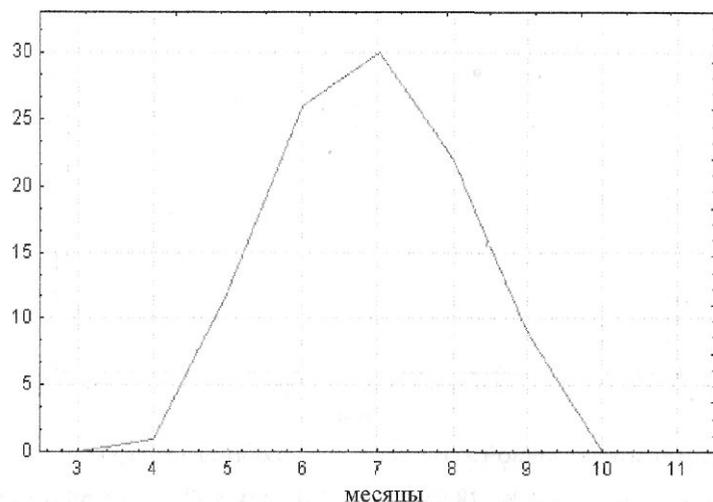


Рис. 137. Динамика сезонной активности *Lucilia sericata*

Учитывая темпы развития стадий онтогенеза каллифорид в Среднем Подонье и литературные данные для разных климатических зон Европы и Америки (Владимирова, 1941; Kamal, 1958; Zumpt, 1965; Nuorteva, 1977), такие виды как *Lucilia bufonivora*, *Protocalliphora azurea*, *Trypocalliphora*

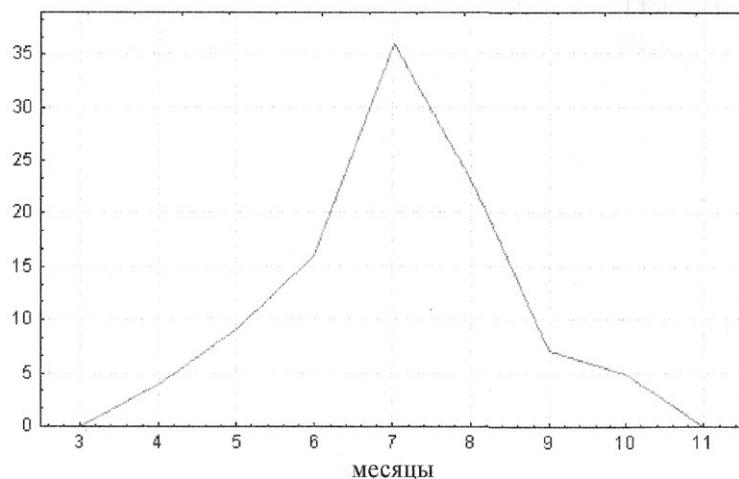


Рис. 138. Динамика сезонной активности *Lucilia caesar*

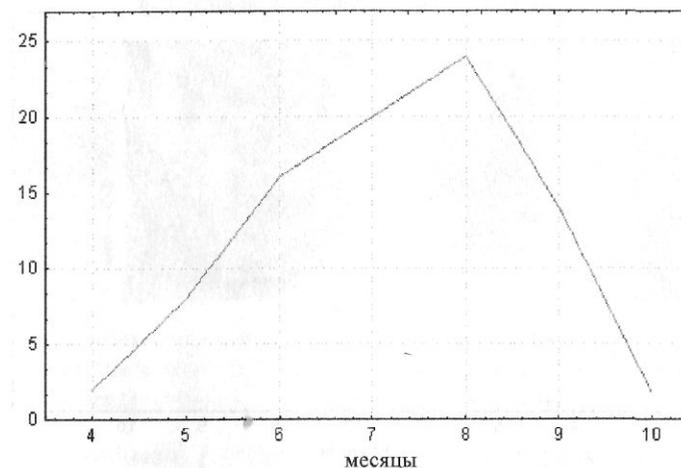


Рис. 139. Динамика сезонной активности *Lucilia illustris*

braueri отнесены нами к бивольтинным, *C. uralensis*, *L. sericata*, *L. illustris*, *L. caesar* - к бивольтинным-тривольтинным, *C. vicina*, *Pr. terraenovae* предположительно имеют в условиях Среднего Подонья три-четыре генерации, т.е. являются поливольтинными.

Все представители семейства в своем жизненном цикле в той или иной степени связаны с цветками или вегетативными частями растений, т.е.

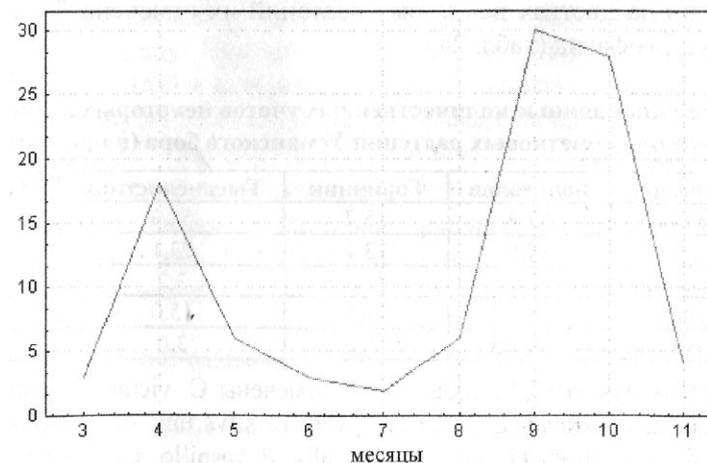


Рис. 140. Динамика сезонной активности *Polenia rudis*

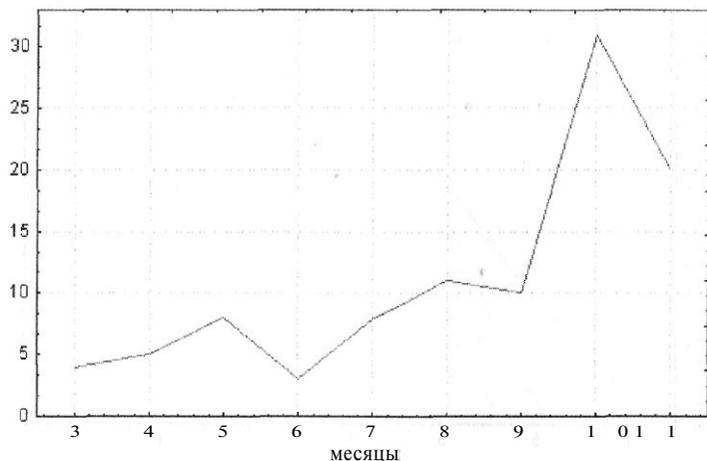


Рис. 141. Динамика сезонной активности *Polenia vespillo*

являются сустинентами (посетителями растений). Они потребляют нектар цветков, а также используют листья и стебли растений как посадочные площадки во время полета.

Каллифориды как сустиненты, исследовались нами (Труфанова, Хичова, 1992) в сравнении с другими группами двукрылых. В количественном отношении они уступают ряду сустинентов, особенно сирфидам и тахинам, но на цветках некоторых растений их отмечено больше, чем мусцид и саркофагид (табл. 24).

Таблица 24

Сравнительные данные количественных учетов некоторых высших мух с избранных цветковых растений Усманского бора (в процентах)

Семейство мух	Болиголов	Горичник	Тысячелистник	Икотник
Tachinidae	58,9	15,7	51,3	13,7
Sirphidae	14,5	23,1	23,1	82,7
Sarcophagidae	6,4	41,8	3,2	—
Calliphoridae	7,3	11,6	15,0	3,6
Muscidae	12,0	7,8	3,0	—

На цветках луковых (Alliaceae) нами отмечены *C. vicina*, *C. uralensis*, *C. vomitoria*, *Суп. mortuorum*, *Pr. terraenovae*, *L. silvarum*; на сложноцветных (Compositae) – *B. biseta*, *L. sericata*, *P. radis*, *P. vespillo*, *Суп. mortuorum*, *C. vomitoria*, *Pr. terraenovae*; на зонтичных (Apiaceae) - *L. caesar*, *L. silvarum*,

ЭКОЛОГИЯ КАЛЛИФОРИД СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ

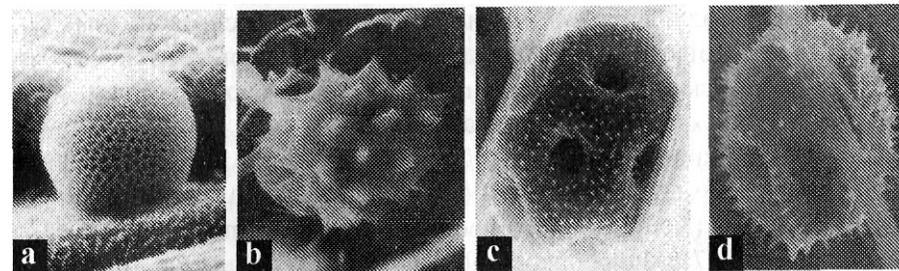


Рис.142. Собранная с каллифорид пыльца растений: а - тимелия воробьиная, b - золотарник обыкновенный с *Супоmya mortuorum*; с – василистник водосборолистный с *Pollenia pallida*; d - одуванчик поздний с *Lucilia sericata*

L. richardsi, *P. intermedia*, *P. pallida*, *P. radis*; на розоцветных (Rosaceae) - *Суп. mortuorum*, *L. silvarum*, *P. vespillo*, *P. intermedia*, *Pr. terraenovae*; на губоцветных (Lamiaceae) - *L. ampullacea*, *L. caesar*, *Ph. regina*, *Pr. terraenovae*; на касатиковых (Iridaceae) - *C. vicina*, *C. uralensis*, *Суп. mortuorum*, *L. illustris*, *P. radis*, *P. vespillo*, *P. atramentaria*; на норичниковых (Scrophulariaceae) – *B. agilis*, *Суп. mortuorum*.

С целью изучения круга посещаемых каллифоридами растений, нами с помощью ЭСМ была идентифицирована пыльца, собранная с мух (рис. 142).

Имаго *Суп. mortuorum* посещает цветки шафрана, тимелии воробьиной (придорожные ассоциации), ясеня обыкновенного, золотарника обыкновенного (луга, сосновые и смешанные леса), яблони ранней. *L. sericata*, судя по форме пыльцы, снятой с нее, не избегает зубчатку позднюю (сорняк на полях и лугах) и одуванчик поздний. Пыльца с *L. ampullacea* принадлежит тимьяну Маршалла (степные дубравы, склоны); пыльца с *P. pallida* отнесена к василистнику водосборолистному.

Перечень растений показывает, что мухи данного семейства посещают травянистые и древесные растения, произрастающие в полевых условиях, на опушках леса и лугах, склонах балок и оврагов, предпочитая при этом цветки растений открытых мест.

§ 9.2. Каллифориды как паразиты пойкилотермных животных

Каллифориды - имеют широкую экологическую валентность и в биогеоценозах выступают не только как редуцирующее звено (схизофаги мертвой органики разного происхождения), но и в качестве консументов II порядка, паразитируя на других животных или питаясь их кровью (гематофагия).

Круг хозяев каллифорид широк и охватывает как беспозвоночных так и позвоночных животных. Случаи заражения каллифоридами разных хозяев можно изложить в следующем порядке, отражающем использование хозяев разных уровней организации.

Так, *Pollenia rudis* известна как облигатный паразит дождевых червей (Keilin, 1909, 1915), в частности на *Allolobophora chlorotica* Sav. (Keilin, 1909), *Eisenia rosea* Sav. (Keilin, 1915; Кривошеина, 1961), *Lumbricus terrestris* L. (Зражевский, 1957), *Allolobophora caliginosa* Sav. (Кривошеина, 1961).

Нами осмотрено 42 особи малого выползка (*Lumbricus rubellus*) ботанического сада ВГУ (июль, 1991 г.), отмечен случай паразитирования *Pollenia rudis* в черве, найденном на делянке ботанического сада. Личинки были обнаружены в ране червя (область пояска), в которой были видны их задние сегменты с дыхальцами. Всего извлечено две личинки. Виктор-Набоков и Вервес (1975) сообщают о нахождении во всех случаях паразитирования личинок *Pollenia* в дождевых червях по одной личинке.

