

**НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О САПРОФАГИИ ЛИЧИНОК
АКАЛИПТРАТНЫХ КОРОТКОУСЫХ ДВУКРЫЛЫХ
(DIPTERA, BRACHYCERA, ACALYPTRATAE) СРЕДНЕГО
ПОДОНЬЯ. I. НАДСЕМЕЙСТВА PLATYPEZOIDEA,
SYRPHOIDEA, NERIOIDEA, DIOPSOIDEA, TEPHRITOIDEA,
LAUXANIOIDEA И SCIOMYZOIDEA**

Н. Ю. Пантелеева, С. П. Гапонов

Воронежский государственный университет

Поступила в редакцию 20.02.2015 г.

Аннотация. Статья посвящена изучению трофических связей преимагинальных стадий развития некоторых надсемейств короткоусых двукрылых, обитающих на территории Среднего Подонья. Результаты пятнадцатилетних исследований авторов позволили впервые для региона обобщить сведения о трофике 14 семейств короткоусых двукрылых, личинки которых являются сапрофагами, подтвердить и расширить спектр известных кормовых субстратов для личинок из 10 семейств, а для 4 семейств установить новые трофические связи личинок.

Ключевые слова: Platypezoidea, Syrphoidea, Nerioidae, Diopsoidea, Tephritoidea, Lauxanioidea, трофика личинок, Среднее Подонье

Abstract. Trophic relations of immature stages of some Superfamilies of brachyceran flies were studied in Russian Middle Podonye.

Saprophagous feeding habits of larvae were discussed

Key words: Platypezoidea, Syrphoidea, Nerioidae, Diopsoidea, Tephritoidea, Lauxanioidea, larval feeding habit, Middle Podonye.

Сапрофагия на личиночной стадии развития свойственна значительному числу видов двукрылых насекомых, а их видовое разнообразие и численность в самых разных биоценозах определяют роль и значение этого типа питания в круговоротах вещества и энергии [1]. Способность питаться трупами, пометом, перегнивающими растительными остатками, включая отмершую древесину, материалом подстилки гнезд птиц и нор млекопитающих, бродящими соками, жидкими фекалиями, отмершими плодовыми телами грибов и другими разлагающимися органическими субстратами стала одним из факторов освоения разнообразных экологических ниш и процветания двукрылых насекомых в современной фауне планеты. Широкая неспециализированная сапрофагия рассматривается в качестве исходного способа питания личинок двукрылых [2], ставше-

го предпосылкой к появлению иных трофических адаптаций.

Несмотря на то, что для значительного числа двукрылых известны субстраты, в которых осуществляется развитие преимагинальных стадий, вопросы развития трофических связей, включая сапрофагию, требуют изучения или уточнения. В Среднем Подонье проводились исследования личиночного развития в ряде родов из многих семейств двукрылых [3,4,5,6,7], однако, до настоящего времени не было сделано обобщений о способах питания личинок короткоусых двукрылых для региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Используя эксперименты в природных и лабораторных условиях с применением садков и изоляторов с естественными субстратами, нам удалось уточнить, дополнить и обобщить данные по трофике личинок короткоусых двукрылых Сред-

него Подонья. В статье приведены материалы по выводу имаго короткоусых двукрылых, полученные авторами за последние 15 лет.

Выведение имаго двукрылых из кормовых субстратов представляет собой долгий и далеко не всегда эффективный процесс. Это в полной мере относится к сапрофагам, т.к. кормовой субстрат личинок в изоляторах загнивает, забраживает или высыхает, что приводит к гибели личинок, особенно младших возрастов. В некоторых случаях оказывается невозможным сделать вывод о том, чем точно питались личинки (например, в отмирающей древесине они могли потреблять или еще живые, или уже мертвые ткани, или грибы, или микрофлору и т.п.).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для 14 семейств, принадлежащих к семи надсемействам короткоусых двукрылых, получены новые данные по трофическим связям личинок, позволяющие отнести их к сапрофагам. Наши материалы не только частично подтверждают данные других авторов, но и расширяют сведения о питании личинок короткоусых двукрылых, являясь по сути первым обобщением данных о трофических связях преимагинальных стадий исследуемых групп.

