

28.681.89
184

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Н. В. ЛУКАШЕВА

КСИЛОФИЛЬНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

4826

ЛЕНИНГРАД

1987

Кавказский Государственный
Заповедник

USSR ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

N. V. Lukasheva

XYLOPHYLOUS DIPTERA OF THE NORTH-WEST CAUCASUS

Главный редактор:
директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

*Я. И. Старобогатов, В. В. Хлебович, Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский,
В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин,
С. Я. Цалолыхин*

Ответственный редактор — *Э. П. Нарчук*

Рецензенты:

В. Н. Танасийчук, В. Г. Ковалев

УДК 595.77(479)

В работе дан всесторонний анализ двукрылых — обитателей отмирающей древесины различных пород: сосны, пихты, ели, осины, бука, березы, клена, ольхи и дуба. Рассмотрены двукрылые 116 видов из 35 семейств, выделены специфические комплексы двукрылых, связанных с разными породами и различными частями и тканями стволов. Прослежены сукцессионные смены населения двукрылых в разлагающихся стволах сосны и осины.

К $\frac{2001060000 - 15}{055(02)3-87}$ Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1987

ВВЕДЕНИЕ

Разработка мероприятий по рациональному использованию лесных богатств предполагает исследование с наибольшей полнотой лесных биогеоценозов, состава и функционирования населяющих их сообществ организмов. Одним из основных компонентов и источников органического вещества в лесных ценозах является древесина. Она накапливается в лесах в процессе естественного отпада, в результате действия различных неблагоприятных климатических факторов (лавин, селей, ветровалов, буреломов, наводнений и т. д.) и деятельности человека. Разлагающиеся древесные остатки используются различными группами организмов как среда обитания. Основные разрушители древесины — грибы и различные группы беспозвоночных, среди которых доминирующую группу по численности и биомассе составляют насекомые. Производя механическое размельчение и разрыхление древесины, насекомые ускоряют процесс ее биохимического разложения и разрушения грибами и тем самым играют большую роль в процессах утилизации огромной массы органики.

Двукрылые представляют собой одну из постоянных, массовых и богатых видами групп насекомых-ксилобионтов. С разлагающейся корой и древесиной связано развитие почти 60 семейств отряда (Мамаев, 1977). Двукрылые заселяют кору и древесину отмерших или частично усохших деревьев, подверженных значительному разрушению грибами и жуками-ксилофагами, и играют существенную роль в ксилофильных сообществах. Личинки многих видов двукрылых, в особенности длинноусых, являются активными разрушителями древесины, непосредственно размельчающими и перерабатывающими ее (сем. Tipulidae, Limoniidae и др.). Для ряда видов разных семейств указано занесение в древесину спор грибов и бактерий (личинки *Mesaxymyia*, *Protaxymyia* (Ахумыиidae), *Temnostoma* (Syrrhidae) и др.) (Кривошеина, Мамаев, 1967). Личинки многих короткоусых двукрылых сами по себе перерабатывают незначительное количество субстрата но, нередко плотно заселяя его, разрыхляют механически и разжижают ферментами внекишечного пищеварения, тем самым облегчая другим организмам дальнейшее проникновение в толщу луба и древесины (Lonchaeidae, Milichiidae, Ulidiidae, Strongylophthalmyiidae и др.).

Большое значение имеют ксилофильные двукрылые-энтомофаги — хищники и паразиты стволовых вредителей. Многие авторы считают, что деятельность энтомофагов может в ряде случаев оказать решающее воздействие на процессы ограничения численности ксилофагов и указывают на большую роль двукрылых как хищников (Богданова, 1974; Зиновьев, 1957; Кривошеина, 1971; Morge, 1963). Изучение биологии хищных видов имеет значение с точки зрения разработки биологических методов борьбы с вредителями.

Несмотря на большую роль двукрылых в ксилофильных сообществах насекомых, многие вопросы, связанные с этой проблемой, остаются недостаточно изученными. Во многих регионах в значительной степени неполны сведения о видовом составе двукрылых-ксилобионтов. Более или менее обширные списки подкорных двукрылых приводятся в работах, посвященных энтомофагам короедов севера европейской части СССР, Сибири, Дальнего Востока, Брянской области, Прибалтики (Арефин, 1974; Богданова, 1971а; 1971б; 1974, 1975; Богданова, Коломиец, 1974; Валента, Якайтис, 1971, 1972; Гириц, 1965; 1969а; 1969б; Гусев, 1928; Козак, 1974; Коломиец, Богданова, 1973, 1980; Негробов, 1967, 1971, 1975; Харитонов, 1972; Ширская, 1961; Яновский, 1967, 1982). В ряде работ изучалось более подробно биология и значение отдельных видов хищников (Зиновьев, 1957; Огибин, 1974). В Западной Европе большое значение в изучении хищных видов двукрылых имели работы Морге (Morge, 1956, 1963, 1967), Хакмана (Hackman, 1956), Нуортева (Nuorteva, 1956, 1959, 1960, 1964, 1967), однако в этих работах приводятся сведения о двукрылых — обитателях населенных ходов короедов и некоторых других вредителей и не уделяется внимания двукрылым, обитающим на послекороедных стадиях разрушения коры. Кроме того, рассматриваются преимущественно хвойные породы.

Значительное количество работ, содержащих более полные сведения о ксилофильных двукрылых как энтомофагах, так и разрушителях коры и древесины, посвящено описанию комплексов насекомых ксилобионтов на отдельных древесных породах в южном Приморье и европейской части СССР или характеризует отдельные систематические группы двукрылых, развивающихся под корой и в древесине (Ковалев, 1972, 1973, 1974а, 1974б, 1974в, 1974г, 1975а, 1975б, 1976, 1978, 1981; Кривошеина, 1965, 1968, 1972а, 1972б, 1972в, 1973а, 1973б, 1974а, 1974б, 1974в, 1975а, 1975б, 1975в, 1975г, 1976, 1979, 1981; Кривошеина, Мамаев, 1972а, 1972б, 1982; Кривошеина, Компанцев, 1984; Мамаев, 1971а, 1971б, 1972а, 1972б, 1972в, 1972г, 1972д, 1974а, 1974б, 1975а, 1975б, 1975в, 1975г, 1975д; Мамаев, Кривошеина, 1966, 1969; Пряхина, Огибин, 1970).

Сведения по морфологии личинок, распространению и биологии значительного числа видов ксилофильных двукрылых содержатся в определителях Н. П. Кривошеиной и Б. М. Мамаева

(Кривошеина, Мамаев, 1967; Мамаев и др., 1977), в обобщающей сводке по биологии ксилофильных насекомых (Мамаев, 1977), отдельных статьях (Кривошеина, 1977; Кривошеина, Мамаев, 1973; Krivosheina, Mamaev, 1966 и др.).

Обобщая данные упомянутых публикаций, можно констатировать относительно высокую степень изученности комплексов двукрылых-ксилобионтов юга Дальнего Востока, Сибири, севера и центра европейской части СССР. Кавказ в этом отношении остается мало исследованным регионом. Из посвященных ему работ следует упомянуть ряд работ по изучению энтомофагов большого елового лубоеда в Грузии. В ходах этого вредителя отмечен ряд видов двукрылых (Берозашвили, 1968; Гаприндашвили и др., 1967; Кобахидзе и др., 1973). Как активные хищники короёда указаны виды *Lonchaea collini* Hackm.; *Medetera pallipes* Ztt. Энтомофагам короёдов Северного Кавказа посвящена монография и ряд статей Н. Б. Никитского (1978, 1980), в которых указываются хищные или сопутствующие короёдам виды двукрылых из семейств Lonchaeidae, Dolichopodidae, Pallopteridae, Asilidae, Stratiomyidae и некоторых других. Кроме того, в ряде работ содержатся описания новых ксилофильных видов или сведения по биологии представителей некоторых семейств по материалам с Северного Кавказа (Ковалев, 1973; Кривошеина, Мамаев, 1967; Мамаев, 1968; Мамаев и др., 1977; Рихтер, 1981). Однако специальных исследований фауны ксилофильных двукрылых Кавказа не проводилось, а сведения, содержащиеся в имеющихся публикациях, в значительной степени неполны, поэтому в качестве одной из основных задач, поставленных при подготовке книги, было подробное изучение видового состава ксилофильных двукрылых, встречающихся на территории Тебердинского заповедника, одного из типичных районов высокогорных лесов северо-западного Кавказа. Следует отметить, что фауна региона на не затронутой хозяйственной деятельностью человека заповедной территории представлена наиболее полно, а скопления древесины, образовавшиеся в результате схода лавин, являются очагами размножения стволовых вредителей и двукрылых-энтомофагов, также как и двукрылых — разрушителей древесины, что представило благоприятную возможность для изучения их деятельности в естественных условиях.

В работе использованы оригинальные материалы по двукрылым-ксилобионтам, собранные автором. В списке видов, помимо собственных наблюдений, приводятся известные литературные сведения по биологии видов. При характеристике некоторых семейств и географического распространения ряда видов использован «Определитель насекомых европейской части СССР», том 5 (1969, 1970). В случае использования других источников сделаны ссылки.

Первостепенное значение для выявления роли двукрылых — ксилобионтов в лесных биоценозах имеет всестороннее изучение их биоэкологии, в особенности пищевой специализации личинок. По этому вопросу в литературе имеется много данных, но они за-

частую противоречивы и недостаточно полны. Результаты исследований трофической специализации личинок ксилофильных двукрылых Теберды, рассмотренные в работе, содержат дополнительные сведения, которые могут иметь значение в оценке роли некоторых видов двукрылых в лесных экосистемах.

Интересным представляется исследование комплексов двукрылых, слагающихся на различных породах деревьев. Из изученных пород более или менее подробные сведения о видовом составе населяющих их двукрылых имелись лишь для осины и березы. Были исследованы также сукцессионные изменения комплексов двукрылых на сосне и осине. Работы подобного рода проводились при изучении всего комплекса насекомых, в котором двукрылым уделялось сравнительно мало внимания.

Автор глубоко благодарен д. б. н. Э. П. Нарчук и к. б. н. В. Г. Ковалеву, оказавшим большую помощь при подготовке книги, и искренне признателен специалистам по систематике отдельных групп двукрылых, консультациями которых пользовался в процессе обработки материала. Определение материалов по двукрылым провели следующие специалисты: Tipulidae, Limoniidae — Е. Н. Савченко (Институт зоологии АН УССР, Киев); Ceratopogonidae — Х. Я. Ремм (Тартуский университет, Тарту); Muscophilidae, Keroplatidae — А. И. Зайцев (Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, Москва); Dolichopodidae — О. П. Негроров (Воронежский университета, Воронеж); Phoridae — В. Ф. Зайцев (Зоологический институт АН СССР, Ленинград); Lonchaeidae — В. Г. Ковалев (Палеонтологический институт АН СССР, Москва); Helomyzidae — К. Б. Городков (Зоологический институт АН СССР, Ленинград); Anthomyiidae — К. Ю. Эльберг (Институт зоологии и ботаники ЭССР, Тарту); Muscidae — А. Г. Зиновьев (Зоологический институт АН СССР, Ленинград); Sarcophagidae — Ю. Г. Вервес (Киевский университет, Киев); Tachinidae — В. А. Рихтер (Зоологический институт АН СССР, Ленинград); Milichiidae — Л. Папп (L. Papp) (Отдел зоологии Венгерского естественно-исторического музея, Будапешт).

Практические советы и консультации по отдельным разделам работы получены от д. б. н. Н. П. Кривошеиной, к. б. н. М. Н. Кандыбиной, к. б. н. К. Б. Городкова.

Автор также искренне благодарен директору Тебердинского заповедника Д. С. Салпагарову и заместителю директора Тебердинского заповедника по научной работе к. б. н. Н. Н. Поливановой за помощь и содействие в работе по подготовке монографии.

ГЛАВА I

РАЗЛАГАЮЩИЕСЯ ДРЕВЕСНЫЕ ОСТАТКИ КАК СУБСТРАТ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ДВУКРЫЛЫХ

Разлагающиеся древесные остатки как среда для развития личинок насекомых имеют особую специфику по сравнению с субстратами другого происхождения, определяемую большой плотностью и особенностями химического состава.

Основная часть фитомассы дерева сосредоточена в стволе и крупных ветвях. Ствол — главный одревесневший стебель дерева, состоящий из основной, проводящей и покровной тканей.

Основная ткань — сердцевина, располагается в центре ствола, отличается рыхлой структурой и у некоторых пород быстро разрушается (бузина, дуб), а у большинства сохраняется до конца жизни.

Проводящие ткани дерева — вторичная ксилема (древесина) и вторичная флоэма (луб). Древесина составляет основную массу ствола, корней и ветвей. В древесине различают периферическую зону — заболонь и центральную — ядро. У некоторых пород заболонь отличается от ядра более светлой окраской (сосна, лиственница, дуб и др.). Ежегодные приросты древесины характеризуются образованием годичных слоев. У хвойных пород в поздней зоне годичных слоев располагаются смоляные ходы. В растущем дереве заболонь в отличие от ядра — физиологически активная часть древесины, по ней осуществляется водный ток от корней к кроне, а в паренхимных клетках откладываются запасные питательные вещества. Объем заболони в стволе зависит от породы дерева, его возраста и физиологического состояния. В срубленном дереве заболонь по биостойкости уступает ядру (Лесная энциклопедия, 1985).

Как известно, клеточные стенки древесины состоят из целлюлозы — сложного углевода группы полисахаридов, гемицеллюлозы — смеси различных глицидов, связанных с целлюлозой, и лигнина, создающего одревеснение пропитываемых им клеточных стенок. В состав древесины входят также экстрактивные вещества (таннины, смолы, камедь, эфирные масла) и минеральные соли (Журавлев, Соколов, 1969).

Вторичная флоэма (луб) входит в состав коры дерева, наряду с покровной тканью — перидермой. Флоэма — ткань, проводящая питательные вещества (продукты фотосинтеза) от листьев к другим органам растения (местам потребления и запасания). Флоэма состоит из ситовидных элементов (проводящих), паренхимных клеток, волокон и склереид. Паренхимные элементы луба, помимо транспорта веществ, участвуют также в их запасании. В отличие от ксилемы, флоэма недолговечна, она разрушается по мере утолщения осевых органов. Количество функционирующей флоэмы у многих древесных растений ограничивается одним годичным кольцом. Луб обладает меньшей плотностью по сравнению с древесиной и менее устойчив к разрушению.

Строение наружной коры определяет внешний облик ствола и, следовательно, всего дерева. У некоторых пород (бук, пихта, осина, тополь и др.) на многолетнем стволе сохраняется поверхностная перидерма (вторичная покровная ткань), и ствол остается гладким. У большинства других пород с возрастом в глубине луба вместо старой перидермы закладываются новые прослойки, в результате чего происходит образование корки. Мертвые ткани корки не способны растягиваться по мере утолщения ствола, поэтому на стволах часто образуются трещины. Внешне образование корки проявляется в появлении трещиноватости. Иногда кора отслаивается пластинками (некоторые виды сосен). После гибели дерева кора и древесина подвергаются разрушению различными видами грибов.

Дереворазрушающие грибы, приспособленные к обитанию в древесине и к использованию для питания различных элементов, входящих в состав тканей древесных растений, вызывают гнили древесины, являющиеся процессом разложения и распада. В эту группу входят в основном представители афиллофоровых, некоторые сумчатые грибы и отдельные виды несовершенных грибов (Журавлев, Соколов, 1969). Участие бактерий в процессе гниения древесины незначительно. Грибы, вызывающие гниль древесины, проникают в дерево в местах ее обнажения (т. е. через раны, места обломов и отмирания ветвей, в местах некроза коры и т. д.) и могут поражать зачастую еще растущее дерево. В большинстве случаев погибшее дерево оказывается пораженным тем или иным видом дереворазрушающих грибов, часто оказывающихся одной из причин его гибели. В результате действия на древесину различных ферментов, выделяемых грибами, в ней происходят изменения окраски, строения, структуры и других признаков. Процесс разрушения древесины подразделяют на стадии по мере потери ее технических качеств.

На первой стадии разрушения наблюдается изменение окраски, но технические свойства сохраняются. Отдельные гифы проникают внутрь клеток. На второй стадии появляются участки разрушенной древесины, выцветы, пятна, полосы, трещинки. Прочность и объемный вес древесины понижаются. На третьей стадии разруше-

ния древесины полностью теряет прочность, становится мягкой, рыхлой, легкой, рассыпается или расчленяется на призмы или волокна (Журавлев и др., 1974; Цилюрик, Шевченко, 1983).

В зависимости от характера возбудителя, структуры гнилой древесины, расположения в стволе, типа гниения гнили классифицируют следующим образом.

1) По окраске древесины различают белую (светлую), бурую и пеструю гниль. При белой гнили пораженная древесина светлее нормальной, при бурой — приобретает бурую, красную или темную окраску, при пестрой — на буром фоне появляются светлые пятна целлюлозы.

2) По типу гниения (характеру и структуре) различают деструктивную и коррозионную гнили. При деструктивной гнили древесина разрушается равномерно (как лигнин, так и целлюлоза), образуется большое количество трещин, древесина становится хрупкой и рассыпается призмами или может становиться волокнистой. Коррозионная гниль характеризуется наличием ямок, пустот и развивается, главным образом, вследствие разрушения лигнина.

3) По размещению вдоль ствола различают корневые, комлевые и ствольные гнили, а по расположению на поперечном разрезе выделяют ядровую и заболонную гнили.

Насекомые, обитающие в толще древесины, должны обладать определенными морфологическими приспособлениями, а виды, питающиеся древесиной, и физиологическими. Наиболее специализированной группой ксилобионтов являются личинки жуков, обладающие мощными челюстями для прокладывания ходов в еще твердой древесине и набором пищеварительных ферментов, способных расщеплять составляющие ее высокомолекулярные соединения. Наряду с грибами жуки являются основными разрушителями древесины, могут поражать еще растущие, но ослабленные деревья.

После гибели дерева в первую очередь разрушается кора как менее плотная и устойчивая по сравнению с древесиной часть ствола дерева. Луб под действием грибов начинает темнеть и размягчаться, в подкорковой зоне часто образуются слизи, ослизняются лубяные волокна. В результате разрушающей деятельности насекомых под корой накапливается значительное количество трухи. Под действием климатических факторов и по мере разрушения луба кора начинает трескаться, высыхать и отставать от ствола, появляются полости, зачастую подкорковая зона обрастает пленками мицелия грибов, покрывается различными грибными налетами, в ходах насекомых распространяется мицелий плесневых грибов. Под корой сосен часто образуется черный сажистый налет, покрывающий поверхность древесины и прилегающую к ней поверхность коры.

Личинки двукрылых, несмотря на обилие их в разлагающихся коре и древесине, имеют менее выраженные, чем у жуков, адапта-

ции к обитанию в данном субстрате. Вполне развитую головную капсулу и грызущий ротовой аппарат имеют только личинки низших двукрылых (часть Nematocera). Тем не менее они могут активно разрушать сравнительно мягкую рыхлую древесину. Личинки высших двукрылых заселяют кору и древесину, используя различные полости, ходы насекомых, места облома ветвей, трещины в коре и т. д. Лишь немногие виды двукрылых встречаются в относительно свежей коре или сравнительно твердой древесине. Основная масса видов заселяет древесные остатки, в значительной степени разрушенные грибами и насекомыми-ксилофагами.

Своеобразие разлагающейся древесины как субстрата обитания обуславливает (вследствие специфических особенностей) формирование сообществ двукрылых, значительно отличающихся по составу от энтомокомплексов, связанных с субстратами другого происхождения, а особенности строения коры и древесины различных пород деревьев, характер разложения, типы гнили, размеры стволов, влажность субстрата обуславливают многообразие экологических группировок двукрылых ксилобионтов.

ГЛАВА 2

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Тебердинский государственный заповедник расположен на склонах северных отрогов Главного Кавказского хребта на юге Ставропольского края и состоит из двух участков: Тебердинского и Архызского. Тебердинский участок занимает верхнюю часть бассейна р. Теберды, берущей начало на северном макросклоне Главного хребта. Границами Тебердинского участка заповедника с трех сторон служат водоразделы: на востоке — Тебердино-Даутский, на юге — водораздел Главного Кавказского хребта, на западе — Аксаутский. Северная граница проходит по рекам Джемагат и Муху (рис. 1). Архызский участок занимает долину р. Кизгич и прилегающие к ней склоны ущелья. Общая площадь заповедника составляет 84996 га.

Рельеф заповедника — горный, сильно расчленен и является типичным для высокогорного ландшафта северного склона Кавказа. Он создавался под влиянием длительного воздействия разнообразных факторов, основными из которых явились орогенные процессы в прошлом, последствия древнего оледенения, нивальные процессы, водная и лавинная эрозии. Абсолютные высоты на территории заповедника лежат в пределах отметок 1260—4042 м над ур. м.

Г. К. Тушинский (1957) выделяет следующие типы ландшафтов на территории заповедника.

1. Район дряхлого ледникового ландшафта. Он охватывает долины рек Муху, Джемагат, Эпчик и сложен легко разрушающимися хлоритовыми сланцами. В поперечном сечении долины имеют U-образную форму. Современное оледенение отсутствует, снеговая линия проходит на высоте 3400 м. Это наиболее сухая часть района.

2. Высокогорный район гранитного рельефа. Наиболее обширный район, охватывающий большую часть территории заповедника. Он характеризуется наличием гранитных зуб-

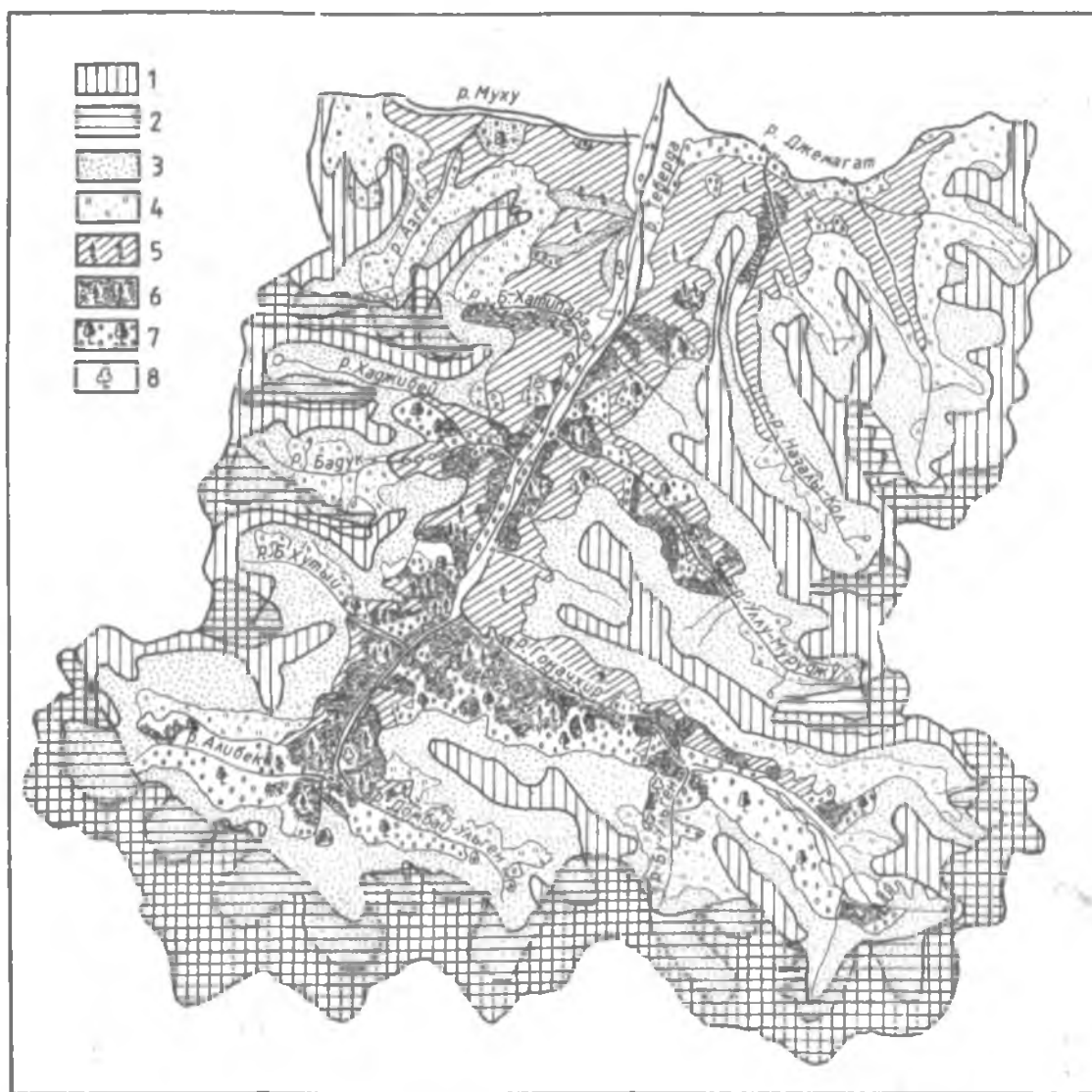


Рис. 1. Схематическая карта Тебердинского заповедника (по Тушинскому, 1957)

1 — водораздельные хребты, 2 — районы современного оледенения, 3 — безлесные склоны, 4 — луга, 5 — лес сосновый, 6 — лес елово-пихтовый, 7 — лес лиственный, 8 — лес буковый

чатых вершин, крутых склонов с большим количеством осыпей, достигающих нередко до дна долин, сравнительно малым оледенением. Снеговая линия проходит на высоте 3000—3100 м. Оледенение представлено лишь ледниками карового типа на склонах северных экспозиций. Многие каровые ледники исчезли и на их местах образовались озера. Это область интенсивных процессов нивации, растительный и почвенный покров развиты слабо.

3. Ледниковые (троговые) долины. Характерны для района работ. Основная долина — это долина р. Теберды, глубоко врезающаяся в северный склон Главного хребта. На территории заповедника расположено еще около десяти поперечных долин, а также несколько продольных, идущих параллельно Главному хребту. Главный Кавказский хребет поднимается огромной зубчатой стеной на 1500—2000 м над уровнем крупных долин. Северный склон Главного хребта обладает широко выраженными горно-долинными ледниками.

Большая крутизна склонов создает благоприятные условия для схода снежных лавин. Вследствие их деятельности образуются огромные скопления мертвой древесины, заселяемой разными группами насекомых, в том числе и двукрылыми.

К л и м а т . На территории Тебердинского заповедника выделяются три климатические зоны: 1) нивальная; 2) горно-луговая; 3) горно-лесная (Серебряков, 1957). Климат альпийской зоны Кавказа приближается, с одной стороны, к морскому вследствие малых годовых и суточных амплитуд температуры воздуха, а с другой — он близок к климату тундры по низкой среднегодовой температуре. Температурные особенности высокогорной полосы в значительной степени подвержены влиянию мезорельефа и горного микрорельефа, которые создают в различных местах свой мезоклимат и микроклимат. Для характеристики температурных условий пояса горных лесов приведем данные метеостационаров Тебердинского заповедника, установленных на склонах горы Малая Хатипара в сосновых и пихтовых древостоях на разных высотах и экспозициях склонов (Летопись природы, 1981—1984 гг.). Приводимые в табл. 1 среднемесячные и среднегодовые температуры воздуха и значения среднегодовых амплитуд температуры (табл. 2) относятся к нижней части лесного пояса на склонах восточной экспозиции (высоты 1550 и 1340 м) и к участкам, близким к границе леса на склонах восточной (сосняк на высоте 2070 м) и северной (пихтарник на высоте 1900 м) экспозиций.

Как видно из таблиц, климат лесного пояса Теберды отличается сравнительно холодным летом и относительно мягкой зимой. Значения среднегодовых амплитуд температуры воздуха несколько выше в нижней части лесного пояса, однако ненамного отличаются от таковых у верхней границы леса, т. е. и здесь климат обладает чертами морского климата, несколько менее выраженными.

Для территории заповедника характерно большое количество осадков, в особенности в альпийской зоне и южной его части. По данным В. Князева (1946), в районе Домбая их выпадает почти вдвое больше, чем в районе Теберды (табл. 3). Несмотря на обилие осадков, влага не задерживается на склонах, вследствие чего в лесном поясе мало участков с повышенной влажностью почвы. В связи с этим разлагающиеся стволы деревьев в большинстве случаев сравнительно быстро высыхают.

Р а с т и т е л ь н о с т ь . На территории заповедника ясно выделяются два основных типа растительного покрова — лесной и горно-луговой (субальпийский и альпийский растительные пояса).

Пояс горных лесов начинается от дна долины р. Теберды, т. е. с высоты 1260 м над ур. м., и поднимается по склонам гор до 2000—2200 м над ур. м., где он граничит с горными лугами. Верхняя граница леса очень извилиста вследствие неодинаковой крутизны и экспозиций склонов и местами доходит до 2500 м над ур. м.

Леса представлены двумя типами — хвойными и лиственными. Из хвойных пород наиболее распространены сосна и пихта. Сос-

Таблица 1

Значение среднемесячных и среднегодовых температур воздуха на стационарах лесного пояса в 1981—1984 гг.

Год	Тип леса	Высота над уровнем моря, м	Среднемесячная температура воздуха, °С												Среднегодовая температура воздуха, °С
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
1981	Сосняк	1550	-1.4	-1.3	0.9	3.2	7.0	12.1	13.9	13.8	11.4	8.2	0.3	1.5	5.8
	2070	-2.4	-3.1	-1.2	0.3	4.8	10.0	13.3	11.8	9.6	7.4	-1.3	-0.3	4.1	
	Пихтар- ник	1340	-0.6	0.8	2.8	4.7	9.2	13.9	15.9	12.1	10.3	8.8	-1.1	2.8	6.6
1982	Сосняк	1900	-3.0	-3.1	0.1	0.9	4.7	10.8	13.3	12.3	10.2	6.4	-0.7	0.8	4.4
	1550	-4.1	-5.8	-2.3	7.0	10.1	10.9	12.0	13.1	10.7	6.4	-0.5	0.1	4.8	
	2070	-6.1	-6.6	-4.9	2.1	6.5	8.8	9.7	10.8	8.4	4.6	-2.3	-3.1	2.3	
1983	Пихтар- ник	1340	-3.5	-4.9	-0.5	8.5	11.3	11.6	13.6	13.6	11.3	7.2	1.6	-0.9	5.7
	1900	-5.1	-4.2	-3.1	4.4	7.4	9.4	11.2	10.8	10.0	5.8	-1.0	-1.6	3.7	
	Сосняк	1550	-4.3	-1.9	-0.4	6.8	9.6	10.8	16.3	13.0	9.8	6.1	2.1	-0.7	5.6
1984	Сосняк	2070	-7.4	-4.6	-2.4	3.9	7.5	9.1	13.7	9.8	7.0	4.5	-0.4	-2.6	3.2
	1340	-4.1	-0.7	0.8	6.5	10.2	12.1	16.4	13.8	10.7	6.7	2.7	-1.3	6.2	
	Пихтар- ник	1900	-5.4	-3.8	-2.4	3.7	6.9	9.9	13.5	11.6	8.2	5.3	0.5	-2.4	3.8
1984	Сосняк	1550	0.5	-2.6	0.7	4.4	9.2	12.3	13.8	11.7	12.6	6.2	3.4	-4.6	5.6
	2070	-2.1	-5.6	-1.5	1.7	5.9	8.5	11.2	8.2	10.5	6.6	0.1	-7.3	3.0	
	Пихтар- ник	1340	0.7	-1.7	1.9	5.2	10.8	12.8	15.1	12.5	12.3	5.8	2.8	-5.2	6.1
		1900	-2.4	-4.7	-0.7	1.6	5.8	9.1	11.6	9.5	11.2	4.5	0.2	-6.6	3.3

Т а б л и ц а 2

. Значение среднегодовых амплитуд температуры воздуха
на стационарах лесного пояса

Тип леса	Высота, м	1981	1982	1983	1984
Сосняк вейниковый	1550	6.2	6.2	6.6	5.9
Сосняк вейниковый	2070	5.9	6.4	6.6	6.5
Пихтарник разнотравно-папортниковый	1340	7.9	8.1	8.3	8.0
Пихтарник разнотравно-кисличниковый	1900	4.6	5.3	5.8	4.8

Т а б л и ц а 3

Количество атмосферных осадков, выпадающих в зоне Главного Кавказского хребта (Домбай) и в северной части заповедника (Теберда) (по Князеву, 1946)

Место Наблюдений	Месяцы												За год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Теберда	27	25	64	54	80	64	78	62	74	76	48	43	695
Домбай	50	85	59	156	121	93	116	125	146	184	116	103	1344

новые леса из *Pinus hamata* Sosn. представляют собой один из основных типов древостоев в заповеднике. Вследствие засухоустойчивости сосны они сосредоточены преимущественно в северной, менее влажной части заповедника, покрывая склоны всех экспозиций, кроме северной. Ближе к Главному хребту, в южной, более влажной части заповедника и по северным склонам боковых хребтов преобладают темнохвойные леса, основу которых составляет пихта кавказская (*Abies Nordmanniana* (Stev.) Spach.). Меньшую площадь здесь занимает ель восточная (*Picea orientalis* (L.) Link.). В. Н. Кононов (1957) отмечает в наземном покрове темнохвойных лесов наличие таких растений, как линнея (*Linnaea borealis* Grom.), кислица (*Oxalis acetosella* L.), плауны (*Lycopodium annotinum* L., *L. selage* L.), а также мхи. Эти растения типичны для северных лесов и сближают высокогорные леса с лесами севера, несмотря на значительную их территориальную разобщенность. Некоторые из них (например, линнея) относятся к настоящим бореомонтанным видам.

Хвойные породы преобладают в средней части лесного пояса, тогда как смешанные и лиственные леса занимают значительные площади в его нижней и верхней части, а также по лавинным руслам. Их основной древостой составляют березы (*Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh.), бук (*Fagus orientalis* Lipsky.), клены (*Acer platanoides* L., *A. laetum* C. A. M., *A. trautvetteri* Medv.), ольха (*Alnus incana* L.), осина (*Populus tremula* L.), граб (*Carpinus caucasica* Grossh.), рябина (*Sorbus caucasigena* Kom.). В подлеске обычны лещина (*Corylus avellana* L.), азалия (*Rhododendron flavum* Don.), рододендрон кавказский (*Rhododendron caucasicum* L.). Мелкоквиволесье развито преимущественно на северных склонах, где оно образует верхний предел леса, и в лавинных руслах и составлено в основном буком и березой, реже в его состав входят черемуха, рябина, клен.

Наземный покров и растительность безлесных участков мы не рассматриваем, но можно сказать, что в целом она весьма разнообразна: от сфагновых болот до степей. Разнообразие физико-географических условий «определило формирование специфической зональной высокогорной растительности в виде основной массы лесов, субальпийских и альпийских лугов и растительности скал и осыпей» (Кононов, 1957). Обильное цветение разнотравья на субальпийских и альпийских лугах создает хорошие условия для питания имаго двукрылых, в фазе личинки обитающих под корой или в древесине деревьев.

2.2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для настоящей работы собран в разных районах заповедника во всех основных типах леса. Основными методами работы послужили сбор личинок в разлагающихся стволах деревьев с указанием в дневнике необходимых данных и воспитание их в культуре до стадии имаго. Обследовались поваленные и сухостойные стволы деревьев различных пород, а также лежащие на земле колоды и ветви. Поверхность коры тщательно осматривалась с целью сбора сидящих на ней самок двукрылых, откладывающих яйца. Потом кора отслаивалась ножом или топором и исследовалась толща луба, затем древесины, и труха в дуплах при их наличии. Личинки двукрылых, собранные в коре или древесине, с частью субстрата помещались в бюксы для переноса в лабораторию. При сборе личинок или куколок подробно указывались следующие сведения:

1 — географическое положение пункта сбора, высота над уровнем моря, экспозиция склона, дата сбора;

2 — тип леса, условия, в которых находится дерево (освещенность, положение относительно поверхности земли и т. д.);

3 — порода дерева;

4 — диаметр ствола или ветви у основания и в местах локализации личинок;

5 — характер отмирания дерева (сухостой, ветровал, бурелом, пень и т. д.);

6 — зона или зоны ствола, заселенные личинками двукрылых, равномерность или неравномерность заселения;

7 — условия влажности по четырем градациям (сухая, умеренно влажная или переувлажненная кора или древесина);

8 — степень разрушения коры или древесины в местах локализации личинок или куколок, состояние субстрата (ослизненность, цвет, рыхлость и т. д.);

9 — тип разрушения коры и древесины грибами (светлые, пестрые или бурые гнили), наличие обрастаний мицелием плодовых тел, плесневых грибов.

10 — относительное численное обилие личинок и куколок на единицу площади (дм^2), уровень их концентрации (одиночные, группы и т. д.);

11 — предварительные данные о систематическом положении и возрасте собранных личинок двукрылых;

12 — особенности поведения личинок (характер и быстрота их передвижения, способность к прыжкам);

13 — регистрация питания личинок в момент их обнаружения (живыми или мертвыми насекомыми или какими-либо другими объектами);

14 — наличие сопутствующих форм беспозвоночных, их состав и плотность;

15 — при изучении личинок, связанных со стволовыми вредителями, учитывалась стадия развития короедного сообщества, относительное количество двукрылых в сравнении с количеством короедов; отмечалось, какие именно стадии жизненного цикла вредителя уничтожаются личинками мух.

При отборе проб личинок материал, содержащий разные (внешне отличимые) виды личинок, и пробы из удаленных друг от друга или отличающихся микроусловиями участков ствола помещались в разные бюксы. Часть личинок и куколок двукрылых и сопутствующие формы беспозвоночных помещались в 70° спирт для возможных работ по описанию их морфологии.

Всего собрано 625 проб личинок и куколок из 319 стволов и ветвей наиболее распространенных в заповеднике пород деревьев: 54 сосен, 42 пихт, 22 елей, 50 осин, 67 берез, 32 буков, 20 кленов, 22 ольх, 8 дубов, 2 рябин.

Для выведения брались по возможности серии личинок от 2 до 30 особей. Метод выращивания личинок в культуре избран потому, что, во-первых, определение материала по личинкам вследствие отсутствия надежных определительных таблиц менее достоверно, чем определение имаго, а во многих случаях невозможно; во-вторых, при содержании личинок в культуре возможны наблюдения и эксперименты, позволяющие получить данные об их биологии.