Таким образом, зараженность личинками *P. rudis* дождевых червей в нашем случае составила небольшой процент (2,9 %). Обнаруженная пораженная особь червя погибла в чашке Петри на второй день после доставки ее в лабораторию. Сравнив сообщения указанных авторов с нашими данными, можно легко заметить, что в биогеоценозах Киевского Полесья, где среднемесячная увлажненность намного выше, чем в лесостепной зоне, *Pollenia* и некоторые *Sarcophaga* играют немаловажную роль в регуляции численности дождевых червей (суммарная экстенсивность заражения личинками мух составила 12,8 %).

Пупарии *P. rudis* обнаружены также в надгерпетобиальном слое липовой дубравы вместе с пупариями других видов мух.

Нами установлено 6 случаев паразитирования *L. bufonivora* в остромордой лягушке (*Rana arvalis* Nilsson) и обыкновенной чесночнице (*Pelobates fuscus* Laur.) на территории Усманского бора в Воронежском заповеднике (август, 1989 г.) и на кордоне «Веневитиново» (июль, 1997 г.). В Воронежском заповеднике обнаружены две погибшие особи остромордой лягушки и чесночницы с кожными ранами на спине и голове, две живые особи *R. arvalis* со вздутиями на голове; одна особь остромордой лягушки была заражена в садке. На кордоне «Веневитиново» обнаружена одна живая особь чесночницы с раной на спине. Паразитирование *L. bufonivora* на чесночнице, отмеченное нами, представляет интерес в том плане, что с 1933 года (Штакельберг, 1933) об этом не сообщалось. О факте паразитирования *L. bufonivora*

на лягушках в Воронежском заповеднике мы сообщали ранее (Хицова, Труфанова, 1992), но без детального описания этого факта.

Хозяин *R. arvalis* - обычный и многочисленный вид амфибий Воронежского заповедника, встречающийся в различных типах леса, от свежей субори до пойменных ольшаников. Выявлено его тяготение к пойменным участкам леса, замкнутым временным и постоянным водоемам. Обыкновенная чесночница обитает в пойменных и граничащих с ними участках заповедника. Среди типов леса предпочитает субори, судубравы, дубравы. Отмечена в населенных пунктах, садах и огородах (Масалькин, 1993).

Зараженная погибшая особь *R. arvalis* найдена вблизи канала, идущего от бобровой фермы к полям фильтрации. Чесночница обнаружена вблизи огородного участка, примыкающего к ольшанику (Воронежский заповедник), а также в окрестностях Клюквенного болота (кордон «Веневитиново»). Живые инвазированные особи остромордой лягушки обнаружены также в увлажненных стациях: одна из них - в ольшанике (пойма р. Усмань), вторая - у границы свежего бора, на небольшом болотце. Вздутия на голове этих особей, имели полусферическую форму размером с горошину (на затылке, между глазами). Лягушки были сильно истощены, вялы, проявляли некоординированные движения. Наблюдения позволили заметить, как на вздутиях, увеличивающихся в размерах, появились отверстия, в которых можно было увидеть живых личинок мух.

Одну инвазированную особь мы поместили в садок и продолжали наблюдения за ней. За сутки рана увеличилась до 15 мм, что, видимо, послужило причиной необратимых изменений в организме лягушки, которая спустя сутки погибла. Личинки мухи еще несколько дней продолжали питаться мертвым хозяином, затем покинули его и окуклились в песке (спустя 8 дней после гибели лягушки). Первые имаго появились через 8 дней. Вылетевшие самки *L. bufonivora* использовались для заражения здоровой лягушки, находящейся в этом же садке. Вторая партия мух (из вновь зараженного хозяина) вылетела через 36-37 дней после заражения этой лягушки.

У чесночницы личинками *L. bufonivora* была поражена мышечная ткань бедра. В первый день обнаружения рана имела хорошо очерченные края и диаметр 2 мм. Внутри нее находились 5 личинок мух. Через сутки отверстие раны увеличилось до 13 мм, и в нем периодически появлялись задние сегменты личинок с дыхательными отверстиями. Еще через сутки личинки покинули труп и ушли в почву на окукливание. Через 34 дня из пупариев вылетели первые мухи.

Таким образом, развитие *L. bufonivora* укладывается примерно в срок, несколько превышающий один месяц, что позволяет предполагать наличие у этого паразита двух генераций в естественных условиях.

Паразитирование на пойкилотермных позвоночных, обитающих во влажной среде, особенно зарывающихся в почву (*Pelobates fuscus*), представляет интерес с точки зрения выявления путей становления паразитизма у каллифорид, в частности *L. bufonivora*, носившего, очевидно, характер параллелизм: представители рода *Pollenia* паразитируют в дождевых червях, обитающих в почве. Возможно, в том и другом случае аттрактивную функцию сыграла слизь, выделяемая кожными железами хозяев.

Отметим, что реализация паразитических тенденций со стороны отдельных видов каллифорид приурочена к определенным условиям (увлажненные лесные биотопы) и соответствующим хозяевам (дождевым червям и амфибиям). Вероятно, это является характерным для каллифорид, обитающих в зоне непостоянного увлажнения.

§ 9.3. Каллифориды как паразиты птиц

Рассматривая популяционные вопросы паразитов, В.Н. Беклемишев (1970) особое внимание уделил микропопуляциям, т.е. группам особей животных, заселяющих микробиотопы (живые животные, норы, гнезда, трупы и помет животных и т.д.). Характерной особенностью этих микробиотопов является их недолговечность и вместе с тем хронологическая разнотипность. Так, помет животных как среда обитания быстрее утилизируется во времени, чем их трупы. Норы грызунов и гнезда птиц имеют более длительное существование во времени и, следовательно, их микробиоценозы и микропопуляции тоже. Чем долговечнее микробиотоп, тем большее число видов может создавать в его пределах истинные микропопуляции, так как с увеличением долговечности микробиотопа увеличивается длительность жизненных циклов, создаются шансы для повторных генераций и т.д.

По терминологии В.Н. Беклемишева (1970), население норы или гнезда является совокупностью нидиколов. Членистоногие, связанные с норой или гнездом, благодаря своей подвижности (например, насекомые) нередко бывают мало связаны с каждой норой (или гнездом) в отдельности и способны менять их в течении своей жизни.

Говоря о подвижных членистоногих-нидиколах, В.Н. Беклемишев ставит под сомнение возможность выделения их в микропопуляцию; в та-

ком случае этот термин может распространяться лишь на фазовых паразитов (в том числе и *Calliphoridae*), применительно к ним он использует термин гемипопуляции.

Гнездовые микробиотопы достаточно сложны и могут использоваться их консортами, т.е. хозяевами (птицами), многократно (типичные примеры: скворечники, гнезда ласточек и других птиц). С течением времени в гнезде увеличивается объем субстрата (строительные элементы гнезда разных лет, экскременты птиц, остатки их пищи, и т.д.), что создает условия для расширения микробиотических связей и фауны нидиколов. Личинки тех видов *Calliphoridae*, которые случайно когда-то оказались в долговременных гнездах, очевидно, сначала были сапрофагами, а затем перешли к эктопаразитическому периодическому кровососанию (известная в этом отношении *Protocalliphora* способна прекращать кровососание и возобновлять его снова).

Второй путь перехода нидиколов к кровососанию и питанию живыми тканями с уходом внутрь, под покровы тела хозяина характерен для *Trypocalliphora*, что, возможно, осуществлялось через сапронекрофагию (питание сначала остатками пищи консортов, затем развитие в погибших консортах).

Паразитирование в форме гематофагии или эндопаразитизма на гнездящихся птицах, возникло в эволюционном плане давно, судя по количеству используемых в качестве хозяев птиц.

Тем не менее, можно аргументированно утверждать, что в начале каллифоридами осваивались гнезда (и птицы как хозяева), располагающиеся вблизи человеческого жилья (скворечники, гнезда ласточек), т.е. мы предполагаем, что гнездовой паразитизм у каллифорид возник в синантропных условиях.

Позже, с развитием специализации в качестве нидиколов и гематофагов, произошло освоение иных гнезд и становление новых систем паразитарной системы «птицы – каллифориды». При этом, гемипопуляции имаго каллифорид, связанных с гнездами птиц, сохранили морфологические и экологические черты, характерные для иных видов этого семейства.

В Среднем Подонье нами обследовано 714 гнезд, 49 видов птиц, принадлежащих 7 отрядам: соколообразные - 4 вида, голубеобразные - 2 вида, совообразные - 3 вида, стрижеобразные - 1 вид, ракшеобразные - 3 вида, дятлообразные - 1 вид, воробьинообразные - 35 видов.

Большая часть паразитологического материала получена из гнезд массовых видов птиц-дуплогнездников (большая синица, обыкновенный скворец, полевой воробей, мухоловка-пеструшка, обыкновенная горихвостка).

В гнездах птиц нами обнаружено два вида паразитических *Calliphoridae*: *Protocalliphora azurea* F11. и *Trypocalliphora braueri* Hendel. Личинки



Рис. 143. Личинки *Protocalliphora azurea* на птенце обыкновенного скворца

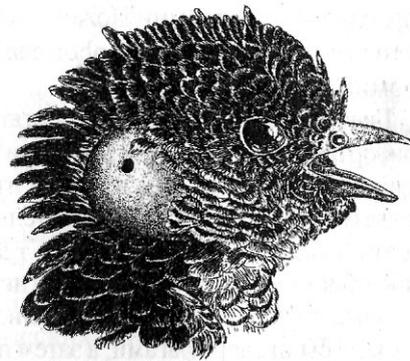


Рис. 144. Опухоль, вызванная личинкой *Tetracalliphora braueri* у птенца обыкновенной кукушки

Protocalliphora являются нидиколами, периодически нападающими на птенцов для кровососания: они присасываются к птенцам с вентральной стороны тела или неглубоко вбуравливаются в ткани (рис. 143). Личинки *Tetracalliphora* - тканевые паразиты, проникающие под кожу и питающиеся живыми тканями хозяина. На теле птенцов в местах локализации личинок часто образуются вздутия с отверстием на поверхности кожи, через которое личинка дышит и покидает хозяина перед окукливанием (рис. 144). В тех случаях, когда в одном гнезде присутствуют оба вида калифорид, личинки *Protocalliphora*, видимо, могут пользоваться ходами *Tetracalliphora* (Шутова, 1997). Личинки *Tetracalliphora* внедряясь в мышечный слой хозяина, проделывают подкожные ходы, имеющие глубину от 6-8 мм до 12 мм и диаметр до 4 мм (Hakanen, Grunin, Nuorteva, 1974). Распределение личинок в различных частях тела птенцов показывает, что наиболее предпочтительный участок для локализации *Tr. braueri* – крылья (Hakanen, Grunin, Nuorteva, 1974). Е.Б. Шутова (1986, 1997) отмечает, что у 82,9 % зараженных птенцов Кандалакшского заповедника личинки содержались на крыльях и у 43,6 % - на голове. Видимо, залетевшая в гнездо муха откладывает яйца на птенцов сверху. У сидящих в гнезде птенцов крылья прикрывают большую часть тела, голова также легко доступна для мухи, а шея, спина и надхвостье в значительной степени прикрыты растущим оперением головы и крыльев, тем самым создается малодоступная для заражения зона. Заражение боков и нижней стороны тела птенцов бывает значительно реже, чем верха.

Жизнедеятельность личинок *Tr. braueri* приводит к ослаблению организма хозяина. Больные птицы становятся вялыми, менее активно выпрашивают корм у родителей, что приводит к сокращению числа кормлений (Баккал, 1980). Если личинки *Tr. braueri* располагаются на крыльях у основания маховых перьев, что бывает чаще всего, то замедляется и нарушается нормальный рост пера. Подросшие птенцы долго не могут летать. Они становятся легкой добычей хищников, а в дождливую погоду сильно намокают. Если личинка локализуется около глаза, то некоторое время не открывается. Локализация же паразита в ноздрях приводит к искривлению клюва. Е.Б. Шутова (1997) отмечает, что у больших синиц дважды наблюдались случаи искривления клюва, когда личинки *Tr. braueri* находились в ноздре. Эти птицы не могли расклевывать твердую пищу и в природе были обречены на гибель.

Личинки *Tr. braueri*, находящиеся в ступне вызывает огромные опухоли (Hakanen, Grunin, Nuorteva, 1974). Развитие личинок на птенце происходит быстро - за 3-4 дня. Ежедневно личинки увеличиваются в объеме в 2-2,5 раза и к моменту окукливания весят 37-69 мг. Недоросшие по каким-либо причинам особи обычно погибают на стадии личинки (Шутова, 1986).

