

**НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О САПРОФАГИИ ЛИЧИНОК
АКАЛИПТРАТНЫХ КОРОТКОУСЫХ ДВУКРЫЛЫХ
(DIPTERA, BRACHYCERA, ACALYPTRATAE) СРЕДНЕГО
ПОДОНЬЯ. II. НАДСЕМЕЙСТВА OROMYZOIDEA,
CHLOROROIDEA, CARNOIDEA,
SPHAEROCEROIDEA И EPHYDROIDEA**

Н. Ю. Пантелеева, С. П. Гапонов

Воронежский государственный университет

Поступила в редакцию 19.11.2015 г.

Аннотация. Статья посвящена изучению трофических связей преимагинальных стадий развития некоторых надсемейств короткоусых двукрылых, обитающих на территории Среднего Подонья. Результаты двадцатилетних исследований авторов позволили впервые для региона обобщить сведения об особенностях трофики личинок-сапрофагов из 11 семейств короткоусых двукрылых, подтвердить спектр кормовых субстратов для личинок двукрылых из 7 семейств, уточнены трофические связи личинок из 4 семейств и для 1 семейства выявлены новые трофические связи личинок.

Ключевые слова: Oromyzoidea, Chloropoidea, Carnoidea, Sphaeroceroidea и Ephydroidea, трофика личинок, Среднее Подонье

Abstract. Trophic preferences of immature stages of some Superfamilies of brachyceran flies were studied in Russian Middle Podonye. Saprophagous feeding habits of larvae were discussed

Keywords: Oromyzoidea, Chloropoidea, Carnoidea, Sphaeroceroidea И Ephydroidea, larval feeding habit, Middle Podonye.

Сапрофагия на личиночной стадии развития свойственна двукрылым из 11 семейств, принадлежащих к надсемействам Oromyzoidea, Carnoidea, Chloropoidea, Sphaeroceroidea, Ephydroidea. Органические субстраты растительного происхождения являются питательной средой для развития личинок мух из семейств Milichiidae, Chloropidae, Sphaeroceridae, Drosophilidae, Asteiidae и Anthomyzidae; в разлагающихся плодовых телах макромицет развиваются некоторые виды Anthomyzidae и Heleomyzidae, а в трухлявой мертвой древесине – Clusiidae. Богат состав сапрофагов, личинки которых обитают в подстилке гнезд и нор млекопитающих. Это представители семейств Carnidae, Milichiidae, Chiropteromyzidae, Heleomyzidae, Sphaeroceridae и Camillidae. Трофические связи личинок некоторых видов

Milichiidae и Sphaeroceridae связаны с разлагающимися трупами или навозом (пометом) млекопитающих. Личинки некоторых видов шароголовок предпочитают богатую перегноем почву, один из видов Heleomyzidae – болотный торф, а представители береговушек – ил на дне водоемов. Таким образом, спектр кормовых субстратов личинок – сапрофагов из рассматриваемых надсемейств весьма широк.

Анализ литературных данных по питанию личинок двукрылых из указанных надсемейств показал, что во многих случаях известна трофика личинок одного-двух видов мух из всего состава семейства, реже для представителей нескольких родов, и только для единичных семейств двукрылых были проведены относительно полные исследования трофики личинок [1]. Ранее нами были опубликованы сведения о сапрофагии личинок из 6 надсемейств акалиптральных круглошовных дву-

крылых [2]. Цель настоящего исследования состояла в обобщении разрозненных данных о способах питания личинок короткоусых двукрылых, принадлежащих к надсемействам *Opomyzoidea*, *Carnoidea*, *Chloropoidea*, *Sphaeroceroidea*, *Ephydroidea* для региона. В условиях Среднего Подонья проведены многолетние исследования по трофике личинок круглошовных двукрылых из 39 родов, принадлежащих к 11 семействам из указанных надсемейств [3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводился с использованием различных садков в естественных и экспериментальных условиях. В статье приведены материалы по выведению имаго короткоусых двукрылых, полученные авторами за последние 20 лет.

Авторы придерживаются системы короткоусых двукрылых, изложенных в работах Дж. Мак Алпайна [14,15].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для 11 семейств, принадлежащих к пяти надсемействам короткоусых двукрылых, получены новые или уточняющие данные по трофическим связям личинок, позволяющие отнести их к сапрофагам. Материалы статьи в некоторых случаях не только подтверждают данные других авторов для иных регионов, но и расширяют сведения о питании личинок короткоусых двукрылых, являясь первым обобщением данных о трофических связях преимагинальных стадий исследуемых групп.

К группе широких сапрофагов нами отнесены короткоусые двукрылые, личинки которых используют разнообразный кормовой субстрат в комплексе – гниющие растительные материалы, разлагающиеся фрукты и плодовые тела макромицетов, отмершие побеги злаков и осоковых, гнездовой материал разных видов птиц, помет коров, кабанов и лошадей, мертвую и трухлявую древесину, трупы разных животных, детрит и некоторые другие (табл. 1).

Надсемейство *Opomyzoidea*

1. Семейство *Clusiidae*

Муши семейства *Clusiidae* встречаются в увлажненных лесных биотопах, развиваются в отмирающей древесине, в том числе и находящейся на значительных стадиях деструкции [16,17]. Личинки имеют непрочный ротовой аппарат и питаются, по-видимому, микроорганизмами, обитающими в древесине. В регионе исследований имаго мух семейства *Clusiidae* (*Clusia flava* Mg.)