Осенние пробы помещались в полиэтиленовые мешки и закладывались в холодильник. В середине зимы этот материал переносился в теплое место, где продолжалось развитие личинок. Личинки из весенних проб выращивались сразу. Из бюксов личинки и куколки вместе с субстратом переносились в стеклянные банки объемом 200 г, плотно закрывались ватно-марлевыми пробками и снабжались этикеткой с номером, датой и местом сбора. Этому номеру соответствовала запись в дневнике со всеми описанными при сборе личинок параметрами. Банка заполнялась субстратом не более чем на 2/3. В дальнейшем поддерживалась постоянная влажность субстрата, для чего через день в банку капалось 10—30 капель воды (в зависимости от влажности субстрата). При этом необходимо было следить, чтобы влага не конденсировалась на стенках банки и на субстрате не появлялась плесень. При появлении плесени она немедленно удалялась. Хищные и некрофильные личинки двукрылых подкармливались личинками короедов и

Ксилофильные двукрылые Тебердинского заповедника

Семейство	Количество			
	родов	видов	экземпляров	новых видов для Кавказа
Tipulidae	3	5	106	2
Limoniidae	5	5	338	1
Psychodidae	1	1	17	—
Chironomidae	1	1	39	—
Ceratopogonidae	3	10	187	9
Keroplastidae	2	2	4	1
Diadocidiidae	1	1	3	1
Mycetobiidae	1	2	137	—
Mycetophilidae	5	7	79	4
Scatopsidae	1	2	84	—
Anisopodidae	1	1	112	—
Rhagionidae	1	1	1	—
Xylophagidae	1	1	35	1
Stratiomyidae	3	3	281	1
Asilidae	1	2	8	—
Therevidae	1	1	1	—
Hybotidae	4	6	20	2
Empididae	1	1	1	—
Dolichopodidae	1	10	375	5
Phoridae	1	3	48	—
Syrphidae	4	4	97	1
Megamerinidae	1	1	18	—
Strongylophthalmyiidae	1	1	226	1
Ulidiidae	1	4	46	4
Pallopteridae	1	2	38	2
Lonchaeidae	2	18	584	13
Clusiidae	2	5	71	4
Helomyzidae	1	1	2	1
Aulacigastridae	1	1	8	—
Milichiidae	2	2	65	1
Drosophilidae	1	1	67	—
Anthomyiidae	1	1	2	1
Muscidae	4	8	138	7
Sarcophagidae	1	1	2	1
Tachinidae	1	1	28	—
Итого	35	62	3268	63

Примечание. Объяснение см. в тексте на стр. 73.

других насекомых или кусочками мяса. У личинок наиболее массовых видов вскрывали кишечник и под микроскопом просматривали его содержимое. В период развития личинок записывались даты их окукливания, продолжительность стадии куколок, время отрождения имаго. Выведенные двукрылые замаривались хлороформом через 24 часа, необходимые для приобретения их покровами свойственной им прочности и окраски, и монтировались по общепринятым правилам.

Всего выведено около 3500 экз. ксилофильных двукрылых, принадлежащих к 35 семействам. Относительное количество видов и экземпляров иллюстрирует табл. 4.

В работе не рассматриваются представители семейств *Sciariidae* и *Cecidomyiidae*, определение которых крайне затруднительно вследствие неразработанности систематики групп, хотя материал по этим группам у нас имеется. Личинки галлиц (*Cecidomyiidae*) встречаются под корой различных пород деревьев сравнительно большими скоплениями. Сциариды развиваются преимущественно в древесине лиственных пород, встречаются в трухе под корой.

ГЛАВА 3

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР КСИЛОФИЛЬНЫХ ДВУКРЫЛЫХ

Семейство Tipulidae — комары-долгоножки

Личинки представителей семейства Tipulidae развиваются в разнообразных увлажненных субстратах, богатых органическими остатками растительного происхождения. Ксилобионты представляют собой экологически наиболее специализированную группу личинок долгоножек. С разлагающейся древесиной связаны представители подсемейства гребенчатоусых типулид (Stenophorinae), а также ряд видов родов *Tipula* (из подродов *Dendrotipula*; *Pterelachisus*, *Lunatipula*) и *Nephrotoma* (Кривошеина, 1972а). Они могут встречаться в разрушающейся древесине самых разнообразных лиственных пород родов *Acer*, *Aesculus*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Castanea*, *Fagus*, *Populus*, *Platanus*, *Pirus*, *Prunus*, *Robinia*, *Quercus*, *Sambucus*, *Salix*, *Tilia*, *Ulmus* (Савченко, 1964). В древесине хвойных встречаются реже. В литературе упоминается нахождение лишь личинок *Tipula pseudoirrorata* Goetgh. в еловой трухе (Савченко, 1964).

Ctenophora guttata Meigen

Распространение. Западная Европа, кроме крайнего севера. В фауне СССР известно около 10 видов рода *Ctenophora*. Биология их изучена недостаточно. Имеются сведения о развитии лишь 5 видов: *C. fastuosa* Loew., *C. miyamotoi* Tak., *C. tricolor* Loew., *C. ornata* Wd., *C. pictinicornis* L. Личинки всех этих видов развиваются в рыхлой, достаточно увлажненной древесине лиственных пород (Кривошеина, 1972а). Личинок *C. guttata* в Западной Европе находили на буке (Сарески, 1969).

В Тебердинском заповеднике *C. guttata* встречается сравнительно редко. Собраны только две серии из 3 личинок и выведены 3 экз. имаго. Личинки были обнаружены нами в бурой влажной трухе дупла осины и в черной влажной трухе сердцевины бука. Рядом с участком черной трухи сердцевина была светлой, рыхлой, пронизанной мицелием грибов.

Личинки найдены в начале мая в нижней части лесного пояса на высоте 1300—1550 м над ур. м. Взрослые насекомые в садках вылетели в конце мая — начале июня. Лёт наблюдался в середине июня. Зимуют, очевидно, личинки.

Dictenidia bimaculata Linnaeus

Распространение. Большая часть Европы на север до центральных районов Фенноскандии, на юг — до Сицилии и северного Ирана. Большая часть СССР на север до Петрозаводска и Тюмени, на юг — до северных районов Казахстана, на восток — до Приморья, южных районов Сахалина и Камчатки (Савченко, 1973).

Один из наиболее обычных в Палеарктике видов гребенчатых долгоножек. Обитает почти повсеместно в зоне лиственных и смешанных лесов. Личинки развиваются в гниющей древесине различных лиственных пород (Alexander, 1931; Brindle, 1960; Chiswell, 1956; Theowald, 1957). Их находили в гнилой древесине бука и дуба (Kaltenbach, 1874), в гнилых пнях ольхи, осокоря, березы (Савченко, 1973), в трухе, в дуплах деревьев, сильно сгнивших пнях дуба и маакии амурской (Кривошеина, 1972б; Мамаев, 1975а), в гниющей древесине ивы (Кривошеина, 1972а).

В Тебердинском заповеднике — это один из наиболее обычных видов. Личинки *D. bimaculata* обнаружены под корой березы, дуба, бука, ольхи, клена, пихты, ели. В лиственных породах они обычно встречаются в бурой влажной трухе под корой или в периферических частях сильно разрушенной, рыхлой, слегка влажной древесины, подверженной как светлой, так и бурой гнили.

Связь личинок *D. bimaculata* с хвойными ранее не отмечалась. В пихте они обитают так же, как и в лиственных породах, в бурой влажной трухе под корой, в светлой трухе дупел или в рыхлых периферических частях древесины, в ели — заселяют красновато-бурю мягкую влажную древесину. Личинки встречаются обычно группами.

Вид распространен по всему лесному поясу, отмечен до высоты 2200 м над ур. м. Зимуют личинки. Взрослых личинок находили с начала апреля до начала июня. Имаго в садках вылетали со второй декады мая по июль. Основная масса насекомых вылетела в июне. Стадия куколки длится 10—13 дней.

Tipula flavolineata Meigen

Распространение. Вся Западная и Центральная Европа. На севере ареал захватывает южную Норвегию, южную и центральную Швецию, Аландские острова, на юге включает северную Италию, Австрию, Чехословакию, Румынию. В СССР найден в Карпатах, почти повсеместно в горных районах Кавказа, а также указывается для Житомирской и Тульской областей, однако по-

следние два указания нуждаются в подтверждении (Савченко, 1964).

Этот вид встречается нередко на западе ареала, к востоку его численность сокращается. Обитает в лиственных и смешанных лесах, во влажных, захламленных буреломом местах (Савченко, 1964). Личинки развиваются в гнилых стволах и пнях или толстых гниющих ветвях тополя, клена, бука, березы, ольхи, осины, дуба (Кривошеина, 1972а; Кривошеина, Мамаев, 1967; Alexander, 1931; Brindle, 1958). Некоторые авторы указывают, что личинки *T. flavolineata* могут жить в почти здоровой и твердой древесине (Chiswell, 1956; Kuthbertson, 1926; Theowald, 1957). Кроме того, их находили в ходах *Platycerus caraboides* L. (Schmitschek, 1953).

В Тебердинском заповеднике — один из обычных видов. Личинки встречаются в основном в древесине березы и один раз были найдены в древесине пихты. Они заселяют стволы, кора которых находится на поздних стадиях разрушения и представляет обычно бурую влажную труху или бурый легко ломающийся или трухлеватый луб. Древесина таких стволов тоже в значительной мере бывает подвергнута разрушению грибами, но не совсем размягченная, твердоватая и разлагается по типу светлых гнилей, т. е. древесные волокна белые или сероватые, в пихте — буроватые, влажные. Являясь истинными сапроксилофагами, крупные белые личинки *T. flavolineata* прогрызают в толще древесины широкие ходы, заполняемые буровой мукой. Значительные участки ствола в месте поселения личинок бывают источены такими ходами, и постепенно весь ствол превращается в труху. Этот вид обнаружен нами в нижней части лесного пояса до высоты приблизительно 1550—1600 м над ур. м. Личинок мы собирали в середине — второй половине мая, имаго в садках вылетали до 10 июня. Зимуют, очевидно, личинки.

Tipula selene Meigen

Распространение. Большая часть Европы на север до центральной Швеции, Норвегии и Финляндии (67—68° с. ш.). Европейская часть СССР на север примерно до Уржума (Кировская область), Тотьмы (Вологодская область) и Петрозаводска, Ленинградская область, Латвийская и Эстонская ССР, Украинская ССР, Закавказье (Савченко, 1964).

Относительно редкий вид. Встречается в сухих лиственных или смешанных лесах (Савченко, 1964). Биология изучена недостаточно. Некоторые исследователи наблюдали развитие личинок внутри отмерших ветвей лиственных деревьев (Alexander, 1931; Brindle, 1957, 1958, 1960), в древесной трухе и во мху около оснований стволов деревьев (Кривошеина, Мамаев, 1967). между древесной трухой и мхом около отмерших березовых стволов (Theowald, 1957).

Нами личинки *T. selene* обнаружены единственный раз в бурой влажной трухе под корой толстого бука, лежащего в тени пихтового леса, на высоте около 1350 м над ур. м. 27 марта 1982-г. Подкоровая зона дерева была сильно разрушена, в толще луба встречались в массе личинки галлиц и одиночные личинки *Xylophagus*. Нижняя более влажная часть ствола заселена дождевыми червями. Имаго *T. selene* вылетели в середине апреля. Зимуют, очевидно, личинки. Стадия куколки длится около 12—14 дней.

Tipula sublunata Savtshenko

Распространение. Северо-западный Кавказ, включая Краснодар, Теберду и крайний юго-восток Крыма (Керченский п-ов) (Савченко, 1952).

Как указывает Е. Н. Савченко (1964), *T. sublunata* — один из обычных видов, обитающих в древесных насаждениях, кустарниках, среди зарослей высокостебельных широколиственных сорняков. Лёт отмечается с начала мая до середины июля.

В Тебердинском заповеднике найдена единственная куколка в трухе под корой ольхи. Древесина ствола разлагалась по типу светлых гнилей, была белой, трухлявой, сильно влажной. Подкоровая зона сильно разрушена. Куколка найдена в долине р. Теберды 9 июня 1982 г., имаго вылетел 20 июня.

Семейство Limoniidae — комары-болотницы

Семейство болотниц насчитывает несколько тысяч видов. Их личинки развиваются в самых разнообразных субстратах: в водоемах, почве, подстилке, грибах и т. д. С разлагающейся древесиной связано развитие представителей нескольких родов семейства: *Atypophthamus* Alexander, *Austrolimnophila* Alexander, *Dicranomyia* Stephens, *Discobola* Osten-Sacken, *Elephantomyia* Osten-Sacken, *Epiphragma* Osten-Sacken, *Gnophomyia* Osten-Sacken, *Libnotes* Westwood, *Limonia* Mg., *Lipsothrix* Lw., *Rhipidia* Mg., *Ula* Haliday (Кривошеина, Мамаев, 1967).

Личинки встречаются в коре и древесине различных лиственных пород деревьев или в натеках сока в местах поранений стволов, а также в ходах древоядных насекомых или трухе дупел.

Atypophthalmus inustus Meigen

Распространение. Амфипалеарктический вид, известный из Западной и Центральной Европы, с одной стороны, и из Японии и южных районов Дальнего Востока — с другой (Савченко, 1985; Stary, 1966).

На Кавказе отмечается впервые.

Редкий вид. На Южном Сахалине и Южных Курилах обитает в широколиственных и смешанных лесах, встречается около пото-

ков (Савченко, Криволуцкая, 1976). Как отмечает Е. Н. Савченко (1985) «все известные местонахождения *A. inustus* на Украине находятся в нижнем поясе гор на высотах около 500—700 м над ур. м.». В южной Франции этот вид известен из пояса от 190 до 960 м (Thomas, 1977).

Биология почти не изучена. Личинок находили в пораженных грибами гниющих колодах ольхи (Tjeder, 1958).

Нами выведено 5 экз. этого вида из двух проб личинок. Одна проба взята из ствола березы с сильно разрушенной древесиной, часть которой представляла собой светлые, слегка сероватые, мягкие, сильно влажные волокна. В их толще находились личинки. Во втором случае местом обитания личинок была мокрая светлая, местами мягкая, местами твердоватая, но легко ломающаяся древесина осины.

В обоих случаях личинки найдены в долине р. Теберды, в начале апреля и начале мая. Имаго вылетели соответственно в последней декаде мая и в середине июня.

Dicranomyia decemmaculata Loew

Распространение. Большая часть Западной Европы, кроме крайнего севера, северные районы Передней Азии. В СССР — северо-запад европейской части, Украина, Сибирь, Приморье. На Кавказе отмечен в Краснодарском крае. В зоне украинских Карпат встречается до высоты 840 м над ур. м., в Иране — до 2200 м (Савченко, 1985).

Редкий вид, встречающийся в сырых лесах. Личинок находили в Приморье под корой осины на участках, пораженных грибами (Кривошеина, 1974а), в гниющей древесине липы и бука (Tjeder, 1958), в плодовых телах грибов *Trametes gibbosa*, *Diadelea* sp., *Xylodon versisporus* из семейства Polyporaceae и *Phlebia* sp. (Meruliaceae) (Alexander, 1920; Lindner, 1958).

В Тебердинском заповеднике под корой деревьев встречается редко. Один экземпляр *D. decemmaculata* выведен из личинки, найденной в мокрой бурой трухе под корой сосны на высоте приблизительно 2000 м над ур. м. 10 июня 1982 г. Имаго вылетел 20 июня. Личинки этого вида на сосне найдены впервые.

Gnophomyia viridipennis Gimmerthal

Распространение. Изучено недостаточно. В Европе зарегистрирован во Франции, Австрии, Чехословакии, Югославии. В СССР — в Ленинградской области, на Украине, Северном Кавказе, в Туве (Савченко, 1982).

Обычный ксилофильный вид лимониид. Личинок находили под корой тополей. Имаго летают близ стволов старых, пораженных гнилью деревьев во второй половине июня — июле (Савченко, 1982).

В наших сборах — самый массовый вид ксилофильных комаров-болотниц. Его личинки развиваются в основном в толстом слое луба осин. Они заселяют кору толстомерных и среднего диаметра стволов, лежащих на земле, обычно в тени. В таких условиях кора долго не высыхает и успевает сильно разложиться, прежде чем начнет отпадать от ствола.

Личинки заселяют деревья на начальных этапах разложения коры, когда луб только начинает буреть, причем заселяют его очень плотно, до 60 личинок на 1 дм² при толщине луба 1—1,5 см. Несомненно, личинки *G. viridipennis* — сапрофлеофаги, перерабатывающие луб до состояния мягкого черного мокрого кашеобразного субстрата. Мы находили личинок *Gnophomyia* именно в таком черном мягком лубе, так же плотно заселенном, как и бурая, мало разложившаяся кора. Один экземпляр *G. viridipennis* выведен из-под коры сосны с бурым мокрым лубом, бурой трухой и слизью в подкоровой зоне.

Вид распространен по всему лесному поясу. Взрослых личинок мы собирали в апреле—июне и в сентябре. Имаго из весенних проб вылетали с конца мая по август, а из июньских — до сентября. Из осенних проб после зимовки имаго вылетели в основном в апреле — начале мая, некоторые экземпляры вывелись в середине июня — начале июля. Лёт в природе отмечен в начале июля. Вероятно, у *G. viridipennis* в течение года развиваются два поколения. Зимуют личинки.

Rhipidia uniseriata Schiner

Распространение. Большая часть Европы. В СССР — европейская часть, Кавказ, Западная Сибирь, Тува, Южное Приморье, Курильские острова (Савченко, 1985).

Обычный вид, встречающийся в лиственных и смешанных хвойно-широколиственных лесах. Личинок находили в гнилой древесине лиственных пород, в частности, в старых стволах бука (Beling, 1873) и ильма (Chandler, 1973).

В Теберде вид встречается не часто. Личинки развиваются в мягкой древесине лиственных пород деревьев. Мы находили их в светлой сильно влажной мягкой сердцевинной трухе в дупле осины; в бурой, значительно переработанной личинками типулид, сердцевинной трухе ольхи и в мягкой, насыщенной влагой, светлой древесине березы.

Rh. uniseriata зарегистрирован в нижней части лесного пояса на высоте, не превышающей 1500 м над ур. м. Личинки собраны во второй декаде мая, имаго в садках вылетели через 7—12 дней.

Ula mollissima Haliday

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — север европейской части, Краснодарский край (Czizek, 1931).

Личинок находили в агариковых грибах, влажной подстилке, студенистых скоплениях на клене, в трутовиках (Кривошеина и др., 1986).

В Тебердинском заповеднике *U. mollissima* — один из массовых видов, развивающийся в сильно увлажненных субстратах: в натеках сока на деревьях, в слизях под корой и т. д. Мы неоднократно находили личинок в натеках сока пихты, образующихся на месте спила стволов, лежащих на склонах спилом вниз. В натеке сока образуется бродящая кашица с обилием грибов, и здесь поселяется множество личинок различных видов, в том числе и *U. mollissima*. Нередко кора у края спила и сам спил начинают зарастать мхом. Личинки *Ula* часто концентрируются в этих местах, в слизистых или просто мокрых субстратах под подушками пропитанного влагой мха. Кроме натеков сока на пихтах, мы находили личинок *Ula* под корой осины, на начальных стадиях разложения коры, когда луб светло-бурый, мокрый, скользкий. Личинки сосредоточиваются в местах с обильной слизистой кашицей на поверхности древесины или в мокрых, ослизненных лубяных волокнах. Питаются, очевидно, жидкими продуктами разложения коры, бродящим соком.

U. mollissima распространен, вероятно, по всему лесному поясу и встречается везде, где существуют подходящие субстраты для развития. Личинок мы находили по всей долине р. Теберды и на высоте приблизительно 1600—1700 м над ур. м. Личинки собраны в конце мая — начале июня, имаго выводились в третьей декаде июня — первой половине июля.

Семейство Psychodidae — бабочницы

Личинки ряда родов живут во влажном мхе на болотах, по берегам рек и ручьев. Личинки рода *Psychoda* развиваются в гниющих органических веществах, навозе. Питаются разлагающимися растительными веществами, детритом. Личинка *Trichomyia* найдена в гниющей древесине (Lawrence and Vockeroth, 1981).

В Тебердинском заповеднике личинки Psychodidae обычны в натеках сока на пихте.

Встречаются по всему лесному поясу. Личинки найдены в начале июня, имаго вылетали во второй половине июня — августе.

Семейство Chironomidae — звонцы

Личинки большинства видов обитают в воде различных водоемов или сырой почве. Питаются бактериями, водорослями, детритом, некоторые виды хищничают (Oliver, 1981). Их находили в трухе под корой еловых пней, в темном лубе берез, в светлой влажной древесине лиственных пород деревьев (Кривошеина и др., 1986).

В Тебердинском заповеднике личинки Chironomidae — обычные обитатели рыхлых переувлажненных субстратов в разлагающейся

древесине. Они встречаются в мокрой светлой трухе дупел, рыхлом сильно влажном лубе или трухе под корой осины, пихты, сосны.

Встречаются повсеместно в лесном навозе. Личинки собраны в апреле — начале июня. Имаго вылетали с середины мая до начала июля.

Семейство Ceratopogonidae — мокрецы

Личинки представителей семейства Ceratopogonidae развиваются в воде и в самых разнообразных увлажненных субстратах: в почве, гниющих растительных остатках, муравейниках. С разлагающейся древесиной связаны в основном виды рода *Forcipomyia* и некоторые представители родов *Dasyhelea* и *Culicoides* (Гуцевич, 1973).

Culicoides obsoletus Meigen

Распространение. Голарктика, исключая тундру и пустыню (Szadziwski, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки рода *Culicoides* обитают во влажной почве, подстилке, различных водоемах, встречаясь в слое ила на дне и у берегов. Отдельные виды могут быть связаны в своем развитии с разлагающейся древесиной и встречаются в соке, вытекающем из ран деревьев, под корой, в трухе дупел, в грибах и т. п. (Гуцевич, 1973; Кривошеина, Мамаев, 1967), но в целом род *Culicoides* для древесины не характерен.

Личинки *C. obsoletus* развиваются в самых различных увлажненных субстратах: во влажной почве, в грибах, гниющих листьях, под корой лиственных деревьев. Их собирали на болоте и мокром лугу (Кноз, 1978).

В Теберде личинки *C. obsoletus* под корой деревьев встречаются не часто. Они поселяются у трещин в коре осин, на участках с мокрым гниющим лубом, обильно смоченным древесным соком. Найденны вместе с личинками *Brachyopa pilosa* Collin (Syrphidae).

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса, в долине р. Теберды. Личинки собраны в середине сентября, имаго вылетали в начале апреля следующего года.

Culicoides scoticus Downes et Kettle

Распространение. Преимущественно лесная зона Западной Европы. В СССР — лесная зона на восток до Красноярского края, Закавказье (Гуцевич, 1973).

Личинок и куколок *C. scoticus* собирали в болоте и на мокром лугу (Кноз, 1978).

В Тебердинском заповеднике — обычный вид. Личинки были найдены нами в бродящем соке пихты, вытекающем из поранений дерева, но, очевидно, это не единственный субстрат их обитания.

Распространен по всему лесному поясу, встречается в зоне субальпийских лугов. Личинки обнаружены в конце мая — начале июня, имаго вылетели во второй половине июня.

Dasyhelea paludicola Kieffer

Распространение. Изучено недостаточно. Очевидно, обычный в Палеарктике вид, известный из западных (Эстония, Крым) и восточных ее областей (Приморье). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки мокрецов рода *Dasyhelea* обитают в различных сильно увлажненных субстратах. Личинок *Dasyhelea* sp. находили под корой лиственных деревьев, влажной древесине, в древесной трухе в дуплах (Кривошеина, Мамаев, 1967). Личинки *D. paludicola* отмечены в Приморье в натеках сока на ильме, в разжиженных субстратах под корой ореха манчжурского, в коре осины, бархата амурского, где они концентрировались вблизи участков, обильно смачиваемых соком (Кривошеина, 1974а, 1974б, 1974в; 1975в).

В Тебердинском заповеднике *D. paludicola* — обычный вид, развивающийся в сильно влажных субстратах под корой деревьев. Мы находили их в скользком мокром лубе осины на разных стадиях разложения коры, в натеках сока на пихте, в обильной слизи под корой, мокрой трухе или ослизненных бурых лубяных волокнах сосны. В сосне личинки *D. paludicola* встречаются и во влажных местах на поверхности древесины, покрытой сажистым налетом.

Вид распространен по всему лесному поясу. Личинок мы собирали с начала апреля по июнь. Основной вылет имаго происходил в конце мая — середине июня.

Forcipomyia corticis Kieffer

Распространение. Изучено недостаточно. Известен в Центральной Европе (Goetghebuer und Lenz, 1934). На Кавказе отмечается впервые.

Все представители рода *Forcipomyia* являются ксилобионтами, связанными в своем развитии с разлагающейся древесиной. Сведения по биологии *F. corticis* в литературе отсутствуют. Указывается только, что личинки развиваются под гниющей корой (Кривошеина, Мамаев, 1967).

В Тебердинском заповеднике *F. corticis* — обычный вид, развивающийся под корой сосен. Личинки заселяют стволы на поздних стадиях разложения коры, когда она начинает отслаиваться и отпадать от ствола. Они встречаются группами в покинутых покрытых плесенью ходах короедов, черно-бурой влажной трухе под корой, на поверхности покрытой сажистым налетом древесины, внутренней поверхности коры, часто в сухих местах.

Личинки и куколки обнаружены на высоте 1900—2100 м над ур. м. в начале июня. Имаго вылетели через 4—8 дней.

Forcipomyia flavirustica Remm

Распространение. Вид описан из Крыма (Ремм, Жоголев, 1968). Позднее сведен в синонимы к *F. suberis* Clastrier, распространенному в СССР (Крым), Румынии и Алжире (Szadziewski, 1983), однако синонимия принимается не всеми.

На Кавказе отмечается впервые.

Биология вида была неизвестна. В Теберде вид встречается не часто. Личинки *F. flavirustica* обнаружены на соснах под корой, находящейся на поздних стадиях разложения и сохранившейся на небольших участках у комля деревьев. Личинки и куколки локализируются в умеренно влажных местах на поверхности древесины, покрытой густым слоем сажистого налета, и питаются, очевидно, соскабливая его с поверхности субстрата.

Вид найден на высоте 2000—2200 м над ур. м. Личинки собраны в первой декаде июня и середине июля. Имаго вылетели в третьей декаде июля.

Forcipomyia kaltenbachii Winnertz

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР — таежная зона европейской части. На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *F. kaltenbachii* отмечены под отслоившейся гниющей корой дубовой колоды (Кривошеина, Мамаев, 1967).

В Тебердинском заповеднике *F. kaltenbachii* встречается не часто. Заселяет подкоровую зону сосен, пораженную короедами. Группы личинок концентрируются в мокрой бурой трухе под корой, встречаются на участках с мокрым скользким бурым лубом, покрытым черным слизистым налетом.

Вид обнаружен на высоте 2100—2150 м над ур. м. Личинки собраны в начале июня, имаго в садках вылетели в начале июля.

Forcipomyia nigra Winnertz

Распространение. Представитель транспалеарктической фауны. Широко распространен в западных районах Палеарктики. Встречается в Приморье (Кривошеина, 1974а). На Кавказе отмечается впервые.

Обычный вид в лесной зоне нашей страны. Личинки развиваются преимущественно под корой лиственных деревьев: осины, дуба, липы амурской, чозении, бука (Кривошеина, 1975а; 1975б; Кривошеина, Мамаев, 1967; Kieffer, 1925; Saunders, 1924).

В наших сборах встречался редко. Личинки найдены под корой березовой ветки, вместе с личинками Lonchaeidae и Cecidomyiidae. Кора хорошо отслаивалась, луб был почти черным, влажным, древесина в некоторых местах размягчена.

F. nigra найден в долине р. Теберды, т. е. в нижней части лесного пояса. Личинки обнаружены во второй половине мая, имаго вывелись в середине июня.

Forcipomyia paradoxa Krivosheina

Распространение. Архангельская, Вологодская, Ярославская, Тульская, Воронежская области (Кривошеина, 1968). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки развиваются под корой различных пород деревьев: ели, дуба, липы (Кривошеина, 1968).

В Тебердинском заповеднике *F. paradoxa* — один из обычных видов. Поселяется под сгнившей корой толстомерных и среднего диаметра сосен. Луб в большинстве случаев бывает разрушен до состояния бурой трухи, иногда сохраняется в виде темно-бурых ослизненных волокон, древесина покрыта сажистым налетом или слизью. Личинки *F. paradoxa* локализуются преимущественно в умеренно влажных местах, встречаются обычно группами по 10—50 экз. на поверхности древесины или луба, куколки залегают на внутренней поверхности коры. Вид обнаружен на высоте 1900—2200 м над ур. м. Личинки и куколки собраны в начале июня, имаго вывелись до 15 июня.

Forcipomyia picea Winnertz

Распространение. Западная и Центральная Европа. В СССР — запад европейской части, Крым (Ремм, Жоголев, 1968; Frey, 1923). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *F. picea* отмечены в Закарпатье под корой бука и дуба (Кривошеина, Мамаев, 1967).

Нами личинки и куколки этого вида обнаружены под корой сосны. Они поселяются обычно под относительно тонкой корой стволов среднего диаметра (25—30 см) на поздних стадиях разрушения подкорковой зоны. Луб обычно темно-бурый, сильно влажный или мокрый, поражен мицелием грибов или разрушен до состояния черно-бурой трухи, поверхность древесины покрыта сажистым налетом. Личинки *F. picea* встречаются группами в умеренно влажных местах в трухе или на участках с сажистым налетом, куколки залегают на внутренней поверхности коры, нередко вместе с *F. paradoxa*.

Вид обнаружен на высоте 2000—2200 м над ур. м. Личинки и куколки собраны в начале июня, имаго вылетели в середине июня — начале июля.

Forcipomyia regulus Winnertz

Распространение. Известен из Германии (Goetghebuer und Lenz, 1934). На Кавказе отмечается впервые.

Биология вида была не изучена.

В Тебердинском заповеднике встречается редко. Личинки были найдены по корой сосны, на заключительных этапах разрушения, когда кора отпадает от ствола и остается лишь в некоторых местах, большей частью у комля. Луб черный, сильно влажный, под корой черная влажная труха, поверхность древесины покрыта густым слоем сажистого налета. Личинки и куколки мокрецов локализируются на поверхности древесины, питаюсь, очевидно, сажистым налетом. Встречался совместно с *F. flavirustica*.

Найден на высоте 2100 м над ур. м. Имаго вывелись во второй половине июля.

Семейство Keroplatidae — плоскоуски

Личинки представителей семейства Keroplatidae живут на поверхности плодовых тел различных грибов и в гниющей древесине (Landroch, 1927; Edwards, 1924). Комары встречаются в лесах, чаще всего в затененных сырых местах.

Cerotelion lineatus Fabricius

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР известен из Крыма, Северного Кавказа (Кривошеина и др., 1986).

Личинки *C. lineatus* отмечались на дереворазрушающих грибах, в частности *Auricularia mesenterica*. Локализуются они преимущественно на нижней поверхности плодовых тел (Кривошеина, Мамаев, 1967).

В Тебердинском заповеднике личинки этого вида под корой деревьев встречаются редко. Они обнаружены на тонкой полупрозрачной пленке под корой березовой ветки, древесина которой разлагалась по типу светлых деструктивных гнилей, была мокрой и мягкой, подкоровая зона находилась на поздней стадии разложения.

Встречен в нижней части лесного пояса. Личинки найдены в начале мая, имаго вылетели в начале июня.

Orfelia discoloria Meigen

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад европейской части, Сибирь (Островерхова, 1981; Landroch, 1926). На Кавказе отмечается впервые.

В Тебердинском заповеднике личинки *O. discoloria* в сборах ксилофильных двукрылых встречались редко. Они обнаружены под корой сосны среднего диаметра, в умеренно влажной бурой трухе подкоровой зоны и на внутренней, прилегающей к древесине поверхности бурого влажного луба, поврежденного ходами короедов. Кора была почти вся поражена мицелием грибов.

Встречается по всему лесному поясу. Личинки собраны в первой декаде июня, имаго вылетели в начале июля.

Семейство *Diadocidiidae* — тонконожки

Личинки единственного в Палеарктике рода *Diadocidia* живут в гнилой замшелой древесине (Landroch, 1926).

Diadocidia valida Mik

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад европейской части, Сибирь (Островерхова, 1979). На Кавказе отмечается впервые.

В Теберде в сборах ксилофильных двукрылых встречается не часто. Личинки обнаружены под корой сосны. Обычно они поселяются на стволах среднего диаметра с почти полностью разрушенной корой, когда она отслаивается и отпадает от ствола. Древесина бывает покрыта сажистым налетом, труха подкоровой зоны слегка влажная, темно-бурая. Личинки найдены среди мелких плесневых грибов, покрывающих поверхность твердой еще древесины, вместе с личинками *Forcipomyia flavirustica*.

Вид встречается по всему лесному поясу, преимущественно в сосновых древостоях. Личинки собраны в первой декаде июня, имаго вылетели в третьей декаде месяца.

Семейство *Mycetobiidae* — сокоедки

Небольшое семейство, представленное в Палеарктике несколькими видами рода *Mycetobia*. На основании особенностей жилкования крыла род *Mycetobia* был выделен из семейства *Anisopodidae* в отдельное семейство. Все известные в настоящее время виды связаны в своем развитии с вытекающим соком деревьев или мокрой гниющей древесиной (Мамаев, 1968).

Mycetobia pallipes Meigen

Распространение. Известен из Западной Европы. В СССР — из Закарпатья и с Северного Кавказа (Мамаев, 1971а).

Обычный в лесной зоне вид, развивающийся под корой гниющих пней и стволов хвойных и лиственных деревьев, среди гниющих грибов на пнях. Личинок собирали под корой бука во влажной древесной трухе (Кривошеина, Мамаев, 1967; Мамаев, 1968).

В Тебердинском заповеднике *M. pallipes* — обычный вид, развивающийся в сильно увлажненных субстратах, пропитанных древесным соком или покрытых слизью. Личинки в массе обнаружены в натеках сока на пихте, в бродящей слизистой каше с обилием грибов на месте спила ствола и под корой на границе с сокоточивым участком; реже они встречаются в мокром, слизистом лу-

бе и мокрой трухе под корой сосны, в черном ослизненном лубе осины.

Вид распространен по всему лесному поясу. Взрослых и молодых личинок мы собирали в конце мая — начале июня. Имаго вылетели в течение июня месяца, отдельные особи из майских проб — в первой половине августа. Развитие происходит в течение приблизительно 2—2¹/₂ месяцев, поэтому за год развивается 2—3 перекрывающихся поколения. Зимуют, по всей вероятности, имаго.

Mycetobia pilosa Mamajev

Распространение. Вид известен был только на Северном Кавказе (Красная Поляна, урочище «Медвежьи ворота») (Мамаев, 1968). В Теберде — его второе местонахождение.

Развивается в бродящей жидкой среде, образующейся в местах поранений стволов пихт (Мамаев, 1968).

В Тебердинском заповеднике *M. pilosa* — обычный вид, в массе развивающийся в натеках сока на стволах пихты, где он встречается совместно с *M. pallipes*.

В отличие от предыдущего вида *M. pilosa* обитает преимущественно в нижней части лесного пояса, поднимаясь в горы до 1600—1700 м над ур. м., однако на этих высотах он встречается значительно реже, чем в долинах и нижней части склонов. Личинки собраны в конце мая — начале июня. Имаго вывелись во второй половине июня — начале июля, отдельные особи — в первой половине августа, т. е. фенология этого вида сходна с таковой *M. pallipes*.

Семейство *Mycetophilidae* — грибные комары

Личинки грибных комаров развиваются внутри и на поверхности плодовых тел грибов или мицелия. Виды некоторых родов развиваются под корой и в гниющей древесине, где они также связаны с плодовыми телами или мицелием дереворазрушающих грибов.

Apolephthisa subincana Curtis

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад европейской части. На Кавказе отмечается впервые.

Личинки живут в древесных грибах *Poria vaporaria* и под корой, где они обитают внутри слизистых трубочек, прикрепленных к поверхности влажной, разложившейся древесины с грибным мицелием (А. И. Зайцев, 1979; Landroch, 1926).

A. subincana — обычный в Теберде вид, личинки которого заселяют лежащие на земле стволы разного диаметра с корой, значительно подвергшейся разрушению грибами и насекомыми. Луб

таких деревьев обычно темно-бурый, сильно влажный, под корой во многих местах накапливается труха и слизь. Личинки локализуются в местах обрастания поверхности древесины и коры мицелием грибов, где они обычно образуют скопления. Личинки относительно активно передвигаются, обгрызая пленки мицелия. Куколки залегают в местах обитания личинок. Личинки и куколки собраны нами под корой сосны, ели, березы, осины, пихты.

Вид распространен по всему лесному поясу. Мы находили личинок разных возрастов с ранней весны до середины лета. Имаго выводились с мая по август. По-видимому, в течение года развивается 2—3 поколения, зимуют взрослые насекомые.

Exechia dorsalis Staeger

Распространение. Западная Европа. В СССР — Московская область, северо-запад европейской части, Сибирь (Островерхова, 1979; Сахарова, 1977). На Кавказе отмечается впервые.

Обычный повсюду вид. Личинки *Exechia* обитают в различных грибах, преимущественно в ножках. Имаго выводили из грибов *Mycena* sp. и разных видов сыроежек (Сахарова, 1977), *Gyroporus castaneus*, *Collibia butyracea*, *Mycena pura* f. *rosea*, *Leriotia clypeolaria*, *Pholiota lenta*, *Cortinarius anomalus*, *C. hinnuleus*, *C. torvus* (Dely-Draskovits, 1974), *Boletus*, *Laccaria laccata* (Landroch, 1927).

Нами личинки *Exechia dorsalis* обнаружены единственный раз под корой пихты с сильно разрушенной трухлявой древесиной. Кора была мягкая, луб светлый, пронизанный мицелием грибов, слегка влажный. Взрослая личинка и куколка найдены в долине р. Теберды во второй половине ноября 1982 г. Имаго вылетели в конце ноября.

Grzegorzekia collaris Meigen

Распространение. Западная Европа. В СССР — северо-запад европейской части. На Кавказе отмечается впервые.

Редкий в Теберде вид. Единственная куколка найдена в трухлявом, покрытом мхом еловом пне, в толще красно-бурой, мягкой, влажной, легко рассыпающейся древесины.

Вид обнаружен в долине р. Теберды в начале мая 1983 г. Имаго вылетел 20 мая.

Mycomya cinerascens Macquart

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР — север, северо-запад и центр европейской части, Сибирь, Кавказ (Joost, Plassman, 1978).

Личинки комаров рода *Mycomya* обитают на поверхности древесных колод и ветвей внутри слизистых трубочек, прикрепленных

к субстрату, встречаются также в полостях древесины, в ходах насекомых. Локализуются в местах, покрытых грибным мицелием, которым, очевидно, питаются. Кроме мицелия, личинки *Mycotyua* поедают мелких мертвых личинок насекомых (А. И. Зайцев, 1979), а по мнению Лаштовки (Laštovka, 1972), они являются зоофагами. Личинки *M. cinerascens* отмечены в древесных грибах (Landroch, 1926).

В Теберде под корой деревьев этот вид встречался редко. Личинки обнаружены на соснах на заключительных стадиях разложения коры, когда она почти полностью разрушена, отслаивается и отпадает от ствола. Обитают в умеренно влажных местах на участках, покрытых сажистым налетом и подернутых плесенью, которой, вероятно, питаются.