К группе широких сапрофагов мы отнесли короткоусых двукрылых, личинки которых используют разнообразный кормовой субстрат в комплексе – подгнивающую лесную подстилку, влажную степную и луговую ветошь (чаще многолетнюю), разлагающиеся плодовые тела макромицетов, отмершие побеги злаков и осоковых, стоящие в стерне и полеглие на землю, гнездовой материал разных видов птиц, помет коров, кабанов и лошадей, фекалии человека и собак, миазы, трупы разных животных, детрит и некоторые другие (табл. 1).

Надсемейство *Platypezoidea*

Семейство *Platypezidae*

Личинки *Melanderomyia* (Opetiinae) [8], *Platypeziniinae* и *Platypezinae* развиваются в грибах, питаются мицелием, в том числе и под корой деревьев [9,10,11,12].

Из перезревших плодовых тел *Baletus* sp. и *Xerocomus badius* выведены *Agathomyia viduella* (Zetterstedt, 1838) и *Polyporivora boletina* (Fallen, 1815), что подтверждает литературные данные [4,7,11].

Семейство *Phoridae*

Личинки многих форид являются сапрофагами в разнообразных гниющих органических

остатках, таких как трупы позвоночных и беспозвоночных животных [13,14], помет [13,14,15], растительные остатки, плодовые тела грибов [14]. Однако Дисней [13] указывает, что подобная среда развития свойственна лишь немногим группам, в то время как большинство форид специализировано в таких направлениях, как паразитизм или хищничество на насекомых, пауках, яйцах моллюсков, а также сожительство с общественными насекомыми (особенно с муравьями и термитами).

Нами получены выведением *Chonocephalus* sp. (из древесной трухи), *Megaselia rufipes* (Meigen, 1804) (из гнилых груш, растительного мусора, навоза кабана, мертвого моллюска *Planorbis*, гниющего мяса, норы ласточки-береговушки), *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) (из гниющего мяса, трупа крысы, трупа воробья, компостной кучи), *Conicera similis* (Haliday, 1833) и *Dohrniphora cornuta* (Bigot in de la Sagra, 1857) (из перезревшего плодового тела *Russula* sp. [4,7]. Расширен спектр известных ранее трофических связей личинок: разлагающаяся органика, трупы, коконы пауков, моллюски.

Семейство *Lonchopteridae*

Личинки обычно развиваются в гниющем листовом опаде или других разлагающихся растительных субстратах, под упавшими деревьями, под корнями водных растений, в детрите на лугах [16]. Отмечено, что личинки предпочитают относительно сухой субстрат, но находящийся во влажной среде. Возможно, личинки питаются микроорганизмами, спорами грибов, клетками водорослей, пылью, гифами грибов и раковинными амебами на поверхности субстрата [16].

Мухи семейства *Lonchopteridae* (*Lonchoptera bifurcata* (Fallen, 1810)) выведены из растительного опада (луговая ветошь) [6], что подтверждает мнение других авторов [4,17].

Надсемейство *Syrphoidea*

1. Семейство *Syrphidae*

Личинки почти всех *Syrphinae* являются хищниками тлей и некоторых других равнокрылых, в то время как личинки большинства *Milesiinae* (кроме *Pipizini*) - сапрофагами, чаще всего развивающимися в содержащих органику жидкостях, древесных дуплах, трещинах, разлагающейся древесине (по-видимому, это исходный субстрат для развития сирфид) [18,19], навозе [20]. Личинки *Pipizini* питаются тлями, а *Microdontinae* чаще всего обитают в гнездах муравьев и питаются остатками их пищи, частицами мусора и т.п.

Представители нескольких родов мух семейства Syrphidae были выведены из свежего коровьего навоза (*Rhingia campestris* Meigen, 1822, *Eristalis* sp., *Syritta* sp.), из дупла мертвой осины (*Mallota fuciformis* (Fabricius, 1794)), из под коры отмирающей ивы (*Anasimyia femorata* Simic, 1987), из стоячей лужи - *Neoascia podagrica* (Fabricius, 1775), *Lejogaster metallina* (Fabricius, 1781), *Eristalinus sepulchralis* (Linnaeus, 1758), *E. aeneus* (Scopoli, 1763); *Sericomyia* sp. выведена из торфа, а *Cheilosia* sp. и *Brachypalpus* sp. – из гниющей древесины. Полученные данные расширяют наши представления о питании личинок-сапрофагов в этом семействе.