выведены из-под коры березы [4], что не противоречит литературным данным.

2. Семейство *Anthomyzidae*

Представители семейства на личиночной стадии известны как фитофаги или сапрофаги. Мухи этого семейства (род *Anthomyza*) были выведены из отмерших и отмирающих генеративных и вегетативных побегов злаков, собранных в лесных биотопах и в открытых ландшафтах: *Anthomyza dissors* Collin - из *Bromus squarrosus* и *Bromopsis inermis*; *Stiphrosoma sabulosum* Haliday - из *Elytrigia repens* и *E. intermedia*; *Anthomyza gracilis* Fallen - из *Bromopsis inermis*; *Anthomyza socculata* Ztt. - из *Melica altissima*. Кроме этого, антомизиды были выведены из разлагающихся плодовых тел базидиальных макромицетов: *Anthomyza dissors* Collin - из *Grifola frondosa*, *Clitocybe nebularis*, *Xerocomus badius* и *Fistulina hepatica*; *Stiphrosoma cingulatum* Haliday - из *Amanita muscaria*, *Boletus edulis*, *Leccinum scabrum*; *Fungomyza albimana* Mg. – из *Laetiporus sulphureus* и *Russula nigricans* [7,18]. Наши материалы уточняют литературные данные, ограниченные общими сведениями - отмирающие злаки и разлагающиеся плодовые тела грибов.

3. Семейство *Asteiidae*

Известно, что личинки астеид развиваются в разных, преимущественно отмерших и разлагающихся субстратах растительного происхождения: детрите, сухих стеблях тростника (*Leiomyza scotophagina* Fallen), головках хлопка, стеблях конопли; некоторые (*Leiomyza laevigata* Meigen, *L. dudai* Sabrosky) выводились из грибов [19], мертвой древесины, коры, стеблей отмерших растений (*Asteia montgomeryi* Hardy, *A. concinna* Mg.), из трухи в дуплах (*A. amoena* Mg.) [20,21]. В регионе исследований мухи семейства *Asteiidae* были выведены из растительных субстратов: *Asteia elegantula* Ztt. выведена из отмерших, но стоящих в стерне побегов *Agropyron cristatum*, собранных в степных биотопах [22] и *Asteia concinna* Mg. - из отмирающего ствола ивы *Salix fragilis* [23], что подтверждает литературные сведения.

Надсемейство *Carnoidea*

4. Семейство *Carnidae*

Семейство *Carnidae* - небольшое по объему семейства, распространенное в основном в Голарктике. Личинки карнид являются сапрофагами, но пищевой спектр может быть различным: поврежденные отмирающие побеги, подстилка гнезд птиц [24] и нор грызунов [25], навоз [26,27]. Личинки *Carnus hemapterus* Nitzsch в

Трофические связи личинок-сапрофагов 63 видов короткоусых двукрылых, принадлежащих к 11 семействам, обитающим в Среднем Подонье