Личинки собраны в начале июня на высоте 2100 м над ур. м., имаго вылетели во второй половине июня.

Mycotyua sp. 1

Личинки найдены под корой сосны в покинутых ходах короедов, покрытых плесневыми грибами, которые они объедали.

Вид зарегистрирован в нижней части лесного пояса. Личинки собраны в первой половине апреля, имаго вылетели в конце апреля. В нашем материале оказались только самки, поэтому идентифицировать вид не удалось.

Mycotyua sp. 2

Имеются только самки, которых невозможно определить до вида, но они заметно отличаются от предыдущих. Личинки обнаружены под корой сосны вместе с личинками *Apolephthisa subin-sana* на участках ствола, пораженных мицелием грибов.

Личинки найдены на высоте 1600—1700 м над ур. м. в конце мая. Имаго вылетели в начале июня.

Sciophila lutea Macquart

Распространение. Транспалеарктический вид, известный из Великобритании, Ирландии, ФРГ, ГДР, Франции, Швеции, Финляндии, Нидерландов. В СССР — Кольский полуостров, Карельская АССР, Ленинградская и Московская области, Бурятская АССР, Таджикская ССР (А. И. Зайцев, 1982). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *Sciophila lutea* развиваются обычно на поверхности грибов-трутовиков и внутри карпофоров самых разнообразных видов шляпочных грибов (Островерхова, 1979; Сахарова, 1977; Яковлев, 1978; Vuxton, 1960; Dely-Draskovits, 1974; Edwards, 1925; Falcoz, 1921; Hackman, Meinander, 1979; Landroch, 1927). Ксилобионтные формы найдены на поверхности сильно разложив-

шейся древесины, покрытой мицелием грибов, на участках, прилегающих к почве (А. И. Зайцев, 1979).

В Теберде личинки под корой встречаются не часто. Обнаружены на суховатой внутренней стороне коры толстомерной пихты, лежащей на земле. Подкоровая зона разрушена до состояния бурой влажной трухи. Серые подвижные личинки были близки к окукливанию и находились под тонкой паутинообразной пленкой, прикрепленной к поверхности субстрата.

Вид встречается по всему лесному поясу. Личинки найдены в конце мая, имаго вылетели в начале июня. Стадия куколки длится 8—10 дней.

Семейство Scatopsidae

Биология большинства представителей этого семейства совершенно не изучена. Описаны личинки и известны условия развития лишь некоторых видов, развивающихся в гниющих остатках растительного и животного происхождения, под разлагающейся корой мертвых деревьев (Cook, 1981).

Ectaetia sp.

Биология представителей рода изучена недостаточно. Имеются лишь отдельные указания о связи личинок с разлагающейся древесиной. Личинок *Ectaetia* находили в трухе в дуплах тополя Максимовича в Приморье и дуплах тополей в горах Средней Азии (Кривошеина, 1974а).

В Тебердинском заповеднике личинок *Ectaetia* sp. мы находили в мокрой трухе под корой сосен. Вид встречался довольно часто.

Повсеместно распространен в лесном поясе. Личинки собраны в первой половине июня, имаго вылетали с конца июня до середины июля.

Ectaetia clavipes H. Loew

Распространение. Изучено недостаточно. Известен из Европы (Cook, 1981). Впервые отмечается для фауны СССР.

Биология вида была неизвестна. В Теберде личинки обнаружены под корой осины в слое черного ослизненного луба.

Найдены в долине р. Теберды в конце марта. Имаго вылетели в конце апреля.

Семейство Anisopodidae — разноножки

Семейство включает представителей 5 родов, из которых на территории нашей страны зарегистрированы только виды *Sylvicola*. Личинки развиваются в разлагающихся растительных остатках, в том числе в гниющей древесине, в соке деревьев, в плодовых телах грибов (Cole, Streams, 1970; Edwards, 1923; Peterson, 1981).

Sylvicola cincta Fabricius

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад и центр европейской части, Северный Кавказ.

Личинок *S. cincta* находили в Вологодской области в разлагающемся слизистом плодовом теле гриба на стволе березы и под корой осины; в Краснодарском крае — под корой пихты (Кривошеина, Мамаев, 1967). Отмечены в натеках сока на пнях и стволах (Кривошеина и др., 1986).

В Теберде *S. cincta* — обычный вид, в массе развивающийся в сильно увлажненных субстратах на деревьях. Личинки найдены в слизистой бродящей кашеце, образующейся в местах натеков сока на пихтах, рядом с такими участками среди мокрых кусочков коры; под корой осины, где личинки заселяют места с бурым скользким лубом на начальных этапах разложения и локализуются преимущественно на участках, обильно смоченных древесным соком или покрытых слизью. Встречаются часто вместе с *Hammerschmidtia ferruginea*, *Brachyopa pilosa* (Syrphidae).

Вид зарегистрирован до высоты 1800 м над ур. м. Личинки собраны в конце мая — начале июня и в середине сентября. Имаго из весенних проб вылетали с середины июня по июль, отдельные особи — в августе. Из осенних проб часть насекомых вылетели в октябре, часть — после зимовки в июне следующего года. Зимуют, очевидно, личинки разных возрастов. Возможно развитие двух поколений.

Семейство Rhagionidae — бекасницы

Небольшое семейство, большинство представителей которого развивается в почве (James and Turner, 1981).

Rhagio sp.

Личинки *Rhagio* развиваются во влажной почве, богатой разлагающимися растительными веществами. Предполагается, что они являются хищниками других насекомых (James and Turner, 1981).

Нами личинка *Rhagio* sp. найдена под корой березы, в слое темного рыхлого луба на высоте около 1700 м над ур. м. 26 мая 1983. Имаго вылетело в третьей декаде июня.

Семейство Xylophagidae — стволоедки

Небольшое семейство, включающее единственный род *Xylophagus*. У всех представителей, биология которых известна, личинки — ксилобионты. Они встречаются либо под корой, либо в сильно разрушенной грибами древесине разлагающихся древесных остатков (Кривошеина, Мамаев, 19726).

Xylophagus compeditus Wiedemann

Распространение. Большая часть лесной зоны Западной Европы. В СССР — европейская часть, кроме юга. На восток ареал простирается до Забайкалья (Кривошеина, Мамаев, 1982). На Кавказе отмечается впервые.

Один из обычных видов в лесах европейской части СССР. Личинки развиваются под корой как хвойных (ель, сосна, пихта), так и лиственных (береза, липа, бук, граб, дуб, осина) пород деревьев (Кривошеина, Мамаев, 1967; 1972б; 1982).

В Теберде *X. compeditus* — один из обычных видов подкорных двукрылых. Личинки найдены в толще влажного луба или под корой бука, березы, ольхи, осины, дуба, клена, сосны, пихты. Они заселяют деревья преимущественно на средних этапах разложения коры, когда луб бурый или темно-бурый, влажный, ломающийся или тянущийся лентами, часто скользкий, и подкоровая зона населена разнообразными группами насекомых. Личинки *X. compeditus* встречаются обычно поодиночке, но нередко достигают заметной численности, до 10 личинок на площади 10 дм². По характеру питания — хищники, поедающие личинок подкорных насекомых.

Вид повсеместно встречается в лесном поясе. Зимуют личинки. Окукливание в долине Теберды происходит в конце апреля — начале мая, на высоте верхней границы леса — в середине мая — начале июня. Стадия куколки длится 9—10 дней. Вылет имаго в садках происходил в мае—июне. Часть личинок, собранных в сентябре, после зимовки в холодильнике окуклилась в конце апреля. Из июльских проб личинок среднего возраста имаго вывелись в начале июня следующего года.

Семейство Stratiomyidae — львинки

Личинки львинок развиваются в самых разнообразных средах: в почве, загрязненных водоемах, подстилке, различных разлагающихся органических остатках, в том числе и гниющей древесине. С разлагающейся древесиной связано развитие представителей подсемейства Pachygasterinae, принадлежащих к нескольким родам (Кривошеина, Мамаев, 1967).

Neopachygaster meromelaena Duffour

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — от Ленинградской области до предгорий Северного Кавказа (Rozkošný, 1983).

Личинки развиваются под корой лиственных пород деревьев. Их находили на буке, грабе, тополе, осине, клене, иве (Кривошеина, 1965, 1976а; Кривошеина, Компанцев, 1984; Rozkošný, 1973).

В Тебердинском заповеднике *N. meromelaena* — один из обычных ксилофильных видов. Личинки найдены под корой осины, преимущественно на обильно покрытых слизью участках с бурым мокрым лубом. Локализуются на поверхности древесины и встречаются иногда большими скоплениями, по 20—30 личинок на 1 дм². Перед окукливанием выходят в периферические слои коры, куколки обычно залегают в толще трухлявого черного луба или прямо под корковым слоем коры.

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса до высоты около 1400—1500 м над ур. м. Взрослые личинки встречались под корой с конца марта по май. Имаго в садках вылетали с начала мая до июля.

Berkshiria hungarica Kertesz

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад и центр европейской части. На Кавказе отмечается впервые (Rozkošný, 1983).

Личинки развиваются под корой осин (Кривошеина, 1965; Кривошеина, Мамаев, 1967; Кривошеина, Компанцев, 1984).

В Теберде — обычный вид, заселяющий кору осин на ранних стадиях разложения. Личинки локализируются в бурой слизи на границе луба и древесины, в толще мокрых, слегка побуревших ослизненных лубяных волокон, часто на границе свежего и гниющего субстрата. Питаются лубом, перерабатывая его до состояния бурой кашицы.

Вид зарегистрирован в нижней части лесного пояса до высоты 1500 м над ур. м. Личинки собраны в августе—сентябре, имаго вылетели в апреле следующего года. Зимуют личинки.

Zabrachia minutissima Zetterstedt

Распространение. Северная и центральная Европа. В СССР — европейская часть, Сибирь, Приморье, Кавказ (Rozkošný, 1983).

Один из широко распространенных обычных видов. Его развитие связано преимущественно с хвойными породами (сосна, лиственница, кедр, ель), но иногда личинки встречаются и под корой лиственных деревьев, в частности отмечены на тополе и маакии (Кривошеина, 1972б, 1974а). Многие авторы отмечают связь личинок *Z. minutissima* с ходами ксилофагов. Они зарегистрированы в ходах короедов *Ips sexdentatus* Boern., *I. acuminatus* Gyll., *Trypodendron lineatum* (Гусев, 1928), *Orthotomicus proximus* Eichh., *Blastophagus minor* Hart., *Ips typographus* L., *Ips duplicatus* Sahlb. (Харитоновна, 1972), *Orthotomicus laricis*, *Blastophagus piniperda* L. (Никитский, 1980), *Ips subelongatus* Malach., усачей *Acanthocinus aedilis* L., *Rhagium inquisitor* L., *Tetroplum castaneum* L., златки *Phaenops cyanea* F., смолевки *Pissodes pini* L.

(Коломиец, Богданова, 1980). Личинки отмечались также под корой сосен, не поврежденной короедами, с черным подгнившим лубом (Никитский, 1980).

В Теберде *Z. minutissima* — обычный вид, развивающийся под корой сосен. Личинки заселяют стволы преимущественно на послекороедных стадиях разложения коры и встречаются в бурой и черной слизи подкоровой зоны, в покинутых и заплесневелых ходах короедов, в трухе ходов усачей, среди мокрых бурых лубяных волокон, на поверхности древесины, покрытой густым сажистым налетом. На слизистых участках или сажистом налете нередко образуют скопления.

В Теберде обитают, очевидно, две формы этого вида. По описанию вида самки *Z. minutissima* имеют желтые усики, самцы — черные. Нами обнаружены самки как с желтыми, так и с черными усиками. Самцы — только черноусые. Интересно, что эти формы несколько отличаются экологически: черноусые обитают преимущественно на сильно влажных, слизистых участках подкоровой зоны, желтоусые — в основном на сажистом налете.

Вид распространен по всему лесному поясу. Взрослые личинки встречались в долине р. Теберды в нижней части склонов с конца марта до середины мая. В среднегорном поясе, на верхней границе леса — с конца мая до середины июля. Имаго в садках вылетали с конца апреля до середины августа. Зимуют личинки.

Семейство Asilidae — ктыри

Одно из крупных семейств отряда, большинство представителей которого развиваются в почве. В древесине встречаются виды родов *Laphria* Mg., *Choerades* Walker., *Andrenosoma* Rd., *Pogonosoma* Rd.

Laphria flava Linnaeus

Распространение. Транспалеарктический широко распространенный вид.

Личинки *L. flava* известны как хищники дровосеков. Их находили в сосновых пнях в Московской области (Кривошеина, Мамаев, 1967), в ходах *Crioccephalus rusticus* L. в Костромской области (Кривошеина, Компанцев, 1984).

В сосново-лиственничных лесах предгорий Салаирского кряжа личинки *L. flava* обитают под корой сосновых пней, где поедают личинок и куколок *Acanthocinus aedilis* L., *Rhagium inquisitor* L., *Crioccephalus rusticus* L. (Коломиец, Богданова, 1980). В лесах Прибайкалья развивается на лиственницах, где поедает куколок дровосеков *Rhagium inquisitor* L., *Acanthocinus aedilis* L. (Плешанов, 1966), в Туве встречается в ходах *Tetropium gracilicorne* Rtt., *Monochamus* spp., *Phaenops guttulata* Gebl., и изредка *Ips subelongatus* Motsch., где нападет на личинок (Яновский, 1967).

В Теберде *L. flava* встречается не часто. Найдены только имаго. Зарегистрирован до высоты 2200 м над ур. м. Ктыри летают с конца июня по август, преимущественно в сосняках.

Laphria gibbosa Linnaeus

Распространение. Широко распространенный трансарктический вид.

Личинки *L. gibbosa* известны как хищники ксилофагов и обитают под корой хвойных деревьев (Коломиец, Богданова, 1980).

В Костромской области их находили в сосновых пнях в ходах *Crioccephalus rusticus* L., часто вместе с *L. flava* (Кривошеина, Компанцев, 1984). Эти же виды отмечены в сосновых пнях, заселенных *C. rusticus* L., *Asemum striatum* L., *Corymbia rubra* L. в Западной Европе (Wiackowski, 1957). Имаго часто встречаются на поверхности коры сосновых бревен, заселенных короedами и усачами (Коломиец, Богданова, 1980; Плешанов, 1966). Имаго нападают на различных насекомых, в том числе на *Hylobius abietis* L.

В Теберде взрослые ктыри летают в июне—июле, встречаются преимущественно в сосняках. Зарегистрированы до 2100—2200 м над ур. м.

Семейство Therevidae — лжектыри

Большинство представителей семейства развивается в почве и песке и лишь отдельные виды связаны с гниющими растительными остатками, гниющей корой деревьев, разлагающимися фруктами и грибами. В гниющей древесине личинки обычно встречаются в сыпучих субстратах, чаще всего в дуплах, заполненных древесной трухой. Личинки — хищники, нападающие на личинок артропод, в особенности жуков, и на дождевых червей (Irvin, Lyneborg, 1981).

Psylocephala sp.

Единственная куколка найдена во влажной красно-бурой трухе сгнившей сердцевины соснового пня на высоте 1300 м над ур. м. в начале июня 1982 года. Имаго вылетел 9 июня. Так как имеется только самка, точная идентификация вида невозможна.

Семейство Hybotidae

Некоторые виды семейства связаны в своем развитии с разлагающейся корой и древесиной (Chvála, 1975).

Drapetis completa V. Kovalev

Распространение. Ленинградская область, Карпаты. На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *Drapetis* известны из трухи в дуплах и гнилых пней (Chvála, 1975).

В Теберде *D. completa* выведен из личинки, найденной в черном скользком лубе осины.

Зарегистрирован на высоте 1700 м над ур. м. Личинка обнаружена в начале июня; имаго вылетел в конце июня.

Euthyneura albipennis Zetterstedt

Распространение. Северная Финляндия, Швеция, Норвегия, Англия. В СССР — север европейской части (Кольский п-ов) (Chvála, 1983). На Кавказе отмечается впервые.

О развитии видов *Euthyneura* известно очень мало. Некоторые виды были выведены из гниющей древесины (Chvála, 1983; Collin, 1961). Имаго встречаются в лесах в более или менее влажных местах. Имаго *E. albipennis* были выведены из гниющей древесины в Англии (Cole, 1964).

В Теберде встречается не часто. Личинки *E. albipennis* найдены в буром влажном лубе березы с мокрой мягкой древесиной, в светлой мягкой влажной сердцевинной трухе осины, в черной влажной трухе под корой сосны.

Вид обнаружен до высоты 2200 м над ур. м. Личинки собраны в середине апреля, середине мая и начале июня. Имаго в садках выводились с середины мая до середины июня. Зимуют, очевидно, личинки.

Oedalea ringdahli Chvála

Распространение. Вид описан по единственному экземпляру из горных районов Швеции (Chvála, 1975). Для СССР указывается впервые. По-видимому, имеет бореомонтанное распространение.

Виды рода *Oedalea* широко распространены в Европе и встречаются в Северной Америке. Личинки не описаны, но связь их с гниющей древесиной указана рядом авторов (Chvála, 1983; Collin, 1961; Lundbeck, 1910; Zetterstedt, 1852). Относительно развития *Oe. ringdahli* сведений в литературе не имеется.

В Теберде вид встречается редко. Личинки найдены в мокрой мягкой красно-бурой древесине ольхи в пойменном лесу долины р. Теберды на высоте около 1500 м над ур. м. в середине мая 1983 г. Имаго вылетел 19 мая.

Tachypeza caucasica Chvála et Kovalev sp. nov. in litt.

Личинки найдены во влажной бурой трухе под корой пихты в конце мая. Имаго вылетели в середине июня. Зарегистрирован на высоте 1600—1700 м над ур. м. Редок. Кроме Теберды, отмечен в Краснодарском крае. Вероятно, эндемик Северного Кавказа.

Tachypeza fuscipennis Fallén

Распространение. Вид широко распространен в Европе. Экземпляры из Теберды принадлежат к особой форме, возможно, к подвиду, отличающемуся от типичного *T. fuscipennis* деталями строения гениталий самца и размерами блестящего пятна на мезоплеврах. Эта форма известна также с северо-западного Кавказа и Грузии. *T. fuscipennis* неоднократно выводили из гниющей древесины и трухи в дуплах (Chvála, 1975).

В Тебердинском заповеднике встречается не часто. Личинки этого вида найдены нами в мягкой влажной трухе сердцевины осины и во влажной черной трухе под корой березы на поздних стадиях разложения ствола. Древесина дерева была белой мягкой сильно влажной.

Личинки обнаружены в долине р. Теберды, на высоте около 1300—1400 м над ур. м. в середине мая и начале июня. Имаго вывелись в конце мая — конце июня.

Tachypeza nubila Meigen

Распространение. Лесная зона Европы. В СССР — вся европейская часть, Кавказ.

Имаго *T. nubila* выводили из гниющей древесины и трухи в дуплах (Chvála, 1975).

В Теберде встречается не часто. Личинки *T. nubila* заселяют кору лиственных деревьев на поздних стадиях разложения. Они встречаются в черном рыхлом или еще ослизненном мокром лубе осин, в черной влажной трухе под корой бука, в буром влажном лубе клена.

Личинки собраны в нижней части лесного пояса, до высоты приблизительно 1500 м над ур. м. во второй половине марта и конце мая. Имаго в садках вылетели в первой половине апреля и второй декаде июня. Зимуют, очевидно, личинки.

Семейство Empididae — толкунчики

Hilara sp.

Личинки обнаружены в бурой влажной трухе под корой сильно разрушенной березы в пойменном лесу долины р. Теберды на высоте около 1400 м над ур. м. во второй половине мая. Имаго вылетели в первой половине июня.

Семейство Dolichopodidae — зеленушки

Большинство видов этого семейства связано в своем развитии с почвой. С разлагающейся древесиной связаны виды подсемейства *Medeterinae*, представленные родами *Medetera* и *Systemus*.

Многие виды *Medetera* приурочены к поселениям короедов, где поедают их личинок и куколок (Богданова, 1975; Зиновьев, 1957; Коломиец, Богданова, 1980; Мамаев и др., 1977; Негроров, 1971, 1975; Никитский, 1980; Харитоновна, 1972; Beaver, 1966; Collin, 1941; Nuorteva, 1956, 1959, 1964).

Medetera abstrusa Thunberg

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — лесная зона европейской части, Сибирь (Богданова, 1975). На Кавказе отмечается впервые.

Личинок *M. abstrusa* в Сибири находили в ходах короедов под корой сосен (Богданова, 1975).

В Теберде вид встречается не часто. Личинки найдены в черном ослизненном лубе осин и под корой бука в бурой кашнице совместно с личинками других двукрылых.

Отмечен в нижней части лесного пояса. Личинки собраны в первой декаде июня, имаго вылетели в конце июня — начале июля.

Medetera fasciata Frey

Распространение. Вид известен из северных районов Европы. В СССР — из Краснодарского края и Западной Сибири.

Личинок *M. fasciata* в Краснодарском крае находили под корой сосны в ходах короедов *Ips sexdentatus* Воерн., *I. acuminatus* Gyll., *Pityogenes bidentatus* Hbst. (Мамаев и др., 1977). В Западной Сибири вид встречался в поселениях *Ips acuminatus* Gyll., *Hylurgops palliatus* Gyll., *Pityogenes bidentatus* Hbst. (Богданова, 1975; Коломиец, Богданова, 1980).

В Теберде *M. fasciata* — один из обычных видов. Личинки собраны под корой толстомерных сосен с относительно тонкой (1.5—2 см) корой, в ходах *Ips sexdentatus*, которые были почти покинуты короедами, лишь в некоторых из них были личинки и молодые жуки. Подкоревая зона была сильно увлажнена, луб бурый или темно-бурый ослизненный, с участками мицелия грибов. Поверхность древесины в некоторых местах была покрыта сажистым налетом.

Вид обнаружен на высоте 2000—2200 м над ур. м. Личинки и куколки найдены в первой половине июня, имаго вывелись через 6—10 дней.

Medetera impigra Collin

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР известен из Закарпатья, Крыма, Северного Кавказа, Новосибирской области, Саян.

Развитие этого вида связано с различными породами деревьев и разными видами ксилофагов. В Закарпатской области их нахо-

дили под корой бука европейского (Мамаев и др., 1977), в Краснодарском крае — под корой граба, дуба и бука в ходах *Taphrorhynchus villifrons* Duf. (Никитский, 1980), в Западной Сибири имаго этого вида отловлены на срубленных соснах, заселенных *Ips acuminatus* Gyll. и *Orthotomicus proximus* Eichh. и выведены из куколок, собранных в ходах *I. acuminatus* (Коломиец, Богданова, 1980). Вид зарегистрирован также на вязе в ходах *Scolytus scolytus* F. (Beaver, 1966) и на лиственнице (Beaver, 1966; Collin, 1941).

В Тебердинском заповеднике — это один из обычных видов, поселяющийся под корой сосны, пихты, ели, бука, ольхи, осины, клена. На сосне личинки встречаются в основном на поверхности древесины, покрытой слизью, или в бурых и черно-бурых мокрых лубяных волокнах, в ходах короедов или трухе из этих ходов. Кора во всех случаях бывала изъедена короедами и подкоровая зона заселена личинками усачей. Личинки *M. impigra* на этом этапе разложения коры могли питаться разнообразными личинками двукрылых, населяющих подкоровую зону, а на предыдущих этапах возможно питание личинками короедов. На пихте и ели личинки *M. impigra* встречались также в ходах ксилофагов. Ходы были покинуты короедами или их личинки были уничтожены. Подкоровая зона ели во многих местах была поражена мицелием грибов и заселена личинками галлиц и мицетофилоидов, которыми, возможно, могли питаться личинки *M. impigra*.

На лиственных породах личинки этого вида обитают в основном в поселениях галлиц, реже мицетофилоидов и других двукрылых. Под корой клена они обнаружены вместе с личинками и куколками короедов. Деревья, на которых были найдены личинки *M. impigra*, в большинстве случаев еще мало были подвергнуты разрушению, древесина оставалась твердой, а подкоровая зона представляла собой бурый влажный или мокрый луб. Только в одном случае на ольхе древесина была мягкая, а кора была разрушена до трухи.

Вид распространен по всему лесному поясу заповедника от днища долин и ущелий до верхней границы леса. Личинок мы собирали в апреле—июле. Имаго вылетали с мая по август.

Medetera inspissata Collin

Распространение. Вид описан из Англии. В СССР известен из Краснодарского края.

Личинок *M. inspissata* находили под корой осины в ходах *Trypophloeus granulatus* Ratz. (Мамаев и др., 1977).

В Тебердинском заповеднике — это один из обычных видов. Личинки развиваются под корой осины и сосны. На осине они встречались в основном в толстом слое темно-бурого или черного мокрого ослизненного луба совместно с личинками *Strongylophthalmyia ustulata* Ztt., *Lonchaea fugax* Beck., *Neopachygaster meromelaena* Duf. В ряде случаев личинки были найдены под ко-

рой с суховатым или умеренно влажным лубом в поселениях галлиц. На сосне личинки *M. inspissata* заселяют участки подкоровой зоны с повышенной влажностью. Они встречаются в ходах короедов и усачей среди лубяных волокон, покрытых слизью или сажистым налетом, совместно с личинками *Lonchaea*, *Zabrachia minutissima* Ztt., *Xylota pigra* F. и др.

Распространен по всему лесному поясу. Сборы относятся ко второй половине апреля — началу июня, причем взрослых личинок в долине р. Теберды мы находили в апреле — начале мая, а на высоте 1700—2200 м — в конце мая — начале июня. Имаго в садках вылетали с конца апреля до начала июля. Зимуют, очевидно, личинки.

Medetera jugalis Collin

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР был отмечен только для Прибайкалья. Для Кавказа указывается впервые.

Биология изучена недостаточно.

В Тебердинском заповеднике вид встречается редко. Личинки найдены единственный раз под корой осины. Ствол среднего диаметра был принесен водой и лежал на каменистом островке в русле р. Малая Хатипара. Кора была разрушена мало, довольно плотно прилегала к стволу. Луб бурый, умеренно влажный, кое-где суховатый. Между его волокнами и на поверхности древесины — масса личинок галлиц; среди них находились личинки *Medetera*.

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса на высоте 1400 м над ур. м. Личинки собраны в середине апреля 1982 г. Имаго вылетели в начале июня.

Medetera parenti Stackelberg

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад и центр европейской части, Западная Сибирь, Приморье. На Кавказе отмечается впервые.

В Тебердинском заповеднике встречается редко. Один экземпляр *M. parenti* был выведен из личинки, найденной под корой березы в долине Теберды во второй половине апреля. Подкоровая зона ствола средней толщины (Ø 20 см) была разрушена в незначительной степени. Луб, хотя и побурел, был достаточно твердый, разламывающийся, но не крошащийся, влажный. Под корой попадались личинки *Lonchaeidae*, *Xylophagidae*. Имаго вывелись во второй половине июня.

Medetera pinicola Kowarz

Распространение. Лесная зона Европы. В СССР — лесная зона европейской части, Сибирь, Краснодарский край.

Личинки развиваются под корой хвойных деревьев в ходах короедов и смолевок. Их находили под корой сосны в ходах *Orthotomicus suturalis* Gyll., *Ips sexdentatus* Boern. (Мамаев и др., 1977), *Blastophagus piniperda* L., *Orthotomicus proximus* Eichh., *Pissodes pini* L. (Богданова, 1975; Коломиец, Богданова, 1973), под корой ели в ходах *Hylurgops palliatus* Gyll. (Nuorteva, 1956, 1959, 1964), *Polygraphus polygraphus* L. (Ширская, 1961); *Pissodes harciniæ* Hebst. (Зиновьев, 1957).

В Тебердинском заповеднике *M. pinicola* — обычный вид, заселяющий подкоровую зону сосен. Личинки встречаются в населенных ходах *B. piniperda*, *I. sexdentatus* и других короедов, а также присутствуют на послекороедных стадиях разложения коры в населенных ходах усачей. Заселяют обычно толстомерные сосны с корой средней толщины (2—4 см). На послекороедных этапах, помимо мелких личинок усачей, *M. pinicola* могут питаться личинками различных двукрылых, в особенности галлиц и сциарид, нередко встречающихся под корой сосен в виде компактных скоплений.

Вид повсеместно встречается в лесном поясе. Личинок мы находили с апреля по июнь, имаго в садках вылетели с мая по август. Зимуют личинки.

Medetera pseudoapicalis Thuneberg

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — европейская часть. На Кавказе отмечается впервые.

В Тебердинском заповеднике — один из обычных видов. Личинки встречаются под корой пихты и осины. На пихте обитают в ходах короедов и в красновато-буром влажном лубе вблизи поселений мицетофилоидов. В осине встречаются в толще бурого ослизненного луба, заселенного личинками разных двукрылых.

Встречается в нижней части лесного пояса, на высоте 1300—1600 м над ур. м. Личинок мы собирали в начале июля и середине сентября. Имаго из летних проб вылетели в августе, из сентябрьских — в октябре.

Medetera segui segui Negrobov

Распространение. Известен из Альп. В Теберде — второе местонахождение.

Биология была неизвестна.

В Тебердинском заповеднике встречается редко. Личинки найдены в светлой мягкой переувлажненной древесине березы вместе с личинками *Milichiidae*.

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса. Личинки собраны в первой половине мая, имаго вылетели в первой половине июня.

Medetera thunebergi Negrobov

Распространение. Описан из Ленинградской области, распространен в лесных районах европейской части СССР, в Сибири, Приморье, Приамурье. На Кавказе отмечается впервые.

Личинок этого вида находили в Закарпатье под корой упавших стволов ели в ходах *Ips typographus* L., *Dryocoetus autographus* Ratz., *D. hectographus* Rtt. (Мамаев и др., 1977). В Сибири куколка *M. thunebergi* была найдена под корой сосны в ходе *Orthotomicus proximus* Eichh. Имаго пойманы на коре сосны, заселенной *Ips acuminatus* Gyll. (Коломиец, Богданова, 1980).

В Тебердинском заповеднике *M. thunebergi* — один из часто встречающихся видов зеленушек. Личинки развиваются в основном на сосне, реже на ели, обнаружены на осине. Заселяют подкоровую зону преимущественно толстомерных стволов сосен с корой средней толщины — 1.5—2 см, реже заселяют деревья среднего диаметра и деревья с толстой корой. Личинки *M. thunebergi* встречаются на разных стадиях разложения коры, начиная с начальных, когда кора заселена личинками короедов и усачей. Мы находили их в населенных ходах *Ips sexdentatus* и покинутых ходах *Blastophagus piniperda*, а также под корой сосен, заселенных личинками усачей ранних возрастов. Личинки *M. thunebergi* присутствуют и на дальнейших стадиях разложения коры, когда ходы оказываются покинутыми короедами, подкоровая зона значительно разрушена и заселена личинками разных видов двукрылых. Нередко мы наблюдали их в поселениях галлиц или мицетофиллоидов.

На ели личинки *M. thunebergi* встречались среди массы личинок галлиц, локализующихся на участках белой гнили луба, т. е. в местах, пронизанных мицелием грибов, или в подкоровой зоне, заселенной личинками усачей, мелкими личинками *Nematocera* и другими двукрылыми.

В осине личинки *M. thunebergi* обнаружены в толще светлогобурого умеренно-влажного луба, плотно заселенного личинками *Strongylophthalmyia ustulata* Ztt.

Этот вид *Medetera* распространен по всему лесному поясу. В долине Теберды мы находили личинок в конце марта — начале мая и в сентябре. На высоте 1700—2200 м над ур. м. — в июне — июле. Имаго из весенне-летних проб вылетали с апреля по август, из осенних проб — в октябре. Возможно, развиваются два поколения. Зимуют личинки.

Семейство Phoridae — горбатки

Личинки живут в различных разлагающихся субстратах растительного и животного происхождения, встречаются в грибах, муравейниках. Некоторые являются паразитами других насекомых.

Megaselia sp. 1

В Теберде встречается не часто. Личинки найдены в бурой влажной трухе под корой пихты на высоте около 1700 м над ур. м. в конце мая. Имаго вылетели в конце июня.

Megaselia sp. 2

Личинки этого вида обычны в бурой мокрой буровой муке под корой сосен.

Вид распространен по всему лесному поясу, личинок мы собирали в начале июня, имаго вылетели в конце июня.

Megaselia spp.

Личинки видов рода *Megaselia* заселяют в основном рыхлые влажные субстраты под корой сосны и пихты, изредка встречаются на березе и буке в сильно разрушенной коре. Личинок обычно можно найти с конца мая до середины июня. Имаго вылетают с июня по август.

Семейство Syrphidae — журчалки

Личинки представителей этого обширного семейства развиваются в самых разнообразных субстратах: в воде, стеблях растений, поселениях тлей, в гнездах перепончатокрылых, в разлагающихся органических веществах. С гниющей древесиной связаны представители родов *Criorrhina* Mg., *Sphegina* Mg., *Xylota* Mg., *Brachyopa* Mg., *Temnostoma* St. Farg. et Serv., *Hammerschmidtia* Schummel, *Ferdinandea* Rd., *Cheilosia* Mg., *Lejota* Rd., *Myiatropa* Rd. (Кривошеина, Мамаев, 1967).

Brachyopa pilosa Collin

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад европейской части, Кавказ.

Отмечено развитие личинок *B. pilosa* во влажной трухе под отслоившейся корой осины (Кривошеина, Мамаев, 1967).

В Теберде вид встречается не часто. Заселяет разлагающуюся кору осин. Личинки локализируются в мокрых субстратах: в черном или буром мокром лубе, в слизи на поверхности древесины, у трещин в коре на участках, обильно смоченных древесным соком.

Зарегистрирован в нижней части лесного пояса, до высоты приблизительно 1400 м над ур. м. Личинки были собраны в первой половине августа и в сентябре. Имаго вылетели из сентябрьских проб — в начале апреля, из августовских — в конце мая следующего года.

Hammerschmidtia ferruginea Fallén

Распространение. Западная Европа. В СССР — лесная зона европейской части, Кавказ, Западная Сибирь.

Личинок *H. ferruginea* находили в коре осин различной степени разложения (Кривошеина, Мамаев, 1967; Кривошеина, Компанцев, 1984).

В Тебердинском заповеднике — это один из обычных видов, заселяющих кору осин на ранних стадиях разложения. Личинки встречаются плотными группами по 12—30 личинок на 1 дм² в толще бурого влажного луба. Раздвигая лубяные волокна, они сильно разрыхляют их, и после развития личинок луб на участке их обитания превращается в рыхлую слизистую кашу, подвергающуюся быстрому дальнейшему гниению. Взрослые личинки встречаются в таком мокром рыхлом лубе или в периферических частях коры, куда выходят перед окукливанием.

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса, преимущественно в пойменном лесу долины р. Теберды. Личинки собраны во второй половине мая — начале июня и в середине сентября. Имаго из весенних проб вылетели в течение июня месяца, из осенних проб — в начале апреля следующего года. Лёт насекомых в природе зарегистрирован в конце июня — начале июля. Зимуют личинки.

Sphegina clunipes Meigen

Распространение. Европа. В СССР — Кавказ, Приморье.

Личинок *Sph. clunipes* находили в сильно увлажненной древесине ели в ходах Ахутуиidae, в древесных остатках, разлагающихся в ручьях и лужах (Кривошеина, 1975а; Кривошеина, Мамаев, 1967).

В Теберде личинки этого вида в массе развиваются в натёках сока на стволах пихт, в бродящей жидкой каше или слизи под корой на границе с сокоточивым участком.

Вид зарегистрирован до высоты 1700 м над ур. м., возможно, он встречается и выше. Личинки собраны в конце мая — начале июня, имаго вывелись в конце июня — июле.

Xylota pigra Fabricius

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — европейская часть, горный Казахстан, Сибирь, Приморье. На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *X. pigra* развиваются под корой хвойных пород. В частности, отмечены под корой кедра (Кривошеина, Мамаев, 1967; Мамаев, 1972а).

В Тебердинском заповеднике вид встречается не часто. Личинки *X. pigra* найдены под корой сосен на участках с бурым мокрым

скользким лубом, покрытых обильной буроватой слизью. Личинки встречаются локальными группами. Средняя плотность в местах их обитания — 3—5 личинок на 1 дм². Куколки залегают под корой в бурой влажной трухе.

Вид обнаружен на высоте 2100—2200 м над ур. м. Куколки и взрослые личинки собраны в начале июня, в этот же период найдены и личинки первого возраста. Очевидно, зимуют личинки и куколки. Окукливание перезимовавших личинок происходит в мае — начале июня и лёт имаго наблюдается в конце мая — июне. В садах взрослые насекомые вылетали во второй половине июня.

Семейство Megamerinidae

Небольшое семейство, представленное в западной части Палеарктики только одним видом (Мамаев, 1974б).

Megamerina dolium Fabricius

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — европейская часть, Кавказ (Нарчук, 1984).

В литературе отмечалось нахождение личинок *Megamerina* под корой осин в Вологодской области (Кривошеина, Мамаев, 1967) и на Кавказе (Краснодарский край), где зарегистрировано их совместное обитание с личинками *Lonchaea subneatosa* V. Kov., *Drapetus* sp. (Ковалев, 1974а).

В наших сборах вид встречался не часто. Одиночные личинки *Megamerina* найдены в буром ослизненном и черном рыхлом лубе осин вместе с личинками *Neopachygaster meromelaena* Duf., *Lonchaea fugax* Beck., *Medetera inspissata* Collin, *M. jugalis* Collin.

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса, в основном в пойменном лесу долины р. Теберды. Личинки собраны в середине апреля и конце мая. Имаго вылетели в середине мая — первой половине июня. Зимуют — личинки.

Семейство Strongylophthalmyiidae

Небольшое семейство, содержащее один род, развитие представителей которого связано с древесиной (Кривошеина, 1981).

Strongylophthalmyia ustulata Zetterstedt

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — центр европейской части, Восточная Сибирь, Приамурье (Кривошеина, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

S. ustulata выводили из личинок, собранных под корой осины (Кривошеина, 1981; Кривошеина, Компанцев, 1984; Cole, 1981).

В Тебердинском заповеднике *S. ustulata* — один из обычных видов, развивающихся в коре осин на ранних стадиях разложения

луба. Личинки заселяют кору толстомерных или среднего диаметра стволов с толстым слоем луба, лежащих на земле, на склонах или мокрому песку вблизи горных ручьев и речек. Чаще всего личинки встречаются в толще влажных бурых довольно рыхлых лубяных волокон, причем заселяют их очень плотно, достигая численности до 40 личинок на 1 дм². В таких условиях им иногда сопутствуют личинки *Homalocephala* (Ulidiidae). Личинки *S. ustulata* развиваются и в более сильно разложившейся коре, в мокрых черных ослизненных волокнах луба, но здесь они менее многочисленны, чем на участках с бурым влажным субстратом.