Надсемейство Neriioidea

1. Семейство Micropezidae

По-видимому, личинки большинства видов семейства Micropezidae развиваются в помете, навозе, почве с гниющими растительными и животными остатками, коре отмирающих деревьев; некоторые - фитофаги или мицетофаги [2,21,22,23].

Муhy семейства Micropezidae, принадлежащие к двум родам: *Micropeza* (*M. corrigiolata* (Linnaeus, 1767)) и *Calobata* (*C. petronella* (Linnaeus, 1761)) выведены из коровьего навоза и компостной кучи [4].

Надсемейство Diopsoidea

Таблица 1.

Трофические связи личинок-сапрофагов некоторых семейств короткоусых двукрылых в регионе

Характер трофической специализации	Семейства, подсемейства, трибы, рода, виды
Норы птиц и млекопитающих	Phoridae: <i>Megaselia rufipes</i> (Meigen, 1804); Piophilidae: <i>Piophila foveolata</i> Meigen, 1826; Sepsidae: <i>Nemopoda nitidula</i> (Fallen, 1820), <i>Sepsis cynipsea</i> (Linnaeus, 1758), <i>S. flavimana</i> Meigen, 1826
Трупы моллюсков	Phoridae: <i>Megaselia rufipes</i> (Meigen, 1804); Sciomyzidae: <i>Colobaea punctata</i> (Lundbeck, 1923), <i>Elgiva divisa</i> (Loew, 1845), <i>Pherbellia</i> sp., <i>Tetanocera robusta</i> Loew, 1847
Трупы позвоночных	Dryomyzidae: <i>Dryomyza flaveola</i> (Fabricius, 1794); Phoridae: <i>Megaselia rufipes</i> (Meigen, 1804), <i>M. scalaris</i> (Loew, 1866)
Грибы (перезревшие плодовые тела)	Phoridae: <i>Conicera similis</i> (Haliday, 1833), <i>Dohniphora cornuta</i> (Bigot in de la Sagra, 1857); Platypyzidae: <i>Agathomyia viduella</i> (Zetterstedt, 1838), <i>Polyporivora boletina</i> (Fallen, 1815); Psilidae: <i>Chamaepsila nigricornis</i> (Meigen, 1826)
Помет, навоз	Dryomyzidae: <i>Dryomyza flaveola</i> (Fabricius, 1794); Micropezidae: <i>Calobata petronella</i> (Linnaeus, 1761), <i>Micropeza corrigiolata</i> (Linnaeus, 1767); Phoridae: <i>Megaselia rufipes</i> (Meigen, 1804); Sepsidae: <i>Sepsis cynipsea</i> (Linnaeus, 1758), <i>S. flavimana</i> Meigen, 1826, <i>Sepsis punctum</i> (Fabricius, 1794), <i>Sepsis violacea</i> Meigen, 1826, <i>Themira putris</i> (Linnaeus, 1758); Syrphidae: <i>Eristalis</i> sp., <i>Rhingia campestris</i> Meigen, 1822, <i>Syritta</i> sp.
Гниющие растительные материалы	Lauxaniidae: <i>Lauxania cylindricornis</i> (Fabricius, 1794), <i>Lyciella L. pallidiventris</i> (Fallen, 1820), <i>L. platycephala</i> (Loew, 1847), <i>Minettia longipennis</i> (Fabricius, 1794); Lonchopteridae: <i>Lonchoptera bifurcata</i> (Fallen, 1810); Phoridae: <i>Megaselia rufipes</i> (Meigen, 1804), <i>M. scalaris</i> (Loew, 1866); Platystomatidae: <i>Platystoma rufipes</i> Meigen, 1826; Psilidae: <i>Chamaepsila obscuritarsis</i> (Loew, 1856), <i>Ch. nigra</i> (Fallen, 1820), <i>Ch. nigricornis</i> (Meigen, 1826), <i>Ch. rosae</i> (Fabricius, 1794); <i>Ch. rufa</i> (Meigen, 1826), <i>Psila fimetaria</i> (Linnaeus, 1761); Sepsidae: <i>Nemopoda nitidula</i> (Fallen, 1820), <i>Sepsis punctum</i> (Fabricius, 1794), <i>Themira minor</i> (Haliday, 1833); Ulidiidae: <i>Ceroxys urticae</i> (Linnaeus, 1758), <i>Meliera (Meliera) acuticornis</i> (Loew, 1854), <i>M. crassipennis</i> (Fabricius, 1794), <i>Otites nebulosa</i> (Latreille, 1811); <i>Ulidia erythrophthalma</i> Meigen, 1826
Труха дупел деревьев	Phoridae: <i>Chonocephalus</i> sp.; Syrphidae: <i>Mallota fuciformis</i> (Fabricius, 1794)
Мертвая и трухлявая древесина	Lonchaeidae: <i>Dasiops latifrons</i> (Meigen, 1826); Phoridae: <i>Chonocephalus</i> sp.; Syrphidae: <i>Anasimyia femorata</i> Simic, 1987, <i>Brachypalpus</i> sp., <i>Cheilosia</i> sp.
Торф болот	Syrphidae: <i>Sericomyia</i> sp.
Гниющие фрукты	Phoridae: <i>Megaselia rufipes</i> (Meigen, 1804)
Гниющие продукты белкового происхождения	Phoridae: <i>Megaselia rufipes</i> (Meigen, 1804), <i>M. scalaris</i> (Loew, 1866); Piophilidae: <i>Piophila casei</i> (Linnaeus, 1758)
Богатая перегноем почва	Ulidiidae: <i>Otites nebulosa</i> (Latreille, 1811), <i>Meliera (Meliera) acuticornis</i> (Loew, 1854); Sepsidae: <i>Sepsis punctum</i> (Fabricius, 1794)
Органические осадки в мелких стоячих водоемах (лужи)	Syrphidae: <i>Eristalinus aeneus</i> (Scopoli, 1763), <i>E. sepulchralis</i> (Linnaeus, 1758), <i>Lejogaster metallina</i> (Fabricius, 1781), <i>Neoascia podagrica</i> (Fabricius, 1775)