Характер трофической специализации (субстраты)	Надсемейства, семейства, виды
Подстилка гнезд птиц и нор млекопитающих	Carnoidea: Carnidae: <i>Carnus hemapterus</i> Nitzsch, 1818; Milichiidae: Leptometopa niveipennis (Strobl, 1900); <i>Milichia</i> sp.; Sphaeroceroidea: Heleomyzidae: <i>Heleomyza</i> sp.1, <i>Heleomyza</i> sp.2, <i>Neossos nidicola</i> (Frey, 1930), <i>Suilla affinis</i> , <i>S. notate</i> , <i>Tephrochlamys rufiventris</i> ; Sphaeroceridae: <i>Coproica hirtula</i> (Rondani, 1880); <i>Leptocera</i> sp.; Ephydroidea: Camillidae: <i>Camilla glabra</i> (Fallen, 1823)
Трупы позвоночных	Carnoidea: Milichiidae: <i>Milichia ludens</i> (Wahlberg, 1847)
Перезревшие плодовые тела грибов	Opomyzoidea: Anthomyzidae: <i>Anthomyza dissors</i> Collin, 1944; <i>Fungomyza albimana</i> (Meigen, 1830); <i>Stiphrosoma cingulatum</i> (Haliday, 1855); Sphaeroceroidea: Heleomyzidae: <i>Suilla affinis</i> (Meigen, 1830)
Гниющие растительные материалы	Carnoidea: Milichiidae: <i>Madiza glabra</i> Fallen, 1820; Chloropoidea: Chloropidae: <i>Aphanotrigonum nigripes</i> (Zetterstedt, 1848); <i>A. trilineatum</i> (Meigen, 1830); <i>Incertella albipalpis</i> (Meigen, 1830); <i>Elachiptera cornuta</i> (Fallen, 1820); <i>E. diastema</i> Collin, 1946; <i>E. tuberculifera</i> (Corti, 1909); <i>Lasiosina cinctipes</i> (Meigen, 1830); <i>L. tanaitica</i> Panteleeva, 1988; <i>Polyodaspis sulcicollis</i> (Meigen, 1838); <i>Tricimba (Nartshukiella) cincta</i> (Meigen, 1830); Sphaeroceroidea: Sphaeroceridae: <i>Coproica ferruginata</i> (Stenhammar, 1855); <i>C. vagans</i> (Haliday, 1833); <i>Crumomyia glabrifrons</i> (Meigen, 1830); <i>Ischiolepta vaporariorum</i> (Haliday, 1836); <i>Leptocera caenosa</i> (Rondani, 1880); <i>L. nigra</i> Olivier, 1813; <i>Lotobia pallidiventris</i> (Meigen, 1830); <i>Lotophila atra</i> (Meigen, 1830); <i>Pteremis fenestralis</i> (Fallen, 1820); <i>Pseudocollinella septentrionalis</i> (Stenhammar, 1855); <i>Rachispoda cryptochaeta</i> (Duda, 1918); Ephydroidea: Drosophilidae: <i>Drosophila (Drosophila) histrio</i> Meigen, 1830; <i>D. (Drosophila) funebris</i> (Fabricius, 1787); <i>D. (Sophophora) melanogaster</i> Meigen, 1830; <i>D. (Drosophila) phalerata</i> Meigen, 1830; <i>Hirtodrosophila cameraria</i> (Haliday, 1833); <i>Gitona distigma</i> Meigen, 1830; <i>Phortica (Phortica) variegata</i> (Fallen, 1823); <i>Scaptomyza (Scaptomyza) griseola</i> (Zetterstedt, 1847); <i>S. (Scaptomyza) graminum</i> (Fallen, 1823); <i>S. (Parascaptomyza) pallida</i> (Zetterstedt, 1847)
Навоз, помет	Carnoidea: Milichiidae: <i>Madiza glabra</i> Fallen, 1820; Sphaeroceroidea: Sphaeroceridae: <i>Coproica hirtula</i> (Rondani, 1880); <i>C. lugubris</i> (Haliday, 1836); <i>C. vagans</i> (Haliday, 1833); <i>Crumomyia nitida</i> (Meigen, 1830); <i>Leptocera caenosa</i> (Rondani, 1880); <i>L. fontinalis</i> (Fallen, 1826)
Мертвая и трухлявая древесина	Opomyzoidea: Clusiidae: <i>Clusia flava</i> (Meigen, 1830)
Мертвые и отмирающие побеги травянистых растений	Opomyzoidea: Asteiidae: <i>Asteia (Asteia) concinna</i> Meigen, 1830; Anthomyzidae: <i>Anthomyza dissors</i> Collin, 1944; <i>A. gracilis</i> Fallen, 1823; <i>A. socculata</i> (Zetterstedt, 1847); <i>A. sp.</i> , <i>Stiphrosoma sabulosum</i> (Haliday, 1837)
Торф болот	Sphaeroceroidea: Heleomyzidae: <i>Heleomyza (Heleomyza) serrata</i> (Linnaeus, 1758)
Гниющие фрукты	Carnoidea: Milichiidae: <i>Desmometopa tarsale</i> Loew, 1866; Sphaeroceroidea: Sphaeroceridae: <i>Opacifrons coxata</i> (Stenhammar, 1855); <i>Thoracochaeta brachystoma</i> (Stenhammar, 1855); Ephydroidea: Drosophilidae: <i>Drosophila (Sophophora) melanogaster</i> Meigen, 1830; <i>Hirtodrosophila trivittata</i> (Strobl, 1893)
Богатая перегноем почва	Sphaeroceroidea: Sphaeroceridae: <i>Crumomyia pedestris</i> (Meigen, 1830)
Ил водоемов	Ephydroidea: Ephydriidae: <i>Psilopa marginella</i> Fallen, 1823; <i>Parydra</i> sp.

свем развитию связаны с птичьими гнездами, питаются органическим субстратом подстилки, здесь же развиваются пупарии, а вылупившиеся имаго нападают на птенцов и питаются выделениями их кожи и, вероятно, кровью [28]. Мухи этого семейства (*Carnus hemapterus* Nitzsch) в Среднем Подонье выведены из нор *Riparia riparia*, дупла *Dendrocopos* sp. и гнезда *Sturnus vulgaris* [3]. Полученные данные несколько расширяют представления о спектре трофических связей карнид.

5. Семейство Milichiidae

Семейство включает подсемейства Milichiinae и Madizinae, личинки которых являются сапрофагами, питаются органическими веществами и занимая различные ниши: влажные субстраты (разлагающаяся рыба, мертвые моллюски, куколки насекомых, гниющие растительные остатки, помет) и сухие субстраты (зерно, детрит в гнездах муравьев и птиц, древесный детрит, сухое гуано) [29,30,31]. Нами имаго милихийд были выведены из разных субстратов: *Madiza glabra* Mg. - из

перепревшей лесной подстилки, собранной в смешанном лесу и из коровьего навоза; *Desmometopa tarsale* Lw. - из разлагающихся фруктов; *Milichia ludens* Wahlberg – из трупа серой крысы, а *Milichia sp.* и *Leptometopa niveipennis* Strobl из гнезда *Parus major*. Выводной материал соответствует литературным данным по кормовым субстратам для личинок милихийд.