Вид зарегистрирован до высоты 2100 м над ур. м. Личинок мы собирали в апреле—мае и в сентябре. В садках взрослые насекомые выводились с середины мая до конца июля и в конце октября—в ноябре. Данными о сроках лёта насекомых в природе мы не располагаем, но при сопоставлении дат нахождения взрослых личинок и выведения имаго можно предположить, что у *S. ustulata* в течение года развиваются два поколения. Зимуют взрослые личинки или яйца, отложенные особями второго поколения.

Семейство Ulidiidae

Среди палеарктических представителей этого семейства связь с древесными породами отмечена только для видов из родов *Homalocephala* Ztt., *Physiphora* Fl., *Timia* Wd. Биология ксилофильных представителей семейства Ulidiidae изучена недостаточно. Имеются сведения о развитии *Homalocephala albitarsis* Ztt. под корой осины и в гниющих листьях (Hennig, 1940), личинки *Physiphora demandata* F. отмечены в ходах большого елового лубоеда (*Dendroctonus micans* Kugel) в Грузии (Кобахидзе и др., 1973), а личинки *Timia* — в специфических мокрых гнилях саксаула (Мамаев, 1977). Личинки Ulidiidae зарегистрированы под корой гниющих деревьев в Брянской области, однако их систематическая принадлежность не указывается (Харитоновна, 1972).

Homalocephala albitarsis Zetterstedt

Р а с п р о с т р а н е н и е . Северная Европа, Северная Америка. В СССР — северо-восток центра европейской части (V. F. Zaitzev, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

В Теберде встречается не часто. Личинки развиваются в толще бурого и темно-бурого мокрого луба осин. Заселяют стволы разного диаметра, лежащие на земле, нередко на хорошо освещенных местах.

Отмечен в верхней части лесного пояса от 1700 до 2200 м над ур. м. Зимуют, вероятно, личинки. Окукливание происходит в июне. Взрослые насекомые в садках выводились во второй половине июня — начале июля. Часть взрослых личинок собрана в середине сентября. Имаго из перезимовавших личинок вывелись в начале мая.

Homalocephala angustata Wahlberg

Распространение. Швеция. В СССР — северо-запад европейской части (V. F. Zaitzev, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Биология была не изучена.

Встречается редко. Личинки обнаружены под корой березы на поздней стадии разложения ствола с мягкой влажной древесиной, заселенной личинками типулид, и темно-бурым трухлявым влажным лубом и в светло-буrom влажном лубе осины.

Зарегистрирован только в нижней части лесного пояса, до высоты 1400 м над ур. м. Личинки найдены в конце апреля и конце сентября. Имаго вывелись в начале мая, а после зимовки — в середине апреля.

Homalocephala apicalis Wahlberg

Распространение. Швеция, Финляндия, Северная Америка. В СССР — северо-запад и центр европейской части (V. F. Zaitzev, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Биология была неизвестна. В Теберде вид встречается не часто. Большая часть личинок найдена в светло-буrom влажном рыхловатом лубе осины. Изредка они встречались в осинах на более поздней стадии разложения коры, в черном мокром лубе.

Зарегистрированы по всему лесному поясу. Личинки собраны в начале июня, имаго вылетали с середины июня до середины июля.

Homalocephala bimaculata Wahlberg

Распространение. Швеция, Финляндия. В СССР — северо-запад и центр европейской части (V. F. Zaitzev, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Биология была неизвестна. Как и предыдущий вид, встречается не часто. Заселяет толщу гниющего луба осин, преимущественно достаточно сильно разложившегося, черного, сильно влажного.

Зарегистрирован на высотах 1700—2200 м над ур. м. Личинки найдены в начале второй декады июня, имаго вылетели в третьей декаде июня — первой половине июля.

Семейство Pallopteridae — бледнокрылки

Небольшое семейство, представленное в фауне Палеарктики родом *Palloptera*, биология представителей которого изучена недостаточно.

Palloptera usta Meigen

Распространение. Север и средняя полоса Европы. В СССР — север и центр европейской части (Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

В литературе имеются сведения о хищничестве личинок *P. usta* в короедных сообществах хвойных пород, где они поедают личинок и куколок короедов (Харитоновна, 1972; Morge, 1967; Seitner, 1924). Личинки *P. usta* отмечались в ходах *Dendroctonus micans* Kugel (Кобахидзе и др., 1973); *Ips sexdentatus* Boern., *Hylurgops palliatus* Gyll., *Pityogenes chalcographus* L., мелких личинок усачей (*Tetropium*) (Харитоновна, 1972), *Blastophagus piniperda* L. (Никитский, 1980).

В Тебердинском заповеднике вид встречается не часто. Заселяет подкоровую зону толстомерных ветровальных сосен, пораженную короедами. Личинки *P. usta* обитают в населенных и покинутых ходах *Blastophagus piniperda*, *B. minor*, *Ips* sp., на внутренней поверхности коры, в трухе. Подкоровая зона заселенных деревьев бывает обычно в значительной мере разрушена, луб бурый, мокрый, ослизненный. На поверхности древесины и в ходах — бурая мокрая труха. В некоторых местах поверхность твердой еще древесины нередко покрыта буроватой слизью или сажистым налетом. Вместе с личинками *P. usta* встречались в разных пробах личинки *Lonchaea collini* Hack., *L. nitidissima* V. Kov., *L. sylvatica* Beling, *L. zetterstedti* Beck., *Zabrachia minutissima* Ztt., *Phaonia gobertii* Mik., *Medetera* sp. Часть личинок собрана нами под корой, мало подвергшейся разрушению. Лубяные волокна в этом случае были розовато-бурые, насыщенные влагой, прочные, тянущиеся лентами, не поврежденные ходами короедов. В некоторых участках была желтая слизь — результат деятельности грибов или бактерий. Древесина пронизана ходами сверлил. Здесь личинки *P. usta* встречались вместе со взрослыми жуками *Rhysophagus* sp.

Вид распространен по всему лесному поясу. Зимуют личинки, окукливание происходит в мае—июне, лёт имаго — в июне—июле. На высоте 1500 м над ур. м. мы находили личинок в начале мая, имаго вылетели в начале июня. С увеличением высоты сроки развития несколько смещаются. Взрослые личинки встречаются в конце мая — начале июня, имаго вылетели в конце июня — середине июля.

Palloptera ustulata Fallén

Распространение. Вся Европа. В СССР — центр и юг европейской части (Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Так же, как и *P. usta*, известен как хищник короедов хвойных пород (Харитоновна, 1972). Б. М. Мамаев (1977) отмечает *P. ustulata* на листовенных породах, Morge (1956) — на ели европейской. В обоих случаях личинки обнаружены в поселениях галлиц.

В нашем материале присутствуют всего 2 экз. этого вида, личинки которых найдены под корой клена. Ствол клена диаметром 20 см был вывернут с корнем лавиной, и кора начала разлагаться лишь в немногих местах, в основном у отломленных ветвей и сучьев, на большей же части ствола прилегала плотно. В бурых влажных лубяных волокнах, помимо *P. ustulata*, встречались *Medetera* sp., *Xylophagus compeditus*, Lonchaeidae. Под корковым слоем коры — масса личинок галлиц. Возможно, что личинки *P. ustulata* питались ими.

Вид зарегистрирован на высоте 1700 м над ур. м. Личинки были собраны в середине июля, имаго вывелись в середине августа 1983 г.

Семейство Lonchaeidae — копьехвостки

Небольшое по объему семейство, включающее 9 родов и около 240 видов. В Палеарктике известно около 80 видов. Личинки копьехвосток развиваются в разнообразных веществах растительного происхождения. С гниющей древесиной связаны некоторые виды *Dasiops* Rond., *Silvestrodasiops* Morge (Morge, 1963) и подавляющее большинство рода *Lonchaea* Fl., наиболее обширного в семействе по числу видов.

Dasiops appendiculatus Morge

Распространение. Финляндия, Чехословакия. В СССР — север и центр европейской части (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

В Тебердинском заповеднике вид встречается довольно редко. Личинки поселяются в толстом слое мягкого черного луба осин. Перед окукливанием они обычно выходят в периферические слои коры, и пупарии залегают под тонким слоем перидермы или в толще луба близко к нему. Личинки обычно концентрируются на ограниченных участках и встречаются группами.

Вид зарегистрирован до высоты 1400—1500 м над ур. м. Пупарии мы находили в конце и в середине сентября. Имаго вылетали в садках в середине июля, а из осенних проб — в начале апреля следующего года.

Lonchaea bruggeri Morge

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — север и центр европейской части, Западная и Восточная Сибирь (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *L. bruggeri* развиваются в ходах короедов хвойных пород (Ковалев, 1973). В Сибири их находили на сосне в поселениях *Ips sexdentatus* Voern. и *Pityogenes chalcographus* L., под

корой срубленных елей в ходах *P. chalcographus* и *Ips typographus* L., под корой кедра в ходах *I. typographus*, *Dryocoetes autographus* Ratz., *Tetropium castaneum* L. (Коломиец, Богданова, 1980).

В Тебердинском заповеднике *L. bruggeri* — один из массовых видов, развивающийся под корой сосен. Личинки заселяют преимущественно толстомерные стволы с корой средней толщины (1—2 см), подвергшейся значительному повреждению короедами, с бурым и черно-бурым мокрым ослизненным лубом и сажистым налетом в подкоровой зоне. Они в массе встречаются в ходах короедов *Ips sexdentatus* и *Blastophagus piniperda*, большей частью покинутых, в населенных ходах усачей, в мокрой бурой трухе, пронизанной мицелием грибов, в толще луба, на поверхности древесины.

Вид распространен по всему лесному поясу. Взрослые личинки под корой встречаются в конце мая — начале июня. Окукливание происходит в начале—середине июня, выход имаго наблюдался с середины июня по начало июля. Стадия куколки продолжалась около 10 дней.

Lonchaea carpathica V. Kovalev

Распространение. Известен только из Закарпатья. На Северном Кавказе — второе местонахождение этого вида.

Личинки развиваются в толще мягкой древесины лиственных пород. В Закарпатье их находили в древесине бука (Ковалев, 1974а).

В Теберде вид встречается не часто. Заселяет лежащие на земле стволы берез или березовые колоды на поздних стадиях разложения коры и древесины. Личинки концентрируются в толще мягкой светлой мокрой древесины, в значительной степени разрушенной грибами. Встречаются группами, пупарии залегают в местах развития личинок, между древесными волокнами.

Зарегистрирован в нижней части лесного пояса до высоты 1400 м над ур. м. Зимуют, вероятно, личинки и куколки. Пупарии мы находили во второй декаде апреля и начале июня. Имаго вылетели в первой половине мая и в третьей декаде июня.

Lonchaea collini Hackman

Распространение. Северная и центральная Европа. В СССР — вся территория РСФСР, Украина, Кавказ (Kovalev, Morge, 1984).

Один из видов копьехвосток, биология которого изучена достаточно хорошо. Личинки развиваются в короедных поселениях на хвойных породах. На территории Финляндии их находили под корой сосны в ходах *Blastophagus piniperda* L. и *Pissodes pini* L. (Hackman, 1956; Nuorteva, 1967). В европейской части СССР они отмечены под корой ели европейской в ходах *Ips typographus* L.

(Зиновьев, 1958). На Кавказе личинки *L. collini* развиваются в ходах *Dendroctonus micans* Kug. (Берозашвили, 1968; Гаприндашвили и др., 1967); *Ips sexdentatus* Boern., *Blastophagus piniperda* L., *Hylurgops ligniperda* F., редко *Ips acuminatus* Gyll. (Никитский, 1980), преимущественно под корой сосны, реже ели и пихты кавказской.

В Сибири личинки *L. collini* обнаружены под корой ветровальных и спиленных деревьев, а также порубочных остатков сосны и лиственницы в ходах короедов *Ips sexdentatus* Boern., *I. subelongatus* Motsch., *Blastophagus piniperda* L., *B. minor* Hart., *Hylurgops palliatus* Gyll., *Orthotomicus proximus* Eichh., *Dendroctonus micans* Kug., дровосеков *Acanthocinus aedilis* L., *Rhagium inquisitor* L., златок *Phaenops cyanea* F., *Ph. guttulata* Gebl., смолёвки *Pissodes pini* L., порубочных остатков и срубленных деревьях кедра и ели в ходах *Ips sexdentatus* Boern., *I. typographus* L., *Pissodes gyllenhali* Gyll. (Богданова, Коломиец, 1974; Коломиец, Богданова, 1973).

В Тебердинском заповеднике *L. collini* — обычный вид, развивающийся под корой сосны в поселениях короедов *Ips sexdentatus*, *Blastophagus piniperda*, *B. minor*. Личинки заселяют преимущественно толстомерные ветровальные стволы с корой средней толщины (1.5—2 см) и повышенной влажностью подкоровой зоны. Появляются в населенных ходах короедов в период развития их личинок. Плотность *L. collini* в среднем бывает 4—6 личинок на 1 дм². Личинки этого вида остаются под корой сосен и в период, когда ходы уже покинуты короедами, и изредка встречаются в буром мокром лубе, буровой муке, иногда пронизанной мицелием грибов. В ряде случаев личинки обнаружены под корой с красноватым мокрым лубом, не поврежденным ксилофагами, однако во всех этих случаях численность личинок очень низка. Окукливаются в ходах, толще луба, трухе под корой.

Вид распространен по всему лесному поясу. Взрослых личинок мы собирали в мае — начале июня. Окукливание и выход имаго происходят преимущественно в конце мая — июне. Часть личинок собрана в населенных ходах короедов в середине июля. Имаго вывелись в конце июля — августе.

Lonchaea contigua Collin

Распространение. В Западной Европе известен из Великобритании, Швеции, Финляндии, Польши, Чехословакии, Венгрии, Италии, Югославии. В СССР — из Крыма (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

В Тебердинском заповеднике встречается редко. Личинки найдены под корой крупных (диаметр 17—20 см) ветвей бука, в толще бурого влажного луба. Пупарии залегали в периферических слоях луба, непосредственно под корковым слоем коры. Луб на

соседних участках был поражен мицелием грибов и заселен личинками мицетофилоидов.

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса, на высоте 1350 м над ур. м. Личинки и пупарии собраны в начале июня, имаго вылетели в середине июня.

Lonchaea fugax Becker

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы на юг до Альп. В СССР — север и центр европейской части на юг до Киева, Западная Сибирь (Ковалев, 1976). На Кавказе отмечается впервые. Личинки *L. fugax* развиваются под корой различных лиственных пород деревьев. Их находили под корой бука восточного и европейского, граба, дуба в Московской области, Закарпатье, Краснодарском крае, но чаще всего на осине и тополе (Мамаев и др., 1977). Под корой погибших осин, тополей, вязов личинки этого вида отмечались многими исследователями (Ковалев, 1976; Кривошеина, Мамаев, 1967; Czerny, 1934; Engel, 1916; Hackman, 1956; Nuorteva, 1967; Smith, 1957).

В Тебердинском заповеднике *L. fugax* — один из массовых видов. Развивается преимущественно в коре осины, реже бука. В осине заселяет толщу разлагающихся лубяных волокон от бурых до темно-бурых и черных, сильно влажных, липких, достигая плотности 25—40 личинок на 1 дм² при толщине луба 1 см. В буке личинки обитают в подкоровой зоне, иногда вблизи поселений галлиц и мицетофилоидов. Предпочитают сильно увлажненные субстраты, нередко встречаются на участках с черным сажистым налетом под корой.

Вид распространен по всему лесному поясу. Зимуют личинки. Мы собирали их со второй декады марта до середины июня. Имаго выводились с конца марта по июль.

Lonchaea hackmani V. Kovalev

Распространение. Финляндия. В СССР — север и центр европейской части (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые. Вид описан из Московской области. Отмечено его развитие под корой осины в толстом слое разлагающегося черного луба (Ковалев, 1981).

В Теберде вид встречается не часто. Развивается под корой осин. Заселяет стволы разного диаметра на ранних стадиях разложения коры. Личинки обнаружены в буром, скользком, слизистом, кое-где разрыхленном лубе.

Зарегистрирован до высоты приблизительно 1700 м над ур. м., возможно, встречается и выше. Личинок собирали во второй декаде мая — первой декаде июня. Имаго вылетели в середине июня, конце первой декады июля и в начале августа.

Lonchaea laticornis Meigen

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — центр европейской части (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Личинок *L. laticornis* находили в ходах *Orthotomicus proximus* Eichh. и *Ips typographus* L. под корой сосны (Nuorteva, 1967).

В Теберде встречается не часто. Личинки найдены на пихте в бурой влажной трухе под корой и в населенных ходах короедов. Личинки *L. laticornis* могли питаться как живыми, так и погибшими личинками короедов, которые в обнаруженном поселении составляли около 80%.

Распространен, очевидно, по всему лесному поясу. Личинок и пупарии мы собирали в конце первой декады июня — в середине июля. Имаго вывелись в третьей декаде июня — августе.

Lonchaea laxa Collin

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. Северная Америка от Аляски и Британской Колумбии до Ньюфаундленда, на юг до Мичигана и Нью-Йорка. В СССР — север и центр европейской части, Западная Сибирь (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Личинок находили под корой сосновых пней (Nuorteva, 1967).

В Тебердинском заповеднике встречается не часто. Личинки обитают под корой сосен на поздних стадиях разложения луба. Подкоровая зона в большинстве случаев заполнена бурой или черной умеренно влажной или мокрой трухой, нередко пронизанной мицелием. В ней и обнаружены личинки и пупарии *L. laxa*.

Вид найден на высотах 1700—2200 м над ур. м. Зимуют, вероятно, личинки. Окукливание происходит в конце мая — начале июня, выход имаго в основном — в середине июня.

Lonchaea limatula Collin

Распространение. Северная Европа, Великобритания. В СССР — север и центр европейской части, юг Западной Сибири (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Личинок *L. limatula* в Южной Сибири находили в толще мягкой древесины березы (Ковалев, 1976).

В Теберде вид встречается редко. Заселяет стволы берез среднего диаметра, лежащие обычно в тени, с сильно разрушенным лубом, но плотным корковым слоем коры, охватывающим как чехлом структурно оформленную, но в значительной мере переработанную грибами, мягкую, мокрую, светлую древесину. Личинки *L. limatula* обитают группами в толще древесины, где им нередко сопутствуют личинки *Neophyllomyza acyglossa* Vill., *Lonchaea carpathica* V. Kov., Clusiidae. На участках их обитания

древесина теряет волокнистую структуру и оказывается превращенной в рыхлую массу. Пупарии залегают в местах развития личинок между древесными волокнами.

Вид зарегистрирован в нижней части лесного пояса на высоте 1350 м над ур. м. Зимуют, вероятно, личинки, возможно, пупарии. Группы пупариев найдены в третьей декаде апреля, имаго вылетели в первой половине мая.

Lonchaea nitidissima V. Kovalev

Распространение. Описан из Московской области. Северный Кавказ — второе местонахождение этого вида.

В Московской области личинки были найдены под корой сухостойной сосны (Ковалев, 1973).

В Тебердинском заповеднике вид встречается не часто. Большое скопление личинок *L. nitidissima* обнаружено под корой толстомерной сосны на участке с черной и зеленоватой слизью, покрывающей поверхность луба и древесины. Подкоровая зона была заселена усачами. Кроме слизистых субстратов, образующихся, вероятно, в результате деятельности грибов и бактерий, личинки *L. nitidissima* были найдены под корой сухостойной сосны на густом слое слегка влажного сажистого налета.

Вид встречается по всему лесному поясу. Личинки собраны в начале мая и начале июня. Имаго вылетали с конца мая до начала июля.

Lonchaea patens Collin

Распространение. Финляндия, Великобритания, Венгрия. В СССР — север и центр европейской части (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

В Тебердинском заповеднике вид встречается не часто. Личинки обитают в толстом слое черного, сильно влажного, местами скользкого или трухлеватого рыхлого луба осин и под корой бука.

Вид зарегистрирован в нижней части лесного пояса до высоты 1500—1600 м. Личинки собраны в первой декаде июня. Имаго выводились с конца июня до третьей декады июля. Пупарии мы находили в начале второй декады мая и имаго вылетели в начале третьей декады мая. Очевидно, зимуют личинки разных возрастов, сроки развития и лёта растянуты.

Lonchaea stackelbergi Czerny

Распространение. Северная и средняя Европа. В СССР — центр европейской части, Сибирь, Дальний Восток (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

L. stackelbergi отмечается как вид, характерный для осины (Кривошеина, 1974а; Tuomikoski, 1930), хотя может развиваться

под корой различных лиственных деревьев. Так, в Приморском крае личинок находили под корой ильма долинного, тополя Максимовича, липы амурской, где они концентрировались во влажном лубе вблизи комля сухостойных деревьев (Мамаев и др., 1977).

В Тебердинском заповеднике вид встречается не часто. Личинки обнаружены под корой осины и клена на поздних стадиях разложения луба, в черных влажных рыхлых волокнах или черной трухе. Перед окукливанием личинки выходят в периферические слои коры, и пупарии обычно залегают под корковым слоем.

Вид зарегистрирован в нижней части лесного пояса до 1500 м над ур. м. Зимуют личинки, возможно, пупарии. Группы пупариев мы находили в конце второй декады марта. Взрослые личинки и пупарии встречаются под корой и в середине — конце мая. Имаго выводились в конце марта, конце мая и третьей декаде июня.

Lonchaea sylvatica Beling

Распространение. Вся Европа. В СССР — европейская часть, Кавказ (Kovalev, Morge, 1984).

Личинки *L. sylvatica* развиваются под корой самых разных пород деревьев: ели, сосны, пихты, ольхи, бука, граба, дуба, клена (Мамаев и др., 1977; Beling, 1873; Collin, 1953), осины (Кривошеина, Компанцев, 1984; Hackman, 1956), тополя (Smith, 1957). Отмечена связь личинок *L. sylvatica* с поселениями некоторых видов ксилобионтов. В буке встречались в ходах короеда *Taphrorychus bicolor* Hbst., заболонника *Scolytus scolytus* F., на участках, заселенных галлицами, а также личинками усачей *Morimus verrecundus* Fald. В сосне их находили в ходах *Ips acuminatus* Gyll. (Мамаев и др., 1977).

В Тебердинском заповеднике *L. sylvatica* — довольно обычный, хотя не массовый вид. Личинки встречаются под корой сосны, пихты, ели, березы, клена. На хвойных породах они обитают в покинутых ходах короедов, в трухе под корой, в слизистых субстратах на поверхности древесины. Подкоровая зона в большинстве случаев бывает заселена личинками усачей и трухляков. На лиственных породах личинки *L. sylvatica* обнаружены на участках с бурым влажным лубом вблизи поселений галлиц.

Вид распространен по всему лесному поясу. Личинок находили в начале мая до начала июля. Имаго выводились с конца мая до третьей декады июля.

Lonchaea tenuicornis V. Kovalev

Распространение. Описан из Московской области. Северный Кавказ — второе местонахождение.

Вид описан по экземпляру, выведенному из личинки, найденной под корой дуба (Ковалев, 1978).

В Теберде встречается редко. Один экземпляр выведен из личинки, найденной в буром мокром лубе осины на высоте 1350 м над ур. м. в середине апреля 1982 г. Имаго вывелось в середине мая.

Lonchaea zetterstedti Becker

Распространение. Северная и средняя Европа, Северная Америка (Канада, США, включая Аляску). В СССР — север и центр европейской части, Сибирь (Kovalev, Morge, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *L. zetterstedti* развиваются под корой деревьев хвойных пород: елей, сосен, кедра, пихт, лиственниц, в населенных ходах короедов и других ксилофагов (Богданова, 1975; Богданова, Коломиец, 1974; Morge, 1967; McAlpine, Morge, 1970). В Сибири отмечены в ходах *Ips sexdentatus* Boern., *Dryocoetes autographus* Ratz., *Tetropium castaneum* L., *Pissodes pini* L., (Коломиец, Богданова, 1980).

В Тебердинском заповеднике — это один из обычных видов. Личинки развиваются под корой сосны и пихты. Они обитают в покинутых ходах короедов, слизистых субстратах на поверхности древесины, трухе под корой. Подкоровая зона бывает заселена личинками усачей и трухляков. Часть личинок собрана под корой сосны с почти свежим, розовато-бурым мокрым лубом, тянущимся лентами. Личинки обитали в его толще или на поверхности древесины, покрытой буроватой слизью, и питались лубом. Здесь они встречались скоплениями по 15—20 личинок на 1 дм².

Вид распространен по всему лесному поясу. Личинки собраны в мае, пупарии встречались под корой в начале июня. Имаго вылетели в июне—июле.

Lonchaea sp. nov. 1

Личинки найдены в толще бурого влажного рыхлого луба березы. Зарегистрирован до высоты 1500 м над ур. м. Взрослые личинки и пупарии обнаружены во второй половине апреля, имаго вылетели в конце апреля — начале мая.

Lonchaea sp. nov. 2

Пупарии этого вида обнаружены в мокрой бурой трухе под корой буковой колоды в конце апреля на высоте 1400 м над ур. м. Имаго вылетели с 9 по 22 мая.

Семейство Clusiidae — пятнокрылки

Небольшое по объему семейство, личинки всех видов которого развиваются в древесине преимущественно лиственных пород деревьев (Кривошеина, Мамаев, 1967).

Clusia flava Meigen

Распространение. Вся территория Европы, Япония. В СССР — европейская часть, Кавказ (Soos, 1984).

В Краснодарском крае личинок находили в древесине буковых пней (Кривошеина, Мамаев, 1967).

Два пупария *C. flava* обнаружены нами в светлой мягкой влажной древесине березы.

Вид зарегистрирован до 1700 м над ур. м. Пупарии найдены 24 мая, имаго вывелись 30 мая. В природе лёт наблюдался в течение всего июня.

Clusiodes albimanus Meigen

Распространение. Вся Европа, Северная Америка. В СССР — юг европейской части (Soos, 1984; Teskey, 1976). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *C. albimanus* зарегистрированы в древесине бука (Кривошеина, Мамаев, 1967) и березы (Teskey, 1976).

В Тебердинском заповеднике — обычный вид, найденный на березе, ольхе, осине, буке. Личинки, как правило, заселяют стволы среднего диаметра (20—25 см), лежащие на земле в сырых местах, подкоровая зона которых сильно разрушена. Личинки локализуются в толще светлой, мягкой, в значительной степени разрушенной грибами, насыщенной влагой древесине. Пупарии залегают небольшими (3—5 экз.) группами между древесными волокнами.

Вид найден в нижней части лесного пояса. Зимуют, очевидно, личинки. Окукливание происходит в конце апреля — мае, имаго выводились в конце мая — начале июня.

Clusiodes geomyzinus Fallén

Распространение. Европа, кроме юга. В СССР — север и центр европейской части (Soos, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Имаго пойманы в первой половине июня в лиственном лесу на высоте 1400 м над ур. м. Встречается редко.

Clusiodes pictipes Zetterstedt

Распространение. Северная Европа. В СССР — Ленинградская область (Soos, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

В Теберде встречается редко. Заселяет гниющие стволы лиственных пород, подверженные светлой гнили. Пупарии этого вида найдены среди белых древесных волокон сухой буковой колоды рядом с группой пустых пупариев этого же вида и в толще светлого влажного луба осины.

Вид зарегистрирован в нижней части лесного пояса. Зимуют, очевидно, пупарии. Вылет имаго — в апреле.

Clusiodes ruficollis Meigen

Распространение. Северная и центральная Европа. Северная Америка. В СССР — север европейской части (Soos, 1984; Teskey, 1976). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *C. ruficollis* отмечены под корой тополя (Teskey, 1976).

В Тебердинском заповеднике — это один из обычных видов Clusiidae. Пупарии найдены в древесине березы и ольхи в условиях, близких к условиям развития *C. albimanus*, однако древесина, в которой залегали пупарии, была более твердой и плотной, распадалась на легко ломающиеся слои, но не была разрушена до такой степени мягкости, когда она легко формуется руками.

Вид зарегистрирован в нижней части лесного пояса. Зимуют пупарии, возможно, и личинки. Мы находили группы пупариев в третьей декаде марта в неоттаявшей еще древесине. В случае зимовки личинок окукливание происходит в апреле — начале мая. Имаго вылетали в апреле — первой половине мая.

Семейство Helomyzidae

Личинки мух семейства Helomyzidae развиваются преимущественно в норах, птичьих гнездах, ряд видов концентрируется в пещерах. Синантропные виды могут в массе размножаться в уборных, на помойках, в трупах, в помете птиц и животных. О связи представителей Helomyzidae с гниющей древесиной сведений в литературе не обнаружено.

Eccoptomera microps Meigen

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — Ленинградская область, Уфа (Городков, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

Виды *Eccoptomera* Lw. известны из нор млекопитающих (Gagnett and Foote, 1967), а имаго *E. microps* находили во Франции зимой в норах кротов (Guibe, 1942). В древесине личинки этого вида не отмечались.

В Теберде вид встречается редко (Лукашева, 1985). Два пупария *E. microps* найдены в гнилой древесине букового пня. Пень высотой 50—60 см представлял остаток от спиленного дерева, росшего в буковом лесу с примесью пихты в пойме р. Теберды на высоте 1330 м над ур. м. Кора пня хорошо отслаивалась, в некоторых местах была покрыта мхом. Подкорковая зона сильно разрушена и представляла собой черную влажную труху. Древесина подвержена красно-бурой гнили, мягкая, очень влажная. Сердцевина пня — на поздней стадии разрушения в виде бурой, сильно влажной трухи. Один из пупариев располагается между бурыми древесными волокнами на границе с сердцевиной, второй обнаружен рядом, в трухе сердцевины, на расстоянии 10—15 см от уровня спила. Пупарии найдены 19 мая 1982 г. Имаго вывелись 2 июня.

Семейство Aulacigastridae

Небольшое семейство, включающее один род.

Aulacigaster leucopeza Meigen

Распространение. Европа, Афганистан, Северная Корея, Неарктика (Papp, 1984). В СССР — север европейской части, Дальний Восток.

Личинки развиваются в древесном соке, вытекающем из повреждений деревьев как лиственных, так и хвойных пород. Зарегистрировано их обитание в соке ильма, каштана, тополя, пихты дугласовой в Англии и Северной Америке (Christianson and Rhickman, 1955; Davis and Zack, 1978; Robinson, 1953; Teskey, 1976). Личинок обычно находили с июня до сентября. В сентябре происходило окукливание (Davis and Zack, 1978).

В Теберде вид встречается не часто. Личинки собраны в конце мая из сока, вытекающего из ствола пихты в месте спила, на высоте 1500—1700 м над ур. м. Имаго вывелись в конце июня. Зимуют, очевидно, пупарии. Самые ранние находки взрослых насекомых в Теберде датируются 19 и 24 марта (материал К. Б. Городкова в коллекции Зоологического института АН СССР). Лёт продолжается в течение всего лета. По всей вероятности, при наличии благоприятных условий (вытекающий сок) в течение лета могут развиваться несколько перекрывающихся поколений.

Семейство Milichiidae

Небольшое семейство, личинки представителей которого развиваются в разлагающихся веществах растительного и животного происхождения.

Madiza sp.

Нами выведены две самки *Madiza* sp. (достоверное определение вида возможно только по самцам). Одна зрелая личинка найдена под корой сухостойной пихты, в светлых, слегка влажных древесных волокнах. Второй экземпляр *Madiza* sp. вывелся из пупария, обнаруженного в светлой мягкой древесине березы.

Зарегистрирован до 1600 м над ур. м. Личинка и пупарий найдены во второй половине мая. Имаго вылетели в начале и конце июня.

Neophyllomyza acyglossa Villeneuve

Распространение. Север и средняя полоса Европы. Монголия. В СССР — север европейской части, южная Сибирь (Papp, 1984). На Кавказе отмечается впервые.

В южной Сибири личинок *N. acyglossa* находили в древесине березы вместе с *Lonchaea limatula* (Ковалев, 1976).

В Тебердинском заповеднике *N. acyglossa* — один из обычных видов, заселяющих толщу древесины лиственных пород деревьев. Скопления личинок наблюдали в конце марта — начале апреля под корой березы, ольхи и бука на поздних стадиях разложения стволов, в черной влажной трухе подкоровой зоны. Позднее, в конце апреля — мае, многочисленные группы пупариев были собраны в светлой, насыщенной влагой, разрушенной грибами мягкой древесине тех же пород деревьев, в еще монолитных кусках, без щелей и полостей внутри. Возможно, личинки, выходя из яиц, отложенных под кору, проходят здесь начальные этапы развития, постепенно передвигаясь в толщу древесины, где встречаются вместе с *L. limatula*, *L. carpathica* и Clusiidae. В месте развития личинок волокна были превращены в труху.

Вид зарегистрирован повсеместно в лесном поясе. Имаго выводились с конца первой декады мая до конца первой декады июня, отдельные особи вывелись в начале июля.

Семейство Drosophilidae — плодовые мушки

Drosophila obscura Fallén

Распространение. Вся Европа, Иран, (Bächli and M. Teresa Rocha Pité, 1984). В СССР — европейская часть.

Личинки развиваются в разнообразных бродящих субстратах: гниющих фруктах, соке деревьев и т. д.

В Теберде — обычный вид. Масса личинок *D. obscura* обитает в натеках сока пихты, где они были собраны нами в начале июня. Имаго вывелись во второй половине июня. Зарегистрирован до 1700 м над ур. м.

Семейство Anthomyiidae — цветочницы

Личинки живут в различных разлагающихся веществах, в растениях. О связи их с древесиной сведений очень мало.

Eustalomyia hilaria Fallén

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад европейской части (Hennig, 1967), Костромская область. На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *E. hilaria* известны как обитатели гнезд ос, где они питаются запасами заготовленной ими пищи (Hennig, 1967). В Костромской области личинок этого вида находили в светло-бурой древесине березы в забитых трухой ходах (Кривошеина, Компанцев, 1984).

Нами был найден один из пупариев *E. hilaria* в слегка влажной трухе под корой березы на поздней стадии разложения ствола. Древесина была мягкая, легко рассыпающаяся.

Вид зарегистрирован на высоте 1350 м над ур. м. Пупарий найден в конце апреля, имаго вылетел в начале мая 1982 года.

Семейство Muscidae — настоящие мухи

Личинки развиваются в разнообразных разлагающихся субстратах как животного, так и растительного происхождения. С разлагающейся древесиной связаны некоторые виды из родов *Fannia* R.—D., *Dendrophaonia* Malloch, *Thricops* Rd., *Alloeostylus* Schnabl, *Graphomyia* R.—D., *Muscina* R.—D., *Mydaea* R.—D., *Helina* R.—D., *Phaonia* R.—D., *Coenosia* Mg. (Skidmore, 1973; Teskey 1976). Их личинки обитают под корой, подушками мха на лежащих стволах, в соке, вытекающем из поранений деревьев, разлагающейся древесине, и питаются, очевидно, продуктами разложения коры и древесины или хищничают.

Coenosia emiliae Lukashova

Распространение. Вид описан из Тебердинского заповедника (Лукашева, 1986а). *C. emiliae* довольно обычен на территории заповедника и заселяет широкий спектр пород. Личинки и пупарии *C. emiliae* найдены под корой дуба, бука, березы, сосны, пихты. Большей частью они встречались в крупномерных стволах на поздней стадии разложения коры, в слое бурой влажной трухи. В ряде случаев пупарии залегали в толще бурого, еще довольно плотного, сильно влажного луба березы и пихты. В двух случаях пупарии обнаружены среди волокон светлой мягкой мокрой древесины березы и бука. Наиболее многочисленны личинки этого вида в трухе подкоровой зоны пихты и сосны. В листовенных породах чаще встречались единичные экземпляры, изредка — группы из 3—4 личинок или пупариев. Под корой сосны пупарии найдены нами в ходах или вблизи ходов короедов, которые были покинуты, и луб большей частью переработан в мокрую труху.

Вид распространен по всему лесному поясу, но преимущественно встречается до высоты 1700—1800 м над ур. м. Зимуют, по всей вероятности, личинки третьего возраста или пупарии. Самые ранние находки личинок и пупариев относятся к началу апреля. В течение мая встречались только пупарии. Вылет взрослых насекомых в садках происходил в основном с середины мая до середины июня.

Hydrotaea sp. aff. *ringdahli* Stein

Распространение. *H. ringdahli* известен из северо-западной Европы и Северной Америки (Hennig, 1962). В СССР ранее

был найден один самец из окрестностей Якутска, который определен Хеннигом. По большинству признаков Хенниг отнес этот экземпляр к *H. ringdahli*, но отметил отсутствие характерных для этого вида волосков на вершинах средних голеней, предполагая, что они могли быть обломаны, так как экземпляр находится не в очень хорошем состоянии.

Типы вида *H. ringdahli* находятся в Зоологическом музее в Берлине и в Национальном музее в Вашингтоне. Мы имели возможность сравнить наш материал только с экземпляром из Якутска, хранящемся в коллекции Зоологического института АН СССР. Наши экземпляры по всем существенным признакам сходны с якутским (волоски на верхнем крае гипоплевры, удлиненное опушение на нижней стороне 1-го членика лапки средних ног, удлиненная передневентральная щетинка на задних голенях), отличаясь более мелкими размерами. У них также отсутствуют волоски на вершинах средних голеней. По этому признаку они отличаются от описания *H. ringdahli*.

Личинок *H. ringdahli* находили в Швеции в беличьем гнезде, в Финляндии — в муравьином гнезде (Hennig, 1967).

В Тебердинском заповеднике встречается редко. Нами найдены 3 пупария в бурой, сильно влажной трухе сердцевинного дупла ольхи (2 экз.) и в бурой трухе рядом с участком светлой гнили древесины березы (1 экз.).

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса. Пупарии найдены в середине мая, имаго вылетели во второй декаде мая — первой половине июня.

Mydaea ancilla Meigen

Распространение. Западная Европа. В СССР — северо-запад европейской части, Камчатка. На Кавказе отмечается впервые.

В Теберде вид встречается не часто. Личинки найдены в бродящей жидкой кашеце в натеке сока на пихте, где они обитали вместе с личинками *Ula mollissima*, *Mycetobia pallipes*, *Sylvicola cincta*, *Sphegina clunipes*, *Drosophila obscura*. Зарегистрирован на высоте 1500—1700 м над ур. м. Личинки обнаружены в начале июня, имаго вылетели в начале июля.

Phaonia basalis Zetterstedt

Распространение. Вся Европа, Япония. В СССР — север и центр европейской части (Hennig, 1963a). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *Ph. basalis* обитают обычно в подстилке, под мхом на земле или камнях (Skidmore, 1973).

Один пупарий этого вида обнаружен нами в красно-бурой трухлявой умеренно влажной древесине елового пня вместе с ли-

чинками Tipulidae в долине р. Теберды. Пупарий найден в конце мая 1983 г., имаго вывелся в начале июня.

Phaonia canescens Stein

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — центр европейской части (Hennig, 1963). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *Ph. canescens* развиваются в разнообразных субстратах, в гниющей древесине или под корой деревьев, в грибах на деревьях или земле, подстилке (Skidmore, 1973). Они отмечены под корой осины вместе с личинками *Lonchaea palpata* Czerny и *L. sp. gr. stackelbergi* (Ковалев, 1981).