1. Семейство Psilidae

Муhy семейства Psilidae выведены из разнообразных субстратов, собранных в разных биотопах: из многолетней влажной растительной ветоши, собранной в лесу, на лугу и в степи - *Psila fimetaria* (Linnaeus, 1761), *Chamaepsila nigra* (Fallen, 1820), *Chamaepsila rosae* (Fabricius, 1794); из отмерших побегов *Alopecurus pratensis*, *Calamagrostis epigeios*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, собранных в луговых и степных биотопах - *Chamaepsila obscuritarsis* (Loew, 1856), *Ch. rufa* (Meigen, 1826), а кроме этого *Ch. nigricornis* (Meigen, 1826), выведена из разлагающихся плодовых тел *Amanita muscaria*, *Laetiporus sulphureus* [4,6,7]. Для личинок псилид установлены новые субстраты, в которых они развиваются, т.к. ранее было известно, что личиночная стадия проходит в разлагающихся плодовых телах грибов.

Надсемейство Tephritoidea

1. Семейство Lonchaeidae

Представители семейства Lonchaeidae развиваются в отмерших цветках, плодах, уже поврежденных фруктах и овощах [24], под корой мертвых и умерших деревьев, в разлагающейся древесине [25].

Имаго *Dasiops latifrons* (Meigen, 1826) выведены из гниющей древесины березы. Полученные материалы вывода личинок лонхийд уточняют ранее известные факты по развитию этих мух (разлагающаяся органика).

2. Семейство Ulidiidae

Имаго семейства Ulidiidae подсемейства Ulidiinae (*Ulidia erythrophthalma* Meigen, 1826) выведены из отмирающих побегов *Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, произрастающих в разнотравных степях и влажной степной ветоши [7].

Биология мух подсемейства Otitinae изучена слабо, но известно, что самым типичным субстратом для развития личинок являются гниющие растительные остатки, включая фрукты, остатки под корой деревьев, а также живые растительные ткани [26]; некоторыми используется навоз. Прimitивные отитиды являются сапрофагами, но с тенденцией к специализации личинок к конкретным видам разлагающихся остатков [27], а также к поражению живых тканей растений. Мухи из подсемейства Otitinae выводились из отмерших побегов *Alopecurus pratensis* L., собранных на опушках леса; из унавоженной почвы, растительного влажного мусора и компоста (*Otites nebulosa* (Latreille,

1811), *Melieria (Melieria) acuticornis* (Loew, 1854), *M. crassipennis* (Fabricius, 1794), *Ceroxys urticae* (Linnaeus, 1758) [4,7]. Полученные данные по трофике личинок отитид уточняют и расширяют список известных кормовых субстратов.