Надсемейство Chloropoidea

6. Семейство Chloropidae

Семейство Chloropidae включает 165 родов и представители 37 родов - неспециализированные сапрофаги, 9 - зоофаги, 60 - фитофаги (пищевая специализация личинок известна не для всех родов хлоропид) [32,33]. Неспециализированная сапрофагия получила широкое распространение у личинок в наиболее генерализованных грибах (Elachipterini, Botanobiini, Tricimbini, Incertellini (Oscinellinae), Mepachymerini (Chloropinae), Rhodesiellini (Rhodesiellinae) и была исходным типом питания. Э.П. Нарчук показывает, что в процессе эволюции хлоропиды-сапрофаги осваивали разнообразные местообитания. Это согласуется с частными данными других авторов [34,35]. Злаковые мухи из родов, в которых личинки являются сапрофагами, были выведены из разнообразных субстратов: из влажной лесной подстилки - *Elachiptera cornuta* Fll., *E. diastema* Collin, *E. tuberculifera* Corti; из луговой многолетней ветви - *Polyodaspis sulcicollis* Mg., *Lasiosina cincitipes* Mg.; из степной ветви и отмерших побегов злаков; стоящих в стерне, реже, полеглих на землю (*Agropyron cristatum*, *Arrhenatherum elatius*, *Briza media*, *Bromopsis inermis*, *Bromus squarrosus*, *Calamagrostis epigeios*, *Dactylis glomerata*, *Koeleria cristata*, *Festuca cretacea*, *F. rubra*, *F. vallesiaca*, *Elytrigia intermedia*, *E. repens*, *Leymus ramosus*, *Melica altissima*, *Phleum phleoides*, *Poa pratensis*, *Stipa capillata*, *S. pennata*, *S. pulcherrima*) выведены *Tricimba cincta* Mg., *Lasiosina tanaistica* Pan-teleeva, *Aphanotrigonum nigripes* Ztt., *A. trilineatum* Mg., *Incertella albipalpis* Mg. [11]. Полученные материалы подтверждают сапрофагию на личиночной стадии для указанных родов злаковых мух и уточняют конкретные трофические связи.

Надсемейство Sphaeroceroidae

7. Семейство Heleomyzidae

Хелеомизиды распространены во всех основных зоогеографических областях. Синантропные виды Heleomyzidae часто выплаживаются в уборных и других отхожих местах. Представители подсемейства Suilliinae (*Suilla*, *Allophyla*) развивают-

ся в грибах. Мухи из подсемейства Heleomyzinae чаще всего связаны с пометом, мусором или ассоциированы с норами, убежищами, местами ночевок млекопитающих и с гнездами птиц. Из птичьего гнезда и гниющего мусора была выведена *Oecothea fenestralis*. Виды рода *Heleomyza* используют в качестве субстрата для развития различные разлагающиеся органические материалы и могут отмечаться в туалетах, залежах гуано, гнездах морских птиц, фекалиях, норах животных, иногда в грибах [36,37,38]. С трупами и реже с грибами связаны виды рода *Neoleria* [36,38]. Виды рода *Pseudoleria* выводились из гнезд ласточки и нор мелких млекопитающих [39,40] и свиного помета [38]. Мухи семейства Heleomyzidae выведены нами из лесной подстилки, гнезд, плодовых тел базидиальных грибов. В частности, имаго *Heleomyza serrata* выведены из влажной лесной подстилки, собранной на границе заболоченностей в смешанных лесах, *Suillia affinis* – из плодового тела *Boletus sp.* [18], *Morpholeria sp.*, *Neossos nidicola*, *Suilla affinis*, *S. notata* и *Tephrochlamys rufiventris* – из гнезд воробьиных птиц (*Hirundo urbana*, *Motacilla alba*, *Muscicapa striata*, *Parus caeruleus*) [3,41].

8. Семейство Sphaeroceridae

Развитие личинок мух семейства Sphaeroceridae происходит в разнообразных разлагающихся органических субстратах [42,43,44,45,46,47,48]. Чаще всего для развития используется навоз. Одни виды используют любой помет, другие проявляют ту или иную степень специфичность в выборе навоза определенных животных [27]. Большинство сфероцерид предпочитает коровий помет, далее - конский [49]. Некоторые виды развиваются в сточных водах, канавах, фильтрах мочевины, туалетах [5,50]. Часто сфероцериды выводятся из скоплений разлагающихся листьев, травы, компоста, кожуры семян, картофеля, фруктов [51,52]. Ряд видов сфероцерид развивается в грибах, находящихся на поздних стадиях деградации [53]. Некоторые сфероцериды ассоциированы с норами млекопитающих, развиваясь в помете, гниющей подстилке, остатках пищи и даже в трупах [54]. Мухи семейства Sphaeroceridae выведены нами из опавших гнилых плодов *Malus sylvestris* и *Pyrus pyraster*, собранных в широколиственном лесу - *Thoracochaeta brachystoma* (Stenhammar) и *Opacifrons coxata* (Stenhammar); из лесной перегнившей подстилки - *Lotophila atra* (Mg.), *Crumomyia glabrifrons* Mg., *Coproica vagans* (Haliday); из влажной степной ве-

тоши - *Rachispoda cryptochaeta* (Duda), *Pteremis fenestralis* (Fll.), *Coproica ferruginata* (Stenhammar), *Pseudocollinella septentrionalis* (Stenhammar); из перегнивающей многолетней подстилки, собранной в лесных, луговых и степных биотопах - *Leptocera caenosa* (Rd.), *L. nigra* Olivier, *Lotobia pallidiventris* (Mg.), *Ischiolepta vaporariorum* (Haliday). Кроме этого *Coproica hirtula* (Rd.) выведена из гнездового материала *Parus major*, *Sturnus vulgaris* и из коровьего помета; *Coproica vagans* (Haliday), *C. lugubris* (Haliday), *Leptocera caenosa* (Rondani) и *L. fontinalis* (Fll). – из коровьего и кабаньего помета; *Crumomyia pedestris* (Mg). - из луговой почвы; *Crumomyia nitida* (Mg.) – из помета кабана, лошади [5,9,13], что в целом подтверждает ранее известные факты по питанию личинок шароусок.