Следы от подкожных ходов, образованных личинками, быстро зарастают и через 3-4 дня уже не видны. Если птенцы заражены в возрасте до 10 дней, то к моменту вылета из гнезда они успевают почти полностью оправиться. Вылет таких птенцов происходит в обычные сроки. Когда заражаются птенцы более старших возрастов, то при небольшом числе личинок они вылетают в положенное время. При сильном заражении вылет задерживается на 3-5 дней (Шутова, 1986).

Как *Pr. azurea*, так и *Tr. braueri* не приурочены к одному виду-хозяину или группе близких видов. Их обнаруживали на птенцах воробьинообразных (Скуфьин, Хицова, 1978; Керимов, Лавренченко, Озеров, 1985; Шутова 1986; и др.).

Хозяевами *Pr. azurea* отмечались: обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*), белая и горная трясогузка (*Motacilla alba*, *M. cinerea*), мухоловка-пеструшка и белошейка (*Ficedula hypoleuca*, *F. albicollis*), черный дрозд (*Turdus merula*), сорокопуд-жулан (*Larius collurio*), обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*), обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella*), полевой и домовый воробьи (*Passer montanus*, *P. domesticus*), синицы: большая, лазоревка, московка, хохлатая, черноголовая гаичка (*Parus major*, *P. caeruleus*, *P. ater*, *P. cristatus*, *P. atricapillus*), канареечный вьюрок (*Serinus caudrius*), городская и деревенская ласточки (*Delichon urbica*, *Hirundo rustica*) и другие.

Прокормителями *Tg. braueri* отмечались: луговой конек (*Anthus pratensis*), чечетка (*Carduelis flammea*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) и желтоспинная мухоловка (*Muscicapa parvissima*), большая синица (*Parus major*), голубая сорока (*Cyanomiza cyanus*), деревенская ласточка (*Hirundo rustica*), обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia*), белая трясогузка (*Motacilla alba*), обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*), пеночки: трещетка и весничка (*Phylloscopus sibilatus*, *Ph. trochilus*) и другие.

В ряде случаев наблюдалось совместное паразитирование личинок *Protocalliphora* и *Trypocalliphora* в гнездах горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*), сероголовой гаички (*Parus cinetis*), белой трясогузки (*Motacilla alba*), пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) (Шутова, 1986; Ковалев, Вервес, 1987; Rognes, 1991).

Наши данные позволяют пополнить список птиц-хозяев каллифорид представителями отрядов голубеобразных, совообразных, дятлообразных. Приводим список птиц-хозяев *Pr. azurea*, дополняющий литературные данные: сизый голубь, ушастая сова, береговая ласточка, обыкновенная сорока, обыкновенная зеленушка, сорокопут-жулан.

Паразитирование *Tg. braueri* отмечено нами на пяти видах птиц: вертишейке, обыкновенной сороке, большой синице, мухоловке-пеструшке, обыкновенном скворце.

Все обследованные гнезда птиц мы подразделили, взяв за основу классификацию А.С. Гембицкого (1972), на три основные экологические группы, выделяемые по их месторасположению:

1. Норовые гнезда (береговая ласточка, зимородок, золотистая шурка);
2. Наземные гнезда, в том числе расположенные невысоко над землей (лесной конек, белая трясогузка, филин и др.);
3. Надземные гнезда:

а) открытые, расположенные на кустарниках и деревьях (ушастая сова, сорокопут-жулан, обыкновенная зеленушка и др.);

б) закрытые гнезда:

- расположенные в дуплах и искусственных гнездовьях (удод, вертишейка, большая синица, полевой и домовый воробьи, обыкновенный скворец и др.);

- расположенные на хозяйственных постройках и жилых помещениях (сизый голубь, деревенская и городская ласточки).

В результате исследований установлено, что 31,4 % обследованных гнезд всех видов оказались зараженными личинками *Calliphoridae*. В течение пяти лет процент заражения колебался незначительно: от миниму-

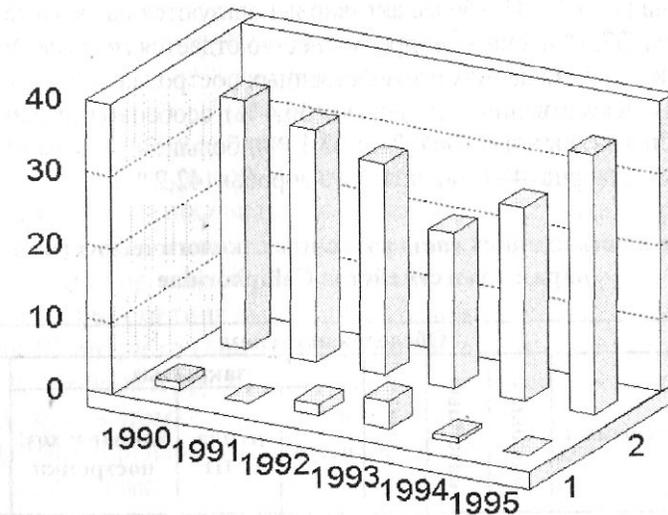


Рис. 145. Динамика заражения птичьих гнезд личинками каллифорид по годам. 1 - *Trypocalliphora braueri*, 2 - *Protocalliphora azurea*

ма в 1993 году до максимума в 1995 году, составив по этим годам соответственно 25,1 % и 35,8 % (табл. 25).

Выяснилось, что птенцы больше подвержены нападению *Pr. azurea* (30,3 % обследованных гнезд заражены личинками и пупариями *Pr. azurea*), чем *Tg. braueri* (на долю гнезд, зараженных *Tg. braueri* приходится всего 1,1 %). Максимальное количество гнезд, содержащих *Pr. azurea* найдено в 1995 году (35,8 % всех обследованных гнезд), минимальное – в 1993 году (21,3 %). Количество гнезд, содержащих пупарии *Tg. braueri* изменялось в противоположном направлении: от минимума в 1991 и 1995 (0 %) и 1994 году (0,6 %) до максимума в 1993 году (3,8 %). Таким образом, в 1993 году имело место уменьшение числа гнезд, зараженных личинками *Pr. azurea* при некотором увеличении числа гнезд, содержащих птенцов с личинками *Tg. braueri* (рис. 145).

Кроме того, мы выявили экологическую приуроченность *Tg. braueri* к птицам, гнездящимся в надземных гнездах закрытого типа, расположенных в дуплах и искусственных гнездовьях (что подтверждается данными Е.Б. Шутовой для Кандалакшского заповедника) (табл. 25). Число зараженных гнезд данной экологической группы составило 2,2 % обследованных гнезд. *Pr. azurea* обнаружена в гнездах всех типов. Менее активно она заселяет наземные гнезда (всего 3,6 % обследованных гнезд), затем - норовые (6,1 %), надземные

открытого типа (13,4 %). Наиболее активно используются наземные гнезда закрытого типа (37,3 %), при этом преимущество отдается гнездам, расположенным на жилых помещениях и хозяйственных постройках (39,2 %), а также - в дуплах и искусственных гнездовьях (36,4 %), особенно гнездам городской и деревенской ласточек (66,6 % и 35,1 %), большой синицы (48,9 %), обыкновенного скворца (48,6 %), полевого воробья (42,2 %).

Таблица 25

Зараженность птичьих гнезд различных экологических групп паразитами семейства Calliphoridae

Обследовано гнезд

Год	с паразитами	норевых	наземных	открытых	закрытых			Всего
					всего	дупла и ИГ	жилые ихоз. постройки	
1990	Всего	6	14	48	136	111	25	204
	с P.azurea, %	0	7,5	20,8	43,4	35,1	80,0	34,3
	с T.braueri, %	0	0	0	1,5	1,8	0	1,0
1991	Всего	0	5	28	80	55	25	113
	с P.azurea, %	0	0	21,4	37,5	36,3	40,0	31,9
	с T.braueri, %	0	0	0	0	0	0	0
1992	Всего	9	5	27	73	57	16	114
	с P.azurea, %	11,1	0	3,7	42,5	42,1	43,8	29,0
	с T.braueri, %	0	0	0	2,7	3,5	0	1,6
1993	Всего	7	3	13	57	51	6	80
	с P.azurea, %	14,4	0	0	28,0	29,4	16,6	21,3
	с T.braueri, %	0	0	0	0	5,9	0	3,8
1994	Всего	8	0	0	142	56	86	150
	с P.azurea, %	0	0	0	28,9	30,4	27,9	26,6
	с T.braueri, %	0	0	0	0,7	1,8	0	0,6
1995	Всего	3	0	4	38	38	0	53
	с P.azurea, %	0	0	0	50,0	50,0	0	35,8
	с T.braueri, %	0	0	0	0	0	0	0
Всего	Всего	33	28	127	526	368	158	714
	с P.azurea, %	6,1	3,6	13,4	37,3	36,4	39,2	30,3
	с T.braueri, %	0	0	0	0	2,2	0	1,1

В гнездах закрытого типа создается своеобразный микроклимат с повышенной влажностью и температурой. От наружных условий зависит

температура, в основном придонного слоя гнездовой подстилки, хотя даже в самое холодное время она на несколько градусов выше температуры окружающего воздуха (Борисова, 1967).

Несмотря на то, что личинки *T. braueri* ведут эндопаразитический образ жизни и не имеют прямой зависимости от условий гнезда, имаго этого вида предпочитает посещать в поисках хозяина гнезда закрытого типа. Это связано, по-видимому, с условиями окукливания личинок, где одним из главных факторов является постоянная влажность среды. Кроме того, в гнездах закрытого типа имеется подходящий субстрат для окукливания личинок III возраста (плотная структура гнезда, содержащая частицы почвы, древесины и другие компоненты), тогда как рыхлая структура открытых гнезд в этом отношении менее пригодна.

При сравнении паразитологического материала, полученного из птичьих гнезд, расположенных на разной высоте относительно поверхности земли, выяснилось, что меньше используются в качестве хозяев птицы, гнезда которых находятся как на незначительной высоте (0,5 - 0,7 м над землей), так и достаточно высоко (свыше 4 м). Очевидно, наиболее удобным для обнаружения хозяина самкой каллифориды является его гнездо, расположенное на высоте 1,5 - 3 м.

Гнезда птиц закрытого типа заселены паразитическими каллифоридами неодинаково (табл. 26). Наиболее сильно подвержены нападению *P. azurea* городская ласточка (индекс встречаемости - 66,6 %; индекс обилия 9,3 экз.), большая синица (индекс встречаемости - 48,9 %; индекс обилия - 6,8 экз.), деревенская ласточка (индекс встречаемости - 35,1 %; индекс обилия - 4,5 экз.), обыкновенный скворец (индекс встречаемости - 48,6 %; индекс обилия - 7,6 экз.), полевой воробей (индекс встречаемости - 42,2 %; индекс обилия - 9,6 экз.). *T. braueri* заражает птиц менее активно, чем *P. azurea*. Показатели зараженности птиц этим паразитом низкие: для большой синицы индекс встречаемости составляет 6,4 %; индекс обилия - 1,0 экз.; для обыкновенного скворца они равны 1,8 % и 0,1 экз. соответственно; для мухоловки-пеструшки - 0,8 % и 0,04 экз.

Полученные нами данные показали различия в распределении пупариев *P. azurea* в гнездах массовых видов птиц (табл. 27). Из 493 обследованных гнезд восьми видов птиц зараженными оказались 191 (38,7 % от числа обследованных), причем в 100 из них (52,4 %) находилось от 1 до 10 пупариев, в 31 (16,2 %) - от 11 до 20 пупариев, в 27 (14,1 %) - от 21 до 30 пупариев, в 14 (7,3 %) - от 31 до 40 пупариев.

Таблица 26

**Зараженность личинками каллифорид гнезд закрытого типа
(Воронежская область, 1990–1995 гг)**

Виды птиц	Число обшварных гнезд	Личинки Пт. азурея	Индекс астре Фелдгауа Рт. азурея	Индекс обшвар Рт. азурея	Личинки Пт. Брауэри	Индекс встречаемости Пт. Брауэри	Индекс обшвар Пт. Брауэри
Parus major	47	320	48,9	6,8	48	6,4	1,0
Phoenicurus phoenicurus	9	17	33,3	1,9	0	0	0
Ficedula hypoleuca	115	104	24,3	0,9	6	0,9	0,1
Sturnus vulgaris	90	688	44,4	7,6	13	2,2	0,1
Passer montanus	43	414	41,9	9,6	0	0	0
Passer domesticus	8	25	25,0	3,1	0	0	0
Columba livia	6	10	33,3	1,7	0	0	0
Hirundo rustica	131	594	35,1	4,5	0	0	0
Delichon urbica	21	106	66,6	9,3	0	0	0

Таблица 27

**Распределение пупариев P. azurea в гнездах массовых видов птиц
(Среднее Подонье, 1990-1995 гг.)**

Виды птиц	Число гнезд	Зараженных	Количество гнезд с числом пупариев в них							
			1-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80
Parus major	47	23	12	4	4	1	2	0	0	0
Phoenicurus phoenicurus	9	3	3	0	0	0	0	0	0	0
Ficedula hypoleuca	127	31	29	1	1	0	0	0	0	0
Sturnus vulgaris	ИЗ	55	22	11	6	7	3	2	2	2
Hirundo rustica	131	46	25	9	7	3	1	1	0	0
Delicon urbica	21	14	4	3	3	1	2	1	0	0
Passer montanus	45	19	5	3	6	2	0	1	1	0
Всего	493	191	100	31	27	14	8	6	3	2

Максимальное количество пупариев обнаружено в гнездах полевого воробья (67) и обыкновенного скворца - 65, 76 и 79. В литературе, однако, имеются данные о нахождении в гнездах птиц гораздо большего числа пупариев. Так, например, в гнезде поползня обнаружено 232 личинки Protocalliphora, завершивших свое развитие (Owen, 1954).

