

УДК 595 773. 4

К ЭКОЛОГИИ ЛИЧИНОК КСИЛОФИЛЬНЫХ ДВУКРЫЛЫХ СЕМ. ПЯТНОКРЫЛОК (DIPTERA, CLUSIIDAE)

© 2024 г. Н. П. Кривошеина

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия
e-mail: dipteranina@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.02.2024 г.

После доработки 16.02.2024 г.

Принята к публикации 16.02.2024 г.

Впервые описаны биотопические связи ксилофильных личинок пятнокрылок (Diptera: Clusiidae) с разлагающейся древесиной, условия обитания в древесине и трофические связи. Рассмотрены особенности формирования клюзиидного сообщества и его состав. Впервые приводятся детальные сведения о видах насекомых (Coleoptera, Diptera) — спутниках клюзиид.

Ключевые слова: Diptera, Clusiidae, личинки, сообщество, биотопические связи.

DOI: 10.31857/S0367144524020025, **EDN:** NJOBFZ

Clusiidae, или пятнокрылки, — относительно небольшое семейство двукрылых насекомых, широко распространенное в мире, кроме полярных регионов. В литературе последние данные включают 14 родов и 636 видов, при этом состав родов и видов наиболее разнообразен в Неотропической области. Только около 10 родов и 30 видов было описано из Палеарктики (Sasakawa, 1998; Lonsdale, 2017). В последние годы интенсифицировались фаунистические исследования с новыми регистрациями видов на территории Нидерландов (Beuk, 2002), Словакии (Rohaček, 2012), Португалии (Rohaček et al., 2016), Ирана (Kazerani et al., 2020), Кореи (Choi et al., 2023), что значительно расширило представления о распространении видов в Палеарктике. Недавно были описаны два новых вида из Китая (Shen et al., 2023).

Clusiidae — одно из немногих семейств двукрылых, о биологии которых известно очень мало. Имаго — обычные члены лесных экосистем, где встречаются на гнилых стволах и усыхающих деревьях. Личинки пятнокрылок обитают в гниющих стволах и пнях различных древесных видов из порядков Fagales (*Betula*, *Fagus*, *Quercus* spp.) и Malpighiales (*Populus* sp.), встречаются в ходах, проделанных другими насекомыми, в том числе в галереях термитов (Sabrosky, Steyskal, 1974; Soós, 1984; Sasakawa, 1998).

Две работы посвящены морфологии преимагинальных стадий Clusiidae (Кривошеина, Мамаев, 1967; Sabrosky, Steyskal, 1974). В первой описаны личинки родов *Paraclusia* Czerny, 1903 (*P. tigrina* (Fallén, 1820)), *Clusia* Haliday, 1838 (*C. flava* Meigen, (1830)),

Clusiodes Coquillett, 1904 (*C. albimanus* (Meigen, 1830)) и *Hendelia* Czerny, 1903 (*Hendelia* sp.) и дана определительная таблица родов. Во второй работе приведены рисунки терминального отдела пупариев 3 видов рода *Sobarocephala* Czerny, 1903, отличающихся структурой покровов. Конец пупария *S. flava* Melander et Argo, 1924 гладкий, без видимых кутикулярных структур; у *S. flaviseta* (Johnson, 1913) — с многочисленными густо расположенными круговыми складками, а у *S. lachnosternum* Melander et Argo, 1924 — с густыми поперечными, слегка извилистыми складками за анальной пластинкой. Опубликованы также рисунки пупария *Clusia flava* и его терминального конца (Smith, 1950; Sasakawa, 1998), терминального отдела пупария *Clusia* sp. (Teskey, 1976, 1981) и *Clusiodes geomyzinus* (Fallén, 1823) (Hennig, 1968).

До последнего времени единственным достоверным способом изучения биологии клюзиид оставалось прямое выведение имаго из древесных остатков (Rotheray, Horsfield, 2013). В представленной здесь работе впервые обобщены сведения об образе жизни личинок палеарктических видов пятнокрылок.

ОБРАЗ ЖИЗНИ ЛИЧИНОК ПЯТНОКРЫЛОК

Описания образа жизни личинок приводятся по материалу, из которого выведены типовые серии.

Род **AMUROCLUSIA** Mamaev, 1987

Типовой вид *A. nigromaculata* Mamaev, 1987.

Род по отсутствию внутренних лобных щетинок и по пестрой контрастной окраске тела близок к *Sobarocephaloides* Soós, от которого хорошо отличается наличием 2 пар дорсоцентральных щетинок и 3 пар скутеллярных щетинок (Мамаев, 1987).

***Amuroclusia nigromaculata* Mamaev, 1987.**

Вид описан из Хабаровского края (пос. Бычиха, Большехехцирский заповедник), указан для Южного Приморья (Уссурийский заповедник) (Мамаев, 1987), отмечен также в Корее (Choi et al., 2023).

Заповедник расположен в юго-западной части хр. Хехцир, в месте впадения р. Уссури в р. Амур, занимает наиболее высокую часть хребта (500–700 м над ур. м.). Леса Хехцира включают до 150 видов деревьев, кустарников и лиан, характерно смешение бореальных и южных форм (многих реликтов и эндемиков Дальнего Востока) (Михайлов, Казаринов, 1969). Небольшие возвышенности заняты дубняками с подлеском из осины и березы, а ближе к подножию гор они сменяются широколиственными лесами, образованными многочисленными лиственными породами с участием представителей маньчжурской флоры: бархата амурского, липы, ореха и ясеня маньчжурских, а также черемухи Маака.

Личинки *A. nigromaculata* регистрировались в лежащих на земле березовых и осиновых колодах, на относительно открытых, освещенных солнцем участках. Среда их обитания — мягкая влажная или мокрая, светлая или полосатая, с сероватой гнилью древесины, значительно разложившаяся, но сохранившая свою первоначальную структуру. Процесс разложения такой древесины происходил лишь под воздействием грибов, в ней отсутствовали следы деятельности насекомых-ксилофагов, а древесина сохраняла волокнистую структуру. Постоянными спутниками клюзиид были личинки

длинноусых двукрылых (Nematocera) семейств Limoniidae (*Elephantomyia* Osten-Sacken, 1860), Synneuridae (*Synneuron* Lundström, 1910) и Canthyloscelidae (*Hyperoscelis* Hardy et Nagatomi, 1960) (Мамаев, Кривошеина, 1969; Mamaev, Krivosheina, 1986a, 1986b; Кривошеина, 2010). Для личинок всех этих семейств, как и для личинок клузиид, характерны редукция головной капсулы, включая части ротового аппарата (рис. 1), и развитие внекишечного пищеварения. Ксилофаги были отмечены на участках с более плотной увлажненной, но не мокрой древесиной, которая была заселена личинками-ксилофагами рода *Epiphragma* Osten-Sacken, 1860 (Limoniidae) (Кривошеина, 2009), личинками-сапроксилофагами *Hesperinus rohdendorfi* Krivosheina et Mamaev, 1967 (Hesperinidae) и *Symmerus* Walker, 1848 (Ditomyiidae) (Кривошеина, Зайцев, 1980). Периферические участки колод, древесина которых значительно разрыхлена, местами были заселены личинками Pleciidae — *Plecia thulinigra* Hardy, 1961.