В Тебердинском заповеднике вид встречается не часто. Личинки заселяют слой толстого, черного, влажного или мокрого рыхлого луба осины. Здесь они встречаются вместе с *Phaonia gobertii*, *Berkshiria hungarica*, *Lonchaea fugax* и др.

Вид обнаружен в нижней части лесного пояса. Зимуют личинки. Взрослых личинок мы находили в середине сентября и конце апреля. Имаго в садках вылетали в начале мая.

Phaonia gobertii Mik

Распространение. Север и средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад и центр европейской части (Hennig, 1963). На Кавказе отмечается впервые.

Это один из видов *Phaonia*, более или менее тесно связанный с разлагающейся древесиной. Личинок находили в соке деревьев, под гниющей корой, грибах на деревьях, в подстилке (Skidmore, 1973). Личинки *Ph. gobertii* известны как хищники короедов, смоловок, усачей (Зиновьев, 1957), отмечались как спутники ксилофагов на сосне и ели, поедающие как живых, так и мертвых личинок (Гусев, 1928; Харитонова, 1972).

В Тебердинском заповеднике — это обычный вид, заселяющий подкоровую зону как хвойных, так и лиственных деревьев. Его личинки и пупарии обнаружены нами под корой сосны и осины. В осине они поселяются в толстом слое черного, мокрого или умеренно влажного луба и встречаются вместе с *Xylophagus compeditus*, *Lonchaea fugax*, *Neopachygaster meromelaena*, *Homalosephala* spp. и др. Пупарии обычно залегают в периферических частях коры. В осине мы встречали *Ph. gobertii* в долине р. Теберды (1330—1350 м над ур. м.).

Выше по горным склонам доминирующими становятся хвойные породы, в особенности сосна (северная часть территории заповедника). И хотя по лавинным руслам и каменным осыпям встречаются осинники, здесь *Ph. gobertii* предпочитает заселять подкоровую зону ветровальных и буреломных сосен, пораженную короедом и усачами. В большинстве случаев — это крупномерные стволы

с довольно тонкой корой (2—3 см у комля и далее утончающейся). Луб обычно черно-бурый, скользкий, мокрый, поверхность древесины покрыта или черным слизистым, или сажистым налетом. Под корой накапливается бурая мокрая труха. Луб пронизан ходами короедов, которые во время развития *Ph. gobertii* бывают покинуты, однако под корой наблюдается масса личинок усачей. Мы неоднократно наблюдали поедание их личинками *Phaonia*. На одну личинку усача нападает обычно 5—6 личинок *Ph. gobertii*. Пупарии мы находили под корой, в ходах *Ips* sp., или звездообразно расположенными вокруг остатков съеденной личинки усача.

Вид повсеместно встречается в лесном поясе. Зимуют, вероятно, личинки III возраста. В осине мы находили их весной, в апреле, и осенью, в конце сентября. В садках некоторые личинки из сентябрьских проб окуклились, и взрослые насекомые вылетели в конце октября. Возможно, в природе часть личинок тоже развивается до имаго в тот же вегетационный сезон, т. е. существует второе поколение. Под корой сосны, на высоте 1800—2100 м над ур. м. взрослые личинки и пупарии найдены в конце мая — середине июня, а взрослые насекомые в садках вылетали с начала июня до середины июля. Очевидно, что в условиях высокогорья развивается одно поколение.

Phaonia tiefii Schnabl

Распространение. Известен из французских Альп и Чехословакии. В СССР — центр европейской части (Hennig, 1963). На Кавказе отмечается впервые.

В Тебердинском заповеднике вид встречается не часто. Его личинки и пупарии обнаружены в толще мягкой, светлой, насыщенной влагой древесины березы совместно с пупариями *Clusiodes albimanus* и *Neophyllomyza acyglossa*. Пупарии залегали группами по 5—12 шт.

Вид зарегистрирован до высоты 1600 м над ур. м. Зимуют, вероятно, взрослые личинки или пупарии. В долине р. Теберды (1330—1350 м над ур. м.) они найдены в лежащих на земле, хорошо освещенных солнцем стволах берез во второй половине апреля, в это время часть пупариев уже оказалась пустой. На высоте 1550—1600 м над ур. м. взрослые личинки и пупарии обнаружены в первой половине мая в стволе березы, находящемся в густой тени. В этих термически более неблагоприятных условиях отмечено в это время только начало вылета имаго. В садках взрослые насекомые из собранных пупариев вылетели в конце мая.

В коллекции Зоологического института АН СССР имеется серия экземпляров этого вида из Московской области (Ковалев В. Г.: 1 ♂, 2 ♀ — Малинки, 2—14.V.1975; 1 ♂, 2 ♀ — оз. Глубокое, Рузский р-н, 13—18.VI.1974 г., 1 ♂ — 13—26.VI.1974), выведенных из древесины осины и березы. Имеющийся материал позволяет предполагать, что *Ph. tiefii* — специализированный ксилобионтный вид, развивающийся в толще мягкой древесины лиственных пород.

Phaonia variegata Meigen

Распространение. Вся Европа. В СССР — европейская часть (Hennig, 1963в). На Кавказе отмечается впервые.

Личинки *Ph. variegata* отмечались в соке деревьев, под гниющей корой или мхом на погибших деревьях, в грибах на деревьях или земле, подстилке, почве и трупах животных (Skidmore, 1973).

В Теберде вид встречается не часто. Личинки обнаружены в соке, вытекающем из стволов пихт в местах поранений или спилов. Здесь они обитают в бродящей кашеце вместе с личинками различных видов двукрылых.

Вид зарегистрирован на высоте 1400—1700 м над ур. м. Личинки собраны в начале июня, имаго вылетели в начале июля.

Семейство Sarcophagidae — саркофагиды

Личинки мух семейства Sarcophagidae связаны в своем развитии преимущественно с гниющими веществами животного происхождения, в том числе с экскрементами, известны хищные и паразитические формы.

Metopia campestris Fallén

Распространение. Лесная зона Голарктики (Родендорф, 1955).

Виды *Metopia* связаны с сухими хвойными лесами, борами, встречаются на лесных лужайках и среди подлеска (Родендорф, 1937, 1955). Личинки *M. campestris* известны как инквилины гнезд жалящих перепончатокрылых: роющих ос и одиночных пчел *Andrena* sp. (Wainwright, 1928; Emden, 1954). Питательным субстратом для инквилина в этих случаях служат парализованные мухи и пыльца растений, находящиеся в гнезде.

Под корой деревьев не отмечался. В Теберде два пупария *M. campestris* обнаружены во влажной бурой трухе под корой пихты. Найденный кусок ствола диаметром 60 см представлял собой обломок дерева, принесенный лавиной, и лежал на открытом месте, хорошо освещенном солнцем. Кора сверху отпала, и ее остатки с толстым слоем трухи в подкоровой зоне сохранились на боковых и нижней частях ствола. Древесина была еще твердой. Гнезд перепончатокрылых поблизости замечено не было, и осталось неизвестным, развивались ли личинки *M. campestris* под корой, или оказались там случайно перед окукливанием.

Вид зарегистрирован на высоте 1700 м над ур. м. Пупарии собраны в конце мая, имаго вылетели в середине июня.

Семейство Tachinidae — тахины

Все тахины, насколько изучена биология представителей семейства, являются паразитами насекомых.

Trichoparia seria Meigen

Распространение. Средняя полоса Западной Европы. В СССР — северо-запад европейской части, юг (Украина, Краснодарский край) (Рихтер, 1981).

Известно, что личинки *Trichoparia* паразитируют на личинках типулид (Рихтер, Фаринец, 1979). Нами вид *T. seria* выведен из личинок *Dictenidia bimaculata*, наиболее массового и широко распространенного вида долгоножек в изучаемом районе, сведения о биологии и экологии которого изложены выше. Кроме зараженных личинок типулид, мы находили пупарии *T. seria* в субстрате обитания *D. bimaculata* рядом со скоплениями личинок типулид. Степень зараженности паразитом без специальных исследований оценить трудно. В наших материалах из собранных в разных местах и на разных породах деревьев личинок вывелось 90 экз. Tipulidae и 28 экз. тахин, т. е. зараженность в среднем составляет 24%.

D. bimaculata встречается повсеместно в лесном поясе и вместе с ним — его паразит *T. seria*. Взрослые личинки *Dictenidia bimaculata*, зараженные *T. seria*, найдены в основном в конце мая — начале июня, а тахины вылетали в садках в конце июня — июле.

ГЛАВА 4

АНАЛИЗ ФАУНЫ КСИЛОФИЛЬНЫХ ДВУКРЫЛЫХ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЛАГАЮЩИХ ЕЕ ВИДОВ

В фауне ксилофильных двукрылых Тебердинского заповедника выявлено 116 видов из 62 родов 35 семейств (табл. 4). Из них 11 семейств относятся к подотряду *Nematocera*, 8 семейств — к подотряду *Brachycera Orthorrhapha*, 16 семейств — к подотряду *Brachycera Cyclorrhapha*.

Семейства двукрылых по-разному представлены в древесине. В таких семействах, как *Xylophagidae*, *Megamerinidae*, *Strongylophthalmyiidae*, *Clusiidae*, все известные представители развиваются в древесине, в семействе *Lonchaeidae* — подавляющее большинство видов. Виды *Mycetobiidae* и *Aulacigastridae* облигатно связаны преимущественно с натеками сока на деревьях. В семействах *Tipulidae* и *Stratiomyidae* облигатно ксилофильными являются представители подсемейств соответственно *Stenophorinae* — гребенчатоусых долгоножек и *Pachygasterinae*. Во многих семействах с разлагающейся древесиной связаны отдельные роды: *Forcipomyia* (*Ceratopogonidae*); *Laphria* (*Asilidae*); *Euthyneura*, *Tachypeza*, *Oedalea* (*Hybotidae*); *Medetera* (*Dolichopodidae*), *Brachyopa* (*Syrphidae*), *Homalocephala* (*Ulidiidae*), *Neophyllomyza* (*Milichiidae*).

В таких семействах, как *Limoniidae*, *Scatopsidae*, *Anisopodidae*, в древесине развиваются отдельные виды ряда родов.

Так или иначе, большинство семейств в нашем материале содержит виды, облигатно связанные с древесиной (в таблице — полужирным шрифтом). Представители 13 семейств (в таблице — светлым) и ряд видов семейств *Tipulidae*, *Ceratopogonidae* могут развиваться в самых разнообразных субстратах: плодовых телах грибов, на мицелии, в иле, почве и подстилке, гниющих фруктах, гнездах перепончатокрылых и норах млекопитающих. Эти виды неспецифичны для разлагающейся древесины и нахождение их под корой в определенной степени случайно, в особенности таких, как *Helomyzidae*, *Anthomyiidae* и *Sarcophagidae*, личинки которых являются обитателями нор млекопитающих и гнезд перепончатокрылых. Вероятность развития под корой и в древесине среди та-

ких неспециализированных форм более высока для видов мицетофилоидов, связанных с мицелием, или видов, развивающихся в почве, которые проникают в древесину на поздних этапах разложения, когда древесина имеет много общих черт с почвой.

В целом комплекс обнаруженных в коре и древесине двукрылых Теберды обладает высокой степенью специфичности. Обязательные ксилобионты в широком смысле, включая флеобионтов, составляют 62.3% видов.

Наиболее богатыми в видовом отношении оказались семейства Lonchaeidae, Dolichopodidae, Ceratopogonidae, Muscidae. Значительную долю в общем количестве видов занимают представители семейств Tipulidae, Limoniidae, Mycetophilidae, Hybotidae, Syrphidae, Ulidiidae, Clusiidae.

Количество собранных экземпляров двукрылых, приведенное в табл. 4, дает представление об относительном обилии в древесине представителей отдельных семейств, в особенности тех, которые представлены одним видом.

Мы понимаем как редкие виды, встреченные в 1—2 пробах или встречающиеся не часто — от 3 до 5 проб. Обычные виды встречаются в числе проб, большем 5; массовые — встречающиеся практически во всех пробах субстрата их обитания и обладающие высокой численностью.

В семействах, содержащих несколько ксилофильных видов, массовыми являются, как правило, немногие из них, зачастую 1—2. В семействах Tipulidae — *Dictenidia bimaculata*; Limoniidae — *Gnophomyia viridipennis*, Ceratopogonidae — *Forcipomyia corticis*, *F. flavirustica*, *F. paradoxa*; Mycetophilidae — *Apolephthisa subincana*; Dolichopodidae — *Medetera pinicola*, *M. thunebergi*, *M. impigra*; Lonchaeidae — *Lonchaea collini*, *L. bruggeri*, *L. fugax*; Muscidae — *Phaonia gobertii*. Другие виды указанных семейств в разной степени обилия представлены в древесине. Среди них есть как редкие, так и обычные, но немногочисленные виды, а также встречающиеся не часто.

Наибольшее число новых для Кавказа видов отмечается в группе облигатных ксилобионтов, в семействах Ceratopogonidae, Hybotidae, Lonchaeidae. Все эти виды являются редкими в сборах.

Основу фауны ксилофильных двукрылых Тебердинского заповедника составляют широко распространенные голарктические, транспалеарктические, европейско-сибирские и европейско-кавказские виды, составляющие 57.2% (табл. 5).

Группа широко распространенных видов приблизительно на 1/4 комплектуется за счет факультативных компонентов ксилофильного комплекса, наиболее характерными представителями которых являются *Rhipidia uniseriata*, *Ula mollissima*, *Dasyhelea paludicola*, *Culicoides scoticus*, *C. obsoletus*, *Exechia dorsalis*, *Mycomya cinerascens*, *Orfelia discoloria*, *Diadocidia valida*, *Sylvicola cincta*, *Sciophila lutea*, *Drosophila obscura*, *Phaonia basalis*, *Mydaea ancilla*, *Metopia campestris*.

Географическое распространение ксилофильных двукрылых
Тебердинского заповедника

Тип ареала	Облигатные ксилобионты	Факультативные ксилобионты	Всего видов	Процент от общего числа видов
Голарктические	5	2	7	6.8
Транспалеарктические	14	5	19	18.4
Европейско-сибирские	13	5	18	17.5
Европейско-кавказские:				
а) с широким распространением	12	3	15	14.5
б) европейские лесные	12	6	18	17.5
в) среднеевропейские	9	1	10	9.7
г) борео-монтанные	7	—	7	6.8
Крымско-кавказские	—	1	1	1.0
Средиземноморские	1	—	1	1.0
Амфипалеарктические	1	—	1	1.0
Эндемики Кавказа	6	—	6	5.8

Из видов, развитие которых облигатно связано с древесиной, голарктическое распространение имеют *Lonchaea laxa*, *L. zetterstedti*, *Clusiodes albimanus*, *C. ruficollis*, *Aulacigaster leucopezae*.

К транспалеарктам, широко распространенным в лесной зоне Палеарктики, относятся *Dictenidia bimaculata*, *Forcipomyia nigra*, *Zabrachia minutissima*, *Laphria flava*, *Sphegina clunipes*, *Xylota pigra*, *Medetera thunebergi*, *M. parentii*, *Strongylophthalmyia astulata*, *Lonchaea stackelbergi*, *L. collini*, *Palloptera usta*, *Clusia flava*, *Dicranomyia decemmaculata*.

Европейско-сибирские лесные виды распространены в таежной, лесной и, отчасти, лесостепной зонах Европы и Сибири. К числу наиболее характерных из них относятся *Gnophomyia viridipennis*, *Xylophagus compeditus*, *Laphria gibbosa*, *Medetera abstrusa*, *M. fasciata*, *M. impigra*, *M. jugalis*, *M. pinicola*, *Hammer-schmidtia ferruginea*, *Lonchaea bruggeri*, *L. fugax*, *L. limatula*, *Neophyllomyza acyglossa*.

В группе европейско-кавказских видов мы выделяем виды с широким распространением, европейские лесные, среднеевропейские и борео-монтанные виды.

К первой группе относятся виды, широко распространенные в Западной Европе, европейской части СССР и встречающиеся на Кавказе: *Tipula flavolineata*, *T. selene*, *Mycetobia pallipes*, *Neopachygaster meromelaena*, *Tachypeza nubila*, *Medetera inspissata*, *Brachyopa pilosa*, *Megamerina dolium*, *Palloptera ustulata*, *Lonchaea sylvatica*, *Trichoparia seria*.

Примеры ареалов широкораспространенных европейско-кавказского и транспалеарктического видов изображены на рис. 2 и 3.

Наибольшим числом видов представлена группа европейских лесных видов, распространенных в таежной, лесной и, отчасти, лесостепной зонах Западной Европы и европейской части СССР: *Forcipomyia paradoxa*, *F. kaltenbachii*, *Apolephthysa subincana*,

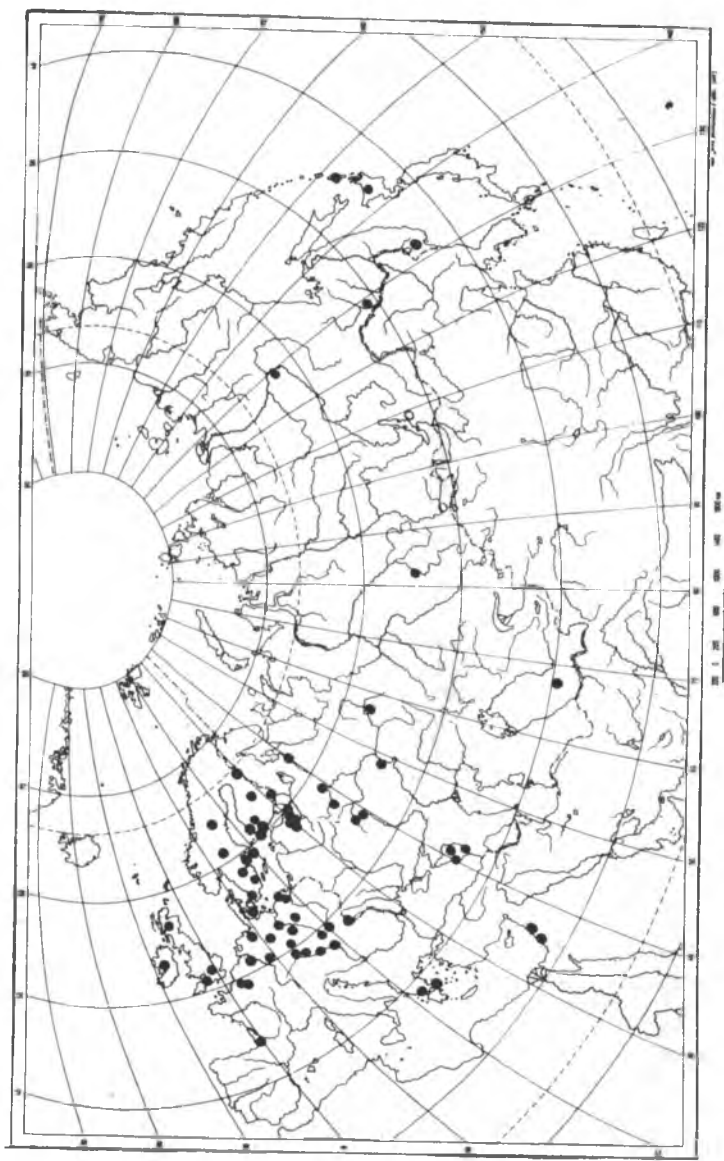


Рис. 2. Распространение *Zabraghia minutissima* (по Rozkosny, 1983), с добавлениями

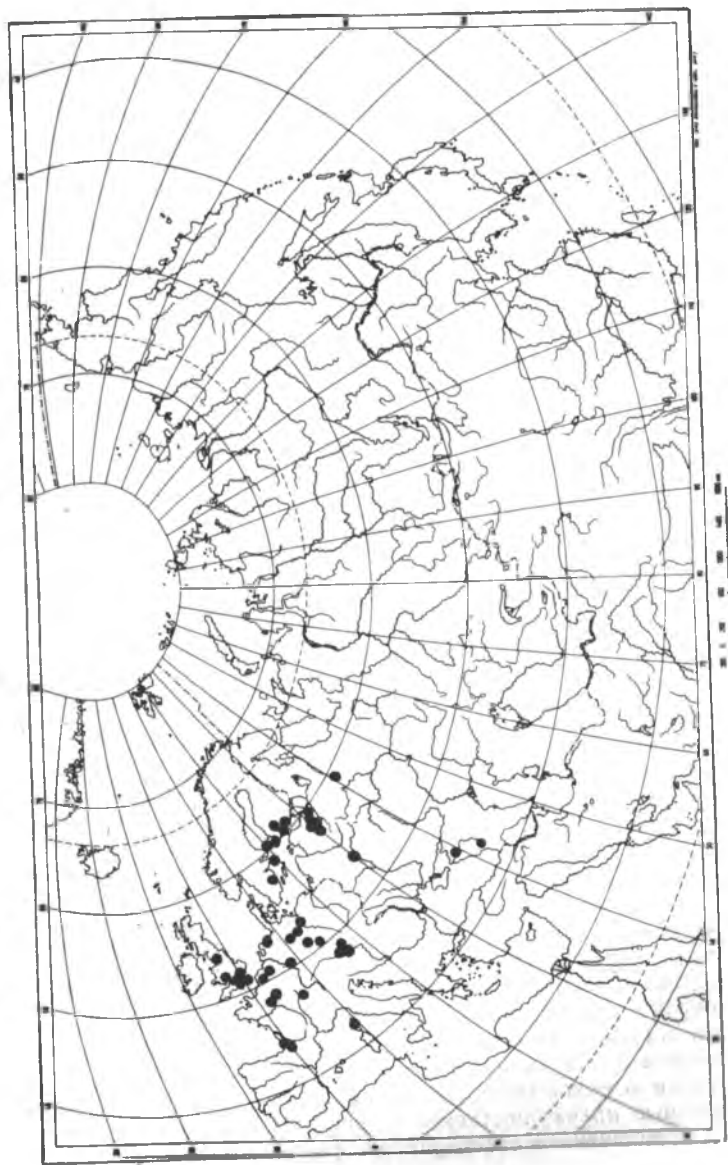


Рис. 3. Распространение *Neorhynchaster megamelana* (по Rozkosny, 1983), с добавлениями

Grzegorzekia collaris, *Ectactia clavipes*, *Berkshiria hungarica*, *Drapetis completa*, *Medetera pseudoapicalis*, *Dasiops appendiculatus*, *Lonchaea hackmani*, *L. laticornis*, *L. patens*, *Clusiodes geomyzinus*, *Eccoptomera microps*, *Eustalomyia hilaria*, *Phaonia canescens*, *Ph. gobertii*, *Ph. variegata*.

Характерно для фауны ксилофильных двукрылых Теберды присутствие борео-монтанных видов. Наиболее типичными представителями из них являются *Euthyneura albipennis*, *Oedalea ringdahli*, *Homalocephala angustata*, *H. albitarsis*, *H. apicalis*, *H. bimaculata*, *Clusiodes pictipes*. Особенно интересно нахождение здесь *Oedalea ringdahli*, вида, ранее известного из единственной точки в шведской Лапландии (рис. 4).

Небольшим числом видов представлена группа двукрылых, распространенных в Средней Европе, центре европейской части СССР и на юге зоны широколиственных лесов. Это *Forcipomyia corticis*, *F. picea*, *F. regulus*, *Cerotelion lineatus*, *Phaonia tiefii*. *Lonchaea nitidissima* и *L. tenuicornis* до сих пор известны только из Московской области и Теберды, *Lonchaea carpathica* — из Карпат, *Medetera segui segui* — из Альп и Теберды (рис. 5).

К числу кавказских эндемиков можно отнести *Mycetobia pilosa*, который известен в настоящее время только с Кавказа, и новые для науки виды *Coenosia emiliae* Lukashova, описанный из Теберды, и *Tachypeza caucasica* sp. nov. Chvål et Kov. in litt., широко распространенный на западе Кавказа и Закавказья (В. Г. Ковалев, устн. сообщ.), а также два неописанных вида рода *Lonchaea*, не представленные в каких-либо других материалах. Обычный вид *Tachypeza fuscipennis* Fl. представлен в заповеднике особым подвидом — эндемиком Кавказа.

Группы крымско-кавказских, среднеземноморских и амфипалеарктических видов представлены каждая единственным видом. К первой относится *Tipula sublunata*, ко второй — *Forcipomyia flavirustica*, к третьей — *Atypophthalmus inustus*, известный, с одной стороны, из западных, а с другой — из восточных районов Палеарктики.

Широкое распространение большинства видов ксилофильных двукрылых можно объяснить, с одной стороны, широким ареалом пород, на которых они развиваются, а с другой — изолирующим от резких смен внешних условий воздействием коры и древесины как сред обитания (Мамаев, Никитский, 1971). Значительное число видов, имеющих голарктическое, транспалеарктическое и евро-сибирское распространение, связано в своем развитии либо с хвойными породами (в особенности с различными видами есен) или одновременно с хвойными и обычными во многих районах Палеарктики мелколиственными, такими как береза и осина. Виды же, связанные преимущественно с широколиственными породами, чаще ограничены в своем распространении лесной зоной Европы.

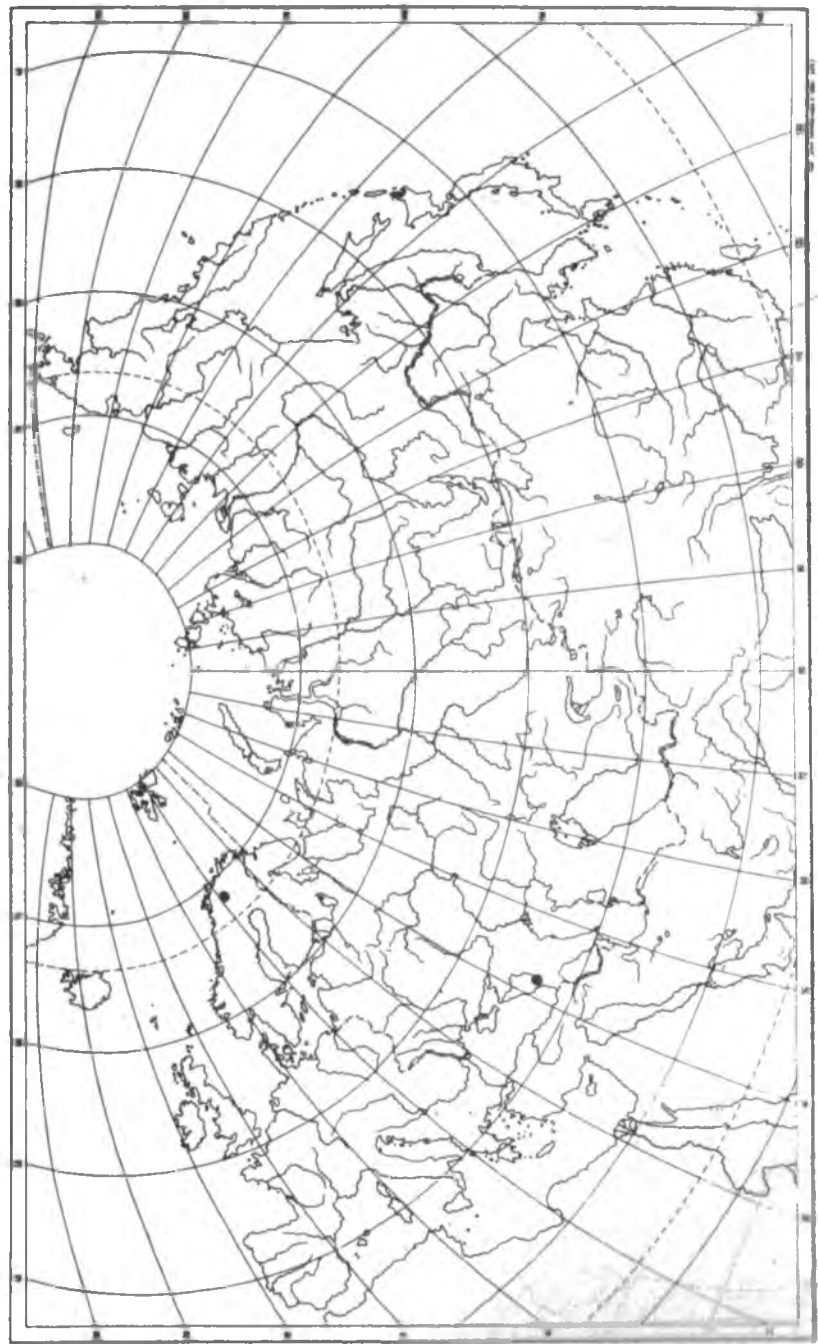


Рис. 4. Места нахождения *Oedotea ringdahlii*

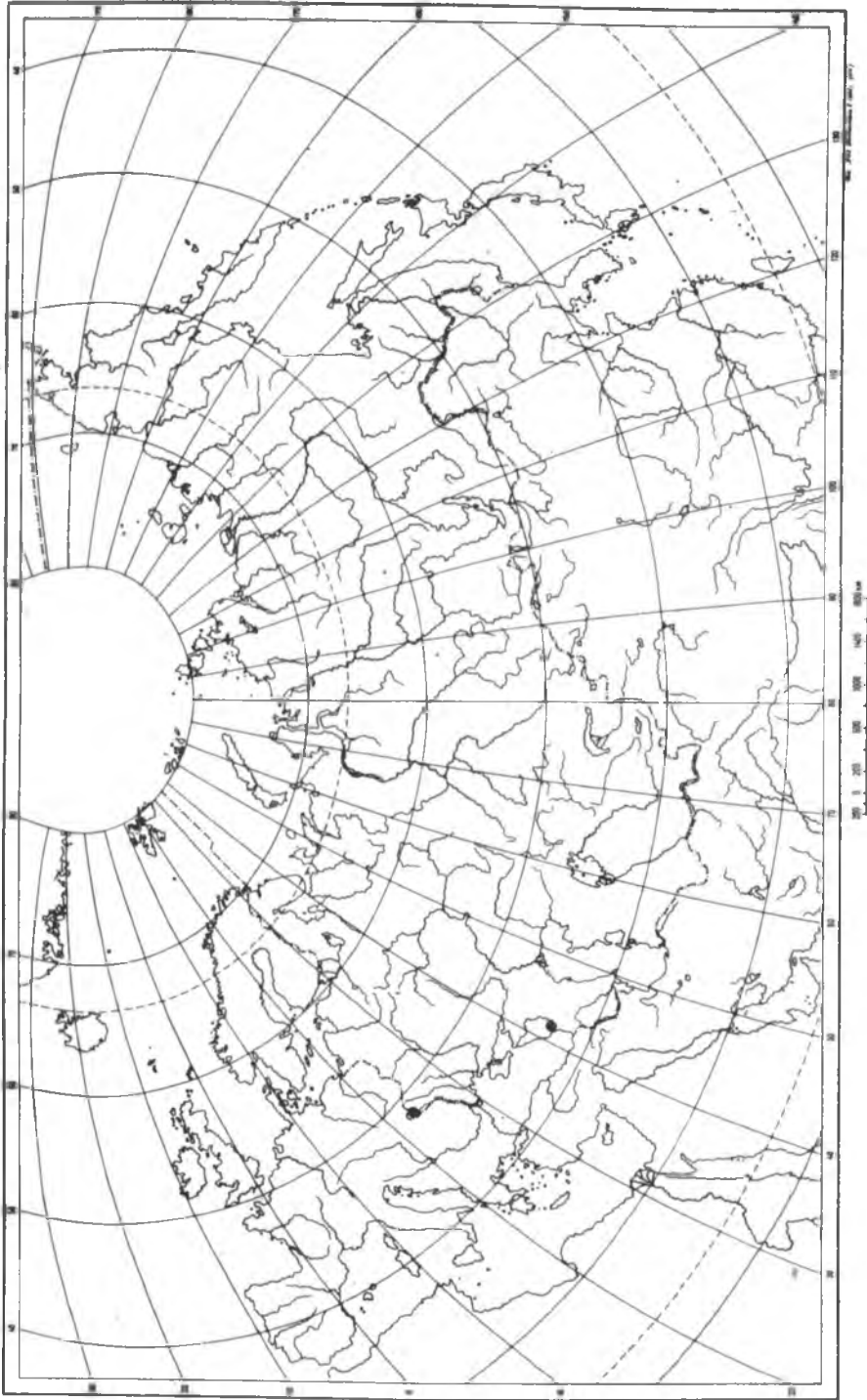


Рис. 5. Места нахождения *Lonchaea sagrathica*

В целом представляется, что фауна ксилофильных двукрылых Теберды в большой степени насыщена северными элементами, что связано с расположением заповедника на северных склонах Главного Кавказского хребта, служащего северной границей ареалов многих южных видов, и со сравнительно большой высотой над уровнем моря и соответственно довольно холодным климатом. Последнее обстоятельство объясняет низкий уровень эндемизма, в частности, отсутствие ряда видов, описанных из расположенных ниже более теплых районов Северного Кавказа, например, *Xylophagus caucasicus* Kriv. и *Lonchaea caucasica* V. Kov. К сожалению, сравнение фауны ксилофильных двукрылых Тебердинского заповедника и других районов Северного Кавказа и, особенно, Закавказья затруднительно из-за крайней фрагментарности сведений о видовом составе ксилофильных двукрылых этих территорий.

ГЛАВА 5

ОСОБЕННОСТИ ЗАСЕЛЕНИЯ ДВУКРЫЛЫМИ РАЗЛИЧНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Особенности анатомического строения и механических свойств коры и древесины различных пород деревьев, характер разложения стволов, типы гнили, условия влажности обуславливают своеобразие формирующихся здесь комплексов двукрылых-ксилобионтов и оказывают решающее влияние на степень заселенности личинками двукрылых разлагающихся древесных остатков.

Нами исследовались комплексы двукрылых на основных лесообразующих породах Тебердинского заповедника: сосне, пихте, ели, березе, буке, клене, осине, ольхе, а также дубе, произрастающем лишь в северной части заповедника (табл. 6).

5.1. КОМПЛЕКСЫ ДВУКРЫЛЫХ КСИЛОБИОНТОВ

5.1.1. Комплекс двукрылых-ксилобионтов сосны

Из всего комплекса насекомых, развивающихся на сосне, наиболее хорошо изучен видовой состав стволовых вредителей. Кроме того, существует ряд работ, характеризующих комплексы энтомофагов различных вредителей на сосне, в которых немало важную роль играют личинки двукрылых (Коломиец, Богданова, 1980; Никитский, 1980; Харитоновна, 1972). Однако до сих пор практически отсутствуют работы, освещающие состав двукрылых — ксилобионтов сосны на послекороедных стадиях разложения.

В Тебердинском заповеднике изучение энтомокомплекса, связанного с сосной, представляет особо актуальную задачу, поскольку сосняки являются здесь одним из основных типов леса и занимают около 30% лесной площади. Имея поверхностную корневую систему, сосны часто подвергаются вывалу вследствие давления снега и ветра.

Кора сосен образует более или менее толстый слой трещиноватой или чешуйчатой корки, луб сравнительно мягкий, слой лубяных волокон в большинстве случаев достигает толщины 0,5—

Продолжение табл. 6

Вид	Сосна	Пихта	Ель	Осина	Береза	Бук	Клен	Обльа	Дуб
<i>Diadocidiidae</i>									
<i>Diadocidia valida</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mycetobiidae</i>									
<i>Mycetobia pallipes</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>M. pilosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mycetophiliidae</i>									
<i>Apolephtusa subincana</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Exechia dorsalis</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Grzegorzekia collaris</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Mycomya cinerascens</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mycomya</i> sp. 1	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mycomya</i> sp. 2	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sciophita lutrea</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scatopsidae</i>									
<i>Ectaeitia clavipes</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Ectaeitia</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anisopodidae</i>									
<i>Sylvicola cincfa</i>	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Rhagionidae</i>									
<i>Rhagio</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Xylophagidae</i>									
<i>Xylophagus compeditus</i>	+	+	-	+	+	+	+	+	+

Окончание табл. 6

Вид	Сосна	Пихта	Ель	Осина	Береза	Бук	Клен	Ольха	Дуб
Anthomyiidae									
<i>Eustalomyia hilaria</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Muscidae									
<i>Coenostia emiliae</i>	+	+	-	-	+	+	-	+	+
<i>Hydrotaea</i> sp. aff. <i>ringdahli</i>	-	+	-	-	+	-	-	+	-
<i>Mydaea ancilla</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Phaonia basalis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Ph. canescens</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Ph. gobertii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ph. tieffi</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Ph. variegata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Sarcophagidae									
<i>Metopia campestris</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-

1,0 см. После гибели дерева кора, как правило, поражается различными видами ксилофагов, проделывающими многочисленные ходы. Постепенно в подкоровой зоне накапливается значительное количество буровой муки, луб разрушается различными видами грибов, приобретает бурый цвет и покрывается слизью. Для сосны характерно наличие на поверхности древесины и луба сажистого налета, нередко луб и поверхность древесины обрастают пленками мицелия грибов, стенки ходов ксилофагов покрываются плесенью. Тонкомерные стволы, как правило, мало заселяются двукрылыми вследствие быстрого высыхания субстрата. Подкоровая зона сухостойных деревьев также оказывается в значительной мере менее влажной, чем на упавших стволах, часто покрыта сажистым налетом и заселяется в основном видами-мицетофагами. Наиболее богато населены двукрылыми толстомерные, лежащие на земле сосны с корой средней толщины, поскольку толстая, плотно прилегающая кора независимо от характера усыхания дерева представляет большое препятствие для заселения ствола двукрылыми. Предпочтение двукрылыми толстомерных деревьев с корой средней толщины объясняется, очевидно, не только их потребностями в отношении абиотических факторов среды (в частности влажности) но, вероятно, и тем, что такие деревья наиболее интенсивно заселяются стволовыми вредителями, с которыми тем или иным образом связаны многие виды ксилофильных двукрылых.

Основными обитателями населенных ходов короедов являются *Lonchaea collini*, *Medetera pinicola*, *M. thunebergi*, *M. fasciata*. Личинки этих видов поселяются на соснах вслед за короедами и присутствуют в их ходах в течение всего периода развития личинок вредителей.

С поселениями короедов связаны и многие другие виды двукрылых, однако подавляющее их большинство встречается либо в период, когда личинки ксилофагов заканчивают развитие, либо в покинутых ходах. Большое разнообразие условий, создающееся в подкоровой зоне гниющего ствола, обуславливает богатство видового состава населяющих ее двукрылых.

В покинутых ходах короедов, на поверхности древесины или в толще гниющего луба обитают личинки *Palloptera usta*, *Lonchaea bruggeri*, *L. zetterstedti*, *L. sylvatica*, *Phaonia gobertii*, *Medetera insspissata*, *M. impigra*, *Xylophagus compeditus*, *Zabrachia minutissima*.

В бурой влажной трухе под корой встречаются *Lonchaea laxa*, *Coenosia emiliae*, *Gnophomyia viridipennis*, *Dicranomyia decemmaculata*, *Ectaeitia* sp., *Euthyneura albipennis*, *Megaselia* spp.