В литературе имеются данные о гибели птенцов в результате паразитирования личинок Tr. braueri (Hakanen, Grunin, Nuorteva, 1974; Шутова, 1986, 1997; и др.). В Кандалакшском заповеднике, по данным Е.В. Шутовой (1986), около трети зараженных птенцов погибает, причем среди птенцов на которых кормятся не более 5 личинок, отход составляет 9 %, из птенцов с 6-14 личинками - 36 %, а если на птенцах паразитирует более 15 личинок, элиминация достигает 65 %. В Южной Карелии отход птенцов веснички достигает 27 % (Лапшин, 1991).

В нашем материале, полученном из 8 гнезд с птенцами, зараженными Tr. braueri, отход птенцов наблюдался в 5-ти гнездах, при этом он составил 29,6 % (при индексе обилия 1,7) (табл. 28). Самым высоким (77,8 %) отход птенцов был в гнезде большой синицы (при индексе обилия 3,9 экз). Вместе с тем, в другом гнезде большой синицы он составил 37,5 % (при индексе обилия 0,8). В гнезде вертишейки отход птенцов наблюдался при индексе обилия 1,6 экз. и составил 30,0 %. Наряду с этим, в двух гнездах обыкновенного скворца и в гнезде обыкновенной сороки гибель птенцов не наблюдалась, несмотря на более высокие индексы обилия (4,0; 2,5; 1,3).

Таблица 28

Зависимость количества вылетевших птенцов от индекса обилия паразитов рода Trogscalliphora (Среднее Подонье, 1990-1995 гг.)

Виды птиц	Кол-во птенцов в гнезде	Кол-во пупариев в гнезде	Индекс обилия, экз.	Кол-во вылетевших птенцов, экз.	Процент гибели птенцов
Junx torquilla	10	16	1,6	7	30,0
Pica pica	4	10	2,5	4	0,0
Parus major	8	6	0,8	5	37,5
Paras major	9	35	3,9	2	77,8
Paras major	10	7	0,7	9	10,0
Ficedula hypoleuca	7	6	0,9	5	28,6
Sturnus vulgaris	4	5	1,3	4	0,0
Sturnus vulgaris	2	8	4,0	2	0,0
Всего	54	93	1,7	38	29,6

Следует учитывать и тот факт, что завершение развития большинства личинок *T. braueri* происходит после вылета птенцов, таким образом, реальное число личинок, паразитирующих на птенцах, следовательно и индекс обилия, гораздо выше, чем число пупариев, оставшихся в гнезде (часть личинок окукливается вне гнезда).

Гибель птенцов зависит от множества неблагоприятных факторов (резких похолоданий, потери родителей, инфекций и др.), и чаще всего паразитирование *T. braueri* не является основной причиной гибели птенцов, а только усугубляет действие других неблагоприятных факторов. Степень же вреда, наносимого хозяину непосредственно личинками *T. braueri* тоже может быть различной в зависимости от ряда причин:

1. Вида хозяина; птенцы более крупные (например, у скворцов и сорок) более устойчивы, чем мелкие (как у мухоловок и синиц).
2. Возраста птенцов; на ранних (ювенильных) стадиях птенцы более уязвимы, чем в более позднем возрасте.
3. Распределения личинок мух на птенцах, которое бывает не всегда равномерным. Чаще всего они концентрируются на одной или реже - на двух-трех особях хозяев.
4. Локализации на теле хозяина: так, расположение личинок в области крыльев ведет к замедлению роста перьев, в области грудной мускулатуры - к выеданию мышечной ткани, но эти последствия быстро ликвидируются после выхода личинок из хозяина. Локализация же паразитов с вентральной стороны тела может привести к проникновению личинок в брюшную полость хозяина, что непременно приводит его к гибели (Шутова, 1986).

Отрицательное влияние паразитирования личинок *Protocailiphora* на выживаемость птенцов отмечалось в литературе. По данным Ф. Цумпта (Zumpt, 1965), гнезда мухоловок в норме содержат 6 личинок *P. azurea*, т.е. приблизительно 2 личинки питаются на одном птенце. Если это соотношение возрастает, то повышенная инвазия вызывает гибель некоторых птенцов. Е.Б. Шутова (1997) отмечает, что у мухоловок-пеструшек паразитирование *Protocailiphora chrysorrhoea* приводит к увеличению смертности птенцов в популяции на 3 % и у горихвосток - на 1 %, на выживаемость птенцов других видов наличие этих паразитов почти не влияет. Сходные данные, показывающие, что заметного влияния на развитие и выживаемость птенцов личинки рода *Protocailiphora* не оказывают, есть и у других авторов (Owen, 1954; Керимов, Лавренченко, Озеров, 1985).

Мы проанализировали материал более чем из 20 гнезд, содержащих большое количество пупариев *P. azurea*, в том числе из гнезд, в которых

наблюдались случаи гибели птенцов (табл. 29). Оказалось, что отход птенцов составил 100 % в 4-х гнездах: двух гнездах большой синицы (при индексе обилия 3,9 и 1,7 экз.) и двух гнездах обыкновенного скворца (при индексе обилия 6,2 и 2,8 экз.). В среднем отход птенцов составил 42,0 % (при индексе обилия - 7,1). Однако, необходимо учитывать и то обстоятельство, что число личинок, питавшихся на птенцах, было большим, чем число пупариев, обнаруженных в гнездах после вылета птенцов, так как часть личинок не доживает до окукливания.

Таблица 29

Зависимость количества вылетевших птенцов от индекса обилия паразитов рода *Protocailiphora* (Среднее Подонье, 1990-1995 гг.)

Виды птиц	Кол-во птенцов в гнезде	Кол-во пупариев в гнезде	Индекс обилия, экз.	Кол-во вылетевших птенцов	Процент гибели птенцов
<i>Parus major</i>	6	16	2,7	5	16,7
<i>Parus major</i>	11	43	3,9	0	100,0
<i>Parus major</i>	7	12	1,7	0	100,0
<i>Parus major</i>	11	22	2,0	10	9,1
<i>Parus major</i>	8	38	4,8	7	12,5
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	2	10	5,0	1	50,0
<i>Ficedula hypoleuca</i>	6	1	0,2	5	16,6
<i>Sturnus vulgaris</i>	4	63	15,8	3	25,0
<i>Sturnus vulgaris</i>	5	14	2,8	0	100,0
<i>Sturnus vulgaris</i>	3	2	0,7	2	33,3
<i>Sturnus vulgaris</i>	5	31	6,2	0	100,0
<i>Sturnus vulgaris</i>	5	46	9,2	5	0
<i>Sturnus vulgaris</i>	6	57	9,5	6	0
<i>Sturnus vulgaris</i>	5	79	15,8	5	0
<i>Sturnus vulgaris</i>	4	76	19,0	4	0
<i>Sturnus vulgaris</i>	5	65	13,0	4	20,0
<i>Hirundo rustica</i>	4	47	11,8	3	25,0
<i>Hirundo rustica</i>	5	60	12,0	4	20,0
<i>Delichon urbica</i>	4	53	13,3	2	50,0
<i>Passer montanus</i>	5	13	2,6	4	20,0
<i>Passer montanus</i>	3	24	8,0	2	33,3
<i>Passer montanus</i>	6	67	11,2	4	33,3
<i>Passer montanus</i>	6	56	9,3	6	0,0
Всего	126	899	7,1	73	42,0

Наряду с этим, имеются гнезда, в которых гибель птенцов не отмечена, т.е. все птенцы вылетели, несмотря на высокие индексы обилия паразитов (19,0; 15,8, 9,5; 9,3; 9,2).

Тем не менее, элиминация молодых хозяев может быть достаточно высокой как в случае паразитирования *Tg. braueri* (29,6 % при индексе обилия 1,7 экз), так и в случае паразитирования *Pt. azurea* (42,2 % при индексе обилия 7,1 экз.). По данным Е.Б. Шутовой (1997), элиминация птенцов составила (при индексе обилия от 5 до 15 экз.) у дуплогнездников 22 %, у белых трясогузок - 48 %, у пеночек - 72 %. При более интенсивном заражении гибель птенцов была тем больше, чем меньше они были защищены от воздействия других неблагоприятных факторов.

Таким образом, высокий процент элиминации птенцов при паразитировании на них калифорид есть результат снижения общей резистентности организма хозяев, а также влияния неблагоприятных факторов абиотической среды.

Характерным для гнездового паразитизма является жесткая элиминация определенной части калифорид-гематофагов, что обеспечивает в целом благополучное завершение цикла консортам от яйца до взрослого. Одним из таких элиминирующих факторов является суперпаразитизм или паразитирование на окуклившихся личинках III возраста калифорид-гематофагов мелких паразитических перепончатокрылых (Хицова, Труфанова и др., 1990; Шутова, 1986, Труфанова, Хицова, 1992 и др.).

§ 9.4. Оценка влияния личинок *Protocalliphora azurea* на развитие птенцов

С целью выявления влияния паразитирования личинок калифорид на птенцов, нами в апреле-мае 1995 года проводились измерения массы птенцов обыкновенного скворца. Для исследований была выбрана территория биостанции ВГУ (Усманский бор), где заложена постоянная пробная площадь (100 стандартных скворечников). Под наблюдением находилось 21 гнездо, с развивающимися в них 99 птенцами (методика проведения исследований подробно изложена в соответствующем разделе).

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 - 19,4 °С) по сравнению с другими годами, резкими скачкообразными понижениями температуры в первых двух декадах месяца, и выпадением осадков в первой декаде месяца.

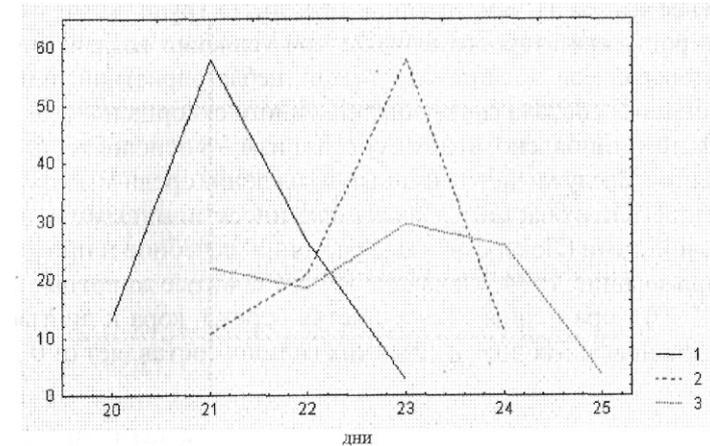


Рис. 146. Доля птенцов обыкновенного скворца благополучно покинувших гнезда по дням в группах с различной интенсивностью заражения (1-3)

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 дальнейшем нарастание массы замедляется.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в возрасте 20 дней благополучно покинули гнезда 13,3 % 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 оставались в гнездах.

Во второй группе последние птенцы (10,53 %) вылетели из гнезда в возрасте 24 дней, а в третьей группе вылет последних птенцов (29,63 %) произошел в возрасте 24-25 дней (рис. 146). Наибольшее количество птенцов покинуло гнезда в первой группе в возрасте 21-23 дней, во второй - в возрасте 22-23 дней а в третьей - в возрасте 23-24 дней. По средней продолжительности пребывания в гнезде птенцы первой группы (21,18±0,11 суток) достоверно отличаются от второй (22,68±0,19) и третьей (22,71±0,23) ($p < 0,001$). Таким образом, полученные данные в определенной мере иллюстрируют влияние паразитических калифорид на сроки вылета птенцов.

