

УДК 595.773.4

**ФОРМИРОВАНИЕ АДАПТАЦИЙ К СИНАНТРОПИЗМУ НА ПРИМЕРЕ  
ДВУКРЫЛЫХ СЕМЕЙСТВ SARCOPHAGIDAE И CALLIPHORIDAE  
(INSECTA, DIPTERA)**

С. Д. Артамонов

Уссурийский государственный педагогический институт, г. Уссурийск

Рассматриваются варианты синантропизма, уточняются соответствующие термины. Указываются основные группы адаптаций, способствующие эволюционному переходу двукрылых к синантропному существованию. Определенная часть видов саркофагид и каллифорид, населяющих естественные биоценозы, преадаптирована к освоению антропогенных местообитаний.

Информация об особенностях экологии и поведения двукрылых может способствовать прогнозу будущего состояния синантропных комплексов.

Одним из результатов усиления пресса антропогенных факторов является синантропизация фауны – переход определенной части видов к факультативному или облигатному существованию в окультуренных биоценозах. Несомненно, что далеко не все организмы настолько пластичны, чтобы успешно сформировать необходимые экологические и поведенческие адаптации для встраивания в измененную среду. Хорошо известно, что для многих видов нарушение естественных местообитаний приводит к деградации популяций с последующим эволюционным регрессом. В то же время в составе фауны всегда присутствуют виды, которые явно выигрывают в такой ситуации – растет плотность популяций, повышается конкурентоспособность, увеличивается внутривидовый полиморфизм и т. д., что соответствует общепринятым критериям прогресса вида. В процессе изучения различных групп насекомых важной задачей является, кроме всего прочего, выяснение основных тенденций изменения фауны и экологии при повсеместно наблюдающемся уменьшении доли пер-

вичных биоценозов. Эта информация может способствовать прогнозу будущего состояния синантропных комплексов в конкретных регионах.

Анализ литературных данных показывает, что явление синантропизации фауны понимается исследователями по-разному. Мы полагаем, что причина данной неясности кроется в первоначальном акценте на медико-ветеринарном значении высших двукрылых. В результате синантропами зачастую считают только те виды, которые зафиксированы в качестве переносчиков болезнетворных агентов человека и домашних животных. Существует и другая крайность – включать в синантропный комплекс представителей, которые хотя бы в единственном экземпляре отловлены на территории населенного пункта; при этом игнорируется тот факт, что ни трофически, ни топически они не связаны с человеком и его биологическим окружением и не являются компонентами антропоценоза. Ошибочным является и причисление к синантропам видов местной фауны путем простой экстраполяции данных – на том лишь основании, что в других частях своего ареала они действительно обитают на территориях населенных пунктов. Ранее мы уже показывали примеры такого рода ошибок (Артамонов, 1988). Следует обратить внимание и на терминологию – она до сих пор страдает неконкретностью и требует унификации. На наш взгляд, наиболее удачной классификацией степени синантропизма высших двукрылых остается система, предложенная Грегором и Поволни (Gregog, Povolny, 1958), несколько доработанная Михалем (Mihalyi, 1967). В ней выделены три группировки видов: эусинантропы (эндофильные и экзофильные), гемисинантропы (коммуникативные и акоммуникативные) и асинантропы. Саркофагиды и каллифориды хорошо укладываются в эту систему. Однако ее следует несколько уточнить, поскольку авторы в качестве основного критерия предпочитают использовать явную или потенциальную способность того или иного вида инфицировать пищу и покровы человека и домашних животных (сугубо антропоцентристский подход). Эволюционная судьба видов и качественные изменения фауны этих двукрылых в условиях антропогенного воздействия на экосистемы не оцениваются.

К первой группе (эусинантропы) следует относить виды, которые потеряли связь с естественными ценозами. Это, так сказать, «жесткий» синантропизм, для которого характерна прочная экологическая связь с человеком как гарантированным поставщиком пищевых сред для личинок и имаго. В Дальневосточном регионе России эта группировка находится еще в начальной стадии формирования (в отличие от плотно и давно заселенных человеком сопредельных территорий). Достаточно сказать, что сюда, по нашим данным (Артамонов, 1988), следует включать лишь два вида саркофагид – *Bercaea cruentata* (Mg.) и *Parasarcophaga crassipalpis* (Mscq.), их популяции полностью «втянуты» в антропоценозы. Интересно отметить, что это единственные представители семейства, в поведении которых регулярно наблюдаются элементы эндофилии – в городских условиях мухи достаточно часто залетают в помещения и размещают потомство на мясные и рыбные пищевые продукты. Среди каллифорид в нашем регионе вообще нет ни одного вида, который отмечался

бы исключительно в окружении человека и отсутствовал при этом в естественных ценозах. Даже такие космополиты, как *Lucilia sericata* (Mg.), *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) и многие другие, в большинстве регионов известны как эусинантропы, отлавливались нами в местообитаниях, где контакты с человеком отсутствуют.