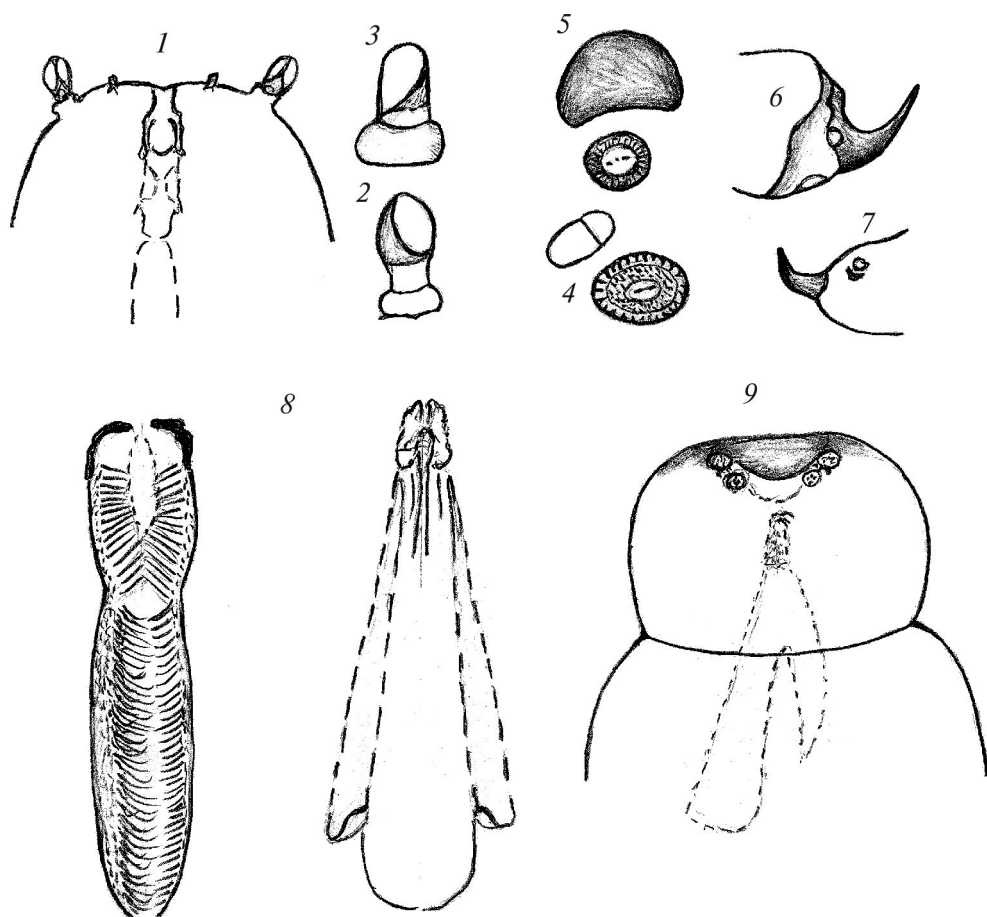


Рис. 1. *Hyperoscelis eximia* Boheman (1, 5, 6), *H. veternosa* Mam. et Kriv. (2), *Synneuron silvestre* Mam. et Kriv. (3, 4, 7), *Elephantomyia subterminalis* Alex. (8), *Clusiodes* sp. (9), личинки.

1, 9 — голова сверху; 2, 3 — усик; 4, 5 — переднегрудное дыхальце и склеротизованная пластинка; 6, 7 — последний сегмент тела сбоку; 8 — глотка снизу.

Типовой вид *Heteromyza flava* Meigen, 1830.

В роде 6 видов, распространенных в Европе, Северной Америке и Юго-Восточной Азии. В России известны 4 вида.

Clusia flava (Meigen, 1830).

Вид распространен по всей территории Европы, включая европейскую часть России (Soós, 1984), и в Иране (Kazerani et al., 2020). Личинки зарегистрированы в гниющей древесине лиственных пород на территории Краснодарского края (пос. Красная Поляна, 8.VII.1967), Адыгеи (с. Новопроехладное, 13.V.1959, Б. Мамаев) и Украины (Закарпатье: г. Рахов, с. Квасы, 9 и 19.VI.1963, Н. Кривошеина).

Личинки *C. flava* развивались преимущественно в ветровальных стволах ольхи и бука, а также в пнях, где обитали в светлой беловатой мягкой древесине лежащих на земле крупных стволов и тонкомеров ольхи. В толще древесины ольхи вместе с *C. flava* развивались личинки усачей *Neoxymyrmus mirabilis* (Motschulsky, 1838) (= *Toxotus mirabilis*) (Cerambycidae). На некоторых пнях под пленками с натеками сока концентрировались личинки сокоедок *Mycetobia pallipes* Meigen, 1818 (Mycetobiidae). В тонкомерных стволиках бука, лежащих на земле, вместе с личинками клюзиид (30.VIII.1966, Красная Поляна) в гниющей светлой древесине развивались личинки сапро-ксилофаги (или сапро-мицетофаги) жуков-тенелюбов рода *Orchesia* Latreille, 1807 (Melandryidae). Вместе с ними, но предпочитая участки с серой или буроватой древесиной, развивались личинки *Hesperinus rohdendorfi* (Hesperinidae) и *Melandria dubia* (Schaller, 1783) (Melandryidae). На сильно увлажненных участках им сопутствовали личинки сокоедок *Mycetobia pallipes* (Mycetobiidae) и личинки журчалок *Brachyopa dorsata* Zetterstedt, 1837 (Syrphidae).

Clusia intermedialis (Mamaev, 1974).

Вид описан по материалам из Уссурийского заповедника (пос. Каменушка, 40 км ЮВ г. Уссурийск, 14.IV.1969, Б. Мамаев), зарегистрирован в разрушенной древесине нескольких древесных пород, в том числе березы (Мамаев, 1975a). Найден в Кореи (Choi et al., 2023).

Материал собирался вблизи прибрежной зоны небольшого ручья, исследовались лиственные древесные породы: ильм, ольха, орех маньчжурский, маакия амурская и др., а также пни ольхи и ильма с массивными плодовыми телами гриба *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat, 1889, заселенными личинками грибных мушек *Agathomyia wankowiczii* (Schnabl, 1884) (Platypezidae).

Личинки *C. intermedialis* развивались в бескором, лежащем на земле стволе ильма долинного вблизи небольшого заполненного водой понижения. Нижняя часть ствола была более влажная, с темными гнилями, вершина — со светлой, местами сероватой древесиной. Личинки *C. intermedialis* были рассеяны в центре ствола, в умеренно увлажненной мягкой светлой древесине. Непосредственными спутниками клюзиид были представители длинноусых двукрылых семейств Synneuridae (*Synneuron* sp.), Canthyloscelidae (*Hyperoscelis* sp.) и Limoniidae (*Elephantomyia* sp.) (рис. 24, 7, 9, 10).

Нижние, наиболее влажные части ствола были заселены личинками аксимиид *Protaxomyia melanoptera* Mamaev et Krivosheina, 1966 (Ахумииды). Личинки отличаются специфическим типом питания и относятся к группе амброзийных насекомых (Мамаев,

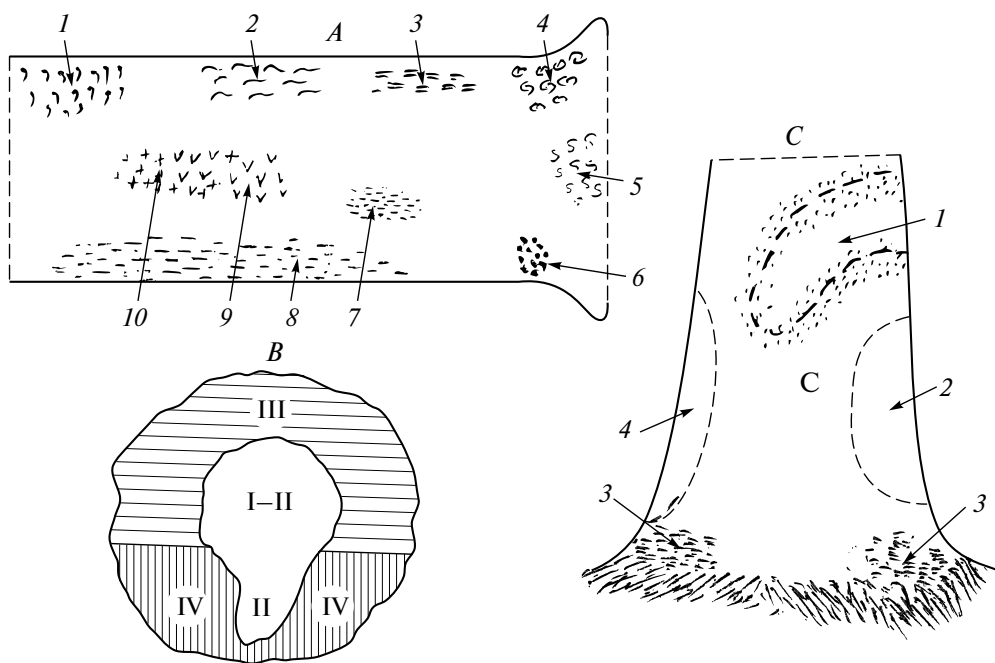


Рис. 2. Схема расположения личинок двукрылых в лежащей на земле влажной колоде липы (A), на поперечном разрезе ствола (B) и в комле сухостойного остолопа березы (C).

A — лежащая на земле влажная колода липы: 1 — *Pachyneura* sp., 2 — *Tanyptera* sp., 3 — *Phorocentia vittata* Mg., 4 — *Plectia thulinigra* Hardy, 5 — *Dilophus tibialis* Lw., 6 — *Synneuron annulipes* Lund., 7 — *Hyperoscelis eximia* Boh.; 8 — *Mesaxymia stackelbergi* Mam., *Protaxymia melanoptera* Mam. et Kriv., *Temnostoma* sp., 9 — *Elephantomyia subterminalis* Alex., 10 — Clusiidae.

B — поперечный разрез ствола: I, II — клузиидный комплекс (II — расположение туманниц (сем. Canthyluscelidae)); III — аксимиидно-сирфидный комплекс; IV — пахиневридно-типулидный комплекс.

C — комель сухостойного остолопа березы: 1 — дупло с трухлявыми стенками, в которых развиваются личинки *Elephantomyia* sp. (Limoniidae) и личинки галлиц *Haplusia* Karsch, 1877 (= *Johnsonomyia* Felt, 1908) (Cecidomyiidae); 2 — личинки жуков сем. Eucnemidae; 3 — личинки туманниц (Canthyluscelidae); 4 — сухобочина, заселенная личинками усачей (Cerambycidae).