Нами замечено, что скачки колебаний массы птенцов совпадают со скачками колебаний температуры, однако у птенцов первой группы эта зависи-

мость менее выражена, чем у птенцов двух других групп, что позволяет предполагать рост паразитарного влияния при усилении воздействия негативных факторов среды, в частности, низкой (неблагоприятной) температуры.

При анализе состава гнезд обыкновенного скворца и мухоловки пеструшки нами установлено, что они состоят из 4 - 8 основных строительных компонентов. Заслуживает внимание нахождение среди компонентов гнезда растений (или их частей), обладающих инсектицидными или репеллентными свойствами (Лекарственные растения: лечебное и профилактическое использование, 1994; Махлаюк, 1992; Ядовитые животные и растения СССР, 1990): кора и хвоя сосны, листья березы, кора и листья дуба, полынь, пасленовые. Их доля в различных гнездах составляет от 0 до 90 %.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение морфологии дыхалец имаго и дыхальцевых индексов позволили условно разделить роды семейства Calliphoridae на три группы, в порядке возрастания степени их гигрофильности: ксеромезофилы (*Cynomya*, *Calliphora*), мезофилы (*Lucilia*) и мезогигрофилы (*Bellardia*, *Melinda*, *Phormia*, *Protophormia*, *Protocalliphora*, *Trypocalliphora*, *Pollenia*).

Каллифориды Среднего Подонья обладают широким трофическим диапазоном и в своем большинстве являются сапрофагами (как личинки, так и имаго), выступая однако во многих биогеоценозах не только как редуцирующее звено, но и в качестве консументов II порядка, паразитируя на других животных, пойкилотермных и теплокровных (дождевые черви, амфибии, птицы).

Анализ гнездового материала и осмотр птенцов позволил установить, что два вида каллифорид - *Protocalliphora azurea* F11. и *Trypocalliphora braueri* Hendel - паразитируют на 49 видах птиц. Установлено, что вид *Trypocalliphora braueri* паразитирует преимущественно на птицах, гнездящихся в наземных гнездах закрытого типа, расположенных в дуплах и искусственных гнездовьях. Паразитирование этого вида отмечено нами на пяти таких видах: вертишейка, обыкновенная сорока, большая синица, мухоловка-пеструшка, обыкновенный скворец.

Protocalliphora azurea обнаружена в птичьих гнездах всех типов., но наиболее активно этот вид использует наземные гнезда закрытого типа, расположенные преимущественно на жилых и хозяйственных постройках (также в искусственных гнездовьях и дуплах) и принадлежащие городской и деревенской ласточкам, большой синице, обыкновенному скворцу, полевому воробью. Наши исследования позволяют пополнить известный из литературы список хозяев *Pr. azurea* следующими видами: сизый голубь, ушастая сова, береговая ласточка, обыкновенная сорока, сорокопуд-жулан.

Подкожное паразитирование на гнездящихся птицах и гематофагия за их счет, как мы предполагаем, возникли у паразитических каллифорид давно, судя по установленному объему хозяев, однако установление связей с хозяевами у двух названных видов каллифорид имеет одновременный характер.

Паразитирование *Tr. braueri* наносит значительный ущерб развитию птенцов и часто приводит их к гибели (29,6 % при индексе обилия 1,7), особенно под влиянием неблагоприятных факторов среды, что может свидетельствовать об эволюционно более позднем установлении системы «паразит-хозяин» у этого вида с птицами.

Паразитирование *Pt. azurea* задерживает рост и развитие птенцов, что сказывается на сроках их вылета. Птенцы обыкновенного скворца, не подверженные нападению паразитических каллифорид, покидают гнездо в среднем на 1,5 суток раньше, чем птенцы из гнезд с паразитическими личинками.

Можно считать, что высокая элиминация птенцов при паразитировании на них каллифоридных личинок, является результатом снижения общей резистентности организма хозяина, а также влияния неблагоприятных факторов абиотической среды.

Характерным для «гнездового» паразитизма является жесткая элиминация определенной части каллифорид-гематофагов паразитическими перепончатокрыльями, что обеспечивает в целом благополучное завершение цикла развития хозяина, всех его стадий онтогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ахтырцев Б.П.* Почвенный покров // Долина Дона: природа и ландшафты. - Воронеж: Центр.-Чернозем. изд-во. - 1982. - С.27-33.
2. *Баккал С.Н.* О гибели птенцов воробьиных птиц от паразитических мух // Вестник Ленингр. университета. - 1980. - №9. - С.91-93.
3. *Барнс Р., Кейлоу Р., Олив Д., Голдинг Д.* Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. - М.: Мир, 1992. - 582 с.
4. *Бей-Биенко Г.Я.* Общая энтомология. - М.: Высш. шк., 1980. - 159с.
5. *Беклемишев В.Н.* Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов // Биоценологические основы сравнительной паразитологии. - М.: Наука, 1970. - С. 143-154.
6. *Белоусов Л.В.* Введение в общую эмбриологию. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - 209с.
7. *Богоявленский Н.А., Прокопович К.В.* Синяя мясная муха *Calliphora erythrocephala* Mg. зимой в Баку // Мед. паразитол. и паразит. болезни. - М. - 1942. - Т.11. - С.133-134.
8. *Борисова В.И.* Некоторые итоги изучения фауны, экологии гнездово-норовых паразитов и структуры сообществ гнезд птиц на территории Волжско-Камского государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Казань, 1967. - 17с.
9. *Вервес Ю.Г.* Мухи семейства Calliphoridae и Sarcophagidae (Diptera) из Вьетнама, Шри-Ланки и Индии // Тр. зоол. ин-та АН СССР. - М., 1991., - Т.240, С.5-6.
10. *Веселкин Г.А.* О цикле развития *Bellardia pruinoza* End. (Diptera, Calliphoridae) // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. - Л., 1977. - С.12-14.
11. *Викторов-Набоков О.В.* К изучению синантропных мух долины среднего течения р. Днепра // Материалы к изучению фауны и экологии насекомых центральных районов лесостепи Украины. - Киев, 1963. - С.18-38.
12. *Виноградова Е.Б.* Влияние фотометрических условий на репродукцию и имагинальную диапаузу *Aldrichina grahami* Aldrich (Diptera, Calliphoridae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - Л., 1978. - Т.69. - С. 187-194.
13. *Виноградова Е.Б.* Внутривидовая изменчивость зимних адаптации у синей мясной мухи // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. - М., 1980. - С.206-214.
14. *Виноградова Е.Б.* Имагинальная диапауза синантропных мух и ее экологическая регуляция // Двукрылые насекомые, их систематика, геогр. распр. и экология. - Л., 1983. - С.20-22.

15. *Виноградова Е.Б.* Мясная муха *Calliphora vicina* модельный объект физиологических и экологических исследований // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, М., 1984, – N118. – 271с.

16. *Виноградова Е.Б.* Особенности и регуляция имагинальной диапаузы у весенней падальной мухи *Protophormiaterraenovae* (Diptera, Calliphoridae) // Экология. - 1986. – N3. – С.57-61.

17. *Виноградова Е.Б.* Экспериментальное исследование зимних адаптации синантропных мух из Закавказья и Северного Кавказа // Первая Закавказская конф: Тез. докл. – Ереван, 1986. - С.48-49.

18. *Виноградова Е.Б.* Зимние адаптации синих мясных мух *Protophormia terraenovae* и *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) из Сев. Европы и Сибири: сравнительный экспериментальный анализ // Связи энтомофаун Сев. Европы и Сибири. – Л., 1988. – С.31-36.

19. *Виноградова Е.Б., Марченко М.И.* Использование температурных параметров развития мух в судебно-медицинской практике. // Судеб.-мед. экспертиза. - 1984. - Т.27, N1. - С.16-19.

20. *Виноградская О.Н.* Еографическое распространение комаров-переносчиков инфекций / М.: Медицина, 1969. - 164с.

21. *Владимирский Б.М.* Математические методы в биологии. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1983.- 304 с.

22. *Гаджей Е. Ф.* О фауне и экологии синантропных мух Южного Таджикистана // Изв. АН Тадж. СССР. Отд. биол. наук. - 1962. – N4. – С.76-80.

23. *Гаджей Е.Ф.* Синантропные мухи горных районов Таджикистана // Изв. АН Тадж. СССР. Отд. биол. наук, - 1963. – N1. - С.90-98.

24. *Гембицкий А.С.* Гнездово-норовые паразиты птиц Белорусского Полесья // Паразиты животных и растений Белорусского Полесья. - Минск, 1972. – С.14-18.

25. *Горбачева З.А.* Биология важнейших синантропных мух г.Ташкента // Сб. науч. тр. Ташкент. мед. ин-та. – 1961. – Т.17. – С.295-301.

26. *Городков КБ.* Типы ареалов насекомых тундр и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты 179-221. - Л, 1984. - С. 3-20.

27. *Грунин К.Я.* Подкожный паразит кабарги – *Pavlovskiomyia inexpectata* gen., sp.n. (Diptera, Calliphoridae). // Паразитологический сб. Зоологического ин-та АН СССР. – Л., 1947. -Т.9. – С.183-190.

28. *Грунин К.Я.* Представитель рода *Cordylobia* Grunb.(Diptera, Calliphoridae) в СССР. // Энтотомол. обозрение. - 1949. - Т.30, N3-4. - С.440-442.

29. *Грунин К.Я.* Новые виды рода *Villeneuveiella* Austen (*Rhynchoestrus Seguy*) из СССР и Ирана (Diptera, Calliphoridae) // Энтотомол. обозрение. - 1957. - Т.36, N2. - С.538-546.

30. *Грунин К.Я.* Новые и малоизвестные Calliphoridae (Diptera), главным образом кровососущие или подкожные паразиты птиц. // Энтотомол. обозрение. - 1966. – Т.45, N4. - С.897-903.

31. *Грунин К.Я.* Сем. Calliphoridae - каллифориды // Определитель насекомых европейской части СССР. – Л., 1970 а – Т.5, Ч.2, - С.607-624.

32. *Грунин К.Я.* Новые для фауны СССР виды каллифорид (Diptera, Calliphoridae). // Энтотомол. обозрение. - 1970 б. - Т.49, N2. - С.471-483.

33. *Грунин К.Я.* Виды двукрылых рода *Paradichosia* S.-W.(Diptera, Calliphoridae), новые для фауны СССР. // Энтотомол. обозрение. - 1970 в. - Т.49, N1, – С.312-316.

34. *Грунин К.Я.* *Phormiata* Grunin, gen. n. - шестой род трибы *Phormiini* (Diptera, Calliphoridae). // Энтотомол. обозрение. – 1971. – Т.50, N2. – С.444-445.

35. *Дербенева-Ухова В.П.* Мухи и их эпидемиологическое значение. М.: Мед. лит-ра, 1952. - 272 с.

36. *Дербенева-Ухова В.П.* К сравнительной экологии синантропных видов сем. Muscidae и Calliphoridae // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. - М., 1961. - Т.30, N1. - С.27-37.

37. Долинно-речные ландшафты Среднерусской лесостепи / Ф.Н.Мильков, В.Б.Михно, К.А. Дроздов и др. - Воронеж: Воронеж. ун-т, 1987. - 256 с.

38. *Долматова А.В.* Доклады АН СССР, 1949. – Т.69. – N2. – С.285-287.

39. *Елизаров Ю.А.* Хеморецепция насекомых. - М., 1978. - 232 с.

40. *Ермолаев Г.И.* К изучению экологии синантропных мух на животноводческих фермах Воронежской области // Вопросы зоологии, физиологии и биофизики: Тр. ВГУ - Воронеж, 1970 а. - Т.79. - С.52-58.

41. *Ермолаев Г.И.* К фауне и экологии синантропных мух животноводческих помещений в Воронежской области // 6 съезд Всесоюзного энтомологического общества. - Воронеж, 1970 б. - С. 12-15.

42. *Ермолаев Г.И.* К фауне и экологии синантропных мух животноводческих помещений в Воронежской области. // Вопросы зоологии, физиологии и биофизики: Тр. ВГУ. -Воронеж, - 1971. - Т.93. - С.26-28.

43. *Журба С.С.* О спонтанной зараженности возбудителями дизентерии синантропных мух в г. Хабаровске // Уч. зап. Хабаровского н.-и. ин-та эпидемиол. и микробиол. - Хабаровск, 1962. - Вып.7. - С. 138-139.

44. *Журба С.С.* К изучению синантропных мух Дальнего Востока // Вопр. геогр. Дальнего Востока. – Хабаровск, 1963. -N5. - С.118-131.