Надсемейство Ephydroidea

9. Семейство Camillidae

Семейство Camillidae представлено одним родом - *Camilla* Haliday. Виды рода *Camilla* связаны с норами и убежищами мелких млекопитающих, развитие их протекает, по-видимому, в почве или подстилке нор. Нами имаго *Camillia glabra* Fll. выведены из пупария, собранного в норе *Citellus ruggmaeus* [55], что соответствует литературным данным.

10. Семейство Drosophilidae

Большинство дрозофилид выводится из бродящих субстратов. Возможно, обитание и сапрофагия в разлагающихся листьях были исходными для личинок семейства [56]. Далее в пределах семейства происходила специализация в различных направлениях, приведшая к освоению разнообразных экологических ниш (кора и стволы деревьев, разлагающиеся листья, цветки, лесная подстилка, вытекающие древесные соки и слизь и т.п.). Очень многие виды дрозофил на стадии личинки используют разнообразные плоды [57]. Дрозофилы, обитающие в лесах умеренных широт, развиваются в листьях, плодах, вытекающем древесном соке, грибах [58,59,60]. Мухи семейства Drosophilidae нами были выведены из многолетней влажной подстилки: из степной и луговой ветоши - *Drosophila histerio* Mg., *Scaptomyza griseola*; из лесной подстилки - *Drosophila funebris* F., *D. phalerata* Mg., *Hirtodrosophila cameraria* (Haliday), *Scaptomyza (Parascaptomyza) pallida* (Ztt.), *S. (Scaptomyza) griseola* (Ztt.), *S. graminum* Fll., *Sophophora melanogaster* Mg., *Gitona distigma* Mg. и *Phortica (Phortica) variegata* (Fll.) [13]. Кроме этого, *Sophophora melanogaster* Mg., *Hirtodrosoph-*

ila trivittata (Strobl) - из гнилых слив [5]. Литературные данные по трофике личинок дрозофилид для многих групп родов носят общий характер - разлагающаяся органика растительного происхождения без уточнения субстратов.

11. Семейство Ephydridae

Развитие эфидрид протекает в разнообразных субстратах, но преимущественно личинки обнаруживаются в условиях, тем или иным образом связанных с водой или влажными местообитаниями [61]. Личинки ряда видов обитают в грязи, иле, в прибрежной зоне или во временных водоемах, часто очень богатых органическими соединениями, питаются водорослями (особенно диатомовыми и одноклеточными зелеными), детритом, микроорганизмами [20,62, 63]. Известны Ephydridae, личинки которых обитают в сточных водах с высоким содержанием мочи - *Scatella fusca* Macquart [49], фекалиях - *Pseudohecamede abdominalis* Williston [62]. Некоторые виды эфидрид развиваются в мертвых моллюсках [64], трупах мелких животных [65], поврежденных кладках саранчовых [66], коконах пауков [67], скоплениях икры лягушек [68]. Имеются фитофаги [20]. Некоторые эфидриды выводились из гниющего растительного материала [61,63,69,70]. Нами мухи семейства Ephydridae выводились: из грязевого илистого грунта на берегу реки (*Psilopa marginella* Fll.), из ила на берегу озера (*Parydra* sp.), что соответствует сведениям из литературных источников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для региона обобщены, уточнены и дополнены сведения о трофике 11 семейств короткоусых двукрылых из надсемейств Oromyzoidea, Carnoidea, Chloropoidea и Sphaeroceroidea, личинки которых являются сапрофагами или, по крайней мере, обитают в сапробионтной среде и отмирающих тканях растений и грибов. Для Среднего Подонья подтвержден спектр кормовых субстратов для личинок двукрылых из 7 семейств, уточнены трофические связи личинок из 4 семейств и для 1 семейства выявлены новые трофические связи личинок.

