

УДК 595.77 (471.325)

© В. А. Кривохатский и Э. П. Нарчук

ДВУКРЫЛЫЕ (DIPTERA) — ОБИТАТЕЛИ ГНЕЗД ПТИЦ  
В ЗАПОВЕДНИКЕ «ЛЕС НА ВОРСКЛЕ» (БЕЛГОРОДСКАЯ  
ОБЛАСТЬ)

[V. A. KRIVOKHATSKII a. E. P. NARTSHUK. FLIES (DIPTERA) INHABITING BIRD NESTS IN  
THE «FOREST ON THE VORSKLA RIVER» NATURE RESERVE (BELGOROD PROVINCE)]

ВВЕДЕНИЕ

Гнезда птиц представляют собой своеобразное местообитание, в котором развиваются многочисленные насекомые из разных отрядов, а также другие членистоногие (Hicks, 1959, 1962). Население гнезда, пространственно и функционально концентрирующееся вокруг гнезда и его хозяина, образует дискретную биоценотическую структуру — консорцию. Так же как и норовые консорции млекопитающих, консорции гнезд птиц не имеют собственного продуцента и относятся к гетеротрофным консорциям (Кривохатский, 1989), в которых энергия, поступающая из окружающих биогеоценозов, вовлекается в собственные потоки. На всех этапах преобразования вещества и энергии в консорциях гнезд птиц принимают участие двукрылые, занимающие одно из первых мест среди нидиколов — обитателей гнезд — по числу видов и по обилию, уступая иногда лишь клещам, блохам или ногохвосткам.

Фауна гнезд птиц на территории европейской части бывшего СССР изучена крайне слабо. При этом в большей части опубликованных работ двукрылые не определялись, в других (Эрик, Глухова, 1974; Борисова, 1978; Романеев и др., 1985) — до вида определены только паразитические формы, а две работы (Кривохатский, 1994; Гапонов, 1997) имеют тезисный характер.

МАТЕРИАЛ

Материал собирался в 1984—1986 гг. в заповеднике «Лес на Ворскле» (с 1999 г. заповедник «Белогорье») в Борисовском р-не Белгородской обл. В. А. Кривохатским. Исследовались насекомые из гнезд птиц на территории высокоствольной нагорной дубравы и в усадьбе заповедника. Гнезда собирались во всех случаях только после выхода птенцов. Была исследована нидикольная фауна гнезд 16 видов птиц, при этом двукрылые отмечались не во всех гнездах и не во всех типах гнезд; они не были найдены в гнездах двух видов дроздов, дубоноса и лесного конька (Кривохатский, 1990).

Исследованные гнезда в укрытиях (скворечниках) принадлежали домовому воробью (*Passer montanus* L.), большой синице (*Parus major* L.) и мухоловке белошейке (*Muscicapa albicollis* Temm.). Однолетние надземные гнезда кустарникового яруса принадлежали сорокочуту-жулану (*Lanius collurio* L.), садовой (*Sylvia borin* Bodd.) и другим видам славок, многолетние лепные гнезда — деревенской ласточке (*Hirundo rustica* L.). Подавляющее большинство двукрылых как по обилию, так и по числу видов было собрано и выведено из крупных многолетних сложнодифференцированных гнезд канюка (*Buteo buteo* L.) и серой

цапли (*Ardea cinerea* L.), расположенных высоко на деревьях. Три гнезда цапли были сбиты с деревьев на территории колонии этих птиц в X квартале заповедной дубравы ураганным ветром 11 IV 1984, гнездо канюка снято с дуба на следующий день после вылета птенцов 12 III 1984. Гнезда разбирались в лаборатории и по слоям (ветки, края, середина и дно лотка, погадки) раскладывались в садки для последующего выведения насекомых. Гнезда остальных видов птиц после ручной разборки также ставились на выведение.

Всего было собрано и выведено из гнездового материала 3650 экземпляров двукрылых (см. таблицу); все, кроме имаго *Cecidomyiidae* и не доведенных до имаго личинок, были определены до вида. Определение в основном проведено Э. П. Нарчук; помощь в определении материала оказали А. Г. Зиновьев (*Fanniidae*, *Muscidae*), М. Б. Мостовский (*Phoridae*), В. А. Рихтер (*Tachinidae*), И. В. Шамшев (*Hybotidae*), А. В. Полевой (*Mycetophilidae*) и Р. Вилкамаа (*P. Vilkamaa*) (*Sciaridae*).

#### СПИСОК ВИДОВ

##### NEMATOCERA

###### Сем. MYCETOPHILIDAE

В гнездах птиц обитают только представители всех трех родов подсем. *Leiinae*, в том числе не найденного нами рода *Docosia* Winn. (Hicks, 1959).

###### *Leia piffardi* Edwards, 1925.

Материал. 3 ♂, 2 ♀, выведены из гнезда канюка 9—11 IV 1984.

Этот ранее известный только из Великобритании вид выводился из гнезд птиц и млекопитающих (Hutson et al., 1980) и является факультативным нидиколом. Личинки других видов этого рода развиваются в плодовых телах различных грибов и на поверхности разлагающейся древесины с пленками мицелия.

###### *Greenomyia mongolica* Lastovka et Matile, 1974.

Материал. 2 ♂, 2 ♀, выведены из гнезда канюка 2—11 IV 1984.

Вид широко распространен в Палеарктике. Известны находки личинок на пленках грибного мицелия, покрывающих поверхность разлагающейся древесины. В гнездах птиц ранее не отмечался; случайный нидикол.

###### Сем. SCIARIDAE

Около 20 видов из 5 родов указывались, как обитатели гнезд птиц (Hicks, 1959, 1962). Личинки — сапрофаги.

###### *Lycoriella cellaris* (Lengersdorf, 1934).

Материал. Более 1000 экз. выведено из гниющей листвы в середине лотка гнезда канюка 21 III—25 IV 1984.

Восточноевропейский вид. Факультативный нидикол.

###### Сем. CECIDOMYIIDAE

Галлицы неоднократно указывались в гнездах птиц, обычно с определением только до семейства (Hicks, 1959).

Материал. Более десятка экземпляров (не определены) были выведены из гниющей листвы из середины лотка гнезда канюка.