Вторая группа (гемисинантропы) включает виды с большей экологической пластичностью – их популяции в равной мере способны заселять как окультуренные, так и естественные ценозы. При этом, как мы полагаем, коммуникативные гемисинантропы формируют связи с человеком первично на трофической основе – состояние их популяций непосредственно зависит от наличия в антропоценозе пищевых отходов, экскрементов человека и домашних животных, останков млекопитающих и птиц. По пищевой специализации это в основном некро- и копрофаги. Акоммуникативные виды связаны с человеком в топическом аспекте – на антропогенные трофические среды потомство не размещают, однако их численность относительно выше в лесопарковых и дачных зонах, садах, сельхозугодьях, поскольку здесь регулярно возникают очаги массового размножения жертв и хозяев этих двукрылых.

Вполне естественно, что синантропная фауна формируется путем проникновения и закрепления в антропоценозах части популяций видов, населяющих естественные сопредельные системы. По мере развития сети коммуникаций, миграции населения, роста числа населенных пунктов шло расселение синантропов, расширение их ареалов. Мы очень мало знаем о центрах происхождения синантропных видов, поскольку многие из них уже давно являются космополитами и конкретные пути их экспансии в прошлом неизвестны. Понятно, что в отличие от хозяйственно ценных видов синантропов в новые регионы никто намеренно не завозит. Направления миграций таких спутников человека вообще мало предсказуемы, тем более это касается двукрылых насекомых с их высокой двигательной активностью и быстрыми темпами адаптации. Неясным остается вопрос и о будущем синантропной фауны. С одной стороны, с ростом численности населения следовало бы ожидать увеличения числа видов, трофически и топически связанных с человеком, поскольку естественная фауна обладает для этого значительным резервом. В то же время мировая тенденция к урбанизации ставит серьезные барьеры для потенциальных синантропов, популяции которых предпочитают осваивать в первую очередь антропоценозы сельского ландшафта с гарантированным резервом пищевых сред. По этой причине в городских населенных пунктах наблюдается своеобразный фаунистический коллапс – сокращение видового разнообразия синантропных саркофагид и калифорид с одновременным увеличением обилия небольшого числа форм, характеризующихся высокой конкурентоспособностью. В качестве примера можно привести данные для таких совершенно различных по своим характеристикам и географическому положению городов, как Варшава (Draber-Mońko, 1986) и Уссурийск (наши данные) – в первом из них количество видов обоих семейств составляет 35, во втором – 38. При этом

отличия видового состава незначительны. Сходную информацию для ряда городов Европы приводят и другие исследователи (Povolny, Znojil, 1989).

При рассмотрении процесса формирования синантропной фауны мы предлагаем оперировать понятием «преадаптация». По А.А. Любищеву (1982), преадаптация – это приспособление, возникающее до появления в нем необходимости, и используется оно позже, в чередующихся поколениях. Э. Майр (1974) указывает, что вид называют преадаптированным, если он способен переходить в новый биотоп. В принципе, позволительно сказать, что это адаптация в расчете на вероятные события для вида в его будущем. В таком понимании может слышаться некий телеономический элемент (имманентная целесообразность), но это явное недоразумение. Признаки (морфологические, физиологические, поведенческие), возникающие как бы «про запас» и имеющие лишь вероятностный характер закрепления в генофонде популяции, с равным успехом могут и не иметь в будущем никакого селективного преимущества, т. е. быть нейтральными. Однако, учитывая сложность и непредсказуемость развития экосистем, мы можем предположить и обратное – новая среда потребует новой адаптации. Если характеристики нейтрального признака впишутся в требования новой экониши, его носители, естественно, окажутся более конкурентоспособны. Следует сделать, однако, некоторые дополнения к пониманию преадаптации. Таковой может стать, на наш взгляд, не только «чистая информация», имеющаяся в записи на генетическом уровне и ожидающая своей востребованности, но и признак, уже проявившийся в фенотипе, устоявшийся, отшлифованный отбором в прежней среде обитания. Дело в том, что при смене экологической обстановки этот признак может быть использован в новом качестве и радикально изменить эволюционную судьбу популяции, а затем, при гарантии потока генов, и вида в целом.

В настоящей статье мы делаем попытку показать роль преадаптаций в становлении биологического успеха двух групп насекомых, представители которых составляют ядро большинства синантропных комплексов высших двукрылых.