3. Семейство Platystomatidae

Взрослые мухы привлекаются разнообразными разлагающимися и дурно пахнущими субстратами (гниющим мясом, пометом, перезревшими фруктами, ранами на теле человека, потом, умершими моллюсками, забродившим вытекающим древесным соком). Среди платистоматид в целом наблюдается приуроченность к разлагающимся растительным остаткам, и, по-видимому, этот субстрат является исходным для их развития [23]. Некоторые виды переходят к питанию в вытекающем древесном соке и в ходах, проделанных другими насекомыми; прослеживается и тенденция к питанию живыми тканями насекомых и фитофагия, а именно в корневых клубеньках бобовых.

Имаго мух семейства Platystomatidae (*Platystoma rufipes* Meigen, 1826) выводились нами из гниющего растительного мусора, что подтверждает ранее известные данные.

4. Семейство Piophilidae

Представители подсемейства Piophilinae весьма разнообразны в питании и развитии личинок. Синантропный вид *Piophila casei* (Linnaeus 1758) повреждает сыр и ряд других продуктов, способен вызывать кишечные миазы у животных и человека. Ряд представителей подсемейства Neottiophilinae (*Neottiophilum sp.*) на стадии личинки развивается в гнездах птиц (в основном мелких воробьиных) [28], питаясь кровью птенцов и вызывая при высокой интенсивности инфицирования смерть хозяев. Некоторые виды развиваются в грибах, гнездах птиц, гниющей древесине и листве, трупах, мертвых моллюсках, фекалиях. Предпочитают гниющие белковые субстраты на поздних стадиях их деструкции (сухое мясо, кожа, кости, сухожилия, уже сильно разложенные и подсохшие) *Piophila megastigmata* McAlpine, 1978, *Prochyliza nigrimana* (Meigen, 1826), *Stearibia nigriceps* (Meigen, 1826), *Thyreolepida cinerea* Sack, 1939, *Centrophlebomyia furcata* (Fabricius, 1794), *Piophilosoma spp.*, *Thyreophora anthropophaga* (Robineau-Desvoidy, 1830). Многие пиофилиды, развивающиеся в трупах человека, могут иметь большое значение в судебной медицине при установлении времени смерти (личное сообщение Н.П.Кривошеиной).

Муши семейства Piophilidae были выведены из влажной вяленой рыбы, из мяса (*Piophila casei* (Linnaeus, 1758)), из трупов лося, ежа, землеройки (*Piophila foveolata* Meigen, 1826) [4], что в полной мере соответствует полученным ранее сведениям.

Надсемейство Lauxanioidea

1. Семейство Lauxaniidae

Некоторые представители семейства развиваются в грибах (ряд видов *Sapromyza*, *Lyciella*), в опавших листьях (*Homoneura*), причем чаще всего разлагающихся. Личинки обычно питаются снаружи листьев, хотя часто проникают в ткани листа и выгрызают их, становясь минерами; некоторые развиваются в скоплениях мусора. Относительно небольшое число видов способно развиваться в гнездах птиц, питаясь разлагающимся растительным материалом, причем для этих видов лауксаниид такое развитие специфично. Несколько видов были выведены из мертвой древесины, из коры и отмирающих шишек голосеменных. По-видимому, всем Lauxaniidae свойственна сапрофагия.

Нами имаго Lauxaniidae выводились из лесной подстилки, собранной в широколиственном лесу и из отмерших и подгнивающих побегов злаков *Dactylis glomerata*, *Elytrigia intermedia*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis* (*Lauxania cylindricornis* (Fabricius, 1794) и *Lyciella platycephala* (Loew, 1847)), из опавших листьев дуба и осины (*Lyciella pallidiventris* (Fallen, 1820) и *Minettia longipennis* (Fabricius, 1794)) [4,7], что подтверждает ранее обнаруженные трофические связи личинок этого семейства.