Возможен как занос личинок-фитофагов с листвой при строительстве гнезда (чуждые гнездам виды), так и развитие сапротрофных видов (случайные нидиколы); последнее более вероятно.

#### Сем. SCATOPSIDAE

Личинки — сапрофаги, найдены во всех типах разлагающихся веществ растительного и животного происхождения. 5 видов скатопсид из 4 родов неоднократно отмечались в гнездах птиц (Hicks, 1959, 1962).

###### *Coboldia fuscipes* (Meigen, 1830) (*Scatopse*).<sup>1</sup>

Материал. Более 1000 экз. выведено из гниющей листвы в середине лотка гнезда канюка и из погадок 29 III—29 IV 1984 (массовый вылет 2 IV 1984). Кроме того, 3 экз. собраны в гнезде цапли 11 IV 1984.

Космополит. Среди прочих видов этот вид имеет самый широкий диапазон пищевых субстратов личинок, развиваясь даже в полужидкой среде формалиновых анатомических коллекций (Нарчук, Кри沃хатский, 1996). Отмечался в гнездах птиц (Hicks, 1959), является факультативным нидиколом.

#### BRACHYCERA ORTHORRHAPHA

###### Сем. HYBOTIDAE

Род *Drapetis* Meigen без определения видовой принадлежности отмечался в гнездах птиц (Hicks, 1959). И личинки, и имаго большинства представителей семейства — хищники.

###### *Drapetis* (s. str.) *flavipes* Macquart, 1834.

Материал. 1 ♂ выведен из гнезда канюка 23 III 1984.

Вид достаточно редок. В Центральной Европе известен от Венгрии до Испании, на востоке доходит до Украины и Латвии и впервые здесь указывается для фауны России. Имаго выводили из гниющей остатков растительного и животного происхождения в дуплах деревьев, а также из разлагающейся древесины. В гнездах птиц этот случайный нидикол отмечается впервые.

###### *Drapetis* (s. str.) *assimilis* Fallén, 1815.

Материал. 2 ♂ выведены из гнезда канюка 18 и 23 IV 1984.

Самый обычный и широко распространенный в Палеарктике (возможно, в Голарктике) вид в этой группе. В гнездах птиц, где является случайным нидиколом, отмечается впервые.

#### BRACHYCERA CYCLORRHAPHA

###### ASCHIZA

###### Сем. PHORIDAE

Более 10 видов форид, в том числе 6 видов рода *Megasselia* Rondani, отмечены в основном в наземных и подземных гнездах птиц (Hicks, 1959).

<sup>1</sup> Здесь и далее в скобках приводятся названия, под которыми эти виды даны в опубликованных списках обитателей гнезд.

Самый обычный из цитируемых обитателей гнезд, всесветно распространенный синантроп *Megaselia rufipes* (Meigen) в марте—апреле ловился нами в здании заповедника, однако в гнездах встречен не был. Кроме перечисленного ниже материала (самцы), было выведено из гнезд канюка и собрано в гнездах ласточек и цапель еще два десятка самок, которые до вида не определяются. Все отмеченные нами виды для гнезд птиц приводятся впервые.

***Megaselia hirticrus* (Schmitz, 1918).**

Материал. 2♂ пойманы 13 III 1984 в гнезде канюка и 29 III 1984 на окне в здании заповедника.

Европейский лесной вид, в гнездах отмечается впервые и оценивается как случайный нидикол.

***Megaselia nasoni* (Malloch, 1914).**

Материал. 2♂ пойманы 13 III 1984 в гнезде канюка и 11 IV 1984 в гнезде цапли.

Голарктический вид, впервые указываемый для фауны России, случайный нидикол, для которого известны обитание на стволах и в кронах деревьев, развитие (хищничество—паразитирование) в яйцевых коконах пауков сем. *Theridiidae* и питание имаго спорами грибов (Disney, 1994).

***Megaselia pusilla* (Meigen, 1830).**

Материал. 2♂ выведены из гнезда канюка 1, 2 IV 1984.

Голарктический вид, ранее выводился из почвы (Disney, 1994). Вероятно, случайный нидикол.

***Megaselia aff. pusilla* (Meigen, 1830).**

Материал. 1♂ выведен из гнезда канюка 2 IV 1984.

На исследованном выводном экземпляре на лабеллуме и ногах отмечены прилипшие грибные споры; возможно, факультативное питание имаго и личинок в гнездах птиц.

**SCHYZOPHORA**

**ACALYPTRATA**

**TERHRITIDAE**

Один из видов рода *Tephritis* Latreille был указан из гнезд птиц (Hicks, 1959).

***Tephritis bardanae* (Schrank, 1803).**

Материал. 4 экз. собраны 13 III 1984 в гнезде канюка.

Европейско-среднеазиатский вид. Развивается в вершинных побегах лопухов. В гнездо личинки, видимо, были занесены с листьями лопуха, которые вместе со снытью, кленом и подмаренником составляли основу выстилки лотка. В гнездах птиц отмечен впервые, является чуждым для них видом.

**BORBOROPSIDAE**

Ранее род *Borboropsis* Czerny относился к сем. *Heleomyzidae*, широко представленному в гнездах птиц (Hicks, 1959, 1962). Однако двукрылых рода *Borboropsis* в гнездах не находили. В составе же сем. *Borboropsidae* известен только один недавно описанный нидикольный вид *Nidomyia sapa*.

***Nidomyia sapa* Papp, 1998.**

Материал. 1♂ выведен 1 IV 1984 из гнезда канюка.

Вид описан из Венгрии из гнезда хищной птицы (Papp, 1998); в этой работе Папп полагает, что некоторые морфологические особенности самок в строении крыльев указывают на то, что самки держатся среди перьевого покрова птиц, и это можно расценивать, как приспособление для форезии на птицах в поисках новых гнезд. Строение брюшка самок указывает на возможность живорождения. Род и вид для фауны России отмечаются впервые. Облигатный нидикол.