Многие виды двукрылых локализуются на участках подкоровой зоны с повышенной влажностью, в местах, покрытых обильной слизью, или в мокрой трухе. В различных слизях развиваются личинки *Dasyhelea paludicola*, *Mycetobia pallipes*, *Xylota pigra*, *Lonchaea nitidissima*, встречаются здесь и молодые личинки *Zabrachia minutissima*.

Ряд видов связан с мицелием грибов, На пленках мицелия обычны *Apolephthisa subincana*; в трухе, пронизанной мицелием, встречаются личинки *Orfelia discoloria*, *Lonchaea bruggeri*; среди плесневых грибов, покрывающих поверхность древесины под отслаивающейся корой, поселяются личинки *Diadocidia valida*, *Mycomya cinerascens*, *Mycomya* sp. 1, *Mycomya* sp. 2.

В различных полостях под корой, в большинстве случаев на участках с густым сажистым налетом, концентрируются личинки *Forcipomyia flavirustica*, *F. paradoxa*, *F. picea*, *F. regulus*, *F. corticis*. Личинки мокрецов встречаются и на поверхности черно-бурого луба в умеренно влажных или даже суховатых местах. На слое сажистого налета нередко обитают личинки *Zabrachia minutissima*.

В древесине сосен нами обнаружен только один вид *Psylocephala* sp., найденный в бурой влажной трухе сердцевины соснового пня.

Личинки *Laphria*, известные обитатели ходов дровосеков, поселяющихся в сосновых пнях и древесине стволов сосен (Кривошеина, Компанцев, 1984; Wiackowski, 1957 и др.), в природе нами не найдены, пойманы только имаго *L. flava* и *L. gibbosa*.

5.1.2. Комплекс двукрылых — ксилобионтов пихты

Из всего комплекса ксилобионтов, населяющих древесину пихты, наиболее хорошо изучены стволовые вредители. Сведения об их видовом составе получены для разных видов пихт в различных географических районах, в том числе и на Кавказе (Гурьянова, 1968; Земкова, 1965; Криволуцкая, 1965; Куренцов, 1950; Опонасенко, Кононенко, 1966; Шаблювский, 1956). Во всех работах основное внимание уделено усачам и короедам, и лишь в немногих из них имеются отрывочные сведения об энтомофагах. Наиболее полно охарактеризован комплекс ксилобионтов пихт цельнолистной и белокорой в Южном Приморье, включающий насекомых разных трофических групп (Мамаев, 1972б). Наряду с другими насекомыми в его составе отмечены 15 видов двукрылых.

В Тебердинском заповеднике темнохвойные леса представлены в основном высокополнотными насаждениями. Вывал пихт происходит преимущественно в местах схода лавин, подмыва берегов рек, на просеках, проложенных поперек склона. Упавшие стволы нередко хорошо освещены солнцем, и кора быстро высыхает. Наиболее охотно заселяются толстомерные стволы, лежащие в тени. Такие деревья обладают толстым слоем луба, который при разложении образует мощный слой трухи, сохраняющий высокий уровень влажности.

Комплекс двукрылых, слагающийся в коре пихты, в целом очень небогат, что связано, очевидно, с особенностями ее строения и состава. Луб пихты довольно жесткий и сравнительно плотный, при разложении приобретает красновато-бурый цвет и рыхлую, рассыпчатую консистенцию, нередко пронизан мицелием грибов.

Вследствие этого комплекс флеофагов в коре пихты практически не выражен. Двукрылые, населяющие подкоровую зону, связаны преимущественно либо с ходами ксилофагов, либо с мицелием грибов.

В населенных ходах *Ips* sp. обитают личинки *Lonchaea zetterstedti*.

Под корой, изъеденной короедами, в буровой муке нередко встречаются личинки копьехвосток *Lonchaea laticornis* и *L. sylvatica*. Нередко им сопутствуют личинки *Mycetophiloidea*, *Cecidomyiidae*. В поселениях галлиц и сциарид, наряду с копьехвостками, встречаются личинки *Medetera impigra*, *M. pseudoapicalis*, *Xylophagus compeditus*. Перечисленные виды обитают преимущественно в сравнительно структурно еще оформленных субстратах, несмотря на сильное иногда поражение короедами. Для рыхлого, разрушенного до состояния трухи луба характерно присутствие представителей рода *Megaselia* и личинок *Coenosia emiliae*. Личинки последнего в ряде случаев обитали в поселениях сциарид. В трухе под корой найдены пупарии *Metopia campestris* — вида, не характерного для древесины.

Личинки обычного в Теберде вида грибных комаров *Apolephthysa subincana* локализуются на участках коры, пораженных мицелием грибов или покрытых черным налетом. На внутренней стороне коры, на прозрачных пленках, встречаются иногда личинки *Sciophila lutea*. На участках с беловатым лубом, пронизанным мицелием, развиваются личинки *Exechia dorsalis*.

Древесина пихт заселяется сравнительно слабо. Наиболее обычными ее обитателями оказываются личинки типулид. В рыхлых периферических частях древесины лежащих на земле стволов развиваются личинки *Tipula flavolineata*. Здесь же встречаются и личинки *Dictenidia bimaculata*, которые, кроме того, нередко локализуются в трухе под корой, в рыхлой трухлявой древесине сердцевинных дупел. В отличие от предыдущего вида они встречаются иногда у комля сухостойных деревьев. Среди светлых, сравнительно плотных древесных волокон сухостойного дерева обнаружена личинка *Madiza* sp.

В Тебердинском заповеднике в ходе проведения различного рода заповедно-режимных мероприятий, расчистки троп, трассы канатной дороги, шоссейных дорог от упавшего лавинного леса, стволы пихт нередко распиливают и оставляют на склонах. Как правило, на месте спилов деревьев образуются натеки сока, в которых формируется весьма своеобразный и характерный комплекс видов. В местах натеков образуется жидкая бродящая каша с обитающей в ней массой личинок *Ula mollissima*, *Mycetobia pallipes*, *M. pilosa*, *Sylvicola cincta*, *Sphegina clunipes*, *Drosophila obscura*. Изредка в натеках встречаются личинки *Culicoides scoticus*, *Dasyhelea paludicola*, *Aulacigaster leucopeza*, *Mydaca ancilla*, *Phaonia variegata*. Характерным для пихты видом является, очевидно, *Mycetobia pilosa*, зарегистрированный пока только на этой породе.

5.1.3. Комплекс двукрылых — ксилобионтов ели

Комплексы ксилобионтов ели сравнительно хорошо изучены в европейской части СССР, в особенности детальные сведения имеются о составе стволовых вредителей ели, в основном короедов и дровосеков (Гириц, 1959; Ильинский, 1958; Лурье, 1964, 1965, 1966, 1968 и др.). В ряде работ приводятся данные исследований энтомофагов короедов ели, среди которых немаловажное значение имеют двукрылые (Зиновьев, 1957, 1959; Пряхина, Огибин, 1970). Ряд видов двукрылых упоминается в работе по изучению комплекса ксилобионтов ели в Костромской области (Кривошеина, Компанцев, 1984).

По своим механическим свойствам кора ели выгодно отличается от пихты более мягким лубом и сравнительно более тонким корковым слоем коры. Однако, против ожидания, комплекс двукрылых, населяющих кору ели, оказался в Теберде весьма небогатым, что, вероятно, можно объяснить видовыми особенностями ели восточной и относительно малой влажностью коры. Упавшие стволы преимущественно оказываются в условиях, способствующих быстрому высыханию, поскольку типичными биотопами произрастания ели являются горные склоны, где мало задерживается влаги. Кроме того, деревья редко лежат на поверхности земли, гораздо более обычным случаем оказываются завалы стволов, опирающихся на камни или соседние деревья и, вследствие этого, поднятых над поверхностью почвы на 0,3—2 м.

Луб ели по мере разложения приобретает, как правило, красновато-бурый цвет, очень часто поражается мицелием различных грибов, и в таких случаях становится сравнительно рыхлым, розовато-белым. В местах, пораженных мицелием, концентрируются обычно личинки галлиц и мицетофилоидов. Наиболее обычным видом из последних, часто встречающихся под корой ели, является *Apolephthisa subincana*. Ель нередко поражается короедами, усачами, сверлилами. В их поселениях, а также в скоплениях галлиц и мицетофилоидов обитают личинки *Medetera thunebergi*, *M. impigra*, *Lonchaea sylvatica*, локализующиеся в более или менее влажных местах, в особенности *Lonchaea*, личинки которой встречаются, как правило, на нижней стороне стволов. В буровой муке под корой развиваются личинки *Megaselia* spp.

В древесине ели обнаружены 3 вида двукрылых. В трухлявой, красно-бурой, влажной древесине пней найдены куколка *Grzegorzekia collaris* и пупарий *Phaonia basalis*. Пни были заселены личинками типулид *Dictenidia bimaculata* и дровосеков.

5.1.4. Комплекс двукрылых — ксилобионтов осины

Осина широко распространена по территории нашей страны, достигая на север зоны тундры. Осина и различные виды тополей являются быстрорастущими породами, поэтому представляют

один из основных элементов искусственных посадок, в особенности в южных безлесных районах страны.

Столь широкое распространение видов *Populus* и в ряде случаев массовое размножение на них стволовых вредителей обуславливает большой интерес к изучению комплексов ксилобионтов, развивающихся на осинах и тополях. Имеется ряд работ, рассматривающих комплексы листогрызущих и стволовых вредителей на начальных этапах разложения древесины в центральных районах европейской части СССР, в южных районах страны, в Западной Сибири (Гречкин, Воронцов, 1962; Золотаренко, 1959; Павлинов, 1973; Рафес, 1960). Изучению всего комплекса ксилобионтов и, в частности двукрылых, поселяющихся в стволах осин на более поздних стадиях их разрушения, посвящено немного работ. Наиболее полно исследованы двукрылые — обитатели коры и древесины тополя Максимовича и осины в Южном Приморье (Кривошеина, 1974а). Комплекс насекомых — ксилобионтов осины, включая двукрылых, детально изучен в лесах Костромской области (Кривошеина, Компанцев, 1984). В ряде работ упоминается о нахождении отдельных видов в коре или древесине осин (Ковалев, 1976, 1981; Кривошеина, Мамаев, 1967; Мамаев и др., 1977; Hackman, 1956; Tuomikoski, 1930 и др.).

Осина в Тебердинском заповеднике занимает небольшие площади. Осинники произрастают у подножия гор, в днищах ущелий, на каменных осыпях. Тонкая мягкая перидерма на молодых деревьях или в средней и вершинной части старых стволов, мощный слой сравнительно мягкого луба, подвергающегося быстрому разложению, способствуют интенсивному заселению коры личинками двукрылых. В коре осины формируется характерный комплекс видов, по богатству уступающий лишь таковому на сосне. Упавшие стволы оказываются в большинстве случаев в условиях умеренной влажности на горных склонах или припойменных террасах, вследствие чего подкоровая зона сравнительно мало поражается мицелием различных грибов. Это в немалой степени также способствует успешному заселению коры двукрылыми, поскольку интенсивное поражение мицелием вызывает обеднение подкорового комплекса осин (Кривошеина, 1974а).

Двукрылые предпочитают увлажненные субстраты, поэтому встречаются преимущественно под корой стволов, лежащих на земле, в большинстве случаев в тени, где кора не подвержена быстрому высыханию. Комплекс жесткокрылых развит на таких деревьях очень слабо.

Луб после гибели дерева сравнительно скоро начинает темнеть и размягчаться, волокна ослизняются и, вследствие деятельности массы личинок, постепенно приобретают рыхлость. Развитие подавляющего большинства видов двукрылых, населяющих кору осин, связано с толщиной луба.

Мощный слой лубяных волокон, как правило, плотно заселяется личинками *Gnophomyia viridipennis*, *Strongylophthalmyia*

ustulata, *Lonchaea fugax*. Первые два вида предпочитают сравнительно рыхлый, мало ослизненный луб разной степени разложения. *L. fugax* чаще встречается в темно-бурых и черных скользких волокнах, сравнительно еще прочных, тянущихся лентами. Плотность поселений личинок этих видов достигает 40 экз. на 1 дм².

В толще темного и бурого скользкого и рыхловатого луба обитают личинки *Ectaetia clavipes*, *Megamerina dolium*, *Homalcephala albitarsis*, *H. apicalis*, *H. bimaculata*, *Lonchaea patens*, *L. stackelbergi*, *L. tenuicornis*, *Drapetis completa*, *Tachypeza nubila*, *L. hackmani*, по плотности заселения далеко уступая первым трем видам. В буром влажном лубе нередко скопления *Hammerschmidtia ferruginea*, среди лубяных волокон встречаются одиночные хищные личинки *Xylophagus compeditus*, *Phaonia gobertii*, *Ph. canescens*, *Medetera impigra*, *M. inspissata*, *M. jugalis*, *M. thunebergi*, *M. pseudoapicalis*, *M. abstrusa*. Изредка среди черных, сильно увлажненных волокон встречаются группы личинок *Dasiops appendiculatus*, личинки *Dasyhelea paludicola*. В результате деятельности личинок двукрылых и микроорганизмов на границе коры и заболони часто скапливается значительное количество буроватой слизи, представляющей собой переработанный луб, размягченный жидкими продуктами разложения коры. В таких слизистых субстратах поселяются личинки *Ula mollissima*, *Sylvicola cincta*, проходят начальные стадии развития личинки *Neopachygaster meromelaena*, локализующиеся впоследствии в рыхлом черном лубе под тонкой коркой коры, у различных трещин и разломов. На границе свежего и гниющего луба обитают личинки *Berkshiria hungarica*.

У различных трещин, в местах отхождения сучков, на участках с черным мокрым сокоточивым лубом скапливаются личинки *Brachyopa pilosa*, *Culicoides obsoletus*, *Mycetobia pallipes*. На участках с отстающей корой, на черном налете, на древесине изредка встречаются личинки *Apolephthisa subincana*.

Перед окукливанием большинство личинок, как правило, выходит в периферические, более рыхлые участки коры. Пупарии многих видов нередко залегают под тонкой коркой или в самых верхних слоях луба.

Древесина осины сравнительно долго остается твердой и разрушается преимущественно по типу светлых гнилей. Для старых стволов характерно образование обширных дупел, заполненных разрушенной сердцевинной в виде бурой или светлой, обычно сильно влажной трухи.

Для разлагающейся древесины осины характерен небогатый видами комплекс двукрылых. Заполненные светлой трухой дупла лежащих на земле колод или пней заселяются личинками *Rhipidia uniseriata*, Chironomidae, изредка здесь встречаются личинки *Tachypeza fuscipennis* и *Euthyneura albipennis*. В бурой трухе сердцевинной пней обитают крупные личинки *Ctenophora guttata*. В светлых мягких мокрых волокнах разлагающейся древесины поселя-

ются личинки *Atypophthalmus inustus*, *Clusiodes albimanus*, *C. pictipes*.

В целом комплекс разрушителей древесины осины не специфичен для этой породы. Виды, связанные в своем развитии с рыхлыми субстратами и светлыми гнилями древесины, встречаются и на других породах.

5.1.5. Комплекс двукрылых — ксилобионтов березы

Береза широко распространена в Палеарктике. Эта быстрорастущая, нетребовательная к почве порода одна из первых заселяет гари, вырубки, места схода лавин. Береза нередко поражается различными видами вредителей.

Несмотря на столь широкое распространение и очевидную важность этой породы для человека, имеется сравнительно немного исследований комплексов насекомых, развивающихся на березе. В ряде работ содержатся сведения о ксилофагах берез Дальнего Востока (Ивлиев, 1966; Ивлиев, Кононов, 1966а, 1966б; Криволицкая, 1973). Специальные исследования комплексов насекомых-ксилобионтов, в том числе и двукрылых, проведены в Приморье на березах желтой и манчжурской (Мамаев, 1975г) и на березах белой и пушистой в Костромской области (Кривошеина, Компанцев, 1984).

Авторы, исследовавшие комплексы насекомых на березах, отмечают, что одной из характерных особенностей комплекса двукрылых является сравнительно обедненный видовой состав обитателей коры по сравнению с древесиной, что обусловлено строением коры, имеющей специфические черты. Луб березы имеет комковатую структуру, сравнительно плотный, при разложении расслаивается и превращается в легко рассыпающуюся массу. Наличие плотного наружного слоя коры, нередко как чехлом охватывающего разрушенную мягкую древесину лежащих на земле стволов, способствует сохранению в ней влаги и специфическому характеру ее разложения. Древесина березы подвержена как бурым, так и светлым деструктивным гнилям.

Двукрылые заселяют преимущественно лежащие в тени на земле стволы среднего диаметра со значительно разложившейся древесиной и более или менее разрушенным, легко ломающимся влажным лубом, приобретшим бурый или темно-бурый цвет. Сухостойные или лежащие на солнце деревья с грубой, жесткой и сухой корой практически не заселяются двукрылыми. В таких стволах встречаются лишь личинки *Tipulidae*, обитающие в древесной трухе в местах с глубокими трещинами коры, около отломленных ветвей или сучьев или вблизи дупел.

В Тебердинском заповеднике видовой состав двукрылых, населяющих толщу луба или подкоровую зону березы, незначительно уступает по своему богатству таковому толще древесины. Однако следует отметить, что плотность поселения личинок двукрылых под

корой березы значительно меньше, чем в древесине. За исключением немногих видов они здесь встречаются обычно единично.

Наиболее типичными обитателями коры березы, встречающимися в толще луба, на поверхности древесины под корой, являются личинки *Xylophagus compeditus*. Обычно они встречаются поодиночке, но нередко достигают плотности 1 личинка на 3—4 дм².

В толще бурого и темно-бурого влажного луба встречаются иногда одиночные личинки *Coenosia emiliae*, *Rhagio* sp., *Euthyneura albipennis*, *Homalocephala angustata*. Под корой березы нередко поселяются личинки *Lonchaea sylvatica*, локализующиеся зачастую в скоплениях галлиц. Вместе с личинками *Lonchaea* и *Xylophagus* в подкоровой зоне тонких стволов и веток с темным плотным лубом обитают личинки *Medetera parenti*, *Megaselia* spp. В толще красновато-бурого, сравнительно рыхлого влажного луба найдена серия личинок и пупариев *Lonchaea* sp. 1.

В березе развиваются и некоторые виды-мицетофаги, связанные с мицелием или мелкими плодовыми телами плесневых грибов, покрывающими поверхность коры. Таковы личинки *Arolepthisa subincana*, обитающие на участках с пленками мицелия грибов; *Cerotelion lineatus*, встречающиеся на тонких слизистых пленках под сильно разрушенной корой и связанные, очевидно, тоже с грибами; *Forcipomyia nigra*, локализующиеся в лубе, подернутом черным налетом.

Древесина березы более интенсивно заселяется личинками двукрылых, часто образующими гнезда. В особенности охотно заселяется разрушенная грибами мягкая древесина, подверженная светлой гнили. Такой тип гниения часто встречается в стволах среднего диаметра с плотным наружным слоем коры, предохраняющим древесину от потери влаги. Луб в подобных деревьях обычно разрушен до состояния рыхлой темно-бурой трухи. В мягкой, легко формирующейся руками, мокрой древесине с сильным грибным запахом формируется характерный комплекс видов. Здесь нередко встречаются гнезда личинок и группы пупариев *Lonchaea carpathica*, *L. limatula*, *Clusiodes albimanus*, *C. ruficollis*, *Clusia flava*, *Neophyllomyza acyglossa*, *Phaonia tiefii*, обитают одиночные личинки *Atypophthalmus inustus*, *Rhipidia unisepiata*, *Medetera segui segui*, *Madiza* sp., *Coenosia emiliae*.

Поверхностные слои сравнительно рыхлой, умеренно влажной и даже суховатой древесины стволов разного диаметра, пни, колоды заселяют личинки *Dictenidia bimaculata*. В отдельных случаях плотность поселения личинок очень высока, и древесные остатки буквально источены ходами и почти превращены в труху. Личинки *Tipula flavolineata* заселяют более или менее плотную светлую древесину, прогрызая в ней широкие ходы. Ряд видов связан с рыхлыми субстратами — сильно разрушенной древесиной и трухой подкоровой зоны. В черной трухе под корой встречаются личинки *Tachypeza fuscipennis*, *Hilara* sp., в очень рыхлой трухлявой древесине под отставшей корой найдена личинка *Eustalomyia hilaria*, в трухе дупла — личинки *Hydrotaea* sp. aff. *ringdahli*.

5.1.6. Комплекс двукрылых — ксилобионтов бука

В ряде публикаций содержатся сведения об обитании отдельных видов двукрылых под корой и в древесине буков (Ковалев, 1975б; Кривошеина, Мамаев, 1967; Мамаев и др., 1977; Сарески, 1969), однако в целом комплекс ксилобионтов бука исследован недостаточно.

Бук обладает гладкой, сравнительно плотной корой, с мало-мощным слоем луба, имеющим прочную скелетную структуру, придающую ему жесткость и плотность. Влажность подкоровой зоны в большинстве случаев умеренная. Нередко луб и поверхность древесины покрыты черным налетом, поражены мицелием грибов. Древесина буков разлагается преимущественно по типу светлых деструктивных гнилей. Жесткость и плотность коры обуславливают относительно слабую ее заселенность двукрылыми. На участках с мицелием грибов и черными налетами концентрируются личинки мицетофилоидов. Нередки под корой бука и скопления галлиц, вблизи которых обитают личинки *Medetera impigra*, *M. abstrusa*, *Lonchaea fugax*, *L. patens*, *L. contigua*. В мокрой бурой трухе под корой найдена группа пупариев *Lonchaea* sp. 2. Часто в подкоровой зоне бука встречаются одиночные хищные личинки *Xylophagus compeditus*, в сильно разрушенном черном рыхлом лубе обитают личинки *Tachypeza nubila*, *Megaselia* spp.

Светлая мягкая влажная древесина бука заселяется видами, характерными для светлых деструктивных гнилей древесины лиственных пород. Здесь развиваются личинки *Clusiodes pictipes*, *C. albimanus*, *Neophyllomyza acyglossa*. В периферических слоях сравнительно мягкой древесины, в бурой влажной трухе под корой встречаются личинки типулид *Dictenidia bimaculata*, *Tipula selene*. В рыхлой сердцевине дупел обитают личинки *Stenophora guttata*. Преимущественно с рыхлыми субстратами связано развитие личинок *Coenosia emiliae*, которые в буке обычно встречаются в трухе под корой, но в ряде случаев обнаружены в толще мягкой, влажной, светлой древесины. В мягкой бурой древесине букового пня и в трухе сердцевины найдены личинки *Eccoptomera microps* (Helomyzidae) — вида, не характерного для древесины.

В целом, комплекс двукрылых, развивающихся на буке, мало специфичен. Большинство видов развивается и на других лиственных породах.

5.1.7. Комплекс двукрылых — ксилобионтов клена

Комплексы насекомых, развивающихся в древесине клена манчжурского, в Южном Приморье изучены Б. М. Мамаевым (1972в). Среди прочих отмечены несколько видов двукрылых.

В некоторых работах имеются упоминания о нахождении личинок двукрылых под корой клена (Мамаев и др., 1977), однако в целом комплексы двукрылых на клене изучены недостаточно.

Исследование заселенности кленов двукрылыми проведено нами в основном в конусах выноса лавин. Стволы деревьев здесь не превышают обычно 20 см в диаметре. Вывернутые с корнем лавинами они нередко образуют завалы, которые, как правило, хорошо освещены солнцем; иногда упавшие стволы находятся в слабой тени березового криволесья или высокогорья. В целом условия нахождения деревьев в лавинных руслах способствуют быстрому высыханию стволов.

Древесина клена обычно долго остается твердой, кора же сравнительно быстро разрушается. Кора довольно мягкая, луб при разрушении буреет, становится рыхлым, слоистым, в подавляющем большинстве случаев бывает умеренно влажным или суховатым. Условия влажности обуславливают степень его заселенности личинками двукрылых.

В местах трещин коры или у отломленных ветвей луб сравнительно быстро заселяется личинками галлиц, концентрирующимися обычно под корковым слоем коры и не столь требовательными к влажности. В поселениях галлиц, чаще на теневой или нижней стороне ствола, встречаются личинки *Medetera impigra*, *Palloptera ustulata*, *Lonchaea sylvatica*. Личинки *M. impigra* поселяются также в толще луба, пораженного короедами, где встречаются вместе с их личинками и куколками.

В стволах клена, лежащих в относительно густой тени, среди мягких бурых влажных лубяных волокон обитают нередко личинки *Lonchaea patens*, образующие сравнительно большие скопления (до 10 личинок на 1 дм² луба).

Преимущественно на поверхности древесины под слоем бурого мягкого луба, в более или менее влажных местах, встречаются подвижные личинки *Tachypeza nubila*. В рыхлом, сильно разрушенном, почти черном влажном лубе обитают иногда личинки *Lonchaea stackelbergi* и *Coenosia emiliae*. Периферические слои древесины заселяют личинки *Dictenidia bimaculata*, встречающиеся иногда в практически сухой трухе под корой и в небольших углублениях в толще древесины.

5.1.8. Комплекс двукрылых — ксилобионтов ольхи

Ксилофильные комплексы насекомых, слагающиеся на ольхе, изучены сравнительно слабо. Относительно детальные исследования проведены в Южном Приморье на ольхе японской *Alnus japonica* и ольхе волосистой *Alnus hirsuta* (Кривошеина, 1974б; Мамаев, 1971б, 1975в). Авторы отмечают очень небольшое количество специальных для этой породы видов и значительное сходство комплекса ксилобионтов ольхи с таковыми других лиственных пород.

Кора ольхи сравнительно плотная, луб не образует толстого слоя, влажность его обычно умеренная. Древесина в большинстве случаев разлагается по типу бурых гнилей, изредка светлых. Механические свойства коры, тип гниения стволов, очевидно, обуслов-

ливают относительно бедный состав заселяющего ольху комплекса двукрылых. В особенности беден подкорный комплекс двукрылых; зарегистрированы лишь 2 вида, связанных в своем развитии с корой. На ранних стадиях разложения коры и древесины в подкоровой зоне ольхи обычны личинки *Medetera impigra*, проникающие сюда по ходам сверлил. Личинки этого вида зеленушек встречаются в самих ходах или рядом в толще луба, вероятно, проникают и в толщу древесины, охотясь за личинками ксилофагов. Перед окукливанием они вбуравливаются в кору, выходя в периферические ее слои. В толще луба или под корой нередко встречаются личинки *Xylophagus compeditus*.

Остальные 8 видов, найденных на ольхе, развиваются в толще древесины на поздних стадиях разложения. Бурые гнили очень слабо заселяются двукрылыми, их личинки встречаются в таких субстратах единично и редко. Большинство видов связано с трухой, заполняющей обширные сердцевинные дупла. Здесь развиваются личинки *Dictenidia bimaculata*, *Rhipidia uniseriata*, *Hydrotaea* sp. aff. *ringdahli*. В относительно рыхлой влажной, но еще структурно оформленной древесине собраны личинки *Oedalea ringdahli*.

Более интенсивно заселяется сильно влажная древесина, подверженная светлой гнили и значительно разрушенная грибами. В ее толще встречаются группы личинок *Clusiodes albimanus*, *C. ruficollis*, *Neophyllomyza acyglossa*, в трухе рядом с участками светлой гнили найдена куколка *Tipula sublunata*.

5.1.9. Комплекс двукрылых — ксилобионтов дуба

Дуб в Теберде произрастает в виде примеси лишь в северной, наиболее низкой и сухой части заповедника. Комплекс двукрылых, слагающийся на дубе, изучен здесь недостаточно. Найдены только 3 вида двукрылых на поздних стадиях разложения коры и древесины.

В сильно разрушенной коре обитали личинки *Xylophagus compeditus*, в трухе под корой найдены пупарии *Coenosia emiliae*. Относительно рыхлая древесина лежащих на земле стволов довольно плотно заселяется личинками *Dictenidia bimaculata*, так что стволы бывают почти целиком источены ходами и превращены в труху.

5.2. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЛЕКСОВ ДВУКРЫЛЫХ НА РАЗНЫХ ПОРОДАХ

Для сравнения комплексов двукрылых на разных породах мы использовали коэффициент сходства, вычисленный по формуле Сьере́нсена (Sørensen, 1948):

$$K = \frac{2i}{(a+i) + (b+i)}$$

где i — количество общих для двух пород видов, a — количество видов только на одной породе, b — количество видов только на другой породе.

При сравнении целиком комплексов двукрылых на разных породах выявляется сравнительно малое их сходство, т. е. на каждой породе формируется более или менее своеобразный комплекс видов (табл. 7), однако часть эврибионтных видов обитает на многих породах. Поскольку количество видов, развивающихся в коре и древесине, на разных породах разное, мы вычислили отдельно коэффициенты сходства для обитателей коры и обитателей древесины (табл. 8, 9).

Наиболее богат комплекс двукрылых, формирующийся под корой сосны, при этом он обладает высокой степенью специфичности. Виды, встречающиеся только на сосне, составляют 63,2% (табл. 10).

Своеобразие этого комплекса связано прежде всего с наличием видов хищников короедов сосны, адаптированных к обитанию в ходах определенных видов подкорников (отдельные виды *Lonchaea* и *Medetera*). Кроме того, весьма характерным для сосны оказался ряд видов мокрецов, связанных с сажистым налетом, а также некоторые мицетофаги, обитающие на поздних стадиях разложения

Таблица 7

Коэффициенты сходства комплексов двукрылых, слагающихся на разных породах

Порода:	Сосна	Пихта	Ель	Осина	Береза	Бук	Клен	Дуб	Ольха
Сосна	1	0.27	0.22	0.26	0.18	0.15	0.14	0.10	0.08
Пихта	—	1	0.22	0.20	0.28	0.23	0.22	0.19	0.15
Ель	—	—	1	0.13	0.17	0.18	0.28	0	0.12
Осина	—	—	—	1	0.20	0.29	0.13	0.05	0.16
Береза	—	—	—	—	1	0.13	0.17	0.19	0.36
Бук	—	—	—	—	—	1	0.36	0.33	0.32
Клен	—	—	—	—	—	—	1	0.40	0.23
Дуб	—	—	—	—	—	—	—	1	0.31
Ольха	—	—	—	—	—	—	—	—	1

Таблица 8

Коэффициент сходства комплексов двукрылых, слагающихся в коре разных пород деревьев

Порода:	Сосна	Пихта	Ель	Осина	Береза	Бук	Клен	Дуб	Ольха
Сосна	1	0.33	0.24	0.29	0.24	0.18	0.14	0.11	0.11
Пихта	—	1	0.35	0.27	0.31	0.30	0.25	0.20	0.20
Ель	—	—	1	0.15	0.32	0.29	0.36	0.29	0
Осина	—	—	—	1	0.17	0.28	0.15	0.11	0.06
Береза	—	—	—	—	1	0.24	0.20	0.13	0.25
Бук	—	—	—	—	—	1	0.40	0.36	0.36
Клен	—	—	—	—	—	—	1	0.25	0.25
Дуб	—	—	—	—	—	—	—	1	0.50
Ольха	—	—	—	—	—	—	—	—	1

Т а б л и ц а 9

Коэффициенты сходства комплексов двукрылых,
слагающихся в древесине различных пород

Порода:	Сосна	Пихта	Ель	Осина	Береза	Бук	Клен	Дуб	Ольха
Сосна	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Пихта	—	1	0	0	0.36	0.22	0.50	0.50	0.18
Ель	—	—	1	0	0	0	0	0	0
Осина	—	—	—	1	0.26	0.15	0	0	0.27
Береза	—	—	—	—	1	0.18	0.12	0.12	0.50
Бук	—	—	—	—	—	1	0.29	0.29	0.29
Клен	—	—	—	—	—	—	1	1	0.22
Дуб	—	—	—	—	—	—	—	1	0.22
Ольха	—	—	—	—	—	—	—	—	1

Т а б л и ц а 10

Уровень специфичности комплексов двукрылых на разных породах

Порода	Всего видов	Зарегистрировано только на данной породе	Процент
Сосна	39	28	63.2
Пихта	30	15	50.0
Ель	7	2	28.6
Осина	42	18	42.9
Береза	29	12	41.3
Бук	17	4	23.5
Клен	7	1	14.3
Дуб	3	—	—
Ольха	10	2	20.0

подкорковой зоны. Только на сосне развивается, вероятно, *Xylota pigra*; сосна, очевидно, является предпочитаемой породой для развития личинок *Zabrachia minutissima*.

Комплекс двукрылых, развивающихся на пихте, менее специфичен. Под корой в ходах ксилофагов развиваются виды *Lonchaea* и *Medetera*, в большинстве своем (кроме *Lonchaea laticornis*) встречающиеся и на других хвойных, а древесина пихты разрушается личинками двукрылых, свойственных и лиственных породам (см. табл. 6). Поэтому коэффициенты сходства комплексов коры пихты и сосны, пихты и ели и древесины пихты и березы, пихты и клена, пихты и дуба имеют сравнительно высокие значения (см. табл. 8, 9). Основное своеобразие комплексу двукрылых ксилобионтов пихты в Теберде придают только обитатели натеков сока. Натёки сока на деревьях как среда для развития личинок двукрылых обладают определенной спецификой, и комплексы населяющих их видов в общих чертах сходны в разных географических регионах. Однако определенная региональная специфика все же имеет место. Так, в Теберде, помимо известных видов, развивающихся в подобных субстратах, в натеках сока на пихте встречаются личинки *Mycetobia pilosa*, весьма вероятно, характерные только

для этой породы, *Sphegina clunipes*, *Mydaea ancilla*, *Phaonia variegata*, ранее не отмечавшиеся в подобных условиях.

В подкоровой зоне ели и в древесине встречаются личинки двукрылых, заселяющие широкий спектр пород.

В комплексах ксилобионтов, формирующихся на лиственных породах, состав обитателей коры и древесины в большей степени, чем на хвойных, определяется анатомическим строением и механическими свойствами субстрата. Это связано с тем, что на лиственных породах в сравнении с хвойными число видов ксило- и флеофагов намного больше, чем зоофагов. Степень развития и мощность слоя лубяных волокон, характер их разложения, плотность и толщина наружного слоя коры определяют степень заселенности стволов.

Наиболее специфичны и разнообразны комплексы двукрылых коры осины и древесины березы. Мощный слой мягкого луба осины является благоприятным субстратом для развития многих, характерных только для тополей видов. Малое разнообразие специфичных для коры березы, бука, ольхи и клена видов объясняется, очевидно, слабой заселенностью их коры, что связано с типом ее строения, характером разложения и условиями влажности.

Комплекс двукрылых, развивающихся в древесине осины, бука, ольхи, березы, определяется типом ее гнили. В общих чертах видовой состав двукрылых, заселяющих светлые гнили древесины, относительно сходен на разных лиственных породах, в особенности на березе и ольхе. Богатство комплекса видов светлых гнилей древесины березы обусловлено специфическими особенностями ее разложения.

В целом для комплекса ксилофильных двукрылых Теберды мало характерны виды, связанные с переувлажненными субстратами. Это обусловлено господствующим типом локализации разлагающихся стволов в условиях умеренного увлажнения.

5.3. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

О вертикальном распределении ксилофильных двукрылых можно судить, очевидно, по массовым видам и встречающимся сравнительно часто. В Тебердинском заповеднике подавляющее большинство массовых видов распространено по всему лесному поясу, встречаясь до верхней границы леса.

Существует известный параллелизм между природно-климатическими зонами и вертикальной зональностью. Исходя из этого, можно предположить существование определенной зависимости между географическим распространением видов и их вертикальным распределением в горах. В нашем материале, однако, такой зависимости проследить не удастся. Так, южный вид *Forcipomyia flavirustica* встречается в Теберде на высоте 2000—2200 м над ур. м. В то же время такие широко распространенные виды, как *Neopachygaster meromelaena*, *Hammerschmidtia ferruginea* и др., най-

дены только в нижней части лесного пояса. О степени продвижения других южных видов в горы судить трудно, поскольку большинство из них встречалось в нашем материале сравнительно редко.

Таким образом, каких-либо закономерностей в вертикальном распределения ксилофильных двукрылых Теберды не наблюдается, что можно объяснить малым изменением климатических условий в пределах лесного пояса.

ГЛАВА 6

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ДВУКРЫЛЫХ-КСИЛОБИОНТОВ

6.1. ТОПИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

Личинки ксилофильных двукрылых обычно четко приурочены к определенным зонам ствола, подразделяясь в первую очередь на обитателей коры — флеобионтов и собственно древесины — ксилобионтов в узком смысле. По мере разложения коры и древесины в них возникает значительное разнообразие условий, формируются дополнительные микробиотопы: заполненные трухой дупла в толще древесины и полости под корой, натеки сока в местах поранений стволов и трещин коры, участки, пораженные мицелием грибов или покрытые различными слизями, грибными налетами и т. п., что является основой для возникновения более тонкой топической специализации. В зависимости от микростаций обитания выделяются, кроме первых двух группировок, более или менее богатые видами группы латициколов — обитателей натеков сока, детритобионтов — обитателей рыхлых субстратов: трухи под корой и в дуплах и др. (Мамаев и др., 1977). В нашем материале каждая из этих групп представлена различным количеством видов (табл. 11).

В фауне ксилофильных двукрылых Тебердинского заповедника наиболее богата и разнообразна группа флеобионтов, включающая 64 вида, что составляет 55.7% (рис. 6).