45. *Захваткин Ю.А., Землякова Е.Г.* Биология размножения пантовой мухи *Vooronusborealis* Rohd., 1959 (Diptera, Calliphoridae, auchmeromyiina) // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. – №. - С.7-12.
46. *Зимин Л.С.* Определитель личинок синантропных мух Таджикистана. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. - 114с.
47. *Зражевский А.И.* Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Киев: Изд-во АН УССР, 1957. - 72с.
48. *Ибрагимов С.Ю.* Материалы по изучению синантропных мух в Дагестане // Уч. зап. Дагестанск. ун-та. - 1962. - Т. П. - С. 103-113.
49. К познанию каллифорид как редуцирующего элемента степных ценозов / *Хицова Л.Н., Труфанова Е.И., Коломеец Т.П.* Энтомологические исследования в заповедниках степной зоны. Тезисы докладов Международного симпозиума (25-28 мая 1993г.) п.Розовка. С.72-73.
50. *Казякина В.И.* Морфология дыхалец некоторых представителей короткоусых круглошовных двукрылых // Вестник Москов. ун-та. - 1972, №2. – С.9-13.
51. *Казякина В.И.* Сравнительная морфология дыхалец личинок двукрылых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московск. ун-т, 1974. – 27с.
52. Каллифориды (Diptera, Calliphoridae) - паразиты птенцов большой синицы (*Parus major* L.) и желтоспинной мухоловки (*Muscicapa narcissina* Temm.) / *Керимов А.Б., Лавренченко Л.А., Озеров А.Л.* Бюлл. МОИП. Отд. биол., - 1985. - Т.90, вып. 1. - С.37-39.
53. *Камышев Н.С.* Основы географии растений. Флористическая география растений. - Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та. - 1961. - 191с.
54. *Камышев Н.С., Хмелев К.Ф.* Растительный покров Воронежской области и его охрана. - Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1976. - 181 с.
55. *Климов А.С.* Класс Земноводные Amphibia. Класс Пресмыкающиеся Reptilia // Природные ресурсы Воронежской области. Позвоночные животные. Кадастр. – Воронеж: Биомик, 1996. - С.36-48.
56. *Климов А.С., Хицова Л.Н.* Класс млекопитающие Mammalia // Природные ресурсы Воронежской области. Позвоночные животные. Кадастр. – Воронеж: Биомик, 1996. - С. 160-202.
57. *Ковалев В.Г., Вербес Ю.Г.* Двукрылые (Diptera, Calliphoridae) из гнезд воробьиных птиц в Кандалакшском заповеднике. // Проблемы общ. и молек. биол. - Киев, 1987. – №6. – С.59-61.
58. *Коломиец Н.Г., Гомоюнова Н.И.* О каллифоридном миазе северного оленя на Чукотке, вызываемом *Protophormia terraenovae* (Diptera, Calliphoridae) // Извест. Сиб. отд. АН СССР. - Новосибирск, 1971. - N15, С. 18-23.

59. *Кривошеина Н.П.* Личинки двукрылых, питающиеся дождевыми червями // Зоол. ж., 1961. - Т.40. – Вып.5. – С.715-718.
60. *Кривошеина Н.П.* Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. М.: Наука, 1969. – 234с.
61. *Курючкин В.Н.* Микрофлора мух семейства Calliphoridae // 6 съезд Всесоюз. энтомологического общества. Аннотации докл. – Воронеж, Центр.-Чернозем. изд-во, 1970. - С.20-21.
62. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М., 1990. - 352с.
63. *Лапшин Н.В.* Годовой цикл (размножение, линька и миграции) веснички и его адаптивные особенности в условиях таежного Северо-Запада РСФСР : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1981. – 24с.
64. Лекарственные растения: лечебное и профилактическое использование / *Завражнов В.И., Китаева Р.И., Хмелев К.Ф.* Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та. - 1994. - 480с.
65. *Литвинова Н. Ф.* Материалы по биологии и экологии *Phormia regina* Mg. (сем. Calliphoridae, Diptera) в условиях Благовещенска и его пригородов // Мед. паразитология. - 1969. – Т.38, N1. - С.30-33.
66. *Лобанов А.М.* Эколого-фаунистический обзор синантропных видов синих и зеленых мясных мух (Calliphoridae) города Иванова и его окрестностей // Сб. науч. тр. ИГМИ. – Иваново, 1959. – Т.22. – С.263-268.
67. *Лобанов А.М.* К вопросу о роли мух в эпидемиологии кишечных инфекций // Журн. микробиологии и иммунологии. - 1960. – N1. – С.116-121.
68. *Лобанов А.М.* К биологии синей мясной мухи *Melinda agilis* Mg. (Diptera, Calliphoridae) // Энтومол. обозрение. - 1971. -Т.50. – С.513-517.
69. *Лобанов А.М.* Определитель самок сем. Calliphoridae (Diptera) фауны СССР по яйцекладам. - Л., 1976. - 48 с.
70. *Махлаюк В.П.* Лекарственные растения в народной медицине / Саратов: Приволжское кн. изд-во. - 1992. - 326с.
71. *Марченко М.И.* К определению времени наступления смерти по энтомофауне трупа. // Научн. конференц. судебных медиков. – Л., 1973. – С.78-79.
72. *Марченко М.И.* Классификация энтомофауны трупа. Биология. Мухи и их судебно-медицинское значение. // Судебно-мед. экспертиза. - 1980. – N2. – С17-20.
73. *Марченко М.И.* Судебно-медицинское значение энто-мофауны трупа для определения давности наступления смерти: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 1987. - 13 с.
74. *Масалыкин А.И.* К распространению и биологии паразита амфибий *Lucilia bufonivora* на территории Воронежского заповедника // Про-

блемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы науч.-практ. конф. - Воронеж, 1997. - С. 153.

75. *Маслов А.В.* Тезисы докл. III совещ. энтомол. об-ва, 1957. - С.35.

76. *Мина М.В., Клевезаль Г.А.* Рост животных. М.: Наука. 1976. - 291 с.

77. *Мильков Ф.Н.* Общие сведения о реке Дон и ее бассейне. Климатические условия. Геологическое строение и возраст долины Дона // Долина Дона: природа и ландшафты. - 1982. - Воронеж: Центр.-Чернозем. изд.-во. - С.3-21.

78. *Наглова Г.И.* К вопросу о сроках развития в различных субстратах синантропных мух в Харьковской области // Проблемы паразитологии. - Киев, 1963. - С.365-366.

79. *Нумеров А.Д.* К экологии птиц, населяющих искусственные гнездовья в районе биостанции ВГУ (Усманский бор). // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. - Воронеж, 1992. - Вып. 1. - С.65-71.

80. *Нумеров А.Д.* Класс Птицы Aves // Природные ресурсы Воронежской области. Позвоночные животные. Кадастр. - Воронеж: Биомик, 1996. - С.48-159.

81. *Озеров А.Л.* Некробионтные двукрылые (Diptera) лесов юга Дальнего Востока СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1988. - 24 с.

82. *Петрова Б.К.* Явление миаса - один из путей приспособлений к паразитизму // Проблемы паразитологии. Тр. VII научн. конф. паразитологов. - Киев: Наукова думка, 1972. - С. 131-133.

83. *Петрова Б.К.* К изучению синантропных и зоофильных двукрылых звероводческих хозяйств Приморского края // Энтотомол. исслед. на Дальнем Востоке. Двукрылые Дальнего Востока. - Новосибирск, 1973. - Вып.2. - С.84-93.

84. *Петрова Б.К.* Определитель синантропных двукрылых Приморского края. - Новосибирск, 1974. - 104 с.

85. *Петрова Б.К.* Особенности экологии синантропных каллифорид (Diptera, Calliphoridae) Приморского края // Экология. - 1976. - N4. - С.62-68.

86. *Петрова Б.К., Соболева Р.Г.* Основные места выплода синантропных мух в животноводческих хозяйствах Приморского края // Фауна и экология насекомых Дальнего Востока. - Владивосток, 1968. - С. 147-160.

87. *Петрова Б.К., Соболева Р.Г.* Особенности обитания синантропных и зоофильных мух в заповеднике «Кедровая падь» // Энтотомол. исслед. на Дальнем Востоке. - Новосибирск, 1973. - N5. - Вып.2. - С.94-103.

88. *Плохинский Н.А.* Биометрия. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. - 368 с.

89. *Познанин Л.П.* Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц (общий рост и развитие пропорций тела в постэмбриогенезе). М., 1979. - 296 с.

90. *Пучкова Л.В.* Сенсели вусиків Muska domestica L. // Вестник Киевского ун-та. 1971. - № 13. - С. 141-143.

91. *Размахин В.Е.* Пантовая муха - вредитель пантового оленеводства // Доклады Моск. с-хакад. им Тимирязева. - М., 1963. - Вып.90. - С.277-281.

92. *Родендорф Б.К.* Органы движения двукрылых насекомых и их происхождение // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. - М.: Наука, 1951. - Т.35. - 173 с.

93. *Родендорф Е.Б.* О личинках мух, паразитирующих на птенцах птенцовых птиц // Энтотомол. обозрение. - 1957. - Т.36, N1. - С. 116-124.

94. *Родендорф Е.Б.* Пантовая муха *Vooronus borealis* (Diptera, Calliphoridae) - новый паразит марала в Южной Сибири // Энтотомол. обозрение. - 1959. - Т.38, N3. - С.583-589.

95. *Родендорф Е.Б.* Система и филогенез двукрылых // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л., 1977. - С.81-88.

96. *Рубцов В.И.* Леса Центрально-Черноземного региона // Леса СССР. - М., 1966. - Т.3. - С. 107-139.

97. *Садовникова Т.П.* Материал к познанию пантовых мух *Vooronus borealis* Rohd. (Diptera, Calliphoridae) // Энтотомол. обозрение. - 1969. - Т.48, вып.1, - С.108-113.

98. *Скляренко С.Л.* Паразитирование каллифорид на птенцах синиц в Джунгарском Алатау // Бюлл. МОИП. Отд. биол. - 1989. - Т.94, вып. 1, - С.58-61.

99. *Скуфьин К.В.* Насекомые юго-востока Черноземного центра. - Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1978. - 164 с.

100. *Скуфьин К.В., Ермолаев Е.И.* Фауна синантропных двукрылых г. Воронежа и его окрестностей // Охрана природы ЦЧ. - Воронеж, 1960. - Вып.3. - С.233-238.

101. *Скуфьин К.В., Хицова Л.Н.* К фауне каллифорид Европейской части СССР // Вестник зоологии. - М., 1978. - N4. - С.87-89.

102. Случай подкожного миаса у ребенка, вызванный личинками пантовой мухи *Vooronus borealis* Rohd. (Diptera, Calliphoridae) / Гомоюнова Н.И., Грунин К.Я., Евстигнеев Н.С., и др. Энтотомол. обозрение. - 1973. - Вып.4. - С.994-947.

103. *Сухова М.Н.* Новые данные по экологии и эпидемиологическому значению синих мясных мух (*Calliphora uralensis* Vill. и *C. erichrocephala* Meig. (Diptera, Calliphoridae). Энтотомол. обозрение. - 1950. - Т.31, N1-2, - С.90-94.