Обобщение авторских и литературных данных показывает, что особое внимание при дальнейшем изучении трофических связей личинок короткоусых двукрылых указанных надсемейств в регионе должно быть уделено влажным и обводненным субстратам, а также личинкам мух, развивающихся в трухлявой древесине, в навозе и трупах животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Нарчук Э.П. Пути адаптивной дифференциации личинок высших двукрылых (Diptera, Cyclorrhapha) / Э.П. Нарчук // Журн. общ. биол. — 1981. — Т.42. — С. 381-390.
2. Пантелеева Н.Ю. Новые сведения о сапрофагии личинок акалитратных короткоусых двукрылых (Diptera, Brachycera. Acalyptratae) Среднего Подонья. I. Надсемейства Platyprezoidea, Syrphoidea, Neroidea, Diopsoidea, Tephritoidea, Lauxanioidea и Sciomyzoidea /Н.Ю. Пантелеева, С.П. Гапонов /Вестник Воронеж. гос. университета. Серия Химия, Биология, Фармация. — 2015. — № 3. — С. 78-84.
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. Морфология и эволюционные преобразования яиц двукрылых (Diptera) /С.П. Гапонов. — Воронеж, изд-во ВГУ, 2003. — 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 Международ. науч. конф. «Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова», 20 - 21 марта 2011 года. — Воронеж, 2011. — С. 104-112.
6. Труфанова Е.И. Биоэкология каллифорид Среднего Подонья / Е.И. Труфанова, Л.Н. Хицова. — Воронеж, изд-во ВГУ, 2001. — 170 с.
7. Пантелеева Н.Ю. К фауне и экологии мух антомизид (Diptera, Anthomyzidae) Центрального Черноземья /Н.Ю. Пантелеева //Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. — Воронеж, 1998. — Вып. 11. — С. 84-87.
8. 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.
9. Пантелеева Н.Ю. К фауне мух-шароусок (Diptera, Sphaeroceridae) Центрального Черноземья / Н.Ю. Пантелеева // Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Материалы 10 международ. науч.-практ. эколог. конф., Белгород, 15-18 сент. 2008 г. — Белгород, 2008. — С. 159-160.
10. Panteleeva N.Yu. On the family Anthomyzidae fauna (Diptera) of the Middle Don Region /N.Yu. Panteleeva//An International journal of Dipterological Reseach. — V. 21(1). — 2010. — S. 3-4.
11. Пантелеева Н.Ю. Новые данные по питанию личинок-фитосапрофагов злаковых мух (Diptera, Chloropidae) Среднего Дона /Н.Ю. Пантелеева //XIV съезд Русского энтомологического общества, Россия, Санкт-Петербург, 27 августа -1 сентября 2012 г. : материалы съезда. — Санкт-Петербург, 2012. — С. 335.
12. Panteleeva N.Yu. To the study of the fauna of family Drosophilidae (Diptera) on Middle Don Region /N.Yu. Panteleeva //An International journal of Dipterological Reseach. — 2013. — V. 24 (2). — P. 73-75.
13. Panteleeva N.Yu. To the study of the fauna of family Sphaeroceridae (Diptera) on Middle Don Region/N.Yu. Panteleeva //An International journal of Dipterological Reseach. — 2013. — V. 24 (2). — P. 85-90.
14. McAlpine J.F. Manual of Nearctic Diptera /McAlpine J.F. - Vol. 2. -Agriculture Canada Monograph. — 1987. — V. 28. — 1320 pp.
15. McAlpine J.F. Manual of Nearctic Diptera. /McAlpine J.F. — Vol. 3. — Agriculture Canada Monograph. — 1989. — V. 32. — 1331 pp.
16. Teskey H.J. Diptera larvae associated with trees in North America /H.J. Teskey //Memoirs of the Entomological Society of Canada. — 1976. — V. 100. — P. 1-53.
17. Perry I. Some micro-habitats. Dead wood and sap runs //I. Perry, A. Stubbs, P. Chandler //A Dipterist's Handbook Amateur Entomologist. — 1978. — V. 15. — P. 65-73.
18. Пантелеева Н.Ю. Мицетофилоидный комплекс двукрылых (Diptera) Усманского бора Воронежской области /Н.Ю. Пантелеева, В.А. Загонова //Современные проблемы биоразнообразия : материалы Международ. науч. конф. Воронеж, 12–13 ноября 2008 г. — Воронеж, 2009. — С. 298-304.
19. Нарчук Э.П. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран /Э.П. Нарчук. — Санкт-Петербург: изд-во ЗИН РАН, 2003. — 250 с.
20. Hardy D.E. Diptera: Cyclorrhapha III, Series Schizophora, Section Acalyptratae, exclusive of Family Drosophilidae /D.E. Hardy, M.D. Delfinado //Insects of Hawaii. — 1980. — V. 13. — P. 1-451.
21. Seguy E. Dipteres (Brachyceres) (Muscidae Acalyptratae et Scathophagidae) /E. Seguy //Faune de France. — 1934. — V. 28. — P. 1-832.
22. Пантелеева Н.Ю. К изученности короткоусых двукрылых насекомых (Diptera, Brachycera)

музея-заповедника «Дивногорье» /Н.Ю. Пантелеева //Современные проблемы энтомологии : Междунар. Вост.-Европ. энтомологический симпозиум, 18-21 нояб. 2011 г. : материалы конф. — Воронеж, 2011. — С. 100-103.

23. Гапонов С.П. Морфология поверхности яиц круглошовных двукрылых (Diptera, Cyclorrhapha) /С.П. Гапонов //Зоологический журнал. — 1999. — Т.78. — Вып. 4. — С. 466-473.

24. Henning W. Milichiidae et Carnidae In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region. /W. Henning //Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1937. — V. 6 (1). — S. 1-91.

25. Sabrosky C.W. Two new species of Milichiidae, with miscellaneous notes on the family (Diptera) /C.W. Sabrosky //Entomological News. - 1953. — V. 64. — P. 38-42.

26. Poorbaugh J.H. The insect inhabitants of undisturbed cattle droppings in northern California /J.H. Poorbaugh, V.R. Anderson, J.F. Burger //California Vector Views. — 1968. — V. 15, № 3. — P. 17-36.