Следует начать с того, что среди саркофагид и каллифорид существуют виды, для которых развитие синантропизма в принципе невозможно и формирование у них соответствующих преадаптаций трудно себе представить. Это, в первую очередь, высокоспециализированные в трофическом и топическом смысле асинантропы. Например, большинство видов рода *Heteronychia* по характеру личиночного питания – малакофаги, развивающиеся в наземных моллюсках в условиях лесных экосистем, и эволюционной тенденции к смене трофических сред у них нет. Можно указать и на специализацию значительного числа видов подсемейств *Macronychiinae* и *Miltogrammatinae*, личинки которых питаются пищевыми запасами одиночных перепончатокрылых. В семействе *Calliphoridae* также имеются виды, для которых переход к синантропизму в эволюционном аспекте закрыт, например *Melinda io* (Kurahashi), *Protocalliphora maruyamensis* Kano et Shinonaga. Примеров такого рода достаточно много, и все они показывают реальность эволюционных ограничений для специализированных видов. Ограничения могут возникать не только по

причине трофической специализации, но и в случае, так сказать, видового импринтинга, когда насекомые в своем поведенческом комплексе имеют целый набор предпочтений определенных элементов среды, исчезновение которых делает репродукцию проблематичной (Артамонов, 1994). Чаще всего это наиболее заметные объекты микроландшафта, и при антропогенных воздействиях они неизменно нарушаются. Для асинантропов окультуривание биоценоза грозит резким падением плотности популяций, снижением конкурентоспособности и, как следствие, переходом в категорию редких видов. В частности, по нашим наблюдениям, на юге Хасанского района при хозяйственном освоении прибрежных лугов произошло заметное ухудшение состояния популяций инквизитов перепончатокрылых – *Phylloteles stackelbergi* Rohd., *Metopia tshernovae* Rohd., *Cylindrothecum idericum* (Vill.) и других мильтограмматин. В случае исчезновения прирусловых лесов деградируют популяции специализированных паразитов саранчовых – *Servaisia subamericana* (Rohd.) и *S. rossica* (Vill.), заражающих личинок дендрофильных прямокрылых именно в этом типе стадий. Уплотнение и изменение механического состава почвы, негативно отражающиеся на популяциях дождевых червей, служат причиной снижения численности некоторых паразитических Calliphoridae (это относится только к тем представителям, которые по причине небольшого радиуса индивидуальной активности неспособны к широким миграциям в поисках хозяев).

С другой стороны, в «дикой» фауне постоянно присутствуют потенциальные синантропы, находящиеся в готовности к экспансии в антропоценозы. Зная комплекс их преадаптаций, можно предсказать новые поступления в синантропную фауну из сопредельных систем. Этот преадаптивный комплекс представляется нам в следующем виде.

1. *Полифагия личинок и имаго.* Вид, обладающий таким качеством, с высокой вероятностью может перейти к питанию на пищевых средах в синантропных условиях, поскольку жизненно важных для личиночной трофики отличий, в частности трупов и экскрементов диких и домашних животных для копро-некрофагов нет. В качестве примера для Юга Приморья можно указать *Parasarcophaga polystylata* (Ho), личинки которого обнаруживались нами в трупах грызунов и птиц, мертвой рыбе, экскрементах человека, копытных и хищных млекопитающих. Имаго саркофагид и каллифорид в большинстве своем деспециализированы в плане питания.

2. *Полистациальность.* В частности, проявляется в отсутствии какой-либо избирательности при выборе стадий. Мечение особей подтверждает тот факт, что для ряда видов характер микроландшафта безразличен, его изменения (том числе и антропогенные) не сказываются на пищевом, репродуктивном или защитном поведении, не нарушают структуру популяции.

3. *Толерантность к флуктуациям климатических факторов.* И явные, и потенциальные синантропы – в значительной степени «всепогодные» организмы. На о-ве Кунашир, к примеру, мы наблюдали высокую активность представителей родов *Lucilia*, *Calliphora*, *Ravinia* при густом тумане. В долине р. Колыма саркофагиды и каллифориды, по нашим данным, в июне–июле про-

являют поисковую деятельность круглосуточно. В Приморье они одними из первых начинают летать при экстремальных показателях влажности и температуры (непосредственно после прохождения тайфуна).

4. *Высокая плотность популяций.* У калифорид она обеспечивается типичной r-стратегией – самки откладывают на пищевой субстрат значительное количество яиц, а личинки характеризуются высокими темпами развития. Для саркофагид отмечается относительная K-стратегия – на субстрат размещается небольшое число активных личинок, начинающих питаться непосредственно после выхода из брюшка самки, в результате чего выживаемость особей в популяциях таких видов довольно высока. В принципе, как показывают наблюдения, это конкурирующие стратегии; при этом саркофагиды предпочитают размещать потомство на небольших по объему трофических средах, а калифориды чаще заселяют крупные объекты. Однако во многих случаях пищевой субстрат используется одновременно представителями этих семейств, что значительно ускоряет утилизацию мертвой органики и вовлечение ее в экосистемные циклы. Именно многочисленные виды осуществляют спорадические проникновения в антропоценозы, что хорошо показано на примере *Chrysomya megacephala* (Fabr.) (Kurahashi, 1982).