104. *Сухова М.Н.* Материалы по экологии и эпидемиологическому значению основных синантропных мух семейств Muscidae, Calliphoridae и Sarcophagidae средней полосы европейской части СССР // Вопросы крае-

- вой, общей и экспериментальной паразитологии и мед. зоологии. – М., 1951. – Т.7. – С.88-102.
105. *Сухова М.Н.* Синантропные мухи. – М: Изд-во АМН СССР, 1952. – 60с.
106. *Сычевская В.И.* Миазы овец // Сообщения Таджикского филиала АН. – 1948. – Т.8. – С.30-32.
107. *Сычевская В.И.* Синантропные мухи Кара-Калпакии // Энтотомол. обозрение. 1956. – Т.35, N2. – С.347-358.
108. *Сычевская В.И.* Загрязненность синантропных мух дизентерийными микробами и яйцами гельминтов в Фергане // Тр. Узбекского ин-та малярии и мед. паразитологии. – Самарканд, – 1959. – Т.IV – С.225-235.
109. *Сычевская В.И.* О кишечных миазах человека и животных в Узбекистане // Тр. Узбекского ин-та экспериментальной мед. паразитологии и гельминтологии. – 1969. – Т.6. – С. 133-140.
110. *Сычевская В.И.* Зональное распределение копрофильных и схизофильных мух (Diptera) в Средней Азии // Энтотомол. обозрение. – 1970. – Т.49, N4. – С.819-831.
111. *Сычевская В.И.* Синантропные мухи (Diptera) низовий Амударьи // Энтотомол. обозрение. – 1972. – N3. – С.534-553.
112. *Сычевская В.И.* О синантропных мухах Сахалина, Камчатки и Курильских островов // Фауна и экология двукрылых насекомых Дальнего Востока: Тр. ДВНЦ АН СССР. – Владивосток, 1974. – Т. 19 (122). – С. 82-85.
113. *Труфанова Е.И.* К изучению тонкой структуры сперматек калифорид // Тезисы 6-ой Межвузовской научн. конф. молодых ученых. – Липецк, 1992. – С.191-192.
114. *Труфанова Е.И.* Использование ловушки новой конструкции при изучении калифорид (Diptera, Calliphoridae) – паразитов птиц-дуплогнездников // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. – Воронеж, 1994. – Вып.4. – С.165-169.
115. *Труфанова Е.И.* К фауне калифорид (Diptera, Calliphoridae) Воронежской области // Состояние и проблем экосистем Среднего Подонья. – Воронеж, 1994. – Вып.5. – С.117-121.
116. *Труфанова Е.И.* К изучению экологии *Protocalliphora azurea* Fll. (Diptera, Calliphoridae) паразита птиц // Экология и охрана окружающей среды. Тез. Межлнародной науч.-практ. конф. – Владимир, 1996 – С. 262-264.
117. *Труфанова Е.И.* Обзор фауны калифорид (Diptera, Calliphoridae) Воронежской и Липецкой областей // Фауна Центрального Черноземья и формирование экологической культуры. Материалы I региональной конф. – Липецк, 1996. – С.96-98.
118. *Труфанова Е.И.* К изучению экологии *Protocalliphora azurea* Fll. (Diptera, Calliphoridae) – облигатного паразита птиц // Проблемы энтомол. в России. Сб. науч. тр. – Санкт-Петербург, 1997. – Т.П. – С. 171-172.
119. *Труфанова Е.И., Борискин Д.А., Хицова Л.Н.* О строении и топографии абдоминальных рецепторов синих мясных мух // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. – Воронеж, 1992. – Вып.2. – С. 185-189.
120. *Труфанова Е.И., Хицова Л.Н.* Новые данные по фауне и экологии калифорид Усманского бора // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. – Воронеж, 1992. – Вып. 1. – С. 82-85.
121. *Труфанова Е.И., Хицова Л.Н.* Калифориды (Diptera, Calliphoridae) как элемент фаунистического многообразия и его трансформации в экосистемах Усманского бора // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы науч.-практ. конф. – Воронеж, 1997. – С. 152-153.
122. *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.
123. *Фегри К.Л.* Основы экологии опыления. – М.:Мир, 1982. – 377 с.
124. *Хицова Л.Н.* Новый вид рода *Bellardia* (Diptera, Calliphoridae) Северного Кавказа // Зоологический журнал. – М., 1979. – Т.58., N8. – С.1245-1246.
125. *Хицова Л.Н., Скуфьин К.В., Позднякова О.Н.* К фауне синих мясных мух (Diptera, Calliphoridae) Северного Кавказа // Вопросы зоологии и физиологии: Труды ВГУ. – Воронеж, 1971. – Т.93. – С.14-19.
126. *Хицова Л.Н.* О сенсорном аппарате тахин. – Воронеж, 1990. – 136 с.
127. *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.
128. *Хицова Л.Н., Труфанова Е.И.* Об универсализации пластрона как «физиологической жабры» живых организмов и ее значение // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. Материалы Российско-Украинской науч. конф. – М., 1995, С. 59-60.
129. *Хицова Л.Н., Труфанова Е.И.* Особенности строения дыхальцевого аппарата имаго и преимагинальных стадий двукрылых семейства Calliphoridae (Diptera) // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. – Санкт-Петербург, 1997. – С. 133-134.
130. *Хицова Л.Н., Труфанова Е.И., Акименко Н.И., Борискин Д.А.* К экологии калифорид – паразитов птиц Центра и Юго-Востока Европейской части СССР. – Деп. в ВИНТИ 13.07.90, N3935 – В90, Воронеж, 1990, 11с.

131. Хицова Л.Н., Труфанова Е.И., Кубышкина О.С. К экологофаунистической характеристике пастбищных мух Воронежской области // Проблемы кадастра, экологии и охраны животного мира России. Тез. Всероссийской конф. - Воронеж, 1990. - С. 100-102.

132. Хмелев К.Ф. Растительность // Окско-Донское плоскогорье. - Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1976. - С. 86-90.

133. Хочачка П., Сомеро Дж., Стратегия биохимической адаптации. - М.: Мир, 1977. - 388 с.

134. Чернов Ю.И. Комплекс синантропных двукрылых (Diptera) в тундровой зоне СССР // Энтотол. обозрение. - 1965. - Т.44, N1, - С.74-83.

135. Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии. - 1949. - М.-Л.: Советская наука. - 897 с.

136. Шенерд Г. Нейробиология. - М.: Мир, 1987. - Т. 1,2. - 424 с.

137. Штакельберг А.А. Определитель насекомых европейской части СССР / Под ред. Г.Я.Бей-Биенко. - Л.: Наука, 1969. - Т.5. - Ч.1. - 294с.

138. Штакельберг А.А. Синантропные двукрылые фауны СССР. // Определители по фауне СССР, издаваемые зоол. институтом АН СССР, - М., 1956. - Т.60. - 164с.

139. Шутова Е.В. К биологии каллифорид (Calliphoridae, Diptera), паразитирующих на птенцах воробьиных птиц // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. - М., 1986. - С.71-82.

140. Шутова Е.В. Влияние паразитирования каллифорид Calliphoridae (Diptera) на выживаемость птенцов воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал. - С.-П., 1997. - N22. - С.8-12.

141. Шульц Г.Э. Общая фенология. - Л., 1981. - 188 с.

142. Ядовитые животные и растения СССР: Справочное пособие для студентов вузов по спец. «Биология» / Б.Н.Орлов, Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.Т. - М.: Высш. шк., 1990. - 272с.

143. Andersson Я. Modern classification of Swedish Diptera, with common names in Swedish for the native families. // Entomol. Tidskrift. - 1991. - V.112. - P.49-52.

144. Brinkmann A. Blowfly myiasis of sheep in Norway // Norw. J. Zool., - 1976. - V.24. - P.325-330.

145. Brumpt E. Recherches experimentales sur la biologie de la Lucilia bufonivora // Ann. Parasit. hum. comp. - 1934. - V.12. - P.81-97.

146. Chen Tzi-tze. On five new species of the genus Bellardia R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Acta Zootaxonomica sinica. - 1979. - V.4. - P.385-391.

147. Crosskey R.W. Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region. London, British Museum Natural History. - 1980. - 1437 p.

148. Danka L. Materiali par Rigas lica piekrastes likmusan (Calliphoridae) // Латв. энтомолог. - 1984. - Т.27. - С.74-77.

149. Dear J.P. Calliphoridae (Insecta: Diptera) // Fauna of New Zealand. - 1986. - N8. - P.1-86.

150. Dethier V.C. The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the blowfly // Quart.Rev.Biol., 1955/ - Vol.30. - P. 348-371

151. Dethier V.C., Earsen I.K., Adams J.R. The fine structure of the olfactory receptors of the blowfly // Olfaction and Taste, 1962 - P. 103 - 371

152. Draber-Monko A. Parasitic Calliphoridae (Diptera) of natural habitats in the Mazovian lowland and in Warsaw Wiadomosci Parazytologiczne. 1991. - V.37. - 217 p.

153. Erzinclioglu Y.Z. A new parasite record for Protocalliphora azurea (Fall.) (Diptera, Calliphoridae) // Entomol. Mon. Mag. - 1984. - N120. - P.172.

154. Erzinclioglu Y.Z. Immature stades of British Calliphora and Cynomyia, with re-evaluation of the taxonomic characters of larval Calliphoridae (Diptera) // J. Nat. Hist. - 1985. - V19. - P.69-96.

155. Erzinclioglu Y.Z. The morphology of the egg of the bird-parasite Protocalliphora azurea (Diptera, Calliphoridae). // Med. and Vet. Entomol. - 1988. - V.2. - N1. - P.95-97.

156. Fudalewicz-Niemzyk W.L. Innervation et les organes sensories des ailes des Dipteres et comparaison avec l'innervation des ailes d'insectes d'autres ordres // Acta Zool. Cracov, 1963. - N 8 - P. 351 - 462

157. Greenberg B. Flies and disease. I. Ecology, classification and biotic associations - Princeton, New Jersey. - 1971. - 856pp.

158. Greenberg B. Flies and disease. II. Biology and disease transmission - Princeton, New Jersey. - 1973. - 447pp.

159. Greenberg B., Szyscka M. Immature stades and Biology of Fifteen Species of Peruvian Calliphoridae (Diptera) // Ann. Entomol. Am. - 1984. - V.77. - P.488-519.

160. Gregor F. Calliphoridae // Diptera Slovensca. - Bratislava. 1986. - 2: 253-260.

161. Gregor R, Povolny D. Kritischen Beitrag zur Kenntnis der Tribus Phormiini (Diptera, Calliphoridae) // Acta Soc. Ent. Cechosloveniae. - 1959. - V.56. - P.26-51.

162. Grunin K.Ya., Nuorteva P., Rajala P. Trypocalliphora lindneri Peus (Diptera, Calliphoridae) as a sub-cutaneous parasite of the Wheatear in northern Finland // Suomen hyont. Aikak. - 1969. V.35. - P.56-57.

163. Grunnert V., Gnatzy W. Campaniform sensilla of *Calliphora vicina* (Insecta, Diptera) // Zoomorphology. - 1987. - Bd. 26. - P.320-328.
164. Haarlov N. Om fluelarver. Naturens Verden. - 1961. - P.112-117.
165. Hakanen R., Grunin K.J., Nuorteva P. Larvae of *Trypocalliphora lindneri* Peus. (Diptera, Calliphoridae) as a subcutaneous pathogens on nestlings of the Meadow Pipit and Common Redpoll in the subarctic. Ann. Ent. Fenn., 1974, t.40, N1, p.15-18.
166. Hall M.J.R. The blowflies of North America Thomas Say Foundation. - 1948. - Lafayette, Indiana. - 52 p.
167. Hall M.J.R., Andersson H., Clark B. A case of human myiasis caused by *Phormia regina* (Diptera, Calliphoridae) in Missouri, USA // J. med. Entomol. - 1986. - V.23. - P.578-579.
168. Hennig W. Diptera (Zweiflugler). - Handb. Zool., 1973, 4(2) 31:1-337 (Lieferung 20).
169. Hinton H.E. Biology of egg. // Pergamon Press. - 1981. - V. I. -P. 73.
170. Hinlon H.E. Plastron respiration in the eggs of Blowflies. // Insect physiol. - 1960. -V. 4. -P. 176-183.
171. Holloway B.A. Morphological characters to identify adult *Lucilia sericata* and *Lucilia cuprina* (Diptera, Calliphoridae). // New Zealand and J. of Zoology. -1991. - V.18. - P.415-420.
172. Hori K., Iwasa M. Biology of two species of the *Protocalliphora* (Diptera, Calliphoridae) in Tokachi, Hokkaido, Japan relationship between the occurrence and three species of host birds // Appl. Entomol. Zool. - 1988. - N23. - P.298-303.
173. Itamies J., Koskela P. *Cynomya mortuorum* myiasis in *Lepus timidus*. - Suomen hyont. Aikak. - 1980. - V.26. - 24p.
174. James M.T. Family Calliphoridae // A catalog of the Diptera of the Oriental Region. - 1977. - VIII. - P.526-556.
175. Kaib M. Die Fleisch und Blumenduft-rezeptoren auf der Antenne der Schmeissfliege *Calliphora vicina* // Journal of comparative Physiology. A. - 1974. - V.95, N2. - S.105-121.
176. Kamal A.S. Comparative study of thirteen species of sarcosaprophagous Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera). I Bionomics - Ann. Ent. Soc. Am. - 1958. - V.51. - P.261-271.
177. Kamimura K., Arakawa R., Kosugima H. Case report on wound myiasis due to the common green bottle fly *Phaenicia sericata* Mg. // Japanese J. of Sanitary Zoology. - 1991. - V.42. - P. 151-152.
178. Kano R., Shinonaga S. Calliphoridae (Insecta: Diptera). - Fauna Japon. - Tokyo, 1966 p.
179. Keilin D. Sur le parasitisme de la larve de *Pollenia rudis* Fab. Dans *Allobophora chlorotica* Savigny. - Compt. Rend. Soc. Biol., 1909. - V.67. - P.201-203.
- 180. Keilin D. Recherches sur les larves de Dipteres Cyclorhaphes // Bull. Sci. Fr. Belg, 1915. - V. 49. -P. 15-198.
181. Keilin D. Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera // Parasitology, 1944. - V. 36. - P. 1-65.
182. Kuchbender B. Ultrastructure and ontogeny of the hair sensilla on the funiculi *Calliphora erythrocephala* Meigen (Insecta, Diptera). 1. The basiconical sensilla // Zoomorphology, 1984. - Bd. 104.- P.373 - 385
183. Kurahashi H. Studies on the calypterate muscoid flies from Japan. VI. Revision of the tribes Bengaliini and Polleniini of the subfamily Calliphorinae and the subfamilies Chrysomiinae and Rhiniinae (Diptera, Calliphoridae) // Sci Repts Kanazama Univ. - 1967. - V.12, N2. - P.255-302.
184. Kurahashi H. Tribe Calliphorini from Australian and Oriental Regions, I. Melinda-group (Diptera: Calliphoridae) // Pacif. Insects. - 1970. - N12. - P.519-542.
185. Kurahashi H. The tribe Calliphorini from Australian and Oriental Regions, II. Calliphora-group (Diptera: Calliphoridae) // Pacif. Insects. - 1971. - N13. - P.141-204.
186. Kurahashi H. Tribe Calliphorinae from Australian and Oriental Regions, IV. Onesia-group: genus *Polleniopsis* (Diptera: Calliphoridae) // Pacif. Insects" - 1972. - N14. - P.709-724.
187. Kurahashi H. The tribe Luciliini from Australian and Oriental Regions. Genus *Hypopygiopsis* Townsend (Diptera: Calliphoridae) // Kontyu. - 1977. - N45. - P.553-562.
188. Kurahashi H. A new species of Melinda from Midano, Philippines (Diptera, Calliphoridae) // Zool. - 1992. - V.43. - N3. - P.243-245.
189. Laitinen E., Nuorteva P., Renkonen O. A case of wound myiasis in man caused by *Lucilia illustris* (Meig.) (Diptera, Calliphoridae) / Suomen hyont. Aikak. - 1970. - V.36. - 123p.
190. Laurence B.R. *Calliphora uralensis* Vill. (Diptera, Calliphoridae) in the Northern Isles // Entomol. Mon. mag. - 1991. - V.127, N1524-1527. - P.139-143.
191. Leu D., Greenberg B. Immature stages of some flies of forensic Importance. // Ann. Entomol. Soc. Am. - 1989. - V.82, N1. - P.80-93.