Наш экземпляр имеет несколько отличий от описанных Паппом, в частности более светло окрашен (1-й флагеллум желтый, только слегка затемненный по верхнему краю, а не черный, как в описании *N. sapa*; ноги, включая бедра и лапки, грязновато-желтые, а не серые на большем протяжении, исключая серовато-желтые колени и лапки). Кроме того, сурстили в гениталиях самца заметно более сужены к вершине, чем на рисунке, приведенном Паппом. Поскольку в нашем распоряжении имеется всего 1 экз., мы воздерживаемся от его выделения в отдельный вид. Различия в строении сурстилей, возможно, укладываются в пределы индивидуальной изменчивости, не исключено также, что более светлая окраска связана с фиксацией не совсем окрепшего экземпляра, только что выведенного из гнезда.

**Сем. DROSOPHILIDAE**

Виды этого семейства ранее не указывались как обитатели гнезд птиц. Имаго видов, отмеченных нами, вероятно, зимуют в гнездах.

***Amiota (Phortica) semivirgo* Máca, 1977.**

Материал. 1♀ поймана 30 XI 1984 в гнезде ласточки.

Европейский вид, у видов этого рода самцы вются около глаз и рта животных и человека, где питаются выделениями, самки обычно встречаются на вытекающем древесном соке, личинки развиваются под корой. Чуждый для гнезд вид.

***Scaptodrosophila addita* (Papp, Rász et Bächli, 1999).**

Материал. 1♂ найден в гнезде ласточки 29 XI 1984.

Вид недавно описан из Венгрии, впервые найден в фауне России. Личинки видов этой группы развиваются либо в вытекающем соке деревьев, либо в ферментированных фруктах, взрослые мухи встречаются на древесном соке. Чуждый для гнезд вид.

**Сем. CHYROMYIDAE**

Многие, в основном не определенные даже до рода, виды этого семейства выводились из гнезд птиц и нор грызунов (Hicks, 1959; Ferrar, 1987).

***Gymnochryomyia inermis* (Collin, 1933).**

Материал. Более сотни мух выведено из гнезда канюка 2—25 IV 1984, где личинки в основном концентрируются в погадках и в трухе из сучков на дне лотка гнезда.

Вид описан из Англии, впервые отмечается для фауны России; кроме наших материалов из Белгородской обл., в коллекции Зоологического института РАН имеются экземпляры из Ленинградской обл. и Эстонии. Этот вид неоднократно выводился из гнезд птиц (Hicks, 1959). Личинки

питаются разлагающимися веществами, гнилой древесиной, экскрементами. Факультативный нидикол.

#### Сем. MILICHIIDAE

В числе самых разнообразных сред развития личинок для представителей этого семейства указывается и детрит птичьих гнезд (Мулярская, 1953; Ferrar, 1987).

##### *Leptometopa latipes* (Meigen, 1830) (= *Hepaspistomyia*).

Материал. 40 экз. выведено 11—29 IV 1984 из гнезда канюка, часть из них вывела из отсортированных погадок из лотка гнезда.

Личинки этого космополитного вида — сапрофаги, развивающиеся в гнездах многих видов птиц (Nordberg, 1936; Hicks, 1959, 1962; Ferrar, 1987). Факультативный нидикол.

##### *Phyllomyza equitans* (Hendel, 1919).

Материал. Около 500 мух собрано в гнезде канюка 13 III 1984. Кроме того, более сотни мух выведено из субстрата этого гнезда 20 III 1984, а также поймано в гнездах ласточки (29 XI 1984) и цапли (11 IV 1984). Однажды (9 IV 1984) этот вид был пойман на окне в здании заповедника.

Известен из Европы, в том числе европейской части России. В гнездах птиц найден впервые, отмечался в гнездах муравьев, личинки — сапрофаги (Ferrar, 1987). Факультативный нидикол.

##### *Madiza glabra* Fallén, 1820.

Материал. 4 экз. собраны в гнездах ласточек 30 X—30 XI 1984; кроме того, 12 III—25 IV 1984 мухи в массе собирались на окнах на веранде с ласточинными гнездами.

Голарктический широко распространенный вид. Отмечалось развитие личинок в экскрементах свиней, взрослые мухи привлекаются на экскременты и других животных (Ferrar, 1987). Известен из нор грызунов в Туркмении (Власов, Штакельберг, 1937), в гнездах птиц отмечается впервые. Случайный нидикол.

#### Сем. CARNIDAE

Единственный вид рода *Carnus* Nitzsch и 3 вида рода *Meoneura* Rd. известны как обитатели гнезд птиц (Hicks, 1959; Ferrar, 1987).

##### *Carnus hemapterus* Nitzsch, 1818.

Материал. Несколько сотен мух выведено из гнезда канюка с 29 III по 12 IV 1984 (массовый вылет 2—4 IV), из них несколько десятков выведено из отсортированных черенков гниющих листьев со дна и из середины лотка гнезда. В материале имеются крылатые и бескрылые, обломившие крылья, особи.

Имаго — полупаразит (мухи питаются частицами кожи, кожными выделениями и кровью птиц) — полусапрофаг (Ferrar, 1987). Вид с афроголарктическим распространением, известен в гнездах многих видов птиц (Nordberg, 1936; Hicks, 1959, 1962; Grimaldi, 1997), предпочтая закрытые многолетние гнезда в дуплах, пещерах и в кроне деревьев. Личинки развиваются в гнездах, питаются детритом, здесь же оккукливаются. Из pupariев выходят крылатые особи, крылья обламываются после нахождения мухой подходящего субстрата для развития потомства. Облигатный нидикол.

#### Сем. EPHYDRIDAE

Из гнезд птиц ранее были известны только виды рода *Hydrellia* R.-D и *Mosillus* Latr. (Hicks, 1959).

##### *Psilopa nigritella* Stenhammar, 1844.

Материал. По 4 экз. собрано в гнездах канюка (13 III 1984) и цапли (11 IV 1984).

Вид распространен в Европе и Северной Африке, известен из Китая, впервые отмечается в гнездах. В этом роде биология изучена только у *P. leucostoma* (Mg.), личинки которого минируют листья растений, в основном из сем. *Chenopodiaceae*. Видимо, чуждый для гнезд вид.

#### Сем. CHLOROPIDAE

В гнездах птиц Палеарктики отмечены виды из 6 родов (Hicks, 1959). В нашем материале обнаружены все эти роды, кроме *Cryptonevra* Lioy.