Кривошеина, 1966). Они самостоятельно прокладывают галереи благодаря своеобразным структурам, с помощью которых расчищают их от трухи, но питаются не древесиной, а амброзиевыми грибами, разрастающимися на стенках галерей. Охотятся на личинок и куколок аксимиид облигатные хищники — личинки двукрылых *Xylophagus matsumurai* Miyataki, 1965 (Xylophagidae). В черной и светлой гнили увлажненной древесины обычно встречаются личинки жуков-древоедов (Eucnemidae), характерных обитателей мертвой древесины преимущественно лиственных пород, которые питаются плесневыми грибами и продуктами их деятельности (Грачев, 1992). Периферические отделы ствола с мягкой бурой, достаточно увлажненной древесиной заселяли личинки *Stenophora tricolor* Loew, 1869 (Tipulidae). Личинки на территории Уссурийского заповедника и «Кедровой Пади» развивались в древесине липы и ильма, преимущественно в местах скопления сока. Вместе с ними по периферии стволов в мягкой влажной, иногда мокроватой древесине, пораженной черными гнилями, обитали также личинки

Pachyneura fasciata (Pachyneuridae), образующие в заболони овальные пещерки. Часто те же участки древесины, но с немного более плотной древесиной, заселяли личинки журчалок *Temnostoma angustistriatum* Krivosheina, 2002 (Syrphidae).

Комлевая часть ствола с размацерированной влажной красновато-черной древесиной заболони, а иногда (23.V.1969) пни ильма, содержали личинок или куколок *Hyperoscelis eximia* (Boheman, 1858) (Canthyloscelidae) (рис. 2С, 3). В комлевой части ствола и в пнях ильма в древесине с черной гнилью обитали также личинки *Hesperinus rohdendorfi* (Hesperinidae) и *Symmerus brevicornis* Okada, 1939 (Ditomyiidae). По периферии ствола в его верхней части в светлой древесине располагались скопления личинок *Plecia thulinigra* с большим количеством погибших личинок, а оставшиеся живые личинки образовали скопление приблизительно из 50 особей.

***Clusia tigrina* (Fallén, 1820).**

Вид распространен на всей территории Европы, включая европейскую часть России (Soós, 1984), и известен из Ирана (Kazerani et al., 2020). Личинки *C. tigrina* были найдены в буке в Московской (Малинки, 12.VII.1972, Н. Кривошеина) и Тульской областях (Тульские засеки, 17.V.1958, Н. Кривошеина), а также на территории Украины (Закарпатье, с. Квасы, 23.VI.1963, Н. Кривошеина). Вылет имаго из пупариев зарегистрирован 4.VII.1963.

Личинки в Закарпатье были собраны на высоте свыше 900 м на границе букового леса с полониной. Личинки и пупарии найдены в комлевой части лежащей на земле буковой колоды, где были сосредоточены во влажной желтой или белой мягкой древесине, пронизанной мицелием. Личинкам *C. tigrina* сопутствовали, располагаясь во влажной, почти мокрой древесине, личинки *Elephantomyia edwardsi* Lackschewitz, 1932. Кроме древесины бука, имаго *C. tigrina* были выведены из влажных красно-бурых обрубков ели, лежащих на земле вблизи ручья (Кривошеина Н. П., Кривошеина М. Г., 2011). Сообщалось также о находке личинок этого вида в старом гнилом стволе ясеня (Bangerter, 1934).

***Clusia unita* Mamaev, 1974.**

Вид описан по материалам из Южного Приморья (пос. Каменушка, Уссурийский заповедник) и найден также в Хабаровском крае, Амурской обл. и Корее (Мамаев, 1987; Choi et al., 2023). Он отличается от *C. flava* отсутствием двух срединных бурых полос на среднеспинке (Мамаев, 1974).

Имаго выведены из личинок, найденных в прибрежной зоне р. Каменушка в лежащих на земле стволах ильма с отслаивающейся корой (13.IV.1967 и 15.IX.1964, Н. Кривошеина). Личинки развивались в толще ствола в мягкой слоистой древесине.

Непосредственными спутниками *C. unita*, развивающимися вместе с ними, были личинки *Elephantomyia subterminalis* Alexander, 1954. По периферии ствола, в нижней его части, в более влажной светло-бурой, местами почти черной древесине обитали личинки журчалок *Temnostoma angustistriatum* и *T. nitobei* Matsumura, 1916 (Syrphidae), а также личинки *Mesaxymyia stackelbergi* Mamaev, 1968 и *Protaxymyia melanoptera* (Axymyiidae). Этот комплекс видов сопровождали личинки *Chalcosyrphus nitidus* (Portschinsky, 1879) (Syrphidae), которые предпочитали участки с бурой, сильно сгнившей древесиной. В ходах личинок аксимиид, влажных, с богатой грибной флорой, развивались также личинки *Sphegina spiniventris* Stackelberg, 1959 (Syrphidae). Для перечисленных выше видов характерно развитие в стволах деревьев, лежащих в понижениях или находящих-

ся в прибрежной зоне рек. По периферии стволов в умеренно увлажненной светлой древесине спутниками *C. unita* были личинки *Hesperinus rohdendorfi*. Участки со светлой сероватой и довольно плотной древесиной вокруг поселений *C. unita* были заселены личинками древоедов *Xylobius ussuriensis* Mamaev, 1976 и *Bioxytus personatus* Mamaev, 1976 (Coleoptera, Eucnemidae). В периферийных бескорых участках ствола с более рыхлой древесиной встречались личинки комаров-долгоножек *Phoroctenia vittata* (Meigen, 1830), *Ctenophora tricolor* Loew, 1869 (Tipulidae) и лимониид *Epiphragma ocellare* (Linnaeus, 1761) (Limoniidae).

Род **CLUSIODES** Coquillett, 1904

Типовой вид *Heteroneura geomyzinae* Fallén, 1823.

Clusiodes albimanus (Meigen, 1830).

Вид широко распространен в Палеарктике и Европе, кроме крайнего севера (Soós, 1984), зарегистрирован в Московской обл. (дер. Пешки, 15.VI.1966; г. Красногорск, микрорайон Опалиха, 8.VII.1965, вылет имаго 25.VI.1966 и 20.VII.1965, № 58, Н. Кривошеина) и на территории Украины (Закарпатье, с. Квасы, 9.VI.1963, Н. Кривошеина).

Сбор личинок в Закарпатье проводился на склоне горы на опушке букового леса на границе с обширной полониной. Личинки были обнаружены в лежащих на земле стволах бука с отслаивающейся и опадающей корой, где обитали на участках светлой, почти белой рыхлой влажной древесины колод. Вместе с ними встречались личинки комаров-долгоножек *Dictenidia bimaculata* (Linnaeus, 1761) (Tipulidae) — типичные обитатели разлагающейся древесины различных лиственных пород, предпочитающие породы с плотной древесиной; в европейской части России они наиболее обычны в дубе. По периферии стволов в светлой рыхлой древесине были обнаружены сапроксилофаги, личинки комаров-долгоножек *Tanyptera atrata* (Linnaeus, 1758), *Phoroctenia vittata* (Meigen, 1830), *Ctenophora ornata* Meigen, 1818 и *Tipula flavolineata* Meigen, 1804 (Tipulidae). Личинки типулид известны как активные сапроксилофаги, которые интенсивно перерабатывают светлую, частично разложившуюся древесину. Обитание в нашем случае в рыхлой древесине указывает на результат их интенсивной деятельности. На начальных этапах личинки заселяют достаточно плотную древесину, но быстро превращают ее в рыхлый субстрат. Можно сравнительно легко проследить следы их деятельности по рыхлым продольным дорожкам, бороздящим древесину. Личинок долгоножек сопровождали хищные личинки *Xylophagus ater* Meigen, 1804 (Xylophagidae).

Личинки *C. albimanus* были зарегистрированы также в древесине лежащих на земле небольших бескорых ветвей, на которых обращенная к земле сторона покрыта ресупинатными плодовыми телами трутовых грибов. На поверхности ветвей были многочисленные тонкие нити, по которым перемещались живущие на поверхности плодовых тел личинки плоскоусок *Keroplatus lobatus* Zaitzev, 1991 (Keroplaticidae) (Зайцев, 1994).

Совместное обитание личинок клюзиид в разлагающихся стволах и поверхностно живущих плоскоусок, неоднократно регистрируемое в природе, может облегчить обнаружение стволов, заселенных личинками клюзиид.

Clusiodes apicalis (Zetterstedt, 1848).

Вид описан из Дании, зарегистрирован в Великобритании и Финляндии, в России известен из северных регионов (Soós, 1984).

Личинки были собраны в Московской (Пешки, 16.IX.1976, Н. Кривошеина) и Тульской (Тульские засеки, 23.V.1958, Н. Кривошеина) областях, а также в Бурятии на вырубке вдоль линии ЛЭП (г. Бабушкин, 6.VI.1976, Н. Кривошеина).