Надсемейство Sciomyzoidea

1. Семейство Dryomyzidae

Личинки *Dryomyza anilis* Falln развиваются в грибе *Phallus* [10], выводились из трупа фазана [29], а также из прокрученного мяса, мертвых насекомых и их личинок [30], *D. flaveola* F. - коровьего помета [31].

Имаго мух *Dryomyza flaveola* (Fabricius, 1794) выведены из коровьего помета, трупа землеройки, что не противоречит литературным данным: личинки развиваются в гниющих субстратах, включая навоз, трупы, гниющие грибы, мертвые моллюски, экскременты и т.п.

2. Семейство Sciomyzidae

Муши-сциомизиды на личиночной стадии являются паразитами или хищниками брюхоногих и двустворчатых моллюсков, некоторым свойственна сапрофагия в трупах моллюсков.

Муши семейства Sciomyzidae выводились из мертвых моллюсков: из *Planorbis vortex* выведены имаго *Colobaea punctata* (Lundbeck, 1923); из слизня *Limax* sp. – *Tetanocera robusta* Loew, 1847, из *Limnea stagnalis* – *Elgiva divisa* (Loew, 1845) и *Pherbellia* sp. Любые выведения из мертвых моллюсков представляют интерес, так как подтверждают ряд наблюдений о сапрофагии личинок некоторых родов сциомизид.

3. Семейство Sepsidae

Личинки большинства сепсид развиваются в навозе [16,32,33]: многие виды *Sepsis* и *Saltella* выводились из коровьего, конского и свиного помета. В человеческих фекалиях развиваются *Themira* spp., *Meroplius minutus* (Wiedemann, 1830), *Nemopoda nitidula* (Fallen, 1820) [34,35].

Имаго *Themira minor* (Haliday, 1833), *Nemopoda nitidula* (Fallen 1820), *Sepsis punctum* (Fabricius, 1794) были выведены из сырой лесной подстилки, собранной в смешанном лесу; из коровьего помета выведены *Sepsis violacea* Meigen, 1826, *S. punctum* (Fabricius, 1794), *S. cynipsea* (Linnaeus, 1758) *S. flavimana* Meigen, 1826, *Themira putris* (Linnaeus, 1758); из гнездового материала *Parus major*, *Ficedula hypoleuca*, *Hirundo urbica* выведены *Sepsis cynipsea* (Linnaeus, 1758); а из гнезд *Sturnus vulgaris*, *Sitta europea*, *Motacilla alba* - *Sepsis flavimana* Meigen, 1826; из гнездовой подстилки *Passer domesticus*, *Troglodytes troglodytes* выведена *Nemopoda nitidula* (Fallen, 1820) [4,5,6]. Наши данные расширили сведения о кормовых субстратах личинок сепсид и подтвердили ранее известные для них пищевые предпочтения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для региона обобщены сведения о трофике 14 семейств короткоусых двукрылых, личинки которых являются сапрофагами или, по крайней мере, обитают в сапробионтной среде и отмирающих тканях растений и грибов.

Анализ полученных авторами материалов и литературы показал, что исследования трофических связей преимагинальных стадий развития в 14 семействах короткоусых двукрылых позволили подтвердить и уточнить перечень кормовых субстратов для личинок из 10 семейств, а для 4 семейств установлены новые трофические связи личинок, что расширило спектр известных для них кормовых субстратов.

Обобщение авторских и литературных данных показывает, что совершенно недостаточно изучены трофические связи личинок короткоусых дву-

крылых надсемейств Platypezoidea, Syrphoidea, Nerioidae, Diopsoidea, Tephritoidea и Lauxanioidea, развивающиеся в трухлявой древесине, весьма ограничены сведения о личинках, развивающихся в трупах животных.