##### *Gaurax niger* Czerny, 1906 (*Mimogaurax*).

Материал. 9 экз. (5 ♂, 4 ♀) собраны в гнезде канюка 13 III 1984 и выведены из этого же гнезда и погадок 7—12 IV 1984.

Европейский вид, развивается в гнездах птиц (Collin, 1939; Кривохатский, 1990) и отмечен на зимовке в гнезде (Высоцкая, 1967). Два других вида этого рода также выводили из субстрата птичьих гнезд (Hicks, 1959). Факультативный нидикол.

##### *Elachiptera cornuta* (Fallén, 1820).

Материал. 3 ♂, 4 ♀ собраны в гнездах сорокопута 22 X 1984 и садовой славки 2 IV 1985.

Евро-сибирский вид, личинки — сапрофаги на гниющей растительности, зимуют имаго. Этот случайный нидикол впервые отмечен в гнездах, где, видимо, спасается от воздействия неблагоприятных условий. Этот и следующий виды, вероятно, могут развиваться в гнездах на гниющих субстратах.

##### *Elachiptera tuberculifera* (Corti, 1909).

Материал. 1 ♂ взят в гнезде садовой славки 2 IV 1985 вместе с экземплярами предыдущего вида.

Евро-сибирский вид, личинки — сапрофаги на гниющей растительности, имаго используют гнезда как укрытия. Этот случайный нидикол для гнезд отмечается впервые, хотя другие виды рода неоднократно отмечались в однолетних гнездах птиц (Hicks, 1959).

##### *Siphunculina aenea* (Macquart, 1835).

Материал. 1 ♂ пойман в гнезде ласточки 5 V 1985. Еще 2 экз. (1 ♂, 1 ♀) собраны на веранде под гнездами ласточек 29 III 1984.

Транспалеарктический вид, личинки развиваются в гниющих веществах, экскрементах и на другом субстрате органического происхождения. В гнездах птиц отмечается впервые. Случайный нидикол.

##### *Siphunculina nidicola* Nartshuk, 1971.

Материал. 7 ♂, 5 ♀ 30 X и 29 XI 1984 собраны в гнездах ласточек.

Вид описан из гнезда коршуна, где развивались его личинки (Нарчук, 1971), известен от Венгрии до Японии, где его выводили из гнезд цапли (Kanmiya, 1982). Возможно, облигатный нидикол.

**Tricimba (Nartshukiella) cincta** (Meigen, 1830).

Материал. 1 ♂, 3 ♀, из которых 1 ♂ и 1 ♀ выведены из гнезда и погадок канюка 30 III и 4 IV 1984, а 2 ♀ собраны в ходах норы ряжей полевки (11 V 1985) и на свет (7 V 1985).

Широко распространенный голарктический вид, личинки которого развиваются в разлагающихся веществах растительного происхождения и в грибах. Один из видов рода был отмечен в гнезде черного дрозда (Hicks, 1959), а *T. cincta* отмечался для гнезда канюка как *T. salcella* Zitt. (Кривохатский, 1990). Случайный нидикол.

**Tricimba (Nartshukiella) humeralis** (Loew, 1858).

Материал. 1 ♀ поймана в гнезде ласточки 30 XI 1984.

Вид широко распространен в южной Палеарктике от Азорских островов до Японии. Наша находка — самая северная в Восточной Европе, до этого здесь вид был известен только из Крыма и Таганрога. В гнездах отмечается впервые. Чуждый для гнезд вид.

**Chlorops pumilionis** (Bjerkander, 1778).

Материал. 1 ♀ поймана в гнезде ласточки 30 XI 1984.

В гнездах этот евро-сибирский вид ранее не отмечался. Он известен как вредитель зерновых и дикорастущих злаков, имеет две генерации в год. Имаго осенней генерации летают в августе—октябре. Известно, что зимуют личинки в побегах злаков, однако не исключено, что у части популяций, особенно в средней и южной частях ареала, могут зимовать и имаго в гнездах птиц. Другой вид этого рода *Ch. rufescens* Old. (как *Ch. meigenii* Loew) отмечался также в гнездах ласточки (Hicks, 1959). Случайный нидикол.

**Thaumatomyia notata** (Meigen, 1830).

Материал. Собран в гнездах канюка (более 100 экз., 12 III 1984) и цапли (5 экз., 11 IV 1984), встречался в массе в жилых постройках на усадьбе заповедника в марте—апреле (1984, 1985).

Транспалеарктический вид, известный также с соседних территорий Афтропического и Ориентального царств. В гнездах встречаются только имаго, где они зимуют. Ранее уже отмечался в гнездах птиц (Мулярская, 1953; Hicks, 1959). Личинки — хищники корневых тлей, развиваются в ризоме различных растений, в основном злаков. Факультативный нидикол.

**CALYPTRATA**

**Сем. ANTHOMYIIDAE**

Несколько видов из разных родов известны как обычные обитатели птичьих гнезд (Hicks, 1959, 1962; Ferrag, 1987).

**Anthomyia cannabina** (Stein, 1916) (*Craspedochara*, *Hylemyia*).

Материал. 2 ♂, 2 ♀ выведены 12—13 IV 1984 из гнезда садовой славки, снятого в саду заповедника 3 IV 1984.

Известен из Европы и Китая. Личинки — сапрофаги, развиваются в однолетних открытых гнездах ряда видов европейских воробьиных (Hicks, 1959, 1962; Ferrar, 1987). Облигатный нидикол.

**Anthomyia pluvialis** (Linnaeus, 1758), s. l.

Материал. 1 ♀ выведена 27 III 1984 из погадок канюка из лотка гнезда.

В этой группе описано несколько голарктических видов, различающихся только по самцам. Личинки и пупарии номинативного и многих родственных видов известны из гнезд многих видов птиц (Мулярская, 1953; Hicks, 1959, 1962; Ferrag, 1987). Личинки развиваются в детрите. Факультативный нидикол.

**Anthomyia procellaris** Rondani, 1866.

Материал. 7 экз. выведены 23—28 III 1984 из прелых листьев из лотка гнезда канюка.