Личинки обитали в лежащих на земле обрубках осины, где располагались в верхних слоях мокрой мягкой сероватой древесины. Местами наружные слои древесины были заселены личинками-сапроксилофагами рогача *Sinodendron cylindricum* (Linnaeus, 1758) (Lucanidae), характерного для лесной и лесостепной зон, а также личинками жука-тенелюба *Orchesia micans* (Panzer, 1793) (Melandryidae), развивающегося в древесине разнообразных лиственных пород и в трутовых грибах рода *Inonotus* Karst. По ходам за личинками тенелюбов следовали хищные личинки ктырей *Choerades fimbriata* (Meigen, 1820) (Asilidae), а также личинки *Xylophagus admirandus* Krivosheina et Mamaev, 1972 (Xylophagidae). Частично разложившуюся под воздействием грибов, но еще плотную рыжевато-бурую и бурую древесину обочины ствола активно перерабатывали личинки-сапроксилофаги детритниц (Sciaridae), а также личинки галлиц *Winnertzia* sp. и *Camptomyia* sp. (Cecidomyiidae), сапромицето- и сапроксилофаги.

***Clusiodes bisetosa* Mamaev, 1974.**

Вид зарегистрирован в Южном Приморье на территории заповедников «Кедровая Падь» (10.IX.1964, Н. Кривошеина) и «Уссурийский» (5.XI.1969, Б. Мамаев) (Мамаев, 1974).

Материал собирался на небольшом склоне над р. Кедровая. Смешанный лес, простиравшийся вверх вдоль реки, состоял из ясеня, вяза, клена и переходил в дубняк выше по склону. Непосредственно вдоль берега на земле лежали отдельные стволы ольхи, чозении и дуба, пораженные трутовыми грибами. Личинки *C. bisetosa* обитали в лежащих на земле стволах чозении. Древесина была влажная, с бурой и черной гнилью. В толще древесины совместно с ними обитали личинки *Elephantomyia subterminalis* (Limoniidae) — сапроксило-мицетофаги, характерные обитатели увлажненной мягкой древесины лиственных пород. Хищные личинки *Xylophagus admirandus* Krivosheina et Mamaev, 1972 и *X. matsumurai* Miyatake, 1965 свободно перемещались в толще мягкой древесины (Кривошеина, 1975б).

На территории Уссурийского заповедника материал собирался в сходных биотопах в прибрежной зоне реки, но в стволах березы. Личинки *C. bisetosa* освоили мягкую, влажную древесину со светло-серой гнилью, в которой в верхних слоях помимо них обитали другие виды типичного клюзиидного комплекса — личинки *Elephantomyia subterminalis*, а в нижних слоях лежащих на земле стволов, в более влажной древесине, прокладывали овальные в сечении галереи древнекрылки видов *Protaxymyia melanoptera* и *Mesaxymyia stackelbergi* (Axymyiidae). Вместе с ними развивались личинки журчалок *Temnostoma angustistriatum* (Syrphidae).

***Clusiodes flaveola* Mamaev, 1974.**

Вид близок к *C. ruficollis* (Meigen, 1830), с которым идентичен по характеру окраски и большинству морфологических признаков, но отличается формой эдитов (Мамаев, 1974). Описан из Южного Приморья (Мамаев, 1974), найден также в Корее (Choi et al., 2023).

Личинки были собраны на территории Южного Приморья (Уссурийский заповедник, 19.V.1969, Н. Кривошеина) в стволе лежащей на земле спиленной липы (Криво-

шеина, 1975a); вид найден также в дубе и черемухе азиатской (Мамаев, 1975б). Ствол ближе к вершине был заселен личинками реликтового дровосека *Callipogon relictus* Semenov, 1898, а в основании ствола у комля находилось дупло с древесиной, значительно переработанной личинками слоников-трухляков (Curculionidae: Cossoninae). Белая, отслаивающаяся слоями древесина была заселена ярко-желтыми личинками лимониид *Elephantomyia krivosheinae* Savchenko, 1976, постоянными спутниками личинок клюзиид. Нижняя часть лежащего ствола была более насыщена влагой и заселена комплексом личинок журчалок и аксимиид, как правило, сопутствующих друг другу: *Temnostoma angustistriatum* (Syrphidae), *Protaxymyia melanoptera* и *Mesaxymyia stackelbergi* (Ахумьиidae). Личинки *C. flaveola* встречались на внутренней стороне заболони и непосредственно в толще достаточно влажной мягкой древесины. Местами, вне поселений клюзиид, древесина была значительно разрыхлена личинками усачей *Leptura thoracica* (Creutzer, 1799) (= *Strangalia thoracica*) – вида, более характерного для древесины ильма, и *Leptura annularis* Fabricius, 1801 (= *Strangalia arcuata* auctt.) – обитателя самых разнообразных пород. Вслед за ними древесину заселяли личинки жуков-горбатов (Mordellidae) и древоедов (Eucnemidae), типичные обитатели пораженной трутовыми грибами древесины.

***Clusiodes freyi* Tuomikoski, 1933.**

Вид ранее был зарегистрирован в Финляндии и в северных районах России (Soós, 1984), в настоящее время найден в Туве в тех же районах и в субстратах (рыхлая влажная древесина березовых стволов), что и *C. geomyzinus* (Fallén, 1823) (см. далее).

***Clusiodes gentilis* (Collin, 1912).**

Вид описан по материалам из Великобритании, известен также из Польши, Финляндии и северных районов России (Soós, 1984).

Пупарии были собраны в разлагающейся древесине лиственных деревьев на территории Тульской обл. (Тульские засеки, 3.VI.1958, Б. Мамаев).

***Clusiodes geomyzinus* (Fallén, 1823).**

Вид распространен на большей части Европы, за исключением южных территорий, в России отмечен только в северных регионах (Soós, 1984).

Пупарии были собраны на территории Тувы на границе леса и степи, в березняке с примесью ивы и тополя, вдоль прибрежной полосы ручья (Ишти-Хем, окр. Шагонара, 8.VIII.1973, Н. Кривошеина).

Пупарии концентрировались в буреющей древесине лежащих на земле обрубков тополя, но предпочитали белую мягкую и мокрую древесину толстых, лежащих на земле березовых веток и бурую древесину старых березовых пней. Остатки стволов тополей в виде отдельных бескорых, лежащих на земле обрубков со светло-серой или беловатой древесиной часто были также заселены личинками лимониид *Elephantomyia krivosheinae*. Подобные биотопы характерны для нормального развития личинок клюзиид. В мягкой древесине березовых пней среди пупариев *C. geomyzinus* были найдены личинки чернотелок *Upis ceramoides* (Linnaeus, 1758) – типичные обитатели разлагающейся древесины березы. Их спутниками были хищные личинки двукрылых *Xylophagus matsumurai*, отнесенные к подвиду *X. matsumurai inermis* N. Krivosheina et M. Krivosheina, 2000.

Более увлажненные, приземные участки ствола с довольно плотной светлой древесиной были заселены личинками журчалок *Temnostoma pallidum* Sack, 1910. Личинки

продельвали округлые в сечении галереи. Совместно с ними обитали личинки *Temnostoma vespiforme tuwensis* N. Krivosheina, 2004. Известно, что галереи, пробурываемые личинками журчалок рода *Temnostoma* Le Peletier et Serville, 1828, постоянно влажные внутри, а на их стенках развиваются специфические амброзиевые грибы, выделениями которых питаются личинки сирфид. Подобная среда привлекает также личинок других двукрылых, предпочитающих хорошо увлажненные грибные среды: *Brachyopa dorsata*, *B. bicolor* (Fallén, 1817) и *Sphegina clunipes* (Fallén, 1816). На увлажненных участках в комлевой части стволов в скоплениях темной трухи под корой были сосредоточены личинки туманниц *Synneuron* sp. (Synneuridae).

Clusiodes microcera Stackelberg, 1955.

Вид описан по материалам из Ленинградской обл. (Толмачево, 27–29.VII.1937, А. Штакельберг), очень близок к *Clusiodes albimanus* Mg., но резко отличается строением гениталий (Штакельберг, 1955). Вид, очевидно, амфипалсарктический, зарегистрирован на о. Кунашир (Менделеево, 30.VI.1977, А. Зайцев).

Пупарии *C. microcera* на о. Кунашир были собраны в мягкой древесине комлевой части сухостойного ильма. Здесь же в наиболее влажных, буряющих участках древесины обитали личинки-сапроксилофаги комаров-долгоножек *Tanyptera atrata* (L.) (Tipulidae) и личинки детритниц — сапромикофаги *Xylosciara flavopedalis* Mohrig et Krivosheina, 1982 (Sciaridae).

Clusiodes quatuorsetosa Mamaev, 1974.

Вид выведен из личинок, собранных на территории Уссурийского заповедника (Южное Приморье, пос. Каменушка, 40 км ЮВ г. Уссурийск, в стволе липы, 7.V.1969, и березы, 13.X.1968, Н. Кривошеина).