Как субстрат обитания кора (в особенности таких пород, как сосна и осина) более благоприятна для личинок двукрылых вследствие особенностей анатомического строения и механических свойств, в частности меньшей плотности. Кроме того, поскольку флоэма представляет собой участок проводящих сосудов, по которому движутся питательные вещества от листьев к остальным органам растения, луб по сравнению с древесиной более богат легкодоступными органическими веществами: сахарами, белками т. п. Большая питательная ценность луба предоставляет большую по сравнению с древесиной возможность существования в коре личинок двукрылых, не адаптированных к перевариванию клетчатки. Все это, очевидно, обуславливает богатство корового

Видовой состав топических групп

Флеобионты	Ксилобионты
<i>Gnophomyia viridipennis</i>	<i>Ctenophora guttata</i>
<i>Dicranomyia decemmaculata</i>	<i>Dictenidia bimaculata</i>
<i>Culicoides obsoletus</i>	<i>Tipula flavolineata</i>
<i>Forcipomyia corticis</i>	<i>Atypophthalmus inustus</i>
<i>F. flavirustica</i>	<i>Grzegorzekia collaris</i>
<i>F. kaltenbachii</i>	<i>Laphria flava</i>
<i>F. nigra</i>	<i>L. gibbosa</i>
<i>F. paradoxa</i>	<i>Medetera segi segi</i>
<i>F. picea</i>	<i>Lonchaea carpathica</i>
<i>F. regulus</i>	<i>L. limatula</i>
<i>Apolephthisa subincana</i>	<i>Clusia flava</i>
<i>Exechia dorsalis</i>	<i>Clusiodes albimanus</i>
<i>Mycomya cinerascens</i>	<i>C. geomyzinus</i>
<i>Mycomya sp. 1</i>	<i>C. pictipes</i>
<i>Mycomya sp. 2</i>	<i>C. ruficollis</i>
<i>Sciophila lutea</i>	<i>Neophyllomyza acyglossa</i>
<i>Cerotelion lineatus</i>	<i>Madiza sp.</i>
<i>Orfelia discoloria</i>	<i>Phaonia basalis</i>
<i>Diadocidia valida</i>	<i>Ph. tiefii</i>
<i>Ectactia clavipes</i>	
<i>Xylophagus compeditus</i>	
<i>Neopachygaster meromelaena</i>	
<i>Berkshiria hungarica</i>	
<i>Zabrachia minutissima</i>	
<i>Drapetis completa</i>	
<i>Tachypeza nubila</i>	
<i>Medetera abstrusa</i>	
<i>M. fasciata</i>	
<i>M. impigra</i>	
<i>M. inspissata</i>	
<i>M. jugalis</i>	
<i>M. parenti</i>	
<i>M. pinicola</i>	
<i>M. pseudoapicalis</i>	

Флеобионты	Латициколы
<i>M. thunebergi</i>	<i>Ula mollissima</i>
<i>Brachyopa pilosa</i>	<i>Culicoides scoticus</i>
<i>Hammerschmidtia ferruginea</i>	<i>Dasyhelea paludicola</i>
<i>Xylota pigra</i>	<i>Psychodidae</i>
<i>Megamerina dolium</i>	<i>Mycetobia pallipes</i>
<i>Strongylophthalmyia ustulata</i>	<i>M. pilosa</i>
<i>Homalocephala albitarsis</i>	<i>Sylvicola cincta</i>
<i>H. angustata</i>	<i>Sphegina clunipes</i>
<i>H. apicalis</i>	<i>Aulacigaster leucopeza</i>
<i>H. bimaculata</i>	<i>Drosophila obscura</i>
<i>Paloptera usta</i>	<i>Mydaea ancilla</i>
<i>P. ustulata</i>	<i>Phaonia variegata</i>

Флеобионты	Детритобионты
<i>Dasiops appendiculatus</i>	<i>Tipula selene</i>
<i>Lonchaea bruggeri</i>	<i>T. sublunata</i>
<i>L. collini</i>	<i>Rhipidia uniseriata</i>
<i>L. contigua</i>	<i>Ectactia</i> sp.
<i>L. fugax hackmani</i>	Chironomidae
<i>L. laticornis</i>	<i>Rhagio</i> sp.
<i>L. laxa</i>	<i>Psylocephala</i> sp.
<i>L. nitidissima</i>	<i>Euthyneura albipennis</i>
<i>L. patens</i>	<i>Oedalea ringdahli</i>
<i>L. stackelbergi</i>	<i>Tachypeza caucasica</i>
<i>L. sylvatica</i>	<i>T. fuscipennis</i>
<i>L. tenuicornis</i>	<i>Hilara</i> sp.
<i>L. zetterstedti</i>	<i>Eccoptomera microps</i>
<i>Lonchaea</i> sp. 1	<i>Eustalomyia hilaria</i>
<i>Lonchaea</i> sp. 2	<i>Coenosia emiliae</i>
<i>Phaonia canescens</i>	<i>Hydrotaea</i> sp. aff. <i>ringdahli</i>
<i>Ph. gobertii</i>	<i>Metopia campestris</i>
	<i>Megaselia</i> spp.
<i>Ula mollissima</i> *	
<i>Dasyhelea paludicola</i> *	
<i>Mycetobia pallipes</i> *	
<i>Sylvicola cincta</i> *	
<i>Coenosia emiliae</i> *	

* — виды, обитающие в разных субстратах

комплекса двукрылых. Среди флеобионтов выделяется ряд более мелких топических групп, для каждой из которых характерен определенный комплекс видов. Большинство видов флеобионтов связано с толщей луба: *Gnophomyia viridipennis*, *Xylophagus compeditus*, виды львинок подсемейства Pachygasterinae, ряд видов *Medetera*, Syrphidae, *Drapetis completa*, *Tachypeza nubila*, *Megamerina dolium*, *Strongylophthalmyia ustulata*, виды *Homaloccephala*, *Lonchaea*, *Phaonia*, *Dasiops appendiculatus*, *Palloptera ustulata*. Эти виды заселяют кору различных пород деревьев, преимущественно мягкий луб осины, предпочитая участки с повышенной влажностью.

Особую группу флеобионтов формируют личинки двукрылых — обитателей ходов жуков-ксилофагов. Особенно отчетливо этот комплекс двукрылых выражен на хвойных породах и представлен видами родов *Lonchaea*, *Medetera*, *Palloptera*, *Phaonia*, *Coenosia*. Личинки этих видов поселяются на стволах деревьев вслед за кородами и встречаются в их ходах или на границе луба и древесины. Обитание в толще луба для них не характерно. Локализуются обычно во влажных местах.

Специфическую в экологическом отношении группу образуют обитатели щелевидных пространств под отстающей корой. Такие участки отличаются, как правило, малой влажностью, покрыты сажистым налетом, нередко обрастают пленками мицелия и плес-

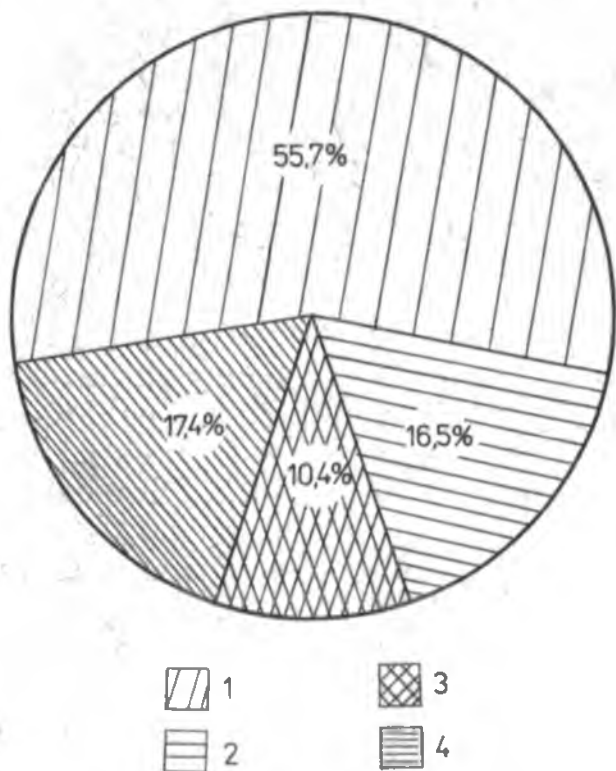


Рис. 6. Содержание представителей разных топических групп в комплексе ксилофильных двукрылых
1 — флеобионты, 2 — ксилобионты, 3 — латициколы, 4 — детритобионты

невыми грибами. Здесь обычно встречаются личинки мицетофилоидов и мокрецы рода *Forcipomyia*.

Группа ксилобионтов составляет 19 видов или 16.5% (см. табл. 11; рис. 6). Бурые гнили древесины заселены двукрылыми очень слабо. Личинки большинства найденных нами видов заселяют светлые гнили древесины преимущественно лиственных пород деревьев. В древесине хвойных встречались лишь виды *Dictenidia bimaculata*, *Tipula flavolineata*, *Grzegorzekia collaris*, *Phaonia basalis*.

Ксилобионты заселяют, как правило, сравнительно мягкую, в значительной степени разрушенную грибами древесину. В более или менее твердой древесине найдены только личинки *Tipula flavolineata*. Личинки долгоножек встречаются обычно на умеренно влажных участках, иногда на почти сухих и являются активными разрушителями древесных остатков. Среди ксилобионтов сравнительно четко выделяется группа обитателей мягкой переувлажненной древесины лиственных пород, в которую входят все виды *Clusiidae*, *Milichiidae*, *Lonchaea carpathica*, *L. limatula*, *Atypophthalmus inustus*, *Phaonia tiefii*, *Medetera segui segui*. Большинство видов ксилобионтов обитают более или менее большими скоплениями.

Специфическую в экологическом отношении группу формируют латициколы, составляющие 10.4%. В натеках на стволах образуется своеобразная, богатая органическими веществами среда из бродящего сока с живущими в нем микроорганизмами. Как правило, натеки заселены очень плотно. В натеках сока одновременно присутствуют разные по возрасту личинки одного и того же вида,

вследствие чего срок вылета имаго весьма растянут. К обитанию в натеках вследствие малой продолжительности их существования адаптировались виды с коротким циклом развития. Этим объясняется наличие у ряда видов латициколов двух-трех перекрывающихся поколений в течение вегетационного сезона. Ряд видов латициколов, помимо натеков сока на стволах, может встречаться в бродящих слизистых субстратах под корой деревьев. Так, личинки *Ula mollissima*, *Sylvicola cincta*, *Mycetobia pallipes* обнаружены нами под корой осины на участках, обильно покрытых слизью, личинки *Dasyhelea paludicola* — в аналогичных условиях на сосне.

Детритобионты, включающие 18 видов, представлены видами, не характерными для древесины, за исключением представителей семейства Hybotidae и *Coenosia emiliae* (Muscidae). Детритобионты поселяются в древесине на поздних стадиях разложения, когда она теряет структурную оформленность и по структуре и химическому составу сближается с почвой. Этим, очевидно, объясняется присутствие в трухе в дуплах, у основания стволов или под корой видов, обитающих также в подстилке: *Tipula selene*, *T. sublunata*, *Psylocephala* sp., *Hilara* sp., *Rhagio* sp., Chironomidae, виды *Megaselia*. С рыхлыми субстратами связаны также виды, известные как инквилины гнезд жалящих перепончатокрылых и обитателей нор млекопитающих: *Eustalimyia hilaria*, *Metopia campestris*, *Hydrotaea* sp. aff. *ringdahli*, *Eccoptomera microps*.

Вид *Coenosia emiliae* нельзя отнести полностью к группе детритобионтов, поскольку этот вид, обладающий широкой экологической пластичностью, встречается, помимо трухи под корой, в ходах короедов и толще мягкой древесины. Однако рыхлые субстраты являются для этого вида наиболее обычным типом местообитаний.

6.2. ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

Изучение пищевых режимов личинок ксилофильных двукрылых и разработка их классификации наталкиваются на существенные трудности. В ряде работ имеются упоминания о способах питания тех или иных видов, основанные на наблюдениях в природе и опытах по кормлению личинок в культурах (А. И. Зайцев, 1979; Зиновьев, 1957; Ковалев, 1976, 1978; Кривошеина, 1971, 1974а, 1974б, 1974в, 1975б; Chiswell, 1956; Hackman, 1956; Laštovka, 1972; Nuorteva, 1967 и др.). К сожалению, многие указания о питании личинок тем или иным субстратом не могут дать достоверного представления о том, какие именно компоненты утилизируются личинками. Собранные нами материалы также не являются исчерпывающими, однако содержат ряд дополнительных сведений по пищевым режимам ксилофильных двукрылых.

Обитание в толще луба и древесины предполагает преодоление основного лимитирующего фактора развития ксилобионтов — дефицита белков. Это выражается в потреблении личинками многих

видов насекомых, живущими в разлагающейся древесине, любых дополнительных источников белкового питания, основным из которых прежде всего является животное население субстрата. Даже высокоспециализированные ксило- и флеофаги (например, личинки жуков-дровосеков) не пренебрегают животной пищей в случае ее наличия (Мамаев и др., 1977; Nuorteva, 1960). Личинкам многих видов двукрылых свойственны элементы некрофагии или хищничества, наряду с питанием разлагающимся растительным субстратом, т. е. имеет место смешанное питание.

Все разнообразные пищевые режимы найденных нами личинок двукрылых можно объединить в несколько групп: сапрофлеофаги, сапроксилофаги, зоофаги, полифаги, мицетофаги, латицифаги, детритофаги.

Установление объема каждой из трофических групп затруднительно из-за отсутствия надежных методик изучения трофической специализации личинок ксилофильных двукрылых в культуре и существенных разногласий, существующих в литературе, посвященной питанию личинок. Ошибочность выводов, полученных при использовании методики, внешне корректной, но не учитывающей ряда факторов, присутствующих в природной среде обитания личинок, можно продемонстрировать на примере работы Киси, посвященной исследованию трофики личинок *Lonchaea scutellaris* Rd. в экспериментальных условиях (см. Ковалев, 1978). Трофическая специализация некоторых видов, присутствующих в нашем материале, остается неизвестной. Это прежде всего относится к редко встречающимся видам.

Видовой состав трофических группировок представлен в табл. 12.

Виды, относящиеся к группе сапрофлеофагов, составляют в нашем материале 18.3% (рис. 7). Двукрылые-сапрофлеофаги питаются лубом на разных этапах разложения коры. К этой группе относится ряд видов, заселяющих кору преимущественно лиственных пород, в особенности осины. Личинки таких видов, как *Gnophomyia viridipennis*, *Strongylophthalmyia ustulata*, *Hammerschmidtia ferruginea*, *Berkshiria hungarica*, обладая значительной численностью, активно перерабатывают луб на ранних стадиях разложения, превращая его в бесструктурную кашицеобразную массу. Другие виды этой группы — *Megamerina dolium*, *Homalocephala* spp., *Ectaetia clavipes*, *Lonchaea* spp., *Dasiops appendiculatus*, *Neopachygaster meromelaena* — питаются сильнее разложившимся лубом и, кроме *N. meromelaena* и *L. fugax*, сравнительно малочисленны. Личинки сапрофлеофагов не только непосредственно перерабатывают субстрат, но, разрыхляя его, способствуют проникновению в толщу луба других организмов, ускоряя тем самым его разложение. В литературе имеются указания о питании личинок львинок *B. hungarica* и *N. meromelaena* на заключительных стадиях развития мертвыми личинками насекомых (Мамаев и др., 1977). Вполне вероятно, что это имеет место, поскольку некрофагия, очевидно, как уже подчеркивалось, свойственна

Видовой состав трофических групп

Сапрофлеораги	Сапроксилофаги	Зоофаги
<i>Gnophomyia viridipennis</i>	<i>Dictenidia bimaculata</i>	<i>Rhagio</i> sp.
<i>Ectaelia clavipes</i>	<i>Ctenophora guttata</i>	<i>Xylophagus compeditus</i>
<i>Neopachygaster merometaelaena</i>	<i>Tipula flavolineata</i>	<i>Laphria javana</i>
<i>Berkshiria hungarica</i>	<i>Atyopthalmus trusilus</i>	<i>L. gibbosa</i>
<i>Brachyopa pilosa</i>	<i>Lonchaea carpathica</i>	<i>Psycocephala</i> sp.
<i>Hammerschmidia ferruginea</i>	<i>L. limatula</i>	<i>Drapetes completa</i>
<i>Xylota pigra</i>	<i>Clusia javana</i>	<i>Euthyneura albipennis</i>
<i>Megamerina dolium</i>	<i>Clusiodes albimanus</i>	<i>Oedulea ringdahl</i>
<i>Strongylophthalmyia ustulata</i>	<i>C. geomyzinus</i>	<i>Tachypeza fuscipennis</i>
<i>Homatocephala albitarsis</i>	<i>C. pictipes</i>	<i>T. caucasica</i>
<i>H. apicalis</i>	<i>C. ruficollis</i>	<i>T. nubilata</i>
<i>H. angustata</i>	<i>Neophyllomyza acygllosa</i>	<i>Hilara</i> sp.
<i>H. bimaculata</i>	<i>Mudiza</i> sp.	<i>Medetora abstrusa</i>
<i>Dasiops appendiculatus</i>		<i>M. fasciata</i>
<i>Lonchaea contigua</i>		<i>M. impigra</i>
<i>L. jugax</i>		<i>M. insipissata</i>
<i>L. patens</i>		<i>M. jugalis</i>
<i>L. stackelbergi</i>		<i>M. parenti</i>
<i>L. tenuicornis</i>		<i>M. pinicola</i>
<i>L. hackmani</i>		<i>M. pseudoapicalis</i>
<i>L. sp. 1</i>		<i>M. segui segui</i>
		<i>M. thunebergi</i>
		<i>Palloptera ustulata</i>
		<i>Lonchaea collini</i>
		<i>L. laxa</i>
		<i>L. laticornis</i>
		<i>Coenosta emiliae</i>
		<i>Mydaea ancilla</i>
		<i>Phaonia basalis</i>
		<i>Ph. canescens</i>
		<i>Ph. gobertii</i>
		<i>Ph. tiefti</i>
		<i>Ph. variegata</i>

Полифаги	Мультифаги	Литофилаги	Детритофаги
<i>Zabrachia minutissima</i> <i>Palloptera usta</i> <i>Lonchaea bruggeri</i> <i>L. nitidissima</i> <i>L. sylvatica</i> <i>L. zetterstedti</i> <i>Lonchaea</i> sp. 2	<i>Dicranomyia decemmaculata</i> <i>Forcipomyia corticis</i> <i>F. flavirustica</i> <i>F. kaltenbachii</i> <i>F. nigra</i> <i>F. paradoxa</i> <i>F. picea</i> <i>F. regulus</i> <i>Apolephthisa subincana</i> <i>Exechia dorsalis</i> <i>Grzegorzekia collaris</i> <i>Mycomyia cinerascens</i> <i>Mycomyia</i> sp. 1 <i>Mycomyia</i> sp. 2 <i>Sciophila lutea</i> <i>Cerotelion lineatus</i> <i>Orfelia discoloria</i> <i>Diadocidia valida</i>	<i>Ula mollissima</i> <i>Culicoides obsoletus</i> <i>C. scoticus</i> <i>Dasyhelea paludicola</i> Psychodidae <i>Mycetobia pallipes</i> <i>M. pilosa</i> <i>Sylvicola cincta</i> <i>Sphegna clunipes</i> <i>Aulacigaster leucopeza</i> <i>Drosophila obscura</i>	<i>Tipula selene</i> <i>T. sublanata</i> <i>Rhipidia uniseriata</i> <i>Ectactia</i> sp. Chironomidae <i>Eccoptomera microps</i> <i>Eustatomyia filaria</i> <i>Hydrotaea</i> sp. aff. <i>ringdahli</i> <i>Metopis campestris</i> <i>Megaselia</i> spp.

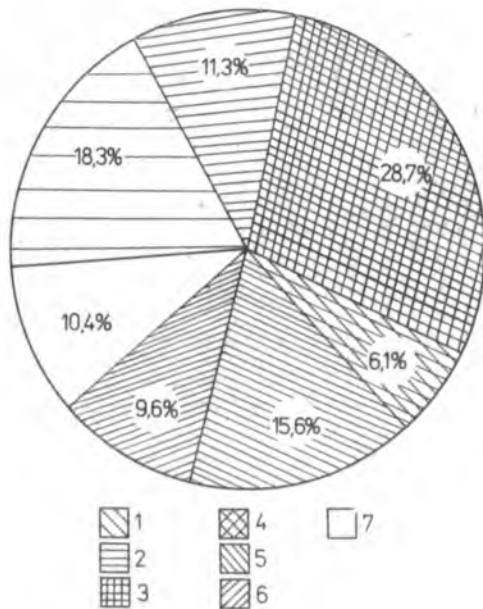


Рис. 7. Содержание представителей разных трофических групп в комплексе ксилофильных двукрылых

1 — сапрофлеофаги, 2 — сапроксилофаги, 3 — зоофаги, 4 — полифаги, 5 — мицетофаги, 6 — латифаги, 7 — детритофаги

на многих ксилофильных видах львинок. Однако потребление животного белка не является непременным условием завершения развития личинок этих видов. Мы наблюдали в природе и в культуре питание взрослых личинок *B. hungarica* совершенно свежим лубом осины. При отсутствии какой-либо животной пищи по окончании развития такие личинки успешно окукливались. Так же успешно без добавления белковой пищи развивались личинки *N. meromelaena* и *Lonchaeidae*, хотя элементы некрофагии зарегистрированы у *L. jugax* (Ковалев, 1976).

Личинки *Brachyopa pilosa* питаются лубом осины, обильно смачиваемым древесным соком, обычно вблизи трещин коры. Переработанный субстрат представляет собой липкую бесструктурную массу, затвердевающую на воздухе.

К сапрофлеофагам, вероятно, можно отнести личинок *Xylota pigra*, обитающих большими скоплениями под корой сосны. Они, как правило, локализуются в местах с повышенной влажностью, и участки их обитания характеризуются наличием слизистой кашицы, представляющей, очевидно, переработанный луб, размягченный жидкими продуктами разложения коры.

Сапроксилофаги используют в пищу разлагающуюся древесину или продукты ее разложения. К этой трофической группе, составляющей 11.3%, несомненно, относятся личинки типулид *Dictenidia bimaculata*, *Tipula flavolineata*, *Ctenophora guttata*, обитающие в толще древесины преимущественно лиственных пород деревьев. Личинки *T. flavolineata* прогрызают широкие ходы в относительно плотной древесине; *D. bimaculata* заселяют более мягкую, светлую древесину различных пород, достигая большой

плотности. В течение одного сезона личинки долгоножек способны превратить почти полностью в труху заселенный ими ствол среднего диаметра, пень или колоду. Личинки *C. guttata* питаются мягкой древесиной сердцевины. Относительно питания личинок *Atypophthalmus inustus* (Limoniidae) прямых наблюдений нет, однако нахождение их в толще мягкой светлой древесины лиственных пород, не заселенной другими беспозвоночными, позволяет предположить в качестве их пищевого режима сапроксилофагию. Личинки всех этих видов обладают грызущим ротовым аппаратом и непосредственно потребляют в пищу сравнительно мягкую древесину, переваривая ее с помощью симбиотических организмов (Мамаев, 1977).

У личинок высших двукрылых — обитателей переувлажненной древесины лиственных пород — грызущий ротовой аппарат редуцирован, у многих из них отмечается очень слабая склеротизация как ротовых крючьев, так и гипостомального и фарингеального склеритов. Очевидно, они не могут употреблять в пищу непосредственно древесные волокна, однако в местах обитания личинок (в особенности крупных, таких как *Lonchaea*) древесина теряет свою структурную оформленность, вероятно, вследствие воздействия на нее ферментов внекишечного пищеварения. Обитание колониями и сравнительно синхронное развитие личинок, вероятно, усиливает это воздействие на древесину (Кривошеина, Мамаев, 1967). Хотя способ питания личинок мускоидов — сапроксилофагов существенно отличается от такового типулид, употребление в пищу продуктов разложения древесины позволяет причислить эту группу видов к той же трофической группировке.

В комплексе ксилофильных двукрылых наиболее обширную группу составляют зоофаги, среди которых выделяются группы паразитов и хищников.

К паразитам относится лишь один из обнаруженных нами видов — *Trichoparia seria*, паразитирующий на личинках *Dicteni-dia bimaculata*.

Хищников обычно подразделяют на облигатных и факультативных. Облигатность питания подразумевает сохранение видом стабильных трофических связей в течение всего периода развития. Факультативность питания означает смену или непостоянство пищевого режима в процессе развития. У личинок двукрылых трудно четко выделить группы облигатных и факультативных хищников. Нет уверенности в том, что виды, считающиеся облигатными хищниками, не употребляют в пищу мертвых личинок насекомых, т. е. не являются в определенной мере некрофагами и, следовательно, факультативными хищниками. Так, для личинок рода *Xylophagus* — многоядных хищников — зарегистрировано и питание остатками насекомых (Зиновьев, 1957). Термин «факультативный хищник» очень расплывчат. В литературе факультативными хищниками нередко именуют виды с самыми разнообразными пищевыми режимами на основании единичных фактов ре-

гистрации у них хищничества, либо, напротив, явных хищников, у которых хотя бы однажды зарегистрирована некрофагия. В применении к ксилобионтам подразделение хищников на факультативных и облигатных особенно сложно. Правильнее, очевидно, не выделяя отдельных подгрупп из группы зоофагов, отмечать тем не менее, предпочтение у отдельных видов к питанию живыми личинками и куколками насекомых (*Medetera*, *Laphria*, некоторые виды *Lonchaea*, *Phaonia*); ряду других видов более свойственна зоонекрофагия (часть видов *Lonchaea* и др.).

Такие виды, как *Medetera pinicola*, *M. thunebergi*, *M. fasciata*, характерны для ходов короедов и питаются, очевидно, их личинками, куколками и молодыми жуками. Личинки остальных обнаруженных нами зеленушек, помимо преимагинальных фаз короедов, питаются также и личинками двукрылых, в особенности галлиц и мицетофилоидов, образующих нередко большие скопления под корой деревьев. Преимагинальные фазы *Laphria flava* и *L. gibbosa* не найдены нами в природе. Зарегистрированы только имаго этих видов. Личинки ктырей (*Asilidae*) известны как хищники усачей и златок. Личинки *Xylophagus compeditus* — многоядные хищники, нападающие на личинок самых различных насекомых. Нами наблюдалось поедание ими личинок типулид, трухляков, мицетофилоидов, лимониид. Личинки *Phaonia gobertii*, по нашим наблюдениям, питаются личинками усачей, населяющих подкоровую зону сосны. Однако, по всей видимости, они используют в пищу и личинок двукрылых, поскольку на осине встречаются в основном в толще луба, заселенного двукрылыми. Под корой сосны мы наблюдали у этого вида случай каннибализма. Личинки *Ph. canescens*, обитающие в лубе осины, также питаются личинками двукрылых.

Интересно, что пупарии вида *Ph. tiefii*, встречающиеся в толще мягкой светлой древесины лиственных пород, залегают довольно большими (10—12) компактными группами, что не характерно для хищников. Остается предположить, что личинки *Ph. tiefii* нападают на скопления личинок клюзиид, пупарии которых мы находили рядом с пупариями *Phaonia* и, поедая их, окукливаются, не расползаясь по субстрату, подобно личинкам *Ph. gobertii*, окукливающимся около съеденной личинки усача. Хищные личинки *Ph. variegata* и *Mydaea ancilla* питаются личинками двукрылых, в массе обитающими в натеках сока на пихте. Не исключено и заглатывание ими жидкой бродящей массы, в которой они развиваются.

Зоонекрофагами (т. е. хищниками, способными питаться и мертвыми личинками насекомых) являются некоторые виды копье-хвосток. Наиболее типичные представители этой группы — *Lonchaea collini* и *L. laxa*, обитающие в ходах короедов и питающиеся их личинками, куколками и молодыми жуками, но поедающие и мертвых личинок. К этой группе следует отнести, вероятно,

и личинок *L. laticornis*. Данных о питании преимагинальных фаз этого вида в литературе практически нет.

К хищникам зоонекрофагам, по всей видимости, относятся *Rhagio* sp., *Psylocephala* sp. и виды Hybotidae. Прямых наблюдений относительно питания личинок не имеется, однако в литературе существует ряд упоминаний о хищничестве, присущем представителям рода *Rhagio* и семейств Therevidae и Empididae (Chvala, 1975; Irwin and Lyneborg, 1981; James and Turner, 1981; Steyskal and Knutson, 1981). Обитание в различных субстратах под корой, в толще луба, в трухе дупел и подкоровой зоны, а также подвижность и обитание поодиночке говорят в пользу такого предположения.

Личинки *Palloptera ustulata*, по нашим наблюдениям, поедают личинок галлиц под корой лиственных пород. В поселениях галлиц личинок этого вида находил Morge (Morge, 1956). С другой стороны они отмечены вблизи участков с мицелием грибов, которым они также могли питаться (Мамаев и др., 1977).

Ряд видов двукрылых, обладающих широким трофическим спектром, может быть причислен к полифагам. Эти виды питаются разнообразными органическими остатками в ходах короедов и в толще луба, мицелием и слизями, мертвыми личинками насекомых, продуктами разложения коры, но сохраняют способность нападать на живые объекты. В эту небольшую группу, также не имеющую четких границ и неясно отделенную от зоофагов, по нашему мнению, следует отнести личинок *Palloptera usta*, *Lonchaea bruggeri*, *L. zetterstedti*, *L. sylvatica*. Относительно всех этих видов в литературе существуют упоминания как о хищниках короедов (Коломиец, Богданова, 1980; Харитоновна, 1972; Morge, 1967; McAlpine Morge, 1970 и др.). Однако, по нашим наблюдениям, личинки *P. usta* и *L. zetterstedti*, помимо ходов короедов, обитают под корой сосен с неповрежденным лубом на сильно увлажненных участках, причем образуют в подобных случаях сравнительно большие скопления и, несомненно, питаются продуктами разложения луба или покрывающей его слизью. Эти данные, однако, не находятся в противоречии с многократно приводившимися в литературе сведениями о хищничестве названных видов, а свидетельствуют о широте пищевой специализации.

Личинки *L. bruggeri* и *L. sylvatica* зарегистрированы, помимо ходов короедов, в трухе, пронизанной мицелием, которым они, очевидно, питались, на участках с сажистым налетом, в толще почерневшего скользкого луба. В кишечнике личинок наблюдались частички черного субстрата, в котором они обитали. По данным Б. Н. Огибина (1974), основу питания личинок *L. bruggeri* составляют мертвые личинки насекомых. К полифагам следует отнести и личинок *Zabrachia minutissima*. Личинки *Z. minutissima* на начальных стадиях развития встречаются в слизистых переувлажненных субстратах под корой, питаются, очевидно, жидкими продуктами разложения луба. У личинок старших возрастов регистри-

рована некрофагия (Мамаев и др., 1977). Относительно питания этого вида в литературе существуют самые разнообразные мнения. Многие авторы отмечают личинок *Z. minutissima* в ходах короедов и считают их хищниками. Однако, вероятно, хищничество не характерно для малоподвижных личинок львинок. Питание же мертвыми и поврежденными личинками наблюдалось неоднократно. Мы находили их также на слое густого сажистого налета на сосне, где они могли питаться либо самим налетом, либо какими-то органическими остатками под корой.

К полифагам относятся, вероятно, личинки *Lonchaea nitidissima* и *Lonchaea* sp. 2, обитающие в слизи под корой, образовавшейся в результате деятельности микроорганизмов, и в мокрой трухе ходов ксилофагов.

Термин «мицетофаги» используется для обозначения типа питания организмов грибами: как плодовыми телами, так и мицелием. К мицетофагам, образующим сравнительно обширную группу, мы относим все виды мицетофилоидов, обитающие под корой на участках, обросших пленками мицелия грибов или покрытых плодовыми телами плесневых грибов, и питающиеся ими. Наиболее типичным представителем ксилофильных мицетофагов можно считать *Apolephthisa subincana*, личинки которого питаются, обгрызая пленки мицелия. Остальные виды более характерны для плодовых тел различных грибов, а в случаях обитания под корой питаются либо мицелием (*Sciophila lutea*), либо плодовыми телами плесневых грибов (*Mycomya* spp., *Orfelia discoloria*, *Diadocidia valida*, *Cerotelion lineatus* и др.). Виды *Mycomya* по данным ряда авторов, употребляют в пищу и объекты животного происхождения, т. е. являются зоомицетофагами (А. И. Зайцев, 1979; Laštovka, 1972). К мицетофагам, очевидно, принадлежат и виды рода *Forcipomyia*, питающиеся сажистым налетом. Этот налет они соскабливают с внутренней поверхности коры и древесины. Некоторые виды (*F. nigra*) питаются мицелием грибов под корой лиственных пород (Кривошеина, 1975а). Личинок *F. paradoxa* и *F. picea* находили на сокоточивых участках, в трухе на мицелии (Кривошеина, 1968). В общем, связь личинок *Forcipomyia* с мицелием отмечается сравнительно часто. Очевидно, как при развитии в соке деревьев, так и при развитии в трухе они питаются грибами.

Личинки *Dicranomyia decemmaculata* тоже являются мицетофагами. Н. П. Кривошеина (1974а) находила их под корой тополя на участках, пораженных грибами. Отмечены они и в плодовых телах различных грибов (Кривошеина и др., 1986). В Теберде личинки этого вида развивались в трухе под корой сосны, где они могли питаться остатками мицелия. Можно предположить в питании личинок наличие элементов сапрофагии, т. е. их пищевой режим характеризовать как сапромицетофагию.

Более четко очерчена группа латицифагов, составляющая 9.6%. Термин «латицифаги» использован нами для обозначения пищевого режима двукрылых, потребляющих бродящую массу

продуктов разложения коры и древесины в натеках сока на деревьях или под корой. Такого рода среда в значительной степени специфична. Питательный субстрат натеков богат органическими веществами, образующимися в процессе брожения сока, в нем присутствует масса различных микроорганизмов (грибов и бактерий), и, очевидно, он потребляется личинками целиком, без дифференциации на отдельные компоненты.

Под корой деревьев нередко образуются слизистые субстраты, представляющие собой бродящие жидкие продукты разложения луба, также богатые органическими веществами. Такие виды, как *Mycetobia pilosa*, *Sphagina clunipes*, *Aulacigaster leucopezza*, по-видимому, облигатно связаны с соком деревьев. Остальные виды могут питаться другими жидкими и бродящими субстратами или грибами.

Детритофаги питаются сильно разложившейся корой и древесиной, потерявшей в значительной степени свои специфические свойства. Большинство этих видов, помимо древесины, питается разлагающимися растительными остатками в почве. К группе детритофагов мы отнесли также виды, обитающие в норах млекопитающих и гнездах перепончатокрылых: *Eccoptomera microps*, *Eustalomyia hilaria*, *Hydrotaea* sp. aff. *ringdahli*, *Metopia campestris*.

Личинки последних трех видов могли быть связаны с гнездами перепончатокрылых в древесине, но нами таких гнезд поблизости обнаружено не было, а, судя по условиям обитания этих видов, можно предположить, что по характеру питания они относятся к детритофагам.

При сопоставлении топических и трофических группировок выявляется разная степень экологической пластичности видов различных трофических групп и разная степень трофической разнородности топических групп.

Группа флеобионтов содержит представителей разных трофических групп. В нее входят все сапрофлеофаги, полифаги, практически все мицетофаги, большое количество видов хищников и часть латицифагов (рис. 8, 9). Для остальных топических групп характерно присутствие зоофагов и видов, пищевой режим которых обусловлен специфическими свойствами среды обитания. В группе ксилобионтов — это сапроксилофаги, в группе латициколов — латицифаги, в группе детритобионтов — детритофаги. Для натеков сока характерно явное преобладание в видовом и количественном отношении видов латицифагов по сравнению с хищниками. Так, в натеках сока на пихте из 12 обнаруженных видов лишь 2 являются хищниками: *Phaonia variegata* и *Mydulae ancilla* (см. рис. 8).

Наиболее стенобионтны группы сапрофлеофагов и сапроксилофагов (см. рис. 9). Субстрат обитания для этих групп служит пищевым, поэтому анатомическое строение, механические свойства и характер разложения имеют решающее значение для засе-

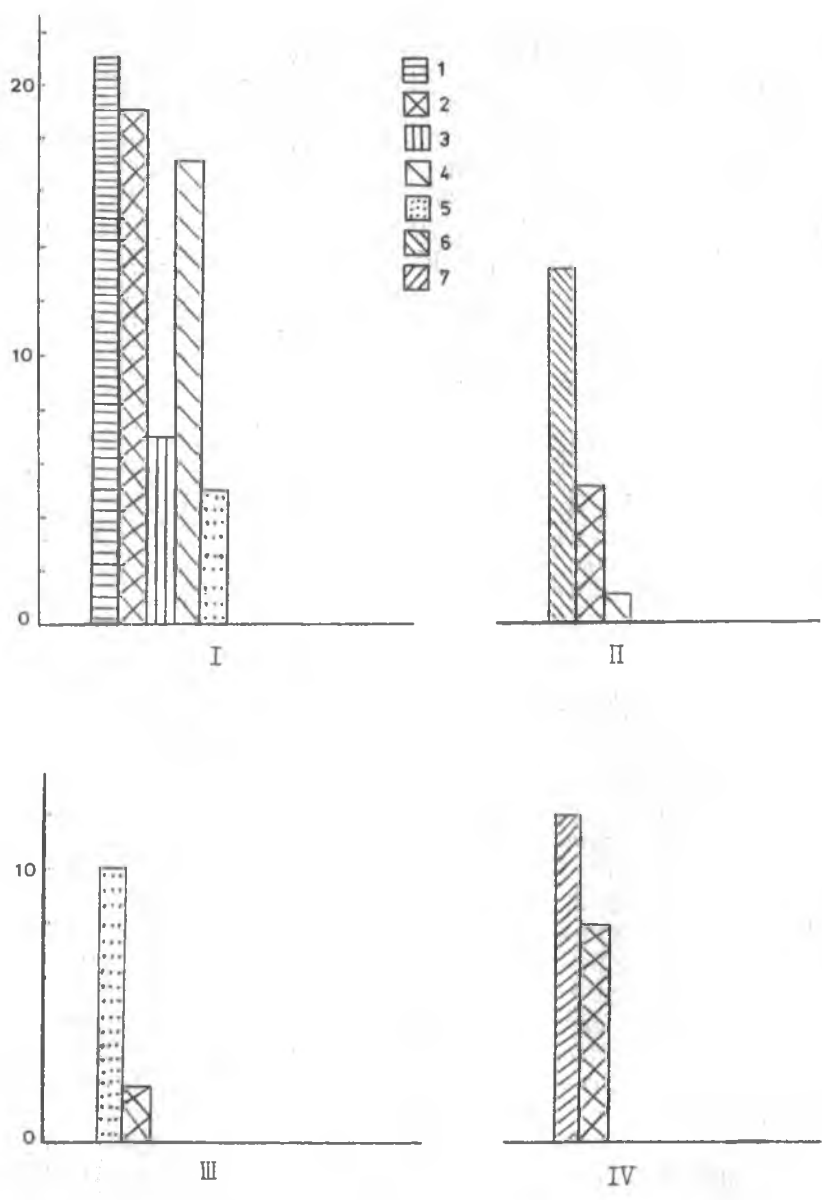


Рис. 8. Соотношение количества видов с разными типами трофической специализации в топических группах

I — флеобионты, *II* — ксилобионты, *III* — латициколы, *IV* — детритобионты.
1 — сапрофлеофаги, *2* — зоофаги, *3* — полифаги, *4* — мицетофаги, *5* — латицифаги, *6* — сапроксилофаги, *7* — детритофаги.
 По оси ординат — количество видов

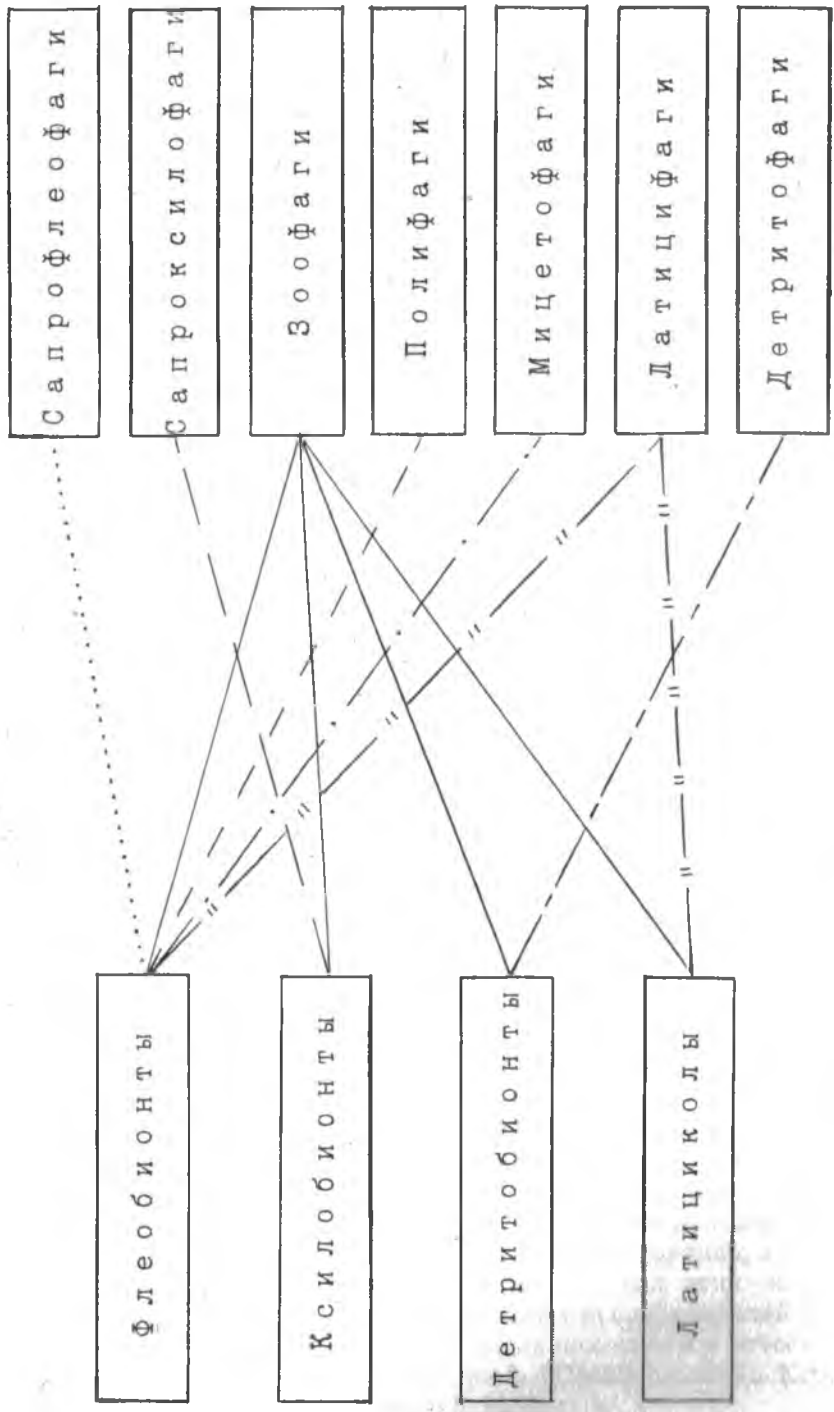


Рис. 9. Связь между типами трофики и топической приуроченностью ксилофильных двукрылых.