Транспалеарктический вид. Известен из гнезд многих видов птиц (Hicks, 1959, 1962). Личинки развиваются в детрите. Облигатный нидикол.

**Сем. MUSCIDAE**

В составе 7 родов семейства есть представители, обитающие в гнездах птиц (Ferrar, 1987). Виды, которые развиваются в гнездах, имеют личинок, относящихся к разным типам питания: среди них представлены как зоофаги, так и сапрофаги (Гапонов, 1997).

**Hydrotaea nidicola** Malloch, 1925.

Материал. 13 экз. выведены из гнезда канюка 30 III—11 IV 1984.

Голарктический вид, описанный из гнезд дрозда. Из гнезда канюка этот облигатный нидикол отмечался нами ранее (Кривохатский, 1990). Известен также из гнезд врановых (Nordberg, 1936). Личинки видов этого рода — сапрофаги, 3 других вида развиваются в детрите, в том числе в гнездах птиц.

**Muscina levida** (Harris, [1780]) (=*M. assimilis* Fallén, 1823).

Материал. 18 экз. собраны (возможно, выведены) в гнезде канюка 13 III 1984 и 6 экз. в гнездах цапли 11 IV 1984.

Голарктический вид, известный также с Гавайских островов. Этот и ряд других видов рода были найдены в гнездах птиц (Мулярская, 1953; Hicks, 1959, 1962). Факультативный нидикол. Личинки — сапрофаги.

**Muscina stabulans** (Fallén, 1817).

Материал. 1 экз. пойман в гнезде деревенской ласточки 29 XI 1984.

Космополит, синантроп, случайный нидикол, неоднократно отмечаемый в гнездах птиц (Hicks, 1959, 1962; Кривохатский 1990; Гапонов, 1997). Личинки — широкие сапрофаги.

**Сем. FANNIIDAE**

25 видов рода *Fannia* найдены в гнездах птиц (Ferrar, 1987); во многих гнездах отмечалось развитие двукрылых этого рода (Nordberg, 1936; Мулярская, 1953; Popendiker, 1956; Hicks, 1959, 1962).

***Fannia* aff. *latifrontalis*** Hennig, 1955.

Материал. 1 ♀ выведена 25 IV 1984 из гнезда цапли. В материале, взятом из гнезда, собраны в массе пупарии этого вида от мух, вышедших ранее.

*F. latifrontalis* выводились из гнезд муравья *Lasius fuliginosus* Latr. (Ferrag, 1987). Личинки — сапрофаги. Южноевропейский вид, пока не известный для фауны России. Случайный нидикол, в гнездах птиц отмечен впервые.

**Fannia lineata** (Stein, 1895).

Материал. 10 экз. выведены 24—26 IV 1984 из гнезда цапли.

Вид распространен в Центральной и Восточной Европе. Известен из гнезд скворца (Hicks, 1959) и приводился нами для гнезда цапли (Кривохатский, 1990). Факультативный нидикол.

**Сем. CALLIPHORIDAE**

Около 30 видов каллифорид известно из гнезд птиц (Hicks, 1959, 1962). В гнездах же развиваются и их личинки, причем личинки мух из родов *Protocalliphora* Hough и *Trypocalliphora* Peus являются вкожными паразитами птенцов, тогда как личинки других родов — широкие сапрофаги.

**Calliphora vicina** Robineau-Desvoidy, 1830 (=*erythrocephala* Meigen).

Материал. В дуплянках с гнездами воробья, большой синицы и мухоловки-белошайки в случаях гибели птенцов (28 IX, 1 X 1984; 26 VII 1985; 10, 27 VII 1986) наблюдалось массовое скопление личинок, из которых, кроме самих мух, были выведены птеромалиды *Dibrachys caurus* (Walk.) (Кривохатский, 1990). Вероятно, что кроме личинок этого вида здесь находились и личинки других видов, не доведенные до стадии имаго, в том числе паразитические каллифориды. Кроме того, 18 экз. имаго *C. vicina* были собраны в гнездах цапель 11 IV 1984.

Транспалеарктический синантропный вид. Личинки сапро-копро-некрофаги. Факультативный нидикол, известный из гнезд многих видов птиц (Борисова, 1978; Hicks, 1959, 1962; Гапонов, 1997).

**Pollenia rudis** (Fabricius, 1794).

Материал. 3 ♂, 2 ♀ зимующих мух собраны 30 X 1984 в скважинах стенок гнезд ласточек.

Личинки этого внетропического, почти всесветно распространенного вида развиваются в дождевых червях (Rognes, 1991), имаго зимуют в укрытиях, в том числе в гнездах птиц (Nordberg, 1936; Hicks, 1959). Случайный нидикол.

**Pollenia griseotomentosa** (Jacentkovsky, 1944).

Материал. 1 ♂ взят в гнезде ласточки 29 XI 1984.

Биология этого центральноевропейского вида не известна, но Рогнес (Rognes, 1991) полагает, что все виды рода развиваются в дождевых червях. Этот чуждый для гнезд вид ранее в гнездах не отмечался.

**Сем. HIPPOBOSCIDAE**

Все представители семейства являются кровососами птиц и млекопитающих. Паразиты птиц и даже некоторые паразиты копытных на стадии имаго отмечались в птичьих гнездах (Hicks, 1959, 1962). Попендикер (Popendiker, 1956) предполагал, что гнезда птиц могут оказаться и специфическим субстратом для откладки самками пупарии, что впервые доказано нами — взрослые мухи исследованного нами вида в течение месяца выплаживались из гнездового материала, в котором впоследствии были собраны их пустые пупарии.

**Ornithomyia avicularia** (Linnaeus, 1758).

Материал. Более 2 десятков мух выведено с 6 IV по 15 V 1984 из гнезда канюка.

Взрослые мухи — кровососы, не проявляющие специфичности к хозяину и паразитирующие не менее чем на 26 видах птиц, предпочитая крупных хищных и врановых. Это обычный широко распространенный транспалеарктический вид, неоднократно находимый в гнездах самых разных видов птиц (Hicks, 1959, 1962; Кривохатский, 1990; Гапонов, 1997). Как известно, личинки развиваются в теле самки; пупарии в массе были обнаружены в гнездовом материале, где приурочены в основном к слабо спрессованным краям плотного лотка гнезда. Облигатный нидикол.