В Приморском крае произрастает не менее 4 видов лип, из них липа амурская (*Tilia amurensis* Rupr.) и липа раскидистая (*T. divaricata* Ig. Vassil.) — наиболее крупные, достигающие соответственно 25–30 м и 20 м высоты (Кривошеина, 1975а). На обследованных участках произрастала липа амурская, взрослые деревья которой отличаются темно-серой пластинчато отслаивающейся корой. Для липы характерны сравнительно слабая, легко ранимая корка и мощный слой прочных лубяных волокон. Древесина белая, при достаточном увлажнении быстро размягчается. Подобные биотопические качества субстрата способствуют формированию определенного комплекса ксилофильных двукрылых.

Личинки *C. quatuorsetosa* были выведены из отмирающих или мертвых стволов липы амурской, а также из пупариев, обнаруженных в сильно мацерированной древесине березовых стволов.

Комплекс обитателей древесины, формирующийся вокруг поселений личинок *C. quatuorsetosa*, достаточно разнообразен. Это обитатели толщи влажной плотной древесины, сохранившей свою исходную структуру, но разлагающейся под влиянием грибов. Такую древесину начинают заселять личинки жуков-плоскоходов *Crossotarsus* sp. (Platypodidae) и дриофторид *Sipalinus gigas* (Fabricius, 1775) (Dryophthoridae), представители амброзийных ксиломицетофагов, имаго и личинки которых питаются гифами и выделениями грибов, развивающихся на стенках галерей.

Влажные внутри ходы личинок амброзийных жуков, в которых происходят интенсивные процессы грибкового брожения, заселяют личинки сапро-мицетофаги

Xylopachygaster mamaevi Krivosheina, 1973 (Stratiomyidae), сапро-флеофаги *Libnotes ladogensis* Lackschewitz, 1940 (Limoniidae) и сапро-некрофаги *Hammerschmidtia ingrlica* Stackelberg, 1952 (Syrphidae), выходящие в зону коры перед окукливанием (Н. Кривошеина, М. Кривошеина, 2011).

Спутниками *C. quatuorsetosa* являются экологически своеобразные представители амброзийных двукрылых, занимающие наиболее увлажненные, прилегающие к земле участки стволов (см. рис. 2А, 8). Это личинки журчалок *Temnostoma angustistriatum* (Syrphidae) и личинки древнекрылок *Protaxymyia melanopectera* и *Mesaxymyia stackelbergi* (Axymyiidae).

В ходах личинок аксимиид в липе развивались личинки журчалок *Sphegina spiniventris* Stackelberg, 1953, обычные также в древесине осины и характерные для восточных районов Палеарктики.

На заключительных этапах разложения древесины в поверхностных слоях влажной, достаточно плотной древесины липы, пронизанной мицелием грибов, обитали личинки жуков-древоедов (Eucnemidae) и комаров-долгоножек (Tipulidae) (см. рис. 2А, 1–3). Среди последних преобладали сапроксилофаги *Phoroctenia vittata*, характерные для светлых и темных гнилей разнообразных лиственных пород, и обитатели бурой древесины *Ctenophora tricolor* (Tipulidae). Светлые гнили осваивали также личинки *Tipula fortistyla* Alexander, 1934, зарегистрированные в Южном Приморье, а на западе Палеарктики заменяемые личинками *Tipula flavolineata* Meigen, 1804.

Хищные личинки жуков-яркокрылок *Plateros kurentzovi* L. Medvedev, 1970 (Lycidae) и двукрылых *Xylophagus albopilosus* Miyatake, 1965 (Xylophagidae) вместе с личинками *C. quatuorsetosa* не встречались, предпочитали места обитания личинок длинноусых двукрылых.

По периферии колоды с ее нижней стороны были расположены скопления личинок рогачей *Prismognathus subaeneus* Motschulsky, 1860 (Lucanidae) и *Elater luctuosus* (Solsky, 1871) (Elateridae) — характерных обитателей гнилой древесины смешанных и широколиственных лесов Южного Приморья. *Prismognathus subaeneus* — основной разрушитель мертвой древесины многих древесных пород, в том числе липы, но относительно редко — березы. Личинки *E. luctuosus* концентрируются обычно в трухе в дуплах.

Clusiodes ruficollis (Meigen, 1830).

Вид распространен в Северной и Центральной Европе, в России известен из северных районов страны (Соós, 1984). Зарегистрирован в Иране (Kazerani et al., 2020).

В Тульской обл. личинки были собраны из древесины липы (Тульские засеки, 22.V.1958, Н. Кривошеина). Личинки обитали в лежащих на земле стволах липы в светлой гниющей и сильно увлажненной древесине. Вместе с личинками *C. ruficollis* в тех же биотопах обитали личинки *Fannia* sp. (Fanniidae) и личинки-сапроксилофаги комаров-долгоножек *Dictenidia bimaculata* (Tipulidae), предпочитающие породы с относительно плотной древесиной, например дуб. На Северном Кавказе (Краснодарский край, Красная Поляна, 18.VII.1971, Б. Мамаев) личинки *C. ruficollis* были обнаружены в бурой древесине пихты. Вместе с ними развивались личинки жуков-узконожек *Calopus serraticornis* (Linnaeus, 1758) (Oedemeridae) — обычные обитатели мертвой гниющей древесины преимущественно хвойных пород. Иногда им сопутствовали личинки сирфид *Xylota xanthocnema* Collin, 1939, обычные для сильно увлажненной рыхлой древесины в дуплах пихты, но встречающиеся также под корой ели.

Clusiodes tuomikoskii Mamaev, 1974.

Вид зарегистрирован в Южном Приморье. Серия экземпляров выведена из личинок, собранных на территории заповедника Кедровая Падь под корой чозении 11.X.1964, № 231, и ольхи 25.VIII.1964, № 34, имаго вылетели в лаборатории 20–25.I.1965 (Н. Кривошеина). Для вида характерны прозрачные крылья, лишенные дымчатых пятен, и темная окраска тела (Мамаев, 1974).

Сбор материала проводился в прибрежной полосе р. Кедровая, где основной древесный покров представлен чозенией, ольхой, дубом, осиной и ясенем с подростом из клена. Личинки данного вида обитали в лежащем на берегу крупном стволе чозении с очень влажной отчленивающейся корой и преимущественно светлой, беловатой и влажной древесиныой. В толще лубяных волокон обитали личинки-сапронекрофаги *Solva harmandi* Ségué, 1856 (= *S. umbrosa* Krivosheina, 1972) (Xylomyidae), а также сапрофлеофаги из родов *Gnophomyia* Osten-Sacken, 1860 и *Libnotes* Westwood, 1876 (Limoniidae). На хорошо увлажненных и мокрых участках с беловатой заболонью концентрировались группы хищных личинок *Mycetobia* sp.

Личинки *C. tuomikoskii* обитали в толще светлой беловатой и хорошо увлажненной древесины, в которой им сопутствовали желтовато-золотистые личинки лимониид *Elephantomyia subterminalis* (Limoniidae) — вида, характерного для разнообразных листовенных пород. В ряде случаев на более увлажненных участках такой же древесины обитали личинки *Temnostoma angustistriatum* (Syrphidae), а в менее увлажненной светлой древесине по периферии колод развивались личинки *Pachyneura fasciata* Zetterstedt, 1848, прогрызавшие продольные ходы в наружных слоях заболони. Личинки *C. tuomikoskii* были зарегистрированы также в аналогичных биотопах в мертвой древесине в стволах дуба и ольхи, а также в отмирающих стволах черной ольхи, произрастающей на пониженных, местами заболоченных участках в прибрежной полосе океана.

Clusiodes unica (Mamaev, 1974).

Вид описан из Южного Приморья (Мамаев, 1974) (заповедник «Кедровая Падь», ст. Приморская, Хасанский р-н, 6.IX.1964, вылет имаго 3–10.II.1965, Н. Кривошеина). Дополнительный материал: имаго с территории Уссурийского заповедника (40 км ЮВ г. Уссурийск, 14.VII.1969 и 26.VII.1969, А. Шаталкин).

«Кедровая Падь» — один из самых южных заповедников Дальнего Востока России. Заповедник расположен на западном берегу Амурского залива в южной полосе смешанных хвойно-широколиственных бореальных лесов (Панкратов, 1969). По богатству видами растений «Кедровая Падь» не имеет себе равных на Дальнем Востоке. Флора заповедника насчитывает 815 видов, относящихся к 94 семействам.

Территория Уссурийского заповедника размещается на южных отрогах хр. Сихотэ-Алинь (горы Пржевальского). На территории заповедника расположен бассейн двух небольших рек: в южной части — р. Комаровка, в северной — р. Артемовка. Заповедник расположен в таежной зоне, его территория характеризуется богатством видов древесной и кустарниковой растительности (Воробьев, 1968). Особый южноуссурийский характер лесов определяется обилием деревянистых и травянистых лиан.