27. Coffey M.D. Studies on the association of flies (Diptera) with dung in southeastern Washington /M.D. Coffey //Annals of the Entomological Society of America — 1966. — V. 59. — P. 207-218.

28. Grimaldi D. The bird flies, genus Carnus: Species revision, generic relationships, and a fossil Meoneura in amber (Diptera: Carnidae) /D. Grimaldi //American Museum Novitates — 1997. — № 3190. — P. 1-30.

29. Ferrar P. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha /P. Ferrar //Entomonograph. — 1987. — V. 8. — 478 pp.

30. Iwasa W. Taxonomy of milichiid-fly of Japan /W. Iwasa //Eisei dobutsu = Japanese Journal of Sanitary Zoology. — 1996. — V. 47, № 1, Suppl. — С. 66.

31. Deeming J.C. Some Milichiidae (Diptera, Cyclorrhapha) from the Canary Islands /J.C. Deeming, M. Baez //Entomologist's Monthly Magazine. — 1985. — V. 121. — P. 63-69.

32. Нарчук Э.П. 1987. Злаковые мухи (Diptera, Chloropidae). Их система, эволюция и связи с растениями /Э.П. Нарчук //Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Т. 136. — Л., 1987. — 279 с.

33. Nartshuk E.P. Larvae of grass flies (Chloropidae, Diptera): variety of habitats and food specialization /E.P. Nartshuk //Zoological journal. — 2014. — V. 93 (1). — P. 81-91 [English translation Entomological review. — 2014. — V. 94, № 4. — P. 514-525].

34. Schaefer C.W. 1979. Feeding habits and hosts of Calypttrata flies (Diptera: Brachycera: Cyclorrhapha) /C.W. Schaefer //Entomologia Generalis. — Stuttgart, 1979. — Bd. 5, №3. — S. 193-200.

35. Valley K.T. Foote - Larval feeding of certain Chloropidae /K.T. Valley & B.A. Wearsch //Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 1969. — V. 71, № 1. — P. 29-34.

36. 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.

37. Городков К.Б. Ревизия палеарктических видов рода *Leria* R.-D. (Diptera, Heleomyzidae) /К.Б. Городков //Энтомологическое обозрение. — 1962. — Т. 41. — С. 643-671.

38. Gill G.D. The heleomyzid flies of American north of Mexico (Diptera: Heleomyzidae) /G.D. Gill //Proceedings of the United States National Museum. — 1962. — V. 113. — P. 495-603.

39. Garnett W.B. Biology and immature stages of *Pseudoleria crassata* (Diptera: Heleomyzidae) /W.B. Garnett, B.A. Foote //Annals of the Entomological Society of America. — 1967. — V. 60. — P. 126-134.

40. Garnett W.B. Notes on the biology of certain heleomyzid flies of eastern North America (Diptera: Heleomyzidae) /W.B. Garnett, B.A. Foote //Journal of the Kansas Entomological Society. — 1966. — V. 39. — P. 552-555.

41. Гапонов С.П. Особенности экзохориона яиц двукрылых из семейства Heleomyzidae (Diptera) /С.П. Гапонов //Зоологический журнал. — 2004. — Т. 83, № 3. — С. 376-381.

42. Goddard W.H. The description of the puparia of fourteen British species of Sphaeroceridae (Borboridae, Diptera) /W.H. Goddard //Transactions Society of the British Entomological. — 1938. — V. 5. — P. 235-258.

43. Tenorio J.M. Taxonomic and biological studies of Hawaiian Sphaeroceridae (Diptera) /J.M. Tenorio //Proceedings of the Hawaiian Entomological Society. — 1968. — V. 20. — P. 169-212.

44. Hackman W. A review of the zoogeography and classification of the Sphaeroceridae (Borboridae, Diptera) /W. Hackman //Notulae Entomologicae — 1969. — V. 49. — P. 193-210.

45. Troger H. Uber die Sphaeroceridae-Fauna (Diptera) im Raum Obergurgl (Zentralalpen, Tirol): Faunistik, Taxonomie, Ekologie /H. Troger, J.

Rohacek //Beiträge zur Entomologie: Contributions to Entomology. — 1980. — V. 30. — P. 15-33.

46. Rohacek J. A monograph and re-classification of the previous genus *Limosina* Macquart (Diptera, Sphaeroceridae) of Europe. Part II. B. Systematic part //J. Rohacek //Beiträge zur Entomologie: Contributions to Entomology. — 1983 a. — V. 33. — P. 3-195.

47. Rohacek J. A monograph and re-classification of the previous genus *Limosina* Macquart (Diptera, Sphaeroceridae) of Europe. Part III. //J. Rohacek // Beiträger zur Entomologie: Contributions to Entomology. — 1983 b. — V. 33. — P. 203-255.

48. Marshall S.A., Rohacek J. A revision of the genus *Telomerina* Rohacek (Diptera, Sphaeroceridae) //S.A. Marshall, J. Rohacek //Systematic Entomology. — 1984. — V. 9. — P. 127-163.

49. Skidmore P. Some micro-habitats. Dung. In: Stubbs A., Chandler P. (eds.) /P. Skidmore //A Dipterist's Handbook. Amateur Entomologists' Society. — 1978. — V. 15. — P. 73-79.