**Сем. TACHINIDAE**

Тахины 3 родов отмечались как обитатели гнезд птиц (Hicks, 1959).

**Actia infantula** (Zetterstedt, 1844).

Материал. 25 экз. выведены 18 III—23 IV 1984 из гнезда канюка, где, видимо, паразитировали на гусеницах молей на дне лотка гнезда.

Евро-сибирский вид, на юг распространенный до Закавказья и Израиля. Личинки паразитируют на гусеницах моли *Monopis rusticella* Cl. (*Tineidae*). В нашем случае конкретного хозяина установить не удалось, так как из субстрата гнезда были выведены различные виды потенциальных хозяев: два массовых вида огневок (*Herculia glauccinalis* L., *Hypsopygia costalis* L.) и моли из сем. *Tineidae*, которых определить не удалось (Кривохатский, 1990). В гнездах птиц обнаружен впервые, однако оценивается нами как факультативный нидикол.

**Triartria setipennis** (Fallén, 1810) (=*Bigonichaeta*).

Материал. 1 экз. выведен 15 II 1985 из гнезда воробья, собранного 17 XII 1984.

Этот вид собирался в гнездах птиц (Hicks, 1959), он известен как паразит уховерток и в нашем случае выведен из *Forficula auricularia* L. — обычного обитателя гнезд дуплогнездных птиц в заповеднике «Лес на Ворскле» (Кривохатский, 1990). Случайный нидикол.

**ОБСУЖДЕНИЕ**

Ранее (Кривохатский, 1990) были показаны основные закономерности формирования гнездовых консорций в зависимости от сопряженных рядов признаков строения гнезд и характера их использования хозяевами. В частности, были отмечены тенденции к увеличению обилия и степени организованности сообществ в разных типах гнезд: от небольших — к крупным, от рыхлых — к уплотненным, от однородных — к дифференцированным, от открыто расположенных — к скрытым в убежищах, от разово используемых — к многолетним. Те же закономерности мы находим и при сравнении диптерологической компоненты гнездовых консорций.

В предлагаемой работе приводятся новые данные по биологии и распространению двукрылых из гнезд птиц заповедника «Лес на Ворскле». В частности, 1 род и 6 видов впервые указываются для фауны двукрылых России, 1 семейство (*Drosophilidae*) и 21 вид впервые обнаружены в гнездах птиц. Всего в материале представлено 43 вида из 20 семейств, относящихся ко всем трем подотрядам. Наибольшее число видов принадлежит сем. *Chloropidae*.

В фундаментальной сводке Хикса (Hicks, 1959, 1962), посвященной насекомым, найденным в гнездах птиц, приведены сведения о двукрылых, принадлежащих к 51 семейству в современной трактовке. В нашем мате-

Обилие (экземпляров на гнезда) представителей разных таксонов членистоногих в гнездах разных видов птиц

Таксоны	Хозяева гнезд								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Arachnida</i>	9.2	1.1	0.9	1020	72.6	7.4	3.5	2.4	5.5
<i>Collembola</i>	4.6	8	1.7	350	—	1.4	—	26.6	—
<i>Coleoptera</i>	1.2	3.3	0.6	18	52	1	2.5	4.3	0.9
<i>Diptera</i>	3.1	5.1	0.3	2125	37.3	2.9	4.5	15	28.3
<i>Aphaniptera</i>	22.7	13.9	3.5	—	—	—	—	—	—
<i>Lepidoptera</i>	2.4	4.6	0.7	450	—	0.1	—	0.3	1.8
Остальные отряды	4.7	2.1	0.2	15	4.7	0.7	—	0.9	0.2

Примечание. Гнезда в укрытиях (скворечниках): 1 — домовый воробей (23 гнезда), 2 — большая синица (16), 3 — мухоловка белошапка (9); крупные многолетние гнезда на деревьях: 4 — канюк (1), 5 — серая цапля (3); мелкие однолетние гнезда в кустарнике: 6 — славки, 4 вида (8), 7 — сорокопут жулан (2); деревенская ласточка (6).

риале не обнаружены представители 31 семейства. Из них 5 — включают летающих неспецифических кровососов (имаго *Culicidae*, *Simuliidae*, *Ceratopogonidae*, *Phlebotomidae*, *Tabanidae*); они не найдены потому, что обследовались пустые гнезда после вылета птенцов. По этой же причине не найдены представители сем. *Neottiphilidae* и некоторых родов сем. *Calliphoridae*, личинки которых являются вкожными паразитами птенцов. Подобные отличия фауны пустых и заселенных гнезд уже указывались ранее (Hood, Welch, 1980). Еще 19 семейств, упомянутых в сводке Хикса, включают только случайные (чуждые) для гнезд виды, встреченные в них 1—2 раза. В нашем материале отсутствуют представители лишь 7 семейств, регулярно находимых в гнездах птиц. Их отсутствие также следует признать закономерным по ряду причин. У четырех семейств (*Heleomyzidae*, *Sphaeroceridae*, *Omphralidae*, *Psychodidae*) личинки-сапрофаги или хищники на клещах в гнездовом материале, а имаго характеризуются отрицательным фототаксисом и положительным геотаксисом, т. е. предпочтительно находятся в гнездах птиц, а подземные и наземные гнезда птиц и читают не открытые гнезда птиц, а подземные и наземные гнезда птиц и млекопитающих. Представители семейств *Sarcophagidae* и *Piophilidae* обитают только в гнездах с погибшими птенцами, так как их личинки питаются гниющим мясом. Нидикольные же виды сем. *Lauxaniidae* в основном относятся к североамериканской фауне (Hicks, 1959).

Двукрылые насекомые являются наиболее удобным модельным объектом для описания консорций гнезд птиц, так как имеют среди прочих отрядов насекомых наиболее разнообразные связи с птицей-хозяином и субстратом гнезда. Кроме того, в нашем материале представлены все основные семейства этого отряда, обитающие в гнездах, а по обилию и видовому составу *Diptera* преобладали над остальными группами членистоногих (см. таблицу). По некоторым данным (Hood, Welch, 1980), обилие двукрылых достигает 65.5 % от всех насекомых в гнездах, что даже значительно выше, чем в наших исследованиях в самых высокоорганизованных гнездах канюка (53.4 %).