Дальнейшие исследования трофики преимагинальных стадий развития видов короткоусых двукрылых позволят проследить переходы к питанию личинок иными субстратами в рамках отдельного семейства или в зависимости от географической привязки и экологической обстановки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Нарчук Э.П. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран / Э.П. Нарчук. — СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 2003. — 250 с.
2. Ferrar P. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha / P. Ferrar // Entomograph. — 1987. — V. 8. — 478 pp.
3. Гапонов С.П. Круглошовные двукрылые (Diptera, Cyclorrhapha) в гнездах воробьиных птиц (Aves, Passeriformes) в Центральном Черноземье / С.П. Гапонов // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. — Санкт-Петербург, 1997. — С. 35-37.
4. Гапонов С.П. 2003. Морфология и эволюционные преобразования яиц двукрылых (Diptera) / С.П. Гапонов. — Воронеж: изд-во Воронежского государственного университета. — 316 с.
5. Гапонов С.П. К формированию синантропности у некоторых Sepsidae и Sphaeroceridae (Diptera) в Среднем Подонье / С.П. Гапонов, М.А. Сотникова // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии. Материалы III Международной научной конференции «Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова» 20 - 21 марта 2011 года. — Воронеж, 2011. — С. 104-112.
6. Пантелеева Н.Ю. Короткоусые двукрылые юго-западной части Усманского бора и их трофические связи / Н.Ю. Пантелеева // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. — Воронеж, 2001. — Вып. 15. — С. 54-62.
7. Пантелеева Н.Ю. Мицетофилоидный комплекс двукрылых (Diptera) Усманского бора Воронежской области / Н.Ю. Пантелеева, В.А. Загонова // Современные проблемы биоразнообразия: материалы Междунар. науч. конф. Воронеж, 12–13 ноября 2008 г. — Воронеж, 2009. — С. 298-304.
8. Кривошеина М.Г. Роль водной среды в становлении отряда двукрылых (Insecta: Diptera) / М.Г. Кривошеина // Русский энтомологический журнал. — 2005. — Т. 14, № 1. — С. 29 - 40.
9. Kessel E.L. A survey of the known larvae and puparia of Platypezidae, with a key to ten genera based on immature stages (Diptera) / E.L. Kessel, M.E. Buegler, P.M. Keyes // The Wasmann Journal of Biology. — 1973. — V. 31. — P. 233-261.
10. Buxton P.A. British Diptera associated with fungi. III. Flies all families reared from about 150 species of fungi / P.A. Buxton // Entomologist's Monthly Magazine. — 1960. — V. 96. — P. 61-94.
11. Chandler P.J. Associations with plants. Fungi. In.: Stubbs A., Chandler P.J. A Dipterist's Handbook / P.J. Chandler // Amat Enterprises. — 1978. — V. 15. — P. 199-211.
12. Chandler P.J. The flat-footed flies (Diptera: Opetiidae and Platypezidae) of Europe / P.J. Chandler // Fauna Entomologica Scandinavica. — 2001. — V. 36. — 276 s.
13. Disney R.H.L. Natural history notes on some British Phoridae (Diptera) with comments on a changing picture / R.H.L. Disney // Entomologist's Monthly Magazine. — 1979. — V. 30. — P. 141-150.
14. Disney R.H.C. Some scuttle flies (Dipt., Phoridae) from emergence traps over raspberry stools in Scotland / R.H.C. Disney, L.C. Gunn // Entomologist's Monthly Magazine. — 1980. — V. 115. — P. 23-25.
15. Disney R.H.L. Some soil-inhabiting scuttle flies (Dipt., Phoridae) / R.H.L. Disney // Entomologist's Monthly Magazine. — 1980. — V. 115. — P. 231-232.
16. Skidmore P. Some micro-habitats. Dung. In: Stubbs A., Chandler P. (eds.) A Dipterist's Handbook / P. Skidmore // Amat Enterprises. — 1978. — V. 15. — P. 73-79.
17. Jones M.H. Observations on the biology of *Lonchoptera lutea* Panzer (Diptera: Lonchopteridae) from cereal crops / M.H. Jones // Bulletin of Entomological Research. — 1979. — V. 69. — P. 637-643.
18. Perry I. Some micro-habitats. Dead wood and sap runs. In: Stubbs A., Chandler P. A Dipterist's Handbook / I. Perry, A.E. Stubbs // Amat Enterprises. — 1978. — V. 15. — P. 65-73.
19. Кривошеина Н.П. Филогенез и эволюционная экология двукрылых насекомых / Н.П. Кривошеина, А.И. Зайцев // Итоги науки и техники. ВИНТИ, серия энтомология, 1989. — 162 с.
20. Skidmore P. Notes on the Heleomyzidae of Lancashire and Cheshire, including records from other parts of north west England / P. Skidmore // Entomologist's Monthly Magazine. — 1962. — V. 95. — P. 193-198; 226-236.