192. *Luisto M., Nuorteva P.* Larvae of *Lucilia illustris* (Diptera, Calliphoridae) in an injured human foot in Finland // *Ann. entomol. fennici*. - 1978. - V. 44. N 1. - P 31-32.
193. *MacLeod J.* The species of Diptera concerned in cutaneous myiasis of sheep in Britain // *Proc. R. ent. Soc.* - London, 1937. - V.12. - P. 127-133.
194. *MacLeod J.* A survey of British sheep blowflies // *Bull. ent. Res.* - 1943 a. - V.34. - P.65-88.
195. *MacLeod J.* A survey of British sheep blowflies. II. Relation of strike to host and edaphic factors // *Bull. ent. Res.* - 1943 b. - V.34. - P.95-111.
196. *McAlpine J.F.* First record of calypterate flies in the Mesozoic Era (Diptera, Calliphoridae) // *Canad. Entomologist*. - 1970. - V.102. - N3. - P.342-346.
197. *Marcl H.* The preception of granty and angular acceltration in invertebrates / In : *Handbook of sensory Physiology*, 1974. - Vol.6/1. - Vestibularsystem. - P. 17 - 74
198. *Nielsen B. O.* Calliphora subalpina (Ringdahl) ny for Danmark og andre Calliphora-arter (Diptera: Calliphoridae) pa stinksvamp (*Phallus impudicus* Pers) // *Flora og Fauna*. - 1967 - V73. - P.68-70.
199. *Nielsen B.O.* Studies on the dipterous fauna of the stinkhorn (*Phallus impudicus* Pers.) // *Natura Jutlandica*. - 1968. - V.14. - P. 89-98.
200. *Nielsen B. O.* Myiasis i danske farebesxtninger // *Dansk Vet-Tidsskr.* - 1984 a. - V67. - P.718-723.
201. *Nielsen B.O.* Spyflue-myiasis hos far i Danmark (Diptera: Calliphoridae) // *Ent. Meddr.* - 1984 b. - V.51. - P.119-124.
202. *Nielsen B.O., Nielsen S.A.* Schmeissfliegen (Calliphoridae) und vakuumverpackter Schinken // *Anz. Schädlingsde Pflanzenschutz Umweltschutz*. - 1978. - V 49. - P. 113-115.
203. *Nielsen S.A., Nielsen B.O., Wal hord N.* Blowfly myiasis (Diptera: Calliphoridae, Sarcophagidae) in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) // *Ent. Meddr.* - 1978 - V.46. - P.92-94.
204. *Norris K.R.* The bionomic of blow flies // *Ann. Rev. Ent.* - 1965. - V.10. - P.47-68.
205. *Nuorteva P.* A case of wound myiasis in the nightjar // *Ornis fennica*. - 1959. - V.36. - P.8-10.
206. *Nuorteva P.* Synanthropy of blowflies (Diptera, Calliphoridae) in Finland. - *Suomen hyont. Aikak.* - 1963. - V29. - P. 1-49.
207. *Nuorteva P.* Notes on the artropod fauna of Spitsbergen I. 8. Observations on the blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Spitsbergen // *Ann. Entomol. Fennici*. - 1967. - V.33, N1, - P.62-64.
208. *Nuorteva P.* Sarcosaprophagous insects as forensic indicators // *Forensic medicine: A study in tranma and environmental hazards* - Philadelphia, London, Toronto. - 1977. - V2. - P. 1072-1095.
209. *Nuorteva P., Auvinen E.* A case of intestinal myiasis caused by - *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) in a baby // *Suomen hyont. Aikak.* - 1968 - V.34. - P.24-29.
210. *Nuorteva P., Vesikari T.* The synanthropy of blowflies (Diptera, Calliphoridae) on the coast of the Arctic Ocean // *Ann. Med. exp. fenn.* - 1966. - N44. - P.544-548.
211. *Owen D.E.* Protocalliphora in bird nests // *British Bird*. - 1954. - V.47, N7. - P.236-243.
212. *Owen D.F.* Protocalliphora in birds nests. - *British Birds*. - 1955. - N47. - P.34-37.
213. *Pape T.* Physiology of the Tachinidae family group (Diptera, Calyptratae) // *Tijdschrift voor entomol.*, 1992. - Vol. 135. - P. 43 - 86
214. *Persson P.I.* Flugor pa Olands Stora alvar. - *Ent. Tidskr.*, 1983, 104: 151-164.
215. *Peus F.* Zur Kenntnis der ornithoparasitischen Phormiinen (Diptera, Calliphoridae) // *Deutsche Ent. Zeitschr.* - 1960. - NF.7. - P. 194-235.
216. *Pont A.C.* Family Calliphoridae // *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region. British Museum (Nanural History)*, London. - 1980. - V.90. - P.779-800.
217. *Пучкова Л.В.* Сенсиль вусиків *Musca domestica* L. // *Вест.Киевс-кого ун-та*, 1971. - № 13. - С.41 - 43
218. *Ranadae D.R.* The anatomy of the tracheal system of the larvae of *Musca domestica* Fabr. (Diptera, Muscidae) // *Ind. J. Entomol.* - 1965. - V.27. - P.171-181.
219. *Reiter C., Wollenek G.* Zur Artbestimmung der Puparion forensisch bedentsamer Schmeissfliegen // *Z. Rechtsmed.* - 1983. - Bd. 91, N1, P61-69.
220. *Richards P.G., Morrison F.O.* The egg and chorion of *Pollenia rudis* (Fabricius) (Diptera, Calliphoridae) // *Canad. J. Zool.* - 1972. - V50, N12. - P. 1676-1678.
221. *Ringdahl O.* Flugfaunan pa Kullaberg och Hallands Vadero // *Kullabergs Natur*. - 1960. - N2. - P. 1-40.
222. *Rognes K.* The blow-fly genus *Lucilia* Robineau-Desvoidy (Diptera, Calliphoridae) in Norway // *Fauna Norw.* - 1980. - N27. - P.39-52.

223. *Rognes K.* Some Diptera (Tachinidae, Calliphoridae, Fanniidae, Muscidae) from the mountains of the Finse area, Southern Norway. - Fauna Norw., 1983, B30:25-33.

224. *Rognes K.* A check-list of Norwegian blowflies (Diptera, Calliphoridae). - Fauna Norw., 1985 a, B32:89-93.

225. *Rognes K.* Revision of the bird-parasitic blowfly genus *Trypocalliphora* Peus, 1960 (Diptera, Calliphoridae) // Ent.Scand. - 1985 b. - V. 15. - P.371-382.

226. *Rognes K.* Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark // Fauna entomol. Scandinavia. - 1991. - V.24. - 260 p.

227. *Rognes K.* A new genus of Helicoboscinae from the Himalayas (Diptera, Calliphoridae), with emended genus and subfamily concepts // Entomol. Scand. - 1993. - V.23. - P.391-404.

228. *Schumann H.* Morphologisch-systematische Studien and Larven von hygienisch wichtigen mitteleuropaischen Dipteren der Familien Calliphoridae - Muscidae. - Wiss. Z. Univ. Greifswald, 3. Math.-Naturwiss. Reihe. - 1953-1954. - 4-5 - S.245-274.

229. *Schumann H.* Beitrag zur Kenntnis der Dipteren im Wohnbereich des Menschen. - Dt. ent. Z. (N. F.). - 1963. - N 10. - S.315-322.

230. *Schumann H.* Die Schmeissfliegengattung *Calliphora* // Merckbl. angew. Parasitenk. - 1965. - V.11. - P.1-14.

231. *Schumann H.* Revision der palaearktischen *Bellardia*-Arten (Diptera, Calliphora). - Dt. ent. Z. (N. F.). - 1974. - V.21. - P.231-239.

232. *Schumann H.* Family Calliphoridae // Catalogue of Palaeartic Diptera. - Budapest, 1986, - V.12, - P. 11-58.

233. *Shewel G.E.* Calliphoridae // Manual of Nearctic Diptera. - Ottawa, 1987. - V.2. - P.1133-1145.

234. *Snodgrass R.E.* Principles of insect morphology. - New York, 1935. - 667 pp.

235. *Steiscal G.* The terminology of bristles on the upper of the head in the higher Diptera // Kans. Entomol.Soc., 1976. - Vol. 49, n 42. - P. 155 - 159

236. *Thompson A.J. et Davies D.M.* The biology of *Pollenia rudis*, the cluster fly (Diptera Calliphoridae). // Can. ent. - V. 105. N. 7. P. 735-743.

237. *Thurm U.* Untersuchungen zur funktionellen sensorischer Zellverstande // Verh.Dtsch.Zool.Gesel. - Keln, 1970. - Bd. 64. - S.70 - 87

238. *Tikijøb G., Haarløv N.* Myiasis // Ugeskr. Læger. - 1985. - V. 147. - P. 1200 - 1201.

239. *Tschorrsnig H.P.* Taxonomik forstlich wichtiger Parasiten: Untersuchungen zur structur des Postabdomen der Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae) // Stuttgarter Beit.Zur Naturkunde, 1985. - Ser. A.- 383. - S. 1 - 137

240. *Weber H.* Grundriss der Insektenkunde. - Jena, 1966. - 395s.

241. *Zumpt F.* Calliphorinae. - In: Lindner Fliegen palaearkt. Reg., Stuttgart, 1956, 11: 1-140.

242. *Zumpt K.* Myiasis in Man and Animals in the Old World. - 1965, Butterworths, London, 267pp.

Научное издание

Е.И. Труфанова, Л.Н. Хицова

**БИОЭКОЛОГИЯ КАЛЛИФОРИД
СРЕДНЕГО ПОДОНЬЯ**

Редактор *А.Ю. Холодов*

Формат 60 x 84 $\frac{1}{16}$. Усло печ. л. 10,75.
Тираж 500 экз. Заказ № 2001-6.

Отпечатано в типографии РИЦ ВГУ
394693 г. Воронеж, Университетская пл, 1.