Двукрылые в гнездах представлены всеми трофическими группами,участвующими в функционировании консорции: паразитами хозяев (кроме представителей семейств *Carnidae* и *Hippoboscidae*), сапрофагами (личинки вососы из семейств *Cecidomyiidae*, *Sciaridae*, *Scatopsidae*, *Borboropsidae*, *Chyromyiidae*, *Milichiidae*, *Carnidae*, *Chloropidae*, *Anthomyiidae*, *Muscidae*, *Fanniidae* и *Calliphoridae*), зоофагами (неспециализированные хищники из сем. *Hybotidae*),

*botidae* и паразитоиды других обитателей гнезд из семейств *Phoridae*, *Calliphoridae* и *Tachinidae*) и группой, не питающейся в гнезде (имаго *Drosophilidae*, *Chloropidae*, зимующие в гнездах или попавшие туда случайно).

Существующие классификации нидиколов построены на таких видовых признаках, как тип взаимоотношений видов между собой; тип питания имаго и личинок; топическая приуроченность разных стадий развития к двойному ядру консорции (к гнезду или телу хозяина); условия этой приуроченности (питание, размножение, переживание, покой); степень напряженности (облигатности) трофических и топических связей; их важность в общей стратегии вида. Предлагаемая классификация является результатом совмещения ряда классификаций обитателей гнездо-норовых консорций и консорций гнезд птиц (Nordberg, 1936; Мулянская, 1953; Popendiker, 1956; Высоцкая, 1967; Кривохатский, 1989, 1994).

По характеру связей с ядром консорции (его образует птица — хозяин гнезда и само гнездо как неживая часть консорции) двукрылых, так же как и всех других обитателей гнезда, можно разделить на следующие группы.<sup>1</sup>

### 1. Консорты, трофически связанные с хозяином.

а. Облигатные паразиты хозяев на имагинальной стадии, питающиеся кровью взрослых птиц и птенцов (*Ornitomyia avicularia*). Развитие личинок протекает в брюшке самки за счет крови птенцов, их оккулирование происходит в субстрате гнезда.

б. Полупаразиты птиц — сапрофаги, факультативно питающиеся кровью хозяев на имагинальной стадии (*Carnus hemapterus*).

### 2. Консорты, трофические или топически связанные с субстратом гнезда.

а. Сапрофаги на личиночной стадии развития, использующие для питания скопления растительного детрита и органики животного происхождения с развивающейся на них микрофлорой. К этой группе относятся все сапротрофные виды, выведенные из субстрата гнезда, включая копро-, некро-, детрито- и мицетофагов.

б. Взрослые двукрылые, использующие гнезда как укрытия, в том числе для зимовок (*Drosophilidae*, некоторые *Chloropidae* и *Calliphoridae*). Развитие личинок у видов этой группы, как правило, происходит вне гнезда. К этой же группе можно отнести и виды, систематически заносимые в гнезда хозяевами с растительным строительным материалом (*Tephritidae*, *Ephydidae* и некоторые *Cecidomyiidae* и *Chloropidae*).

### 3. Консорты, топически связанные с гнездом и трофически связанные с другими консортами.

а. Паразитоиды консортов — других обитателей гнезда. Среди двукрылых нами выведены паразиты гусениц молей (*Actia infantula*), дождевых червей (*Pollenia* spp.) и уховерток (*Triartria setipennis*). На самих двукрылых, в частности на каллифоридах, отмечено паразитирование перепончатокрылых *Dibrachys cavus*.

### б. Неспецифические хищники обитателей гнезда (личинки *Hybotidae*).

Некоторые виды двукрылых могут быть отнесены не к одной, а двум группам консортов и даже к консортам разного порядка. Так, *Elachiptera cornuta* и *E. tuberculifera* можно отнести к группам 2,а и 2,б, а виды рода *Pollenia*, имаго которых зимуют в гнездах (2,а), имеют личинок, развива-

<sup>1</sup> В качестве примеров приводятся только изученные нами виды.

ующихся на дождевых червях (3,а), которые также достаточно часто отмечались нами в скворечниках и лепных гнездах ласточек. Имаго *Carnus hemapterus* — полупаразит (1,б) — имеет личинок, развивающихся в гниющем субстрате гнездового материала и погадок птиц (2,а).

По степени прочности связей двукрылых с ядром консорции (птицами и их гнездами) в литературе предлагается выделение трех или более групп (Nordberg, 1936; Мулярская, 1953; Popendiker, 1956). Четырехчленная классификация нидиколов Попендикера наиболее близка к принятой классификации ботробионтов — обитателей нор млекопитающих (Кривохатский, 1989, 1994), которые делятся на ботробионтов, ботрофилов, ботроксенов и чуждые для нор виды. Нами по степени трофических и экологических связей видов с гнездами птиц выделяются облигатные (*indigenae* — по Попендикеру), факультативные (*hospites*) и случайные (*vicini*) нидиколы и чуждые для гнезд (*alieni*) виды.

К облигатным нидиколам, т. е. к видам, которые не могут выжить вне гнезда и хозяина и хотя бы на одной из стадий развития, в нашем материале относится 7 видов двукрылых из 6 семейств. Среди них есть не только паразитические формы, но и сапрофаги, связанные с субстратом гнезда и паразитоиды других нидиколов. Факультативные нидиколы, т. е. те, которые могут использовать для нормальной жизнедеятельности кроме гнезд и другие местообитания, представлены 13 видами из 12 семейств. Случайные нидиколы, т. е. виды, которые могут проводить часть жизненного цикла в гнездах, но предпочитают другие местообитания, включают 16 видов из 9 семейств. К чуждым для гнезд видам, оказавшимся в сборах случайно, в нашем материале можно отнести 7 видов из 5 семейств.

Таким образом, к облигатным нидиколам, некоторые из которых весь жизненный цикл проводят в гнездах и на теле хозяев, относится около 15 % видов. По показателям же обилия, как этого и следовало ожидать, на первом месте находятся факультативные нидиколы (учтено более 3000 экз.), за ними следуют облигатные (550) и случайные нидиколы (50), затем чуждые для гнезд виды (20). При этом к массовым видам (100—1000 и более экземпляров) относятся лишь один облигатный и 6 факультативных нидикольных видов.

Приведенные качественные и количественные показатели лишь одной из диптерологической компоненты гнездовых консорций говорят не только о высокой степени специфики этих экосистем, но и о их значительной замкнутости и изолированности от окружающих биогеоценозов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность А. Г. Зиновьеву, М. Г. Кривошеиной, М. Б. Мостовскому, А. В. Полевому, В. А. Рихтер, В. В. Сидоренко, И. В. Шамшеву, П. Вилкамаа (P. Vilkamaa) и Л. Паппу (L. Papp) за помощь в определении материала и ценные консультации. Работа поддержана грантами РФФИ (99-04-49809 и 00-15-97826) и ФЦНП «Биоразнообразие».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисова В. И. К структуре гнездо-норовых ценозов ласточек // Паразитология. 1978. Вып. 5. С. 377—382.
- Власов Я. П., Штакельберг А. А. К диптерофауне нор позвоночных в окрестностях Ашхабада // Проблемы паразитологии и фауны Туркмении. М.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 283—288.
- Высоцкая С. О. Биоценотические отношения между эктопаразитами грызунов и обитателями их гнезд // Паразитол. сб. 1967. Т. 23. С. 19—60.
- Гапонов С. П. Круглошовные двукрылые (Diptera, Cyclorrhapha) в гнездах воробышных птиц (Aves, Passeriformes) в Центральном Черноземье // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. СПб., 1997. С. 35—37.
- Кривохатский В. А. Исследование обитателей нор млекопитающих в СССР // Вестн. Ленингр. ун-та, сер. 3, 1989. Вып. 4, № 24. С. 13—18.
- Кривохатский В. А. Членистоногие животные — обитатели гнезд птиц лесостепной дубравы // Проблемы кадастра, экологии и охраны природы животного мира России. Воронеж, 1990. С. 104—106.
- [Кривохатский В. А.] Krivokhatsky V. A. Arthropods inhabiting rodent burrows in the Karakum Desert // Fet V., Atamuradov K. I. (Ed.). Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 1994. P. 389—402.
- Мулярская Л. В. Биоценозы птичьих гнезд. Тр. ин-та зоол. и паразитол. АН Тадж. ССР. 1953. Т. 13. 85 с.
- [Нарчук Э. П.] Nartshuk E. P. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 252. Chloropidae, Part I. Oscinellinae (Diptera) // Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 1971. T. 63. P. 275—299.
- Нарчук Э. П., Кривохатский В. А. Необычная среда развития двукрылых насекомых (Diptera) — вредителей биологических коллекций // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 8. С. 1214—1219.
- Романеев И. С., Кораблев А. М., Чернышenko А. В. К изучению трофических связей членистоногих, населяющих гнезда дуплогнездных птиц // Вопросы степного лесоведения, научные основы рекультивации земель. Днепропетровск, 1985. С. 145—148.
- Эрик В. В., Глухова В. М. О паразитофауне птичьих гнезд района Куршской косы // Паразитол. сборн. 1974. Т. 26. С. 161—183.
- Collin J. E. On various new or little known British Diptera, including several species bred from the nests of birds and mammals // Ent. Mon. Mag. 1939. Vol. 75. P. 134—154.
- Disney R. H. L. Scuttle flies: The Phoridae. London: Chapman et Hall, 1994. P. 1—468.
- Ferrar P. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. Entomograph, 1987. Vol. 8, Part 1. P. 1—478.
- Grimaldi D. The bird flies, genus Carnus: species revision, generic relationships, and a fossil Meoneura in amber (Diptera: Carnidae) // Amer. Mus. Novitat. 1997. N 3190. P. 1—30.
- Hicks E. A. Check list and bibliography on the occurrence of insects in bird's nests. Iowa State Coll. Press, 1959. P. 1—681.
- Hicks E. A. Check list and bibliography on the occurrence of insects in bird's nests. Supplement I // Iowa State Coll. J. Sci. 1962. Vol. 36. P. 233—348.
- Hood D. E., Welch H. E. Insect fauna of nests of the Red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*, at Delta Marsh, Manitoba // Canad. Ent. 1980. Vol. 112, N 6. P. 567—572.
- Hutson A. M., Ackland D. M., Kidd L. N. Mycetophilidae (Bolitophilinae, Ditomyiinae, Diadocidiinae, Keroplatinae, Sciophilinae and Manotinae), Diptera Nematocera // Handbooks for the identification of British insects. 1980. Vol. 9 (3). P. 1—111.
- Kanmiya K. Two new species and three new records of the genus Siphunculina Rondani from Japan (Diptera: Chloropidae) // Jap. J. Sanit. Zool. 1982. Vol. 33. P. 111—121.
- Nordberg S. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen // Acta Zool. Fenn. 1936. Vol. 21. S. 1—170.
- Papp L. Nidomyiini, a new tribe, genus and species of Borboropsidae (Diptera), with the redefinition of the family // Acta Zool. Hung. 1998. Vol. 44 (4). S. 297—310.
- Popendiker K. Die in Vogelnestern lebenden Insekten unter besonderer Berücksichtigung der als Haus- und Vorratsschädlinge auftretenden Arten // Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst. 1956. Bd 54. S. 49—127.
- Rognes K. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Ent. Scand. 1991. Vol. 24. P. 1—272.
- Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург.
- Поступила 3 VI 2000.
- SUMMARY
- Flies (43 species) collected and bred from the nests of 12 species of birds from the «Forest on the Vorskla River» Nature Reserve in Belgorod Province, Russia, are listed. Three types of classifications of nidicolous (trophic, inter-relational, and intensional levels) are provided. Obligatory nidicolous are presented by 7 species and 550 specimens of flies; facultative nidicolous, by 13 species and 3000 specimens; occasional nidicolous, by 16 species and 50 specimens; alien to the nests are 7 species and 20 specimens. New data on species distribution and ecology are reported.