21. Soos A. Family Micropezidae / A. Soos // Catalogue of Palearctic Diptera. V. 9. — Budapest: Akademiai Kiado, 1984. — P. 19-24.
22. Wallace J.B. The mature larva and pupa of *Calobatina geometroides* (Cresson) (Diptera: Micropezidae) / J.B. Wallace // Entomological News. — 1969. — V. 80. — P. 317-321.
23. Steyskal G.C. The genus *Poecilotrappera* Hendel (Diptera: Platystomatidae) / G.C. Steyskal // Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 1965. — V. 67. — P. 84-87.
24. Steyskal G.C. Two-winged flies of the genus *Dasiops* (Diptera: Lonchaeidae) attacking flowers or fruit of species of Passiflora (passion fruit, granadilla, curuba, etc.) / G.C. Steyskal // Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 1980. — V. 82. — P. 166-170.
25. Kovalev V.G. Lonchaeidae / Catalogue of Palearctic Diptera. V. 9. / V.G. Kovalev, G. Morge — Budapest: Akademiai Kiado, 1984. — P. 247-260.
26. Rivosecchi L. Contributo alla conoscenza degli Otitidi italiani (Diptera, Acalyptera, Otitidae) / L. Rivosecchi // Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia. — 1994. — V. 49, №. 3-4. — P. 75-117.
27. Allen E.J. Biology and immature stages of three species of Otitidae (Diptera) which have saprophagous larvae / E.J. Allen, B.A. Foote // Annals of the Entomological Society of America. — 1967. — V. 60. — P. 826-836.
28. Hutson A.M. Association with other animals and micro-organisms. Association with vertebrates, their nests, roosts and burrows. In.: Stubbs A., Chandler P. A Dipterist's Handbook / A.M. Hutson // Amat Enterprises. — 1978. — V. 15. — P. 143-151.
29. Smith K.G.V. The larva of *Dryomyza anilis* Fall. (Dipt., Dryomyzidae) with a tentative key for the separation of the larvae of some superficially allied families / K.G.V. Smith // Entomologist's Monthly Magazine. — 1981. — V. 116. — P. 167-170.
30. Barnes J.K. Biology and immature stages of *Dryomyza anilis* Fallen (Diptera, Dryomyzidae) / J.K. Barnes // Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 1984. — V.86. — P. 43-52.
31. Hinton H.E. The structure and function of the respiratory horns of the eggs of some flies / H.E. Hinton // Philosophical Transactions of the Royal Society. — 1960.— V. 243. — P.45-73.
32. Iwasa M. Studies on Sepsidae from Japan (Diptera). III. On the eleven species of eight genera Sepsis Fallen and Themira R.-D., with description of a new species / M. Iwasa // Kontyu. — 1984 a. — V. 52. — P. 296-308.
33. Iwasa M. Studies on the dung-breeding flies in Japan. III. The larvae of the genus *Myospila Rondani*, with remarks on some significant features in relation to feeding habits (Diptera, Muscidae) / M. Iwasa // Kontyu. — 1984 b. — V. 52. — P. 296-308.
34. Hennig W. Sepsidae. In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region. Vol. 5 / W. Hennig // Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1949. — S. 134-156.
35. Pont A.C. Sepsidae. Diptera Cyclorrhapha, Acalyptera/A.C.Pont//Handbooks for the Identification of British Insects. — 1979. — V. 10. — P. 1-35.

Воронежский государственный университет
Пантелеева Н. Ю., доцент кафедры экологии
и систематики беспозвоночных животных
E-mail: nupanteleeva@mail.ru

Гапонов С. П., профессор, заведующий кафедрой зоологии и паразитологии
E-mail: gaponov2003@mail.ru

Voronezh State University
Panteleeva N. J. — Associate Professor of the Dept.
of Systematic and Ecology of Invertebrates department
E-mail: nupanteleeva@mail.ru

Gaponov S. P. — Full Professor, Head of the
Dept. of Zoology and Parasitology
E-mail: gaponov2003@mail.ru