На территории «Кедровой Пади» в прибрежной зоне р. Кедровая личинки были собраны в бурой древесине лежащих на земле стволов чозении (*Chosenia arbutifolia*). Чозения принадлежит к числу светолюбивых пород, произрастает на галечниковых отложениях

быстрых горных рек. В Приморье чозения встречается на участках поймы в зоне постоянных затоплений паводковыми водами. Среди лежащих на земле деревьев преобладали стволы с опадающей корой или полностью бескорые, с опавшими ветками, заселенными с нижней стороны трутовыми грибами. На поверхности ресупинатных карпофоров трутовых грибов обитали личинки *Keroplatus lobatus* (Keroplaticidae), перемещающиеся по пленчатым тяжам на поверхности субстрата. Под корой чозении в скоплениях черной трухи обитали личинки — некро- или сапронекрофаги *Solva harmandi* (Xylomyidae). В толще влажной светлой рыхлой древесины и в поверхностных слоях заболони обитали личинки сапро-ксилофаги *Tanyptera atrata jozana* (Matsumura, 1916) (Tipulidae), активно перерабатывающие древесину на заключительных этапах ее разложения (Кривошеина, 19756). За ними охотились личинки-хищники *Phaonia tieffii ishizuchiensis* Shinonaga et Kano, 1971 (Muscidae). Под корой на границе луба и древесины обитали личинки-сапрофлеофаги *Gnophomyia acheron* Alexander, 1950 (Limoniidae). Часто вместе с ними на увлажненных участках встречались личинки журчалок *Brachyopa dorsata*, которых большинство авторов (вслед за Ротерэем и Джильбертом (Rotheray, Gilbert, 1999)) считает сапрофагами. В этом тандеме в роли хищников выступали личинки *Xylophagus admirandus* (Xylophagidae). В толще достаточно прочной сильно увлажненной древесины нижней стороны стволов, полностью сохранившей исходную структуру, развивались гигрофильные личинки журчалок *Temnostoma bombylans* (Fabricius, 1805) и *T. angustistriatum* (Syrphidae), а также древнекрылок *Protaxomyia melanoptera* (Ахумииidae). В роли спутников гигрофильного комплекса были зарегистрированы хищные личинки сокоедок *Mycetobia* sp. (Mycetobiidae).

Род **HENDELIA** Czerny, 1903

Типовой вид *Hendelia beckeri* Czerny, 1903.

Род представлен в Палеарктике одним видом — *H. beckeri* Czerny.

Hendelia beckeri Czerny, 1903.

Вид зарегистрирован в Австрии, Финляндии и Японии, на территории России — в Амурской обл. и Южном Приморье (Sasakawa, 1964; Мамаев, 1987).

Пупарии были собраны в лежащих на земле стволах рябины в Бурятии (г. Бабушкин, 13.VII.1976, Н. Кривошеина), в Краснодарском крае (Красная Поляна, 8.VII.1976, № 300, Б. Мамаев) и в стволе ильма на о. Кунашир (Менделеево, 14.V.1977, № 232, А. Зайцев).

Пупарии на о. Кунашир располагались в светло-серой мокрой древесине лежащего на земле ствола ильма долинного, где обитали в сообществе с личинками журчалок *Temnostoma nitobei* и комаров-долгоножек *Stenophora tricolor*. По периферии стволов в заболони располагались прогрызаемые личинками *Pachyneura fasciata* (Pachyneuridae) продольные ходы и овальные пещерки, в которых происходило окукливание. Вместе с ними, в непосредственной близости, развивались личинки *Aglaomyia ingrica* (Stackelberg, 1948) (= *Boletina ingrica* Stackelberg, 1948) (Mycetophilidae, Gnoristinae). Они образовывали аналогичные пещерки в заболони, внутри которых перемещались по тонким паутинным нитям.

Типовой вид *Heteroneura nigrimana* Loew, 1864.

Род представлен в Палеарктике 2 видами: *H. nigrimana* (Loew, 1864) и *H. supernigra* Мамаев, 1987. Всего в этом роде описано более 50 видов, распространенных преимущественно в Северной и Южной Америке и в Юго-Восточной Азии; в Ориентальной области в роде известно 15 видов (Sasakawa, 1977).

Heteromeria nigrimana (Loew, 1864).

Вид описан по материалу из Польши, в Европе зарегистрирован также в Великобритании и Венгрии (Soós, 1984); в России известен из Московской обл., Бурятии (г. Бабушкин) и Южного Приморья (заповедник «Кедровая Падь») (Мамаев, 1987).

В Бурятии (г. Бабушкин) серия личинок была собрана в смешанном лесу вдоль линии ЛЭП в лежащих на земле обрубках ствола осины (6.VI.1976, вылет имаго — 13.VI.1976, Н. Кривошеина). Древесина осины была заселена личинками жуков-тенелюбов (Melandryidae), развивающихся в трутовых грибах и в мертвой разлагающейся древесине ольхи, березы и осины по всей лесной зоне европейской части России и Западной Сибири.

Личинки *H. nigrimana* обитали в толще светлой мокроватой, достаточно плотной древесины осиновых колод; им сопутствовали концентрировавшиеся в заболони рыжеватые личинки-сапроксилофаги *Camptomyia* sp. (Cecidomyiidae) и детритниц (Sciaridae). По периферии стволов в светлой или рыжеватато-бурой древесине местами встречались личинки-сапроксилофаги *Pachyneura fasciata* (Pachyneuridae). Обширные пространства ствола со светлой древесиной по периферии и в центре заселяли личинки жуков-тенелюбов (Melandryidae) *Orchesia fasciata* (Illiger, 1798) и *Melandrya dubia*. В Палеарктике личинки обычно развиваются в лиственных породах, нередко пораженных кортициевыми грибами. За ними по ходам проникают хищные личинки ктырей *Laphria flava* (Linnaeus, 1761) и более активные и подвижные, легко перемещающиеся в толще древесины хищные личинки *Phaonia* sp. (Muscidae).

Пупарии *H. nigrimana* были обнаружены также в Южном Приморье («Кедровая Падь», 7.X.1964, Н. Кривошеина), в лежащих на земле гниющих стволах черной ольхи. Личинки обитали во влажной светлой с буроватыми прожилками древесине на бескорых участках ствола. Наружные слои древесины (заболонь) разрушали личинки усачей (Cerambycidae) и слоников (Curculionidae: Cossoninae).

В Бурятии (г. Бабушкин, 6.VI.1976 и 7.VII.1976, вылет имаго 13.VI.1976, Н. Кривошеина) личинки были также собраны в толще мягкой влажной древесины бескорой березы. Вместе с личинками клещей обитали личинки чернотелок *Upis cerambyoides* (Linnaeus, 1758) (Tenebrionidae) — характерного обитателя мертвой гнилой древесины березы, а также обитатели мертвой древесины лиственных пород — личинки пластинчатоусых жуков *Trichius fasciatus* (Linnaeus, 1758) (Scarabaeidae), жуков-тенелюбов *Melandrya dubia* и мицетофильных личинок *Abdera affinis* (Paykull, 1799) (Melandryidae), типичного лесного вида, обычно развивающегося в древесине березы и ольхи, заселенной грибами *Inonotus obliquus*. Поверхностные слои заболони с бурой гнилью заселяли крупные желтые личинки детритниц (Sciaridae), галлиц *Winnertzia* sp., *Camptomyia* sp., *Miastor* sp. (Cecidomyiidae) и пахиневрид *Pachyneura fasciata* (Pachyneuridae), зарегистрированных как в светлой, так и в бурой древесине при сильном увлажнении.

Heteromeringia supernigra Mamaev, 1987.

Вид с полностью черными среднеспинкой и жужжальцами, что характерно также для японского вида *H. melaena* Sasakawa, 1966, но у того передние бедра с желтым кольцом, тогда как у *H. supernigra* они черные (Мамаев, 1987).

Описан по материалам с Южных Курильских островов (о. Кунашир, Серноводск, 8.V.1977, А. Зайцев), собранным на побережье Тихого океана на заболоченных участках вдоль ручья. Личинки были обнаружены в древесине стоячего остолопа черной ольхи, а серия пупариев — в рыхлой древесине лежащего на земле клена, заселенного трутовыми грибами с влажными прошлогодними плодовыми телами.

Вместе с ними в древесине и трутовых грибах обитали личинки жуков-грибовиков (Erotylidae) — *Triplax sibirica* Crotch, 1876 и личинки жуков-блестянок (Nitidulidae), среди которых в пойменных лесах под корой ольхи обычны *Epuraea neglecta* (Heer, 1841) (= *convergens* Rtt.). Виды жуков населяют лесные районы, многие из них — мицето- и ксиломикофаги, встречающиеся под корой мертвых и ослабленных деревьев, в плодовых телах древесных грибов и забродившем древесном соке. Значительная часть имаго и личинок блестянок — хищники, среди них ряд видов — специализированные энтомофаги, в том числе поедающие личинок короедов (Мамаев и др., 1977).