50. Fredeen F.J. Borborids (Diptera: Sphaeroceridae) infesting sewage disposal tanks, with notes on the life cycle, behaviour and control of *Leptocera* (*Leptocera*) *caenosa* (Rondani) //F.J. Fredeen, M.E. Taylor //The Canadian Entomologist. — 1964. — V. 96. — P. 801-808.

51. Richards O.W. The Sphaeroceridae (= Borboridae or Cypselidae; Diptera, Cyclorrhapha) of the Australian Region //O.W. Richards //Australian Journal of Zoology Supplementary Series. — 1973. — V. 22. — P. 297-401.

52. Keen F.P. Cone and seed insects of western forest trees //F.P. Keen //Technical Bulletin of the U.S. Department of Agriculture. — 1958. — V. 1169. — P. 1-168.

53. Buxton P.A. British Diptera associated with fungi. 2. Diptera bred from myxomycetes //P.A. Buxton //Proceedings of the Royal Entomological Society. — London. — 1954. — V. 29. — P. 163-171.

54. Hutson A.M. Association with other animals and micro-organisms. Association with vertebrates, their nests, roosts and burrows //A.M. Hutson // In.: Stubbs A., Chandler P. A Dipterist's Handbook. Amateur Entomologists' Society. — 1978. — V. 15. — P. 143-151.

55. Гапонов С.П. Новые диптерологические находки в Центральном Черноземье и морфология яиц двукрылых из семейств *Milichiidae*, *Camillidae*, *Clusiidae* и *Carnidae* (Diptera) //С.П. Гапонов //Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи. — Воронеж, 2000. — Вып. 13. — С. 47-51.

56. Throckmorton L.H. The phylogeny, ecology, and geography of *Drosophila* //Throckmorton L.H. // In.: King R.C. Handbook of Genetics. — 1975. — V. 3. Invertebrates of Genetic Interest. — Chapter 17. — P. 421-469.

57. Begon M. The relationships of *Drosophila obscura* Fallen and *D. subobscura* Collin to naturally-occurring fruits //M. Begon //Oecologia. — 1975. — V. 20. — P. 255-277.

58. Begon M. The feeding- and breeding-sites of *Drosophila obscura* Fallen and *D. subobscura* Collin //M. Begon, B. Shorrocks //Journal of Natural History. — 1978. — V.12. — P. 137-151.

59. Shorrocks B. A field study of the association between the stinkhorn *Phallus impudicus* Pers. And the British fungal-breeding *Drosophila* //B. Shorrocks, P. Charlesworth //Biological Journal of the Linnean Society. — 1982. — V. 17. — P. 307-318.

60. Kaneshiro K.Y. The Hawaiian *Drosophilidae*: Where do we go from here? //K.Y. Kaneshiro //20 Int. Congr. Entomol., Firenze, Aug. 25-31, 1996 : Proc. — Firenze, 1996. — C. 85.

61. Кривошеина М.Г. Роль водной среды в становлении отряда двукрылых (Insecta, Diptera) //М.Г. Кривошеина //Russian Entomological Journal. — 2005. — Т. 14 (1). — P. 29-40.

62. Runyan J.T. A comparative study of *Pseudohecamede* and *Allotrichoma* (Diptera: Ephydriidae) //J.T. Runyan, D.L. Deonier //In: Deonier. — 1979. — P. 123-137.

63. Busacca J.D. Biology and immature stages of two species of *Notiphila*, with notes on other shore flies occurring in cattail marshes (Diptera: Ephydriidae) //J.D. Busacca, B.A. Foote //Annals of the Entomological Society of America. — 1978. — V. 71. — P. 457-466.

64. Disney R.H.L. A note of *Discomyza similis* Lamb (Diptera, Ephydriidae) and other flies reared from dead snails in Cameroon //R.H.L. Disney //The Entomologist's monthly magazine. — 1970. — V. 105. — P. 250-251.

65. Norrbom A.L. Four acalyptrate Diptera reared from dead horseshoe crab //A.L. Norrbom // Entomological News. — 1983. — V. 94. — P. 117-121.

66. Greathead D.J. A review of the insect enemies of *Acridoidea* (Orthoptera) //D.J. Greathead //Transactions of the Entomological Society of London. — 1963. - V. 139. — P. 437-517.

67. Foote B.A. Biology of *Trimerina madizans*, a predator of spider eggs (Diptera: Ephydriidae) //B.A. Foote //Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 1984. — V. 86. — P. 486-492.

Пантелеева Н. Ю., Гапонов С. П.

68. Villa J. «Frogflies» from Central and South America with notes on other organisms of the amphibian egg microhabitat /J. Villa //Brenesia. — 1980. — V. 17. — P. 49-67.

69. Williams F.X. Biological studies in Hawaiian water-loving insects. Part III. Diptera or flies. A. Ephydriidae and Anthomyiidae /F.X. Williams //

Proceedings of the Hawaii Entomological Society. — 1938. — V. 10. — P. 85-119.

70. Venkatesh M.G. Some observations on the biology of *Brachydeutera longipes* Hendel (Insecta: Diptera: Ephydriidae) /M.G. Venkatesh //Scientific Culture. — 1976. — V. 42. — P. 175-176.

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

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

*Voronezh State University
Panteleeva N. J., the docent of ecology and
systematics of invertebrates department
E-mail: nupanteleeva@mail.ru*

*Gaponov S. P., the professor of zoology and
parasitology department
E-mail: gaponov2003@mail.ru*