5. *Значительный радиус индивидуальной активности особей.* Это качество (свойственное далеко не всем видам) повышает шансы освоения новой, в том числе и антропогенной, среды. Особенно заметно такое преимущество у ряда видов, предпочитающих заселять экотонные зоны. Например, особи *Parasarcophaga knabi* (Park.), *Pollenia pectinata* Grunin, *Stomorphina obsoleta* (Wiedemann) и многие другие представители данных семейств часто совершают продолжительные миграции вдоль железнодорожного полотна, проходящего через лесные биоценозы. На значительные расстояния перемещаются вдоль грунтовых дорог паразиты саранчовых *Blaesoxipha campestris* (R.-D.) и *B. cochlearis* (Pand.), копрофаг *Sinonipponia erecta* (Ho), некрофаг и предположительно паразит мышевидных грызунов *Angiometopa mihalyi* Rohd. et Verves. Берега горных рек служат путями расселения хищника чешуекрылых и некрофага *Agria monachae* (Kram.) и целого ряда других видов (Артамонов, 2000).

6. *Отсутствие фобии антропогенных объектов.* Нами неоднократно отмечалось, что большинство асинантропов избегают контактов с жильем человека и другими элементами среды, отличающимися от природных. В частности, при случайном залете в помещение их поведение хаотично и аналогично стрессовому (Артамонов, 1994). Потенциальные гемисинантропы обладают большей гибкостью реакций, их генетическая программа позволяет модифицировать поведение для достижения цели (например, размещение потомства на пищевую среду в нетипичной обстановке).

В заключение следует сказать, что фауна саркофагид и калифорид (как, впрочем, и других групп) обладает значительным резервом для расширения синантропного комплекса. Информация о видовых особенностях экологии и поведения может способствовать прогнозу будущего состояния контактов человека и двукрылых насекомых.

## ЛИТЕРАТУРА

- Артамонов С.Д.* Особенности синантропизации фауны саркофагид (Sarcophagidae, Diptera) юга Дальнего Востока // Изменение растительного и животного мира под влиянием хозяйственной деятельности в условиях Дальнего Востока. Хабаровск, 1988. С. 126–131.
- Артамонов С.Д.* Поведенческий комплекс двукрылых насекомых семейства Sarcophagidae // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. V. Владивосток, 1994. С. 3–7.
- Артамонов С.Д.* Двукрылые насекомые семейств Sarcophagidae, Calliphoridae (Diptera), имеющие ветеринарное значение в Южном Приморье // Проблемы ветеринарии Приморского края. Уссурийск, 1996. С. 89–92.
- Артамонов С.Д.* Саркофагиды (Sarcophagidae, Diptera) в прибрежных биотопах Дальнего Востока России // Научное и учебное естествознание на юге Дальнего Востока. Вып. 4. Уссурийск, 2000. С. 85–89.
- Любщев А.А.* Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 277 с.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 457 с.
- Петрова Б.К.* Определитель синантропных двукрылых Приморского края. Новосибирск: Наука, 1974. 104 с.
- Drader-Mońko A.* Synantropijne Caliptera w wybranych środowiskach na terenie Polski // Wiadomości parazytologiczne. 1986. T. 22, N 4–6. S. 411–417.
- Gregor F., Povolny D.* Versuch einer Klassifikation der synanthropen Fliegen (Diptera) // J. Hyg., Epidem., Microbiol., Immunolog. 1958. Vol. 2. P. 205–216.
- Kurahashi H.* Probable origin of a synanthropic fly *Chrysomya megacephala* in New Guinea (Diptera: Calliphoridae) // Monographie Biologicae. 1982. Vol. 42. P. 689–698.
- Mihalyi F.* Separating the rural and urban synanthropic fly faunas // A.Z.A. Sci. Hung. 1967. Vol. 13, N 3–4. P. 379–383.
- Povolny D., Znojil V.* Synanthropic trends in urban and extraurban taxocenoses of Sarcophaginae (Diptera) in three Central European cities // Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 1989. Vol. 84. P. 441–447.

## FORMING THE ADAPTATIONS TO SYNANTHROPISM ON THE MODEL OF SARCOPHAGIDAE AND CALLIPHORIDAE (INSECTA, DIPTERA)

S. D. Artomonov

Ussuryiskiy Pedagogical Institute, Ussuryisk, Russia

The main groups of adaptations of flies to promote their evolutionary conversion to synanthropic existence are given. Some Sarcophagid and Calliphorid flies species, inhabited of natural biocenoses, are preadapted for opening up the anthropogenous habitats. An information on peculiarities of ecology and behaviour of flies could be useful for prognosis of the synanthropic complexes state in future.