ления его личинками двукрылых. У большинства видов-сапрофлеофагов наблюдается специализация к обитанию на одной или нескольких близких породах деревьев. Сапроксилофаги тесно связаны с определенными типами гнили древесины.

Зоофаги являются наиболее эврибионтной группой. Они специализированы к питанию определенными видами или группами видов подкорников, и для них комплекс факторов, характеризующих физическое состояние коры, очевидно, не так важен. Связь их с породой дерева или субстратом обитания обусловлена пищевыми потребностями и топической специализацией их жертв, поэтому степень приуроченности к породе дерева зависит от обширности круга поедаемых объектов. За исключение некоторых видов, таких как *Lonchaea collini*, *Medetera pinicola*, *M. fasciata* и некоторых других, связанных с определенными видами подкорников, обитающими на сосне, зоофаги, как правило, заселяют широкий спектр пород и встречаются в разных субстратах.

Виды группы полифагов могут питаться различными субстратами, образующимися под разлагающейся корой хвойных пород. Наиболее эврибионтным из них является *Lonchaea sylvatica*, заселяющий кору многих, в том числе и лиственных пород.

Мицетофаги, латицифаги и детритофаги связаны с определенными субстратами обитания, но эти субстраты могут образоваться на самых различных породах, в различных микроусловиях и быть вообще не связанными с разлагающейся древесиной. Виды, принадлежащие к этим трофическим группам, заселяют, как правило, широкий спектр пород, и среди них находится основная масса факультативных ксилобионтов.

ГЛАВА 7

СУКЦЕССИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОМПЛЕКСОВ КСИЛОФИЛЬНЫХ ДВУКРЫЛЫХ НА СОСНЕ И ОСИНЕ

«Под сукцессией понимается упорядоченный и направленный процесс изменения сообщества в результате взаимодействия его живых компонентов между собой и окружающей физической средой. Понятие о сукцессиях — одно из основных в современной экологии, в нем преломляются все аспекты изучения сообществ» (Чернова, 1977).

В вопросе о природе сукцессий, причинах и механизмах сукцессионных изменений сообществ организмов в настоящее время укрепилось мнение, что сукцессии — это закономерный процесс развития сообщества, связанный с изменением им окружающей среды. «Похоже, что сукцессия есть результат жизнедеятельности самого ценоза» (Odum, 1969). Жизнедеятельность организмов изменяет окружающую их среду, они должны приспособляться к этой измененной среде или уступать место другим организмам.

Сукцессии широко распространены в природе. В рамках отдельных биоценозов протекает постоянно множество различных сукцессий разной продолжительности, переходящих друг в друга. Подробное исследование разнообразия и общих закономерностей протекания сукцессий представляет большой интерес в теоретическом и практическом аспектах. Сукцессии представляют собой процесс, в определенной степени предсказуемый, поэтому знание закономерностей сукцессий является одним из условий рационального использования природных ресурсов.

Сукцессии беспозвоночных в разлагающейся древесине представляют собой небольшую часть изменений, происходящих в лесном биогеоценозе в целом, и, многократно повторяясь, в конечном итоге в определенной степени влияют на ход этих изменений.

Подобные сукцессии изучались рядом исследователей в северной и средней Европе, однако многие из них имели в качестве объектов только энтомокомплексы пней (Derksen, 1941; Krogerus, 1927; Wallace, 1953; Wiackowski, 1957).

Ряд исследований сообществ, слагающихся не только в пнях, но и в разлагающихся стволах сухостойных и валежных деревьев, позволил сформулировать общие закономерности формирования комплексов беспозвоночных в разлагающейся древесине и их сукцессий (Мамаев, 1960, 1961, 1971в; Elton, 1966; Schimitschek, 1952—1953).

Все эти работы рассматривают ксилофильные сообщества в целом, и при этом отмечаются наиболее активные разрушители коры и древесины. Ряд исследований посвящен сукцессионной смене видов вредителей на отмирающих деревьях (Исаев, Гирс, 1975). Двукрылым в такого рода исследованиях уделялось обычно незначительное место. В частности, Б. М. Мамаевым (1977) отмечены как характерные индикаторные виды начальных стадий разложения коры наиболее массовые хищные виды двукрылых и ряд видов (как хищников, так и сапрофлеофагов) указывается при характеристике стадий разложения древесины (Мамаев, 1974а).

При описании нахождения личинок некоторых видов указывается степень разложения субстрата (Ковалев, 1974б, 1976; Кривошеина, 1974а, 1974б, 1974в; Collin, 1961; Tuomikoski, 1930 и др.).

Более всего внимания уделялось двукрылым, связанным со сколитидным комплексом разрушителей коры. На хвойных породах, где этот комплекс хорошо выражен повсеместно, в его составе многими авторами отмечались хищные и сопутствующие короедом личинки двукрылых (Богданова, 1974; Зиновьев, 1957; Коломиец, Богданова, 1980; Никитский, 1980; Харитоновна, 1972; Hackman, 1956; Morge, 1963; Nuorteva, 1964, 1967 и др.). Некоторые из этих авторов указывают на большое значение двукрылых как истребителей личинок вредных подкорных насекомых.

Следует отметить, что играя определенную роль на начальных этапах разложения коры, двукрылые и на следующих, послекороедных стадиях этого процесса остаются одной из наиболее массовых групп беспозвоночных, населяющих подкоровую зону и имеют, очевидно, немаловажное значение в ксилофильных сообществах как разрушители субстрата. Изучение двукрылых как членов сукцессий беспозвоночных в разлагающихся древесных остатках остается перспективной, но недостаточно разработанной темой.

В Тебердинском заповеднике наиболее богат комплекс двукрылых, слагающийся под корой сосны. Исследование стволов сосен при разных состояниях разложения коры позволило нам проследить смену населения двукрылых в подкоровой зоне по мере ее разрушения.

Первый этап разложения коры можно назвать короедным. Большинство стволов, упавших на горных склонах, выворочено с корнем, иногда образует завалы, в которых стволы обычно не соприкасаются с поверхностью земли. Кора быстро, в течение 3—4 лет, разрушается и отпадает от ствола, древесина высыхает и долго остается твердой. Вскоре после гибели стволы сосен заселяются в основном большим и малым сосновыми лубоедами

(*Blastophagus piniperda* и *B. minor*), шестизубым короедом (*Ips sexdentatus*) и одновременно личинками усачей. В их ходах из личинок двукрылых встречаются обычно виды хищники — *Lonchaea collini*, *Medetera pinicola*, *M. thunebergi*, *M. fasciata*. *L. collini* развивается преимущественно на сосне и только в исключительных случаях встречается на других породах. Личинки *L. collini* связаны с очень ограниченным кругом наиболее крупных видов короедов. Обитая в их ходах, они поедают личинок, куколок и молодых жуков короедов и только в самом конце развития могут использовать и другие питательные субстраты. Зрелых личинок *L. collini* мы находили в массе в середине июля, когда в ходах *B. piniperda* и *B. minor* были куколки, а в ходах *Ips. sexdentatus* — молодые личинки.

Виды *Medetera* являются хищниками короедов и могут вместе с *L. collini* играть заметную роль в регулировании их численности.

Когда ходы короедов оказываются большей частью покинутыми и основными разрушителями коры становятся личинки усачей, подкоровая зона, как правило, представляет собой бурый и темно-бурый мокрый скользкий луб, пронизанный ходами. Под корой накапливается бурая, сильно увлажненная буровая мука. Поскольку деревья разлагаются неравномерно, в разных участках ствола и в разных стволах возможны поражения теми или иными видами грибов и гнилей. Часто встречаются под корой слизистые субстраты, сажистый налет, лубяные волокна, и поверхность древесины обрастает пленками мицелия грибов, а стенки покинутых короедных ходов покрываются плесенью. Подобное состояние подкоровой зоны наиболее часто встречается в толстомерных соснах с корой средней толщины (2—4 см), обычно на второй-третий год после гибели дерева.

На этом, следующем за короедным этапе разложения луба комплекс двукрылых отличается наибольшим разнообразием. Виды, присутствующие на первой стадии разложения коры, встречаются в значительно меньшем количестве или отсутствуют. В ходах короедов с оставшимися в них в небольшом количестве взрослыми жуками и населенных ходах усачей появляются в массе личинки *Lonchaea bruggeri* и *Phaonia gobertii*. Личинки *L. bruggeri*, помимо ходов короедов, встречаются в толще лубяных волокон и в трухе, пронизанной мицелием грибов.

Помимо этих двух наиболее многочисленных видов, среди волокон луба встречаются одиночные хищные личинки *Xylophagus compeditus*, в трухе и в ходах — личинки *Coenosia emiliae*, *Lonchaea zetterstedti*, *L. laxa*, *Palloptera usta*, *Medetera fasciata*, *M. impigra*, *M. thunebergi*, *M. inspissata*, *M. pinicola*. В слизистых субстратах встречаются скопления личинок *Lonchaea nitidissima*, *Xylota pigra*, *Zabrachia minutissima*, *Dasyhelea paludicola*, на пленках мицелия, обрастающих поверхность древесины, обычные личинки *Apolephthisa subincana*. В бурой влажной трухе и покинутых ходах короедов попадают личинки *Lonchaea sylvatica*, *Forcipo-*

myia picea, *Ectaetia* sp., *Medetera* spp. В буром мокром лубе обнаружены личинки *Gnophomyia viridipennis*, на участках с черным слизистым налетом и в мокрой трухе — группы личинок *Forcipomyia kaltenbachii*.

Богатство видового состава двукрылых обусловлено, очевидно, разнообразием условий, возникающих под корой сосны на этом этапе разложения, но виды, населяющие подкоровую зону, менее специфичны в отношении приуроченности к древесным породам и трофической специализации, чем на первом короедном этапе разложения.

Так, личинки *M. fasciata* и *M. pinicola* обитают в основном в ходах короедов, питаются их живыми личинками и куколками. Личинки *M. thunebegri*, хотя и встречаются на лиственных породах, но очень редко, в то время как на сосне в ходах короедов являются многочисленным и часто встречающимся видом.

L. collini — характерный для предыдущего этапа сукцессии, специализированный обитатель ходов короедов на сосне, в то время как замещающий его на следующем этапе *L. bruggeri*, помимо сосны, в европейской части СССР обычен на ели и обладает более широкой пищевой специализацией. То же касается и многих других, приуроченных в основном ко второму этапу разложения коры видов хищников, имеющих широкий круг жертв и встречающихся не только на хвойных, но и лиственных породах (*Ph. gobertii*, *M. impigra*, *C. emiliae*, *X. compeditus* и др.). Виды — полифаги и мицетофаги — еще менее специализированы к обитанию на одной породе.

В то же время в целом обитатели подкоровой зоны сосны на втором этапе разложения составляют специализированный ксилофильный комплекс, в котором присутствуют виды, характерные для разлагающейся коры, а также сохраняются виды, присущие только сосне (*X. pigra*, *L. nitidissima*). Здесь зарегистрирован только один вид, обычно не связанный с древесиной — *Dasyhelea paludicola*.

При дальнейшем разложении коры, когда она начинает отставать от ствола, между корой и древесиной образуются щели и полости, подкоровая зона в значительной мере высыхает и представляет темно-бурую или черную труху, ходы короедов заселяются плесневыми грибами, поверхность древесины обычно покрыта густым сажистым налетом.

В полостях и щелях, на поверхности древесины или внутренней слегка влажной поверхности коры обычны личинки мокрецов *Forcipomyia corticis*, *F. paradoxa*, *F. flavirustica*, *F. regulus*. Они встречаются компактными группами. Под корой сухостойных сосен на слое черного сажистого налета в массе встречаются личинки *Zabrachia minutissima*. На пленках мицелия и в ходах, покрытых плесенью, обитают личинки мицетофилоидов *Mycomya cinerascens*, *Mycomya* sp. 1, *Mycomya* sp. 2, *Orfelia discologia*, *Diadocidia valida*. В мокрой слежавшейся трухе под корой пней или стволов с остатками волокон черного слизистого луба встречаются личинки

Dicranomyia decemmaculata, *Mycetobia pallipes*, *Euthyneura albipennis*.

На этом третьем этапе сукцессионных изменений степень специфичности комплекса двукрылых еще более низка. Группа видов рода *Forcipomyia*, хотя в Теберде и встречается только на сосне, связана не с самим лубом, а с сажистым налетом на нем. По крайней мере, часть этих видов, судя по литературе, может развиваться и на других, в том числе и листовенных породах. Кроме того, на заключительных стадиях разложения коры сосны в подкоровую зону проникают виды мицетофилоидов, не характерные вообще для древесины, а связанные в своем развитии преимущественно с плодовыми телами различных грибов и питающиеся под корой мицелием или плодовыми телами плесневых грибов.

К обычно не связанному с древесиной формам относится и семейство *Therevidae*, единственный представитель которого — куколка *Psylocephala* sp., найденная в бурой влажной трухе, заполняющей обширное сердцевинное дупло высокого пня. Обычно личинки теревид развиваются в почве.

В листовенных породах массовые поселения короедов встречаются значительно реже, поэтому комплекс хищных видов двукрылых, характерный для начальных этапов разложения коры, может быть не выражен.

Из листовенных пород, произрастающих в Теберде, личинками двукрылых наиболее активно заселяется осина, обладающая толстым слоем мягкого, быстро разлагающегося луба и тонким поверхностным слоем коры. Опробковение и глубокое растрескивание коры имеет место лишь у старых деревьев и обычно в нижней части ствола. Вершинная часть и крупные ветви сохраняют тонкий слой перидермы.

В местах трещин коры, обломов ветвей и стволов луб интенсивно заселяется личинками двукрылых. В отличие от первых поселенцев сосны, пионеры заселения стволов осины принадлежат к группе сапрофлеофагов, активно перерабатывающих луб. Это прежде всего личинки *Gnophomyia viridipennis*, заселяющие почти свежий, слегка побуревший луб. При этом плотность их достигает 40—60 личинок на 1 дм² при толщине луба 1 см. Личинки перерабатывают его до состояния гомогенной кашицеобразной липкой черной массы. Не менее многочисленны в слегка побуревшем лубе личинки *Strongylophthalmyia ustulata*, в значительной степени разрыхляющие его. Как правило, в субстрате их обитания отсутствует слизь. Плотно заселенные этими видами участки коры обычно находятся в разных местах ствола. В случае совместного обитания видов доминирует один из них.

Свежим, слегка побуревшим лубом питаются крупные личинки *Berkshiria hungarica*. Мы неоднократно наблюдали островки светлого луба, окруженные массой личинок львинок, оставшиеся посреди переработанного субстрата, или находили личинок этого вида на границе свежего и гниющего луба. В результате их дея-

тельности лубяные волокна превращаются в кашецеобразную полужидкую светло-бурую массу.

На ранних этапах разложения коры осины в ее толще обычны личинки журчалок *Hammerschmidtia ferruginea*. Раздвигая волокна луба, они сильно разрыхляют его, перерабатывают и в конце концов превращают в размягченную бесструктурную массу.

По мере разложения коры лубяные волокна темнеют, ослизняются и, оставаясь при этом сравнительно прочными, при отделении коры от ствола тянутся лентами. На границе коры и древесины, как правило, образуется слизистая каша. На этом этапе луб заселяется многочисленными видами двукрылых с разной пищевой специализацией.

Высокой численности достигают личинки *Lonchaea fugax*, обитающие в темно-буром и черном лубе. Реже здесь встречаются другие виды копьехвосток — *Lonchaea hackmani* и *L. tenuicornis*. В толще темного, ослизненного, чаще рыхловатого влажного луба обитают личинки *Homalocephala albitarsis*, *H. apicalis*, *H. bimaculata*, *Megamerina dolium*. На границе коры и древесины в светло-бурых и бурых слизистых субстратах обычны личинки *Neopachygaster meromelaena*, достигающие в ряде случаев сравнительно высокой численности (10—15 личинок на 1 дм²). Здесь же встречаются личинки *Ula mollissima* и *Sylvicola cincta*. В лубе, обильно смоченном древесным соком, обитают личинки *Brachyopa pilosa*. На этом этапе сукцессии для осины характерен сравнительно богатый набор хищных форм. Одиночные личинки *Xylophagus compeditus*, *Medetera impigra*, *M. inspissata*, *M. jugalis*, *M. abstrusa*, *M. thunebergi*, *Tachypeza nubila*, *Phaonia gobertii*, *Ph. canescens* встречаются в толще луба, где они охотятся в основном за личинками двукрылых.

Следует отметить, что комплекс видов, населяющих кору осины на втором этапе разложения, так же, как и на сосне, менее специфичен для этой породы в сравнении с комплексом, приуроченным к предыдущему этапу разложения коры. Специфика комплекса двукрылых на осине заключается прежде всего в присутствии видов истинных сапрофлеофагов, разрушающих луб именно тополей и осин, обладающий характерными механическими свойствами, анатомическим строением, характером разложения, и облигатно связанных с видами *Populus*. Такие виды присутствуют на первом этапе сукцессии, т. е. заселяют практически почти свежий, мало разложившийся луб. На втором этапе, помимо сапрофлеофагов, активно разрушающих субстрат обитания, появляются виды, использующие в пищу продукты разложения луба, слизь, образующуюся в результате деятельности личинок насекомых, микроорганизмов и грибов. При этом такие виды, как *Neopachygaster meromelaena* и *Lonchaea fugax*, явно предпочитают осину, но все-таки могут встречаться под корой других лиственных пород. Для видов *Sylvicola cincta* и *Ula mollissima* порода дерева в принципе не имеет значения, поскольку основным для развития их ли-

чинок является наличие сильно увлажненного бродящего субстрата с обилием микроорганизмов. Такими субстратами являются различные слизи под корой осины. Помимо осины, названные виды успешно развиваются в натеках сока на пихте. Что касается хищников, то все виды, найденные на осине, имеют широкий круг жертв, заселяющих разные породы, и не могут считаться специфическими для осины. Так, *Xylophagus compeditus* — многоядный хищник, встречающийся как на хвойных, так и на лиственных породах, нападает на личинок различных насекомых. Виды *Medetera*, в особенности *M. impigra*, также встречаются на многих породах; *M. thunebergi* и *M. inspissata* более характерны для ходов короedов хвойных пород так же, как и *Phaonia gobertii*. Личинки *Phaonia canescens* редки под корой деревьев. Помимо этого субстрата, они могут развиваться в подстилке и древесных грибах.

По мере дальнейшего разрушения луб приобретает темно-бурый и черный цвет, волокна легко распадаются в поперечном направлении, ослизненность их уменьшается, луб становится более рыхлым. Влажность его может быть различной. Кора во многих местах трескается, отстает от ствола. На этом этапе разложения коры, в зависимости от условий разложения ствола или отдельных его частей, видовой состав двукрылых значительно обедняется, кроме того, плотность населяющих толщу луба личинок становится меньше.

В черном влажном, местами ослизненном рыхлом лубе иногда встречаются личинки *Lonchaea patens*, *L. stackelbergi*, *Dasiops appendiculatus*, *Drapetis completa*.

На участках с мокрым черным лубом, окружающим трещины в коре, в местах, обильно смоченных жидкими продуктами разложения древесины, развиваются личинки *Dasyhelea paludicola*, *Culicoides obsoletus*, *Mycetobia pallipes*. Иногда на черных налетах на поверхности древесины и черного рыхлого луба, в местах с отстающей корой, встречаются личинки *Apolephthisa subincana*.

Специфичность комплекса двукрылых, населяющих черный рыхлый луб, еще ниже. В нем отсутствуют специализированные флеофаги и нет практически видов, связанных только с осинной. Подкоровую зону населяют виды, использующие, очевидно, различные компоненты разложения ее массы. Часть из них, вероятно, можно отнести к группе полифагов (*L. patens*). Еще менее характерны для осины виды, связанные с сильно увлажненными субстратами. Так, *Dasyhelea paludicola* успешно развиваются как в сильно увлажненных субстратах на деревьях (сок пихты, мокрая труха под корой сосны), так и других, не связанных с древесиной (ил водоемов и т. п.). То же можно сказать и о *Culicoides obsoletus*, способном развиваться в самых разнообразных влажных субстратах. *Mycetobia pallipes* с большими основаниями можно считать ксилобионтным видом, однако он встречается на различных породах. *A. subincana* — наиболее обычный обитатель участков, обросших мицелием, и лишь изредка встречается на черных налетах на древесине (осина, бук).

Комплекс двукрылых, населяющих разлагающуюся древесину осины, как было сказано выше, состоит из видов, характерных для светлых гнилей древесины или древесной трухи лиственных пород. Поскольку древесина осины долго остается твердой, конец сукцессии комплекса двукрылых в коре по времени может быть значительно отдален от ее начала в древесине. Двукрылые заселяют сравнительно мягкую, разрушенную грибами древесину. В толще светлых влажных, структурно оформленных волокон развиваются личинки Clusiidae, Limoniidae (*Atypophthalmus inustus*). По мере разрушения древесины она (особенно быстро в дуплах) превращается в труху. Виды, развивающиеся в рыхлых субстратах (трухе под корой и в дуплах) появляются на заключительных этапах разложения, когда в наименьшей степени проявляются специфические особенности коры и древесины, а решающим, вероятно, оказывается тип гниения (Мамаев, 1961). Это объясняет, почему на поздних этапах разложения древесины могут присутствовать формы, не только не специфичные для отдельных пород, но и вообще не характерные для древесины (Chironomidae).

На основании полученных нами результатов оценим изменение состава комплексов ксилофильных двукрылых по мере разложения коры и древесины с позиций представлений о сукцессии. Этот тип сукцессии отличается определенными особенностями, общими для сукцессий в разлагающихся субстратах. В такой сукцессии принимают участие только гетеротрофные организмы, использующие изначальный запас органического вещества. Она резко отличается от автотрофных сукцессий, в которых существует постоянный приток энергии. В гетеротрофной сукцессии количество энергии максимально вначале, а затем непрерывно уменьшается, причем стационарное состояние недостижимо (Odum, 1975). В этом случае сообщество организмов не может достичь климаксового состояния, т. е. равновесного состояния сообщества, способного к самовозобновлению. В конце концов система разлагающегося субстрата (в данном случае древесины) прекращает свое существование.

Такого рода сукцессия имеет направленность, характерную для хода разложения органических материалов, в соответствии с которой, независимо от первоначальных свойств разлагающегося субстрата, процесс приводит к установлению стабильной группировки организмов, практически идентичной населяющей сильно гумифицированную почву. В этом плане рассматриваемая сукцессия (в частности на сосне) имеет еще одну характерную особенность. Сукцессия комплексов флеофилов и ксилофилов на сосне обычно полностью разорвана во времени. Вследствие специфичности условий, в которых находятся разлагающиеся стволы сосен (а именно — локализация их на сухих южных склонах), заключительной стадии сукцессионных изменений, когда разлагающийся субстрат переходит в сильно гумифицированное состояние и характер населяющего его сообщества можно считать ста-

бильным, предшествует очень длительный период, в течение которого непокрытая корой сухая древесина практически не заселена двукрылыми. Полученные сведения о сукцессии на осине позволяют говорить о смене населения двукрылых не только в коре, но и в древесине. Правда, заключительная фаза сукцессии, когда кора и древесина полностью гумифицируются до полной потери своей специфики, нами не рассматривалась как выходящая за пределы темы работы.

Хотя сукцессии в разлагающейся коре, как и в других органических материалах, характеризуются непрерывностью, в их ходе более или менее отчетливо можно выделить ряд этапов, характеризующихся сменой отдельных систематических групп.

Нами выделены три этапа протекающей в коре сукцессии комплексов двукрылых (Лукашева, 1986б). Изменения систематического и функционального состава комплексов, характеризующие этапы, естественно не абсолютны (ряд видов может присутствовать в коре на протяжении всего процесса разложения), а проявляется в степени доминирования отдельных видов и трофических группировок (рис. 10).

При анализе смены населения двукрылых под корой сосны и осины отмечается заметное увеличение видового разнообразия на втором этапе сукцессионных изменений и уменьшение его на третьем этапе (табл. 13).

Это согласуется с положением, согласно которому именно такой ход изменения разнообразия сообществ является одной из общих закономерностей протекания сукцессий. Для средних этапов характерно усиление пространственной гетерогенности сообществ, поскольку в разлагающемся стволе в разных его участках может создаваться значительное разнообразие условий.

Увеличивается и экологическая разнородность сообщества. Так, подкоровая зона на средних этапах разложения населена видами с самой разной трофической специализацией, использующими разные компоненты ее разлагающейся массы.

Положение о том, что в ходе сукцессии постепенно нарастает специализация видов, не подтверждается нашими данными. Наоборот, в согласии с представлениями, развиваемыми, в частности, Н. М. Черновой (1977), на начальных этапах сукцессии присутствуют наиболее специализированные стенобионтные виды (*Lonchaea collini*, *Medetera pinicola*, *Gnophomyia viridipennis*, *Strongylophthalmyia ustulata*, *Berkshiria hungarica* и т. д.), в ходе сукцессионных изменений замещающиеся видами более эврибионтными, с широким трофическим спектром.

Подобные закономерности присущи также сукцессионным процессам, происходящим при разложении плодовых тел грибов (Кривошеина и др., 1986). Наиболее разнообразен оказался видовой состав зрелых карпофоров по сравнению с молодыми и разлагающимися плодовыми телами. «Типичными обитателями карпофоров являются лишь группы, связанные с плодовыми телами до

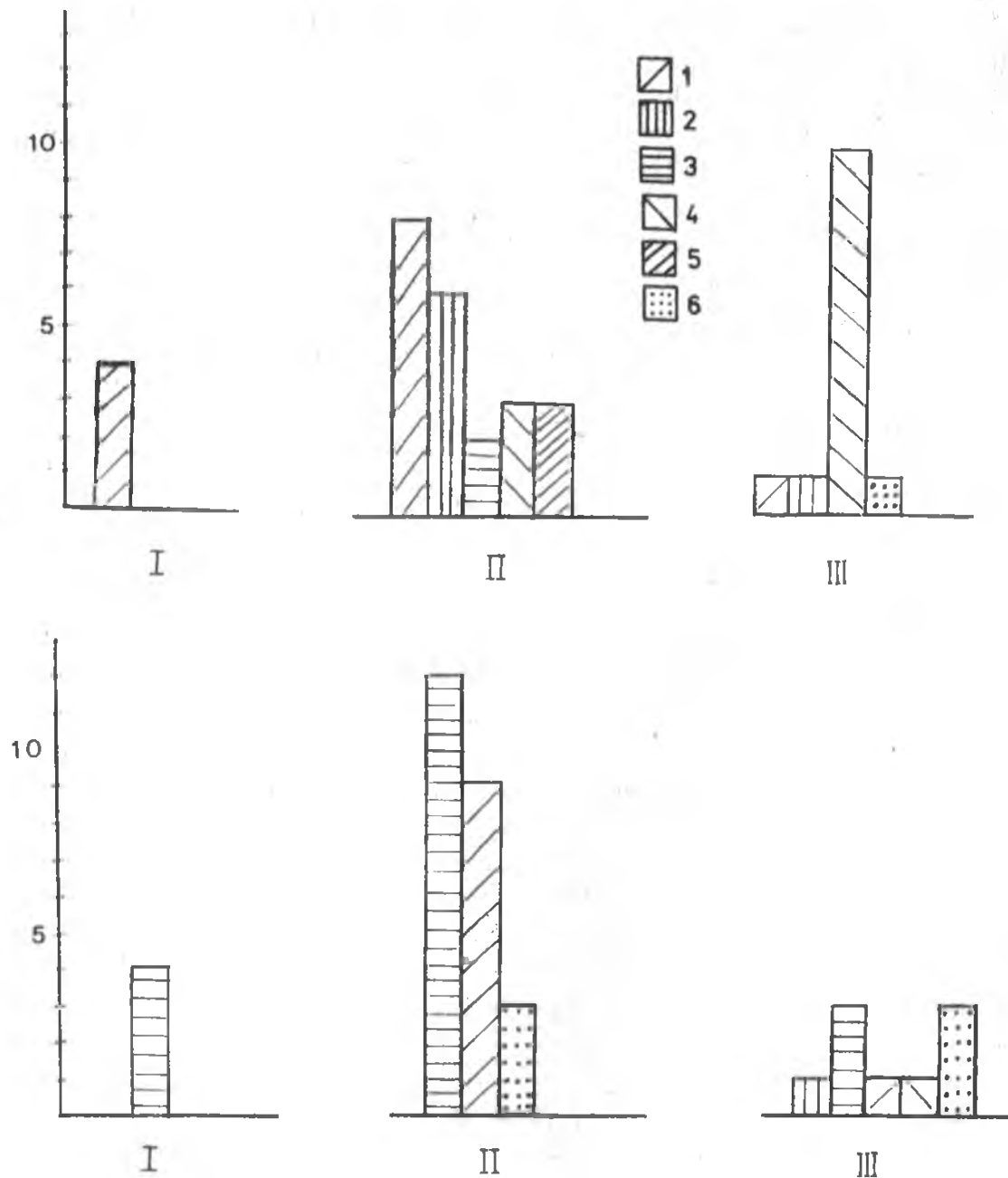


Рис. 10. Сукцессионные изменения комплексов ксилофильных двукрылых на сосне и осине
 I—III — стадии сукцессии; 1 — зоофаги, 2 — полифаги, 3 — сапрофлеофаги, 4 — мицетофаги, 5 — детритофаги, 6 — латицифаги.
 По оси ординат — количество видов

Таблица 13

Количество видов двукрылых на последовательных этапах разложения коры

Породы	Этапы		
	первый	второй	третий
Сосна	4	22	13
Осина	4	22	9

начала их разложения. Для разлагающихся грибов характерны комплексы двукрылых, типичных в целом для самых разнообразных субстратов, пронизанных мицелием грибов. У них не наблюдается тесных связей непосредственно только с плодовыми телами грибов» (Кривошеина и др., 1986).

Таким образом, эта закономерность является, видимо, отличительной особенностью гетеротрофных сукцессий в разлагающихся остатках, не только теряющих по мере разложения свои специфические свойства, но и вообще прекращающих существование как обособленный субстрат. Вполне логично представление о том, что виды, приспособленные в процессе адаптации к специфическим его свойствам, присутствуют на начальных этапах разложения.

ЛИТЕРАТУРА

- Арефин В. С.* Энтомофаги короедов хвойных пород на юге Приморского края. Фауна и экология насекомых Сибири.— Новосибирск, 1974.— С. 166—173.
- Берозашвили Т. И.* Материалы по изучению местного естественного врага большого елового лубоеда *Lonchaea collini* Hackm. // Тр. / Груз. НИИ защиты растений.— Тбилиси, 1968.— Т. 20.— С. 144—145.
- Богданова Д. А.* Стволовые вредители порубочных остатков хвойных пород и их естественные враги в лесах среднего Приобья // Защита леса от вред. насекомых и болезней.— М., 1971а.— С. 10—11.
- Богданова Д. А.* Энтомофаги короеда типографа (*Ips typographus* L.). Пробл. защиты таеж. лесов.— Красноярск, 1971б.— С. 10—11.
- Богданова Д. А.* Значение двукрылых в регуляции численности насекомых-ксилофагов. // Вопр. энтомологии Сибири.— Новосибирск, 1974.— С. 78—79.
- Богданова Д. А.* О двукрылых — энтомофагах стволовых вредителей хвойных пород Сибири. // Энтомол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток, 1975.— С. 180—186 (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР, Нов. сер. Т. 28 (131)).
- Богданова Д. А., Коломиец Н. Г.* Паразиты и хищники стволовых вредителей хвойных пород в предгорьях Енисейского края. // Фауна и экология насекомых Сибири.— Новосибирск, 1974.— С. 154—166.
- Валента В. Т., Якайтис Б. Ю.* Подкорковая энтомофауна сучьев сосны на вырубках. // Защита леса от вред. насекомых и болезней.— М., 1971.— С. 160—162. (Докл. Всесоюзн. научн.-техн. конф. Т. 3).
- Валента В. Т., Якайтис Б. Ю.* Подкорковая энтомофауна сучьев ели на вырубках. // Тез. докл. VIII Прибалт. конф. по защите растений.— 1972.— Т. 2.— С. 184—187.
- Гаприндашвили Н. К., Гумберидзе О. Д., Харацишвили К. В.* Материалы к изучению видового состава естественных врагов большого елового лубоеда в Грузии. // Сообщ. АН ГССР.— 1967.— Т. 47. № 1.— С. 167—172.
- Гириц А. А.* Очаги короедов и их паразиты в ветровалах Советских Карпат. // Фауна и живот. мир. Укр. Карпат.— Ужгород, 1959.— С. 249—254.
- Гириц А. А.* Проблемы использования естественных врагов в борьбе с короедами в лесах Советских Карпат. // Флора и фауна Укр. Карпат.— Ужгород, 1965.— С. 69—72.
- Гириц А. А.* Энтомофаги в борьбе с короедами. // Вопр. охраны природы Карпат.— Ужгород, 1969а.— С. 238—245.
- Гириц А. А.* Важнейшие энтомофаги короедов ели. // Лес. хоз-во.— 1969б.— № 4.— С. 53—56.
- (*Городков К. Б.*) *Gorodkov K. B.* Family Heleomyzidae. // Catalogue of Palaearctic Diptera. Budapest.— 1984.— Vol. 10.— P. 15—33.
- Гречкин В. П., Воронцов А. И.* Вредители и болезни тополей и меры борьбы с ними.— М., 1962.— 149 с.
- Гринфельд Э. К.* Фауна древесины и коры дуба. // Учен. зап. Моск. гос. ун-та. Сер. биол. наук.— 1950.— Т. 134.— С. 226—238.
- Гурьянова Т. М.* Группировки стволовых вредителей пихты кавказской при различных типах отмирания деревьев. // Защита леса.— Л., 1968.— С. 132—138.— (Тр. / Лен. лесотехн. акад.— Вып. 1, № 115).

- Гусев В. И. Полезные насекомые, встречающиеся на деревьях, заселенных коро-едами. // Изв. Лен. лес. ин-та.— 1928.— Т. 36.— С. 133—153.
- Гуцевич А. В. Кровососущие мокрецы (сем. Ceratorogonidae).— 1973.— 270 с. (Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3. Вып. 5).
- Журавлев И. И., Соколов Д. В. Лесная фитопатология.— М., 1969.— 367 с.
- Журавлев И. И., Крангауз Р. А., Яковлев В. Г. Болезни лесных деревьев и кустарников.— М., 1974.— 160 с.
- Зайцев А. И. Ксилофильные личинки двукрылых подсем. Sciophilinae (Diptera, Mucetophilidae). // Энтотомол. обозрение.— 1979.— Т. 58. Вып. 4.— С. 861—869.
- Зайцев А. И. Грибные комары рода Sciophila Meig. (Diptera, Mucetophilidae) Голарктики.— М., 1982.— 76 с.
- Земкова Р. И. Стволовые вредители темнохвойных лесов Западного Саяна.— Красноярск, 1965.— 98 с.
- Зиновьев Г. А. Материалы к изучению роли биотических факторов в регуляции численности скрытностволовых вредителей. // Энтотомол. обозрение.— 1957.— Т. 36. Вып. 2.— С. 322—354.
- Зиновьев Г. А. О структуре, динамике и типологии очагов размножения короедов. // Зоол. журн.— 1958.— Т. 37. Вып. 3.— С. 379—392.
- Зиновьев Г. А. О значении комплекса энтомофагов в ограничении размножения короедов хвойного леса. // Чтения памяти Н. А. Холодковского.— М.: Л., 1959.— Т. 9.— С. 62—86.
- Золотаренко Г. С. О вредной энтомофауне тополей в Западной Сибири. // Вопросы экологии животных.— Новосибирск, 1959.— С. 171—180 (Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Вып. 5).
- Ивлиев Л. А. Главнейшие вредители лесов Камчатской области и возможные меры борьбы с ними. // Энтомофауна лесов Курил. о-вов, п-ва Камчