

• УДК 595.773.4

ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СЕМЕЙСТВА SARCOPHAGIDAE

С.Д. Артамонов

Уссурийский педагогический институт, г. Уссурийск

Дается описание поведенческого комплекса саркофагид, в состав которого входят репродуктивное поведение, трофические и защитные реакции имаго и личинок. Репродуктивное поведение, в свою очередь, включает поисковые реакции самцов, поведение, стимулирующее половую активность, поисковые реакции, копулятивное поведение, а также поведение самок при размещении потомства. Трофические реакции рассматриваются как поиск объектов имагинального питания, поведение мух на пищевой среде, поведение личинок в среде их развития. Защитные реакции включают использование криптической окраски тела, особенностей микрорельефа, движения имаго и личинок при избегании нападения.

Поведение большинства групп двукрылых изучено недостаточно. Сказанное относится и к значительной части тахиноидных мух, в том числе саркофагидам. Такой информационный пробел можно объяснить тем, что эти двукрылые и близкие семейства обычно рассматриваются как организмы с весьма упрощенной схемой поведения. Однако, следует напомнить, что мухи обладают исключительно развитой рефлекторной системой, обеспечивающей высокую жизненную активность в различных ее проявлениях. Это маневренный полет в сложном пространстве, хорошая ориентировка по сигнальным объектам среды, способность эффективно использовать конечности для передвижения по субстрату и т.д. Уже такое краткое перечисление качеств саркофагид вряд ли позволяет признавать их поведение простым. К тому же, эти мухи - обычные объекты питания многих хищных насекомых, амфибий, рептилий, птиц. Находясь под таким трофическим прессом, саркофагиды, как существа с относительно низкой плодовитостью, должны быть хорошо и разносторонне адаптированы к широкому кругу потенциальных врагов, что невозможно без сложного комплекса поведения. Усложнились в процессе эволюции поведенческие реакции саркофагид и по причине контактов с весьма многочисленными и не менее биологически сильными конкурентами. Для саркофагид из трофических групп некро- и копрофагов таковыми являются, в первую очередь, каллифориды и мусциды, а для энтомофагов - тахины и некоторые перепончатокрылые. При такой, как принято считать, косвенной конкуренции решающими в достижении биологического успеха являются не физическая мощь, а скорость получения информации о характере пищевого субстрата, способность быстро и правильно

разместить потомство на пищевую среду, сниженная реакция имаго на случайные нарушения привычной среды обитания и т.д.

Как правило, при описании поведенческого комплекса каких-либо животных исследователь выбирает критерии, которыми он собирается руководствоваться. Обычно в этологической литературе выделяют три рода критериев (Хайнд, 1975): по непосредственной причине, по происхождению, по функциям. На наш взгляд, именно третий род критериев наилучшим образом поможет нарисовать поведенческий "портрет" этих двукрылых. Мы включаем в поведенческий комплекс саркофагид следующие элементы: 1. Репродуктивное поведение, 2. Трофические реакции, 3. Защитные реакции. Полагаем, что все известные к настоящему времени проявления поведенческой активности этих двукрылых вполне укладываются в предложенную систему.

О поведении саркофагид обобщающих работ до настоящего времени не было. Имеются лишь отрывочные сведения, касающиеся отдельных видов. В частности, на некоторые черты этологии паразитов саранчовых указывает Рукавишников (1930). Подробно исследовано поведение ряда мильтограмматин Чарыкулиевым и Мярцевой (1964). Отдельные сведения по этологии схизофагов и некоторых энтомофагов приведены в работах Коломийца (1962), Грунина (1964) и Артамонова (1985).

Кратко рассмотрим, что представляют собой упомянутые выше элементы поведения в отношении саркофагид. Следует оговориться, что это лишь предварительное описание поведенческого комплекса, в будущем оно должно быть дополнено.

Репродуктивное поведение

Репродуктивное поведение, на наш взгляд, может изучаться в следующих аспектах: 1. Поведение, стимулирующее половую активность в однополых и разнополых группах, 2. Поисковое поведение самца с целью обнаружения самки своего вида. При этом надо иметь в виду высокое морфологическое сходство даже представителей разных родов саркофагид, что повышает частоту ошибок самца, 3. Копулятивное поведение, 4. Взаимоотношения конкурирующих самцов, 5. Поведение самки при размещении потомства на субстрат питания. Рассмотреть подробно эти аспекты в данном сообщении не представляется возможным, поэтому предлагаем краткий анализ наших наблюдений. Во-первых, для большинства саркофагид характерно такое явление, как создание временных группировок, предшествующих спариванию, что хорошо известно и для других групп двукрылых. Самцы агрегируются в количестве от нескольких до десятков особей на хорошо заметных объектах. Выбор таких объектов не видоспецифичен. Большинство представителей семейства предпочитают создавать группировки на крупных камнях, участках сухой почвы, лежащих стволах деревьев, листьях кустарников. При этом места группировок, как правило, не связаны с наличием поблизости пищевого субстрата. Наиболее часто привлекают самцов участки пространства с сочетанием света и тени. Мухи периодически поднимаются в воздух и совершают зигзагообразные полеты на расстоянии 10-30 см от поверхности. При этом каждый самец может начинать этот полет с затененной части пространства, а завершать на освещенной. У особи имеется свой индивидуальный участок, радиус которого нами, впрочем, не измерялся. Однако, можно утверждать, что его величина зависит от размера общей территории и от плотности группировки. Замечено, что самцы делают попытки изгнать других особей, вторгаясь на чужую территорию. Не исключено, что у саркофагид проявляются элементы территориального поведения. Особи в таких группировках весьма агрессивны и нападают на любое движущееся насекомое, сравнимое с ними по размеру. В частности, нами отмечены случаи явно неадаптивного поведения, когда самцы *Helicophagella melanura* Meigen совершали нападение на ползающих в пределах видимости личинок саранчовых. Важно подчеркнуть, что вероятность встречи самки своего вида в таких группировках крайне низка, так как, по нашим наблюдениям, подобные участки местности противоположный пол абсолютно не привлекают. Самки предпочитают закрытые станции или пространство близ пищевого субстрата, т.е. вне упомянутых

скоплений самцов. Остается предположить, что биологический смысл группировок - активизация гормональной деятельности самцов. Интересно отметить, что у крупных видов саркофагид, особенно из родов *Kramerea*, *Helicophagella*, *Robineauella*, *Liosarcophaga* результатом физических столкновений самцов в таких группировках часто является нанесение ран ударами церок. Рана впоследствии затягивается соединительной тканью и становится заметной в виде ямки на вентральной стороне брюшка. Ряд видов образуют смешанные, обоеполые группировки, которые отличаются от группировок самцов деталями поведения особей. Такие группировки формируются в местах локализации пищевого субстрата имаго (трупы, экскременты, падь тлей и т.д.) или потенциальных прокормителей личинок саркофагид (виды родов *Blaesoxipha*, *Servaisia* - вблизи групп саранчовых, родов *Agria*, *Kramerea* и *Liosarcophaga* - около куколок чешуекрылых). Нами замечено, что в таких группировках самцы делают попытки занять как можно большее пространство на пищевом субстрате или рядом с ним. При этом их агрессивность весьма высока по отношению ко всем особям, кроме самки своего вида. По отношению к последней самец проявляет типичные элементы ухаживания, хотя и без сложных ритуальных движений. После серии неудачных попыток происходит спаривание. Копуляция обычно длится не менее часа (часто более) на поверхности трав или кустарников. Поведение самок при размещении личинок в пределах определенной трофической группы не отличается разнообразием. Все некро- и копрофаги стараются расположить личинок в месте контакта пищевой среды с грунтом. При этом процессе самка поглаживает субстрат брюшком, результатом такого движения и является выход довольно активной личинки. Самки видов, паразитирующих на подвижных насекомых (например, саранчовых, кузнечиковых) производят выбрызгивание личинок в капле жидкости на спинную поверхность хозяина, а личинки затем самостоятельно находят оптимальные пути для проникновения в субстрат развития. Самки саркофагид, развивающихся в куколках или гусеницах чешуекрылых, дольше других исследуют будущую среду обитания личинок, поскольку при неудачном размещении потомства возможна его гибель.

Трофические реакции

Эти реакции могут рассматриваться как 1) поиск объектов имагинального питания, 2) поведение имаго на пищевой среде, 3) поведение личинок. Проявление трофических реакций весьма разнообразно, поэтому мы ограничимся упоминанием наиболее заметных элементов поведения. Наблюдения показывают, что при пищевом поведении для саркофагид характерен положительный анемотаксис, а это, несомненно, облегчает поиск трофической среды. Как правило, голодные особи весьма активны, они совершают частые взлеты на небольшую высоту для анализа запаховой информации. Движение к источнику запаха обычно происходит по зигзагообразной траектории, реже по прямой линии. При наличии нескольких пищевых объектов представители подсемейств *Sarcophaginae* и *Paramacronychiinae* чаще предпочитают гниющие белковые среды, *Miltogrammatinae* и *Macronychiinae* - углеводистую пищу (падь тлей, соки из ран растений). Поведение на пищевой среде у обоих полов не отличается разнообразием. В случае небольших размеров пищевого субстрата мухи стараются оттеснить конкурента своеобразными боковыми движениями к границе, заставляя его взлететь. Частые повторы такой процедуры могут вызвать реакцию бегства. Преимущество, по нашим наблюдениям, практически всегда остается за первым обладателем пищевой среды. Весьма интересны разного рода фобии, возникающие у саркофагид в процессе поиска пищи. Например, хорошо известно, что даже при очень мощной запаховой стимуляции особи большинства видов опасаются залетать в замкнутые пространства (помещения, норы животных) и при случайном залете стараются быстро их покинуть. Это - так называемая экзофилия, отмеченная и для многих других семейств двукрылых. Причины ее нам неизвестны. Решение этого вопроса затрудняется, в частности, тем, что некоторые виды не имеют подобной фобии, свободно ориентируются в помещениях, в

том числе и на территории города, проявляя нормальное исследовательское поведение. В этой связи можно упомянуть, например, *Bercaea cruentata* Meigen и *Liopygia crassipalpis* Мсг., самки которых, по нашим наблюдениям, способны размещать личинок на мясные и рыбные среды внутри помещений. У прочих представителей семейства, даже у обычных гемисинантропов, в поведении проявляется строгая экзофилия. Из трофических реакций личинок можно упомянуть высокую двигательную активность всех возрастов, позволяющую максимально использовать пищевой ресурс, общее для всех видов стремление в короткие сроки внедриться в субстрат, склонность к агрегированию, что облегчает необходимое для личинок разжижение пищевой среды.

Защитные реакции

Они могут рассматриваться в следующих аспектах: 1) использование мухами свойств окраски тела и особенностей микроландшафта, 2) специфика полета при избегании нападения, 3) защитные реакции личинок. Почти все саркофагиды (за исключением лишь мильтограмматин) обладают так называемой расчленяющей окраской в виде черных полос на сером фоне, темных пятен. Это идеальная защитная окраска при ее правильном использовании. Оно заключается в том, особи должны своевременно переместиться на стволы деревьев, поверхность почвы, камней. Замечено, что при посадке на "неудачный" субстрат мухи стараются как можно быстрее покинуть его и найти соответствующий их окраске фон. Полетные качества саркофагид также способны повысить их шансы на выживание. Например, при нападении врага эти мухи совершают вертикальный полет, уходя от соприкосновения с хищником, который, чаще всего, продолжает по инерции горизонтальное движение. Хорошей защитой от нападения со стороны птиц и ос является также быстрое перемещение в затененную часть пространства, где окраска тела и полная неподвижность могут обеспечить относительную безопасность. Защитные поведенческие реакции личинок проявляются в "реакции замирания", при которой потревоженные и не имеющие возможности скрыться личинки благодаря сокращениям мускулатуры приобретают более компактную форму, напоминающую пупарий. В таком состоянии они могут пассивно скатываться в неровности микрорельефа, в углубления лесной подстилки, где переживают опасность. Кроме того, в защитные адаптации личинок мы включаем и сохранение ими в процессе питания покровов или уплотнений на поверхности пищевой среды, что обеспечивает некоторую защиту от их основных врагов - мертвоедов, стафилинид, муравьев, складчатокрылых ос, жужелиц (однако при высокой численности хищников эта защита неэффективна).

В заключение следует отметить, что поведенческие характеристики, приведенные нами для саркофагид, в определенной степени приложимы и к другим семействам высших двукрылых.

Литература

Артамонов С.Д. Хищные и паразитические саркофагиды юга Дальнего Востока // Фауна и экология насекомых Приморья и Камчатки. Владивосток, 1985. С.11-24.

Грунин К.Я. К биологии и распространению некоторых видов мух подсемейства Sarcophaginae (Diptera, Sarcophagidae) фауны СССР // Энтومол. обозрение. 1964. Т.43. С.71-79.

Коломиец Н.Г. Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. Новосибирск: СО АН СССР, 1962. 173 с.

Рукавишников Б.И. Материалы по изучению мух, паразитирующих в личиночной и взрослой фазах саранчи // Тр. по защите растений. Серия энтومол. 1930. Т. 1. No 1. С.191-261.

Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 855 с.

Чарыкулиев Д.М., Мярцева С.Н. К биологии мух подсемейства *Miltogrammatinae* (Diptera, Sarcophagidae) // Изв. АН ТуркССР. Сер. биол. наук. 1964. Вып.2. С.84-88.

THE BEHAVIOR COMPLEX OF SARCOPHAGIDAE (DIPTERA)

Artamonov S.D.

Primorskiy State Pedagogical Institute, Ussuriysk, Primorskiy kray, Russia

Summary

The behavior complex of Sarcophagidae includes the reproductive behavior, the trophic and protective reactions of larvae and adults. The reproductive behavior patterns comprises reactions that stimulate sexual activity of males (1), the search behavior of males (2), the copulative behavior (3), and behavior patterns of females during the larviposition (4). The trophic reactions are considered as including the search by adults the nutrition objects (1), the fly behavior patterns on the food objects (2), and the behavior of larvae (3). The protective reaction patterns include the use by flies of the cryptic body coloration and the microlandscape peculiarities (1), the adult and larval movement paterns during the avoids of attacks (2).