Наболее значительную роль в переработке древесины, заселенной личинками *H. supernigra*, играют личинки болотниц (Limoniidae), например *Austrolimnophila asiatica* (Alexander, 1925), развивающиеся в светлых и бурых гнилях, а также *Epiphragma ocellaris* (Linnaeus, 1761) и *E. subfascipenne* Alexander, 1920), (Limoniidae), которые развиваются преимущественно в темной древесине. По периферии стволов обитают описанные выше *Pachyneura fasciata*, *Tanyptera nigricornis* (Meigen, 1818) и *T. atrata jozana* (Tipulidae). Весь этот комплекс разрушителей древесины способствует ее дальнейшей деструкции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Двукрылые и отчасти жесткокрылые насекомые, обитающие в разлагающейся древесине вместе с личинками клещей, образуют достаточно постоянное сообщество, таксономический состав которого устойчив на уровне родов, но может изменяться на видовом уровне в разных подобластях Палеарктики. Все виды обитают в мертвой древесине на стадии светлых и темных гнилей и входят в состав комплекса, формирующегося на луланидной стадии разрушения древесины, по терминологии Б. М. Мамаева (1977). Индикаторами этой стадии служат представители семейств жуков-рогачей (Lucanidae) и пластинчатых (Scarabaeidae). В мертвой древесине на луланидной стадии обитает также целый комплекс видов таких семейств жесткокрылых, как Cephaloidae, Eucnemidae, Mordellidae, Oedemeridae, Prostomidae, Salpingidae и др. Основную функцию разрушения древесины выполняют личиночные формы представителей индикаторных семейств, Lucanidae и Scarabaeidae, и ряда видов перечисленных выше семейств. Разрушение древесины происходит под воздействием целого комплекса ксило-, ксиломицето- и микофагов, представленных насекомыми и грибами.

Характерная особенность биотопов, с которыми связаны личинки клещей, — повышенная влажность, которая поддерживается благодаря расположению древесных объектов вблизи водоемов и на пониженных участках рельефа. Специфичность биотопов определяется условиями их формирования — это постоянно хорошо увлажненный древесный субстрат, пропитанный водой, бродящим древесным соком, жидкими про-

дуктами, выделяющимися при его разложении, в том числе под воздействием грибов, разнообразных микроорганизмов и жизнедеятельности личинок. Своеобразие биотопов определяет специфичность ксилофильного «клюзиидного» сообщества двукрылых. Его базовая часть представлена преимущественно представителями реликтовых групп длинноусых двукрылых.

В целом изучаемое сообщество состоит из трех групп двукрылых: центральный — клюзиидный комплекс, и периферические аксимиидно-сирфидный и пахиневридно-типулидный комплексы (см. рис. 2).

Клюзиидный комплекс представлен видами пятнокрылок (Clusiidae), болотниц (Limoniidae, род *Elephantomyia*), туманниц (Synneuridae, род *Synneuron*) и кантилосцелид (Canthyloscelidae, род *Hyperoscelis*).

У личинок клюзиидной группы сильно или полностью редуцирована головная капсула и сильно редуцированы несклеротизованные элементы ротоглоточного аппарата (см. рис. 1, 1, 8, 9). Рудименты ротовых крючков и фарингеальных склеритов имеются, но не склеротизованы и слабо заметны лишь на окрашенных препаратах. У живых и фиксированных в спирте личинок его обнаружить не удастся. Ксилобионтные личинки болотниц рода *Elephantomyia*: *E. edwardsi*, *E. krivosheinae* и *E. subterminalis* резко отличаются по строению тела, форме головного сегмента, строению ротоглоточного аппарата от всех представителей семейства болотниц, в том числе типичных ксилобионтов, обитающих в субстратах, сходных с теми, которые населяют личинки *Elephantomyia*. Наиболее резкие различия — в строении головной капсулы. У личинок болотниц головная капсула в целом хорошо развита и несет массивные ротовые крючки, но у *Elephantomyia* головная капсула сильно редуцирована, фактически незаметна, втянута в грудные сегменты, слабо склеротизована и представлена узкими удлинёнными дорсальными и вентральными продольными стержнями; мандибулы слабо развиты и не склеротизованы. Характерная особенность личинок этого рода — глотка с сильно склеротизованными гребневидными структурами по всей ее длине (см. рис. 1, 8).

Аксимиидно-сирфидный комплекс включает роды *Mesaxymyia*, *Protaxymyia* (Ахымиидеи) и *Temnostoma* (Сирфидеи); личинки у всех — мицетофаги. Виды этой группы гигрофильны. Личинки самостоятельно проделывают ходы в достаточно плотной влажной древесине благодаря наличию сильно склеротизованных ротовых крючков, а также разнообразных зубчатых пластинок на теле личинок и куколок. Они не питаются древесиной, а выращивают корм на внутренних стенках галерей, куда заносят специфические амброзиевые грибы.

Пахиневридно-типулидный комплекс представлен в основном личинками-сапроксилофагами родов *Pachyneura* Zetterstedt, 1838 (Pachyneuridae), *Ctenophora* Meigen, 1803, *Dictenidia* Brullé, 1833, *Phorocenia* Coquillett, 1910 и *Tanyptera* Latreille, 1804 (Tipulidae). К ним примыкает ряд видов *Trichosia* Winnertz, 1867, *Scythropochroa* Enderlein, 1911 (Sciaridae), *Hesperinus* Walker, 1848 (Hesperinidae) и *Symmerus* Walker, 1848 (Ditomyiidae), личинки которых — ксиломицетофаги или сапроксилофаги.

Личинки аксимиидно-сирфидной и пахиневридно-типулидной групп характеризуются хорошо развитыми и склеротизованными головной капсулой и ротовым аппаратом грызущего типа. Личинки большинства видов этих групп активно перемалывают древесину, превращая ее в рыхлую массу, лишенную первоначальной структуры.

Личинки клюзиидной группы обитают в мягкой, хорошо увлажненной или даже мокрой, но плотной древесине, разлагающейся под воздействием грибов и сохраняющей свою первоначальную волокнистую структуру, не переработанную личинками-ксилофагами. Располагаются личинки в толще древесины, лишь в некоторых случаях ближе к коре оказываются личинки рода *Synneuron* (Synneuridae) (см. рис. 2А, 6; 2В, I, II).

Личинки большинства видов двух других групп размещаются по периферии стволов и включают активных разрушителей древесины, интенсивно перемалывающих ее и превращающих в рыхлую массу, лишенную первоначальной структуры (см. рис. 2В, III, IV).

В сводках последних лет питание личинок Clusiidae не обсуждается или личинки рассматриваются в качестве хищников (Teskey, 1976; Rotheray et al., 2001; Marshall, 2012; Ulyshen, 2018).

Ближе к истине и наиболее точно сформулировано представление о характере пищевых связей видов Clusiidae в сводке о преимагинальных стадиях Cyclorrhapha (Ferrari, 1987). Грацильность ротовых частей говорит о том, что диета личинок состоит скорее из гниющей древесины, ее побочных продуктов и микроорганизмов, чем из других насекомых, живущих в древесине.

Действительно, сильная редукция или практически полное отсутствие ротового аппарата и относительно слабая подвижность личинок клюзиидного комплекса не сочетаются с активностью личинок при добывании пищи и не соответствуют поведению хищных форм. Обитание в сильно увлажненном субстрате позволяет предполагать возможность внекишечного пищеварения и участие при этом личинок в разжижении субстрата. Внекишечное пищеварение дает возможность широко трактовать диетические связи личинок как сапрофагию с элементами ксиломицетофагии, микофагии и некрофагии.

Небольшой клюзиидный комплекс двукрылых с семействами Clusiidae, Synneuridae, Canthyloscelidae и Limoniidae (род *Elephantomyia*) — своеобразная по морфологическим и экологическим признакам группа, четко обособленная от остальных двукрылых.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИПЭЭ РАН № FFER-2024-0018.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьев Д. П. 1968. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 277 с.
- Грачев В. Г. 1992. Сем. Eucnemidae. В кн. П. А. Лер (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР в шести томах. Том 3. Жесткокрылые, или жуки. Часть 2. СПб.: Наука, С.-Петербургское отделение, с. 12–19.
- Зайцев А. И. 1994. Грибные комары фауны России и сопредельных регионов. Ч. 1. М.: Наука, 287 с.
- Кривошеина Н. П. 1975а. Ксилофильные двукрылые — обитатели коры и древесины липы амурской на последовательных стадиях ее разрушения. Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 43–49.
- Кривошеина Н. П. 1975б. Обзор двукрылых насекомых, обитающих в коре и древесине разлагающихся стволов чозении. Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 63–69.
- Кривошеина Н. П. 2009. Морфологическая характеристика личинок болотниц рода *Epiphragma* (Diptera, Limoniidae). Зоологический журнал **88** (4): 454–464.
- Кривошеина Н. П. 2010. Новые сведения по экологии и морфологии ксилобионтных личинок болотниц рода *Elephantomyia* Ost.-Sack. (Diptera, Limoniidae). Энтомологическое обозрение **89** (2): 459–472.

- Кривошеина Н. П., Зайцев А. И. 1980. Личинки двукрылых семейства *Ditomyiidae* (Diptera, Nematocera) фауны СССР. Зоологический журнал **59** (4): 546–557.
- Кривошеина Н. П., Кривошеина М. Г. 2011. Определитель наземных личинок комаров-болотниц (Diptera, Limoniidae и Pediciidae) России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 294 с.
- Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М. 1967. Определитель личинок двукрылых насекомых — обитателей древесины. М.: Наука, 367 с.
- Мамаев Б. М. 1968. Новые длинноусые двукрылые фауны СССР (Diptera, Axymyiidae, Mycetobiidae, Sciariidae, Cecidomyiidae). Энтомологическое обозрение **47** (3): 605–616.
- Мамаев Б. М. 1974. Новые виды пятнокрылок (Diptera, Clusiidae) из Южного Приморья. В кн.: Ф. Н. Правдин (ред.). Насекомые — разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, с. 111–115.
- Мамаев Б. М. 1975а. Некоторые закономерности заселения древоядными насекомыми березы желтой и березы маньчжурской. Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 81–88.
- Мамаев Б. М. 1975б. Сравнительная характеристика энтомокомплексов, слагающихся в древесине черемухи азиатской в Южном Приморье. Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 58–62.
- Мамаев Б. М. 1977. Биология насекомых — разрушителей древесины. Под общей редакцией Л. П. Познанина. М.: ВИНТИ, 215 с. (Итоги науки и техники. Серия «Энтомология». Том 3).
- Мамаев Б. М. 1987. Новые и малоизвестные виды мух-пятнокрылок Дальнего Востока (Diptera, Clusiidae). В кн.: П. А. Лер, Е. В. Канюкова (ред.). Таксономия насекомых Сибири и Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 112–115.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П. 1966. Новые данные по систематике и биологии длинноусых двукрылых сем. *Axymyiidae* (Diptera). Энтомологическое обозрение **45** (1): 168–180.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П. 1969. Новые данные по морфологии и экологии длинноусых двукрылых из сем. *Hyperoscelididae* (Diptera, Nematocera). Энтомологическое обозрение **48** (4): 933–942.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П., Потоцкая В. А. 1977. Определитель личинок хищных насекомых — энтомофагов стволовых вредителей. М.: Наука, 392 с.
- Михайлов Н. В., Казаринов А. П. 1969. Больше-Хехцирский заповедник. В кн.: А. Г. Банников (ред.). Заповедники Советского Союза. М.: Колос, с. 237–239.
- Панкратов А. Г. 1969. Заповедник «Кедровая Падь». В кн.: А. Г. Банников (ред.). Заповедники Советского Союза. М.: Колос, с. 247–254.
- Штакельберг А. А. 1955. Новые виды мух группы *Acalyptrata* (Diptera) из Ленинградской области. Труды Зоологического института АН СССР, т. 18, с. 328–333.
- Bangerter H. 1934. Mücken-Metamorphosen. 6. Konowia **13**: 264–272.
- Beuk P. L. Th. 2002. Family Clusiidae. In: P. L. Th. Beuk (ed.). Checklist of the Diptera of the Netherlands. Utrecht: KNNV Uitgeverij, p. 271.
- Choi J., Kim D., Shin S. 2023. First records of *Clusia* Haliday and *Clusiodes* Coquillett (Diptera: Clusiidae) from Korea. Journal of Asia-Pacific Entomology **26** (1): 102028.
<https://doi.org/10.1016/j.aspen.2022.102028>
- Frey R. 1960. Studien über indoaustralische Clusiiden (Dipt.) nebst Katalog der Clusiiden. Commentationes Biologicae **22** (1): 1–31.
- Hennig W. 1968. Die Larvenformen der Dipteren. 3. Teil. Berlin: Akademie-Verlag, 628 p.
- Kazerani F., Beuk P., Farashiani M. E., Kiasari Sh. M. 2020. First records of the rare family Clusiidae (Diptera, Opomyzoidea) from Iran. Zoodiversity **54** (1): 31–34.
<http://dx.doi.org/10.15407/zoo2020.01.031>
- Lonsdale O. 2017. World catalogue of the druid flies (Diptera: Schizophora: Clusiidae). Zootaxa **4333** (1): 1–85.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4333.1.1>
- Mamaev B. M., Krivosheina N. P. 1986a. Family Synneuridae. In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 4. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 311.
- Mamaev B. M., Krivosheina N. P. 1986b. Family Canthyloscelidae. In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 4. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 311–312.
- Marshall S. A. 2012. Flies: the Natural History and Diversity of Diptera. Richmond Hill: Firefly Books, 616 p.
- Plachter H. 1979. Zur Kenntnis der präimaginal Stadien der Pilzmücken (Diptera, Mycetophiloidea). 1. Gespinstbau. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere **101**: 168–266.
- Roháček J. 2012. The fauna of the opomyzoid families Clusiidae, Acarthophthalmidae, Anthomyzidae, Opomyzidae, Stenomericidae, Periscelididae, Asteiidae (Diptera) in the Gemer area (Central Slovakia). Acta Musei Silesiae Scientiae Naturales **61** (2): 97–112.
<https://doi.org/10.2478/v10210-012-0011-5>

- Roháček J., Andrade R., Concalves A. R., Almeida J. M. 2016. New records of Micropezidae, Clusiidae and Perisclididae (Diptera: Acalyptrata) from Portugal. *Acta Musei Silesiae Scientiae Naturales* **65** (2): 153–166. <http://dx.doi.org/10.1515/cszma-2016-0020>
- Rotheray G., Gilbert F. 1999. Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zoological Journal of the Linnean Society* **127**: 1–112.
- Rotheray G. E., Hancock G., Hewitt S., Horsfield D., MacGowan I., Robertson D., Watt K. 2001. The biodiversity and conservation of saproxylic Diptera in Scotland. *Journal of Insect Conservation* **5** (2): 77–85.
- Rotheray G. E., Horsfield D. 2013. Development sites and early stages of eleven species of Clusiidae (Diptera) occurring in Europe. *Zootaxa* **3619** (4): 401–427. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3619.4.1>
- Sabrosky C. W., Steyskal G. C. 1974. The genus *Sobarocephala* (Diptera: Clusiidae) in America north of Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* **67**: 371–385.
- Sasakawa M. 1964. Descriptions of the new species of Clusiidae from Japan (Diptera). *Transactions of the Kyoto Entomological Society* **22** (2): 13–16.
- Sasakawa M. 1977. Family Clusiidae. In: M. D. Delfinado, D. E. Hardy (eds). *A Catalog of the Diptera of the Oriental Region. Vol. 3. Suborder Cyclorrhapha (excluding Division Aschiza)*. Honolulu: The University of Hawaii Press, p. 234–239.
- Sasakawa M. 1998. Family Clusiidae. In: L. Papp, B. Darvas (eds). *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol. 3. Higher Brachycera*. Budapest: Science Herald, p. 219–225.
- Shen Sh., Zhu Y., Liu Ch., Yang D., Xi Y. 2023. First records of the druid fly genus *Clusia* Haliday, 1838 (Diptera, Clusiidae), with two new species from China. *Zootaxa* **5257** (1): 123–130. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5257.1.9>
- Smith K. G. V. 1950. The puparium of *Clusia flava* Mg. (Diptera, Clusiidae). *Entomologist's Monthly Magazine* **86**: 53.
- Soós Á. 1984. Family Clusiidae (Heteroneuridae). In: Á. Soós, L. Papp (eds). *Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 10. Clusiidae–Chloropidae*. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 11–14.
- Teskey H. J. 1976. Diptera larvae associated with trees in North America. *Memoirs of Entomological Society of Canada* **100**: 1–53.
- Teskey H. J. 1981. Key to families — larvae. Chapter 5. In: J. F. McAlpine et al. (eds). *Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Agriculture Canada Research Branch, Monograph No 27*, p. 125–147.
- Ulyshen M. D. 2018. Chapter 5. Saproxylic Diptera. In: M. D. Ulyshen (ed.). *Saproxylic Insects. Zoological Monographs. Vol. 1*. Luxembourg: Springer, p. 167–192. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_5

ECOLOGY OF THE LARVAE OF XYLOPHILIC DRUID FLIES (DIPTERA, CLUSIIDAE)

N. P. Krivosheina

Key words: Diptera, Clusiidae, larvae, community, biotopic associations.

SUMMARY

For the first time, the biotopic associations of xylophilic druid fly larvae (Diptera: Clusiidae) with decaying wood, habitat conditions in wood, and trophic associations have been described. The features of the formation of the clusiid community and its composition are considered. For the first time, detailed information is provided about the species of insects (Coleoptera, Diptera) co-occurring with the clusiids in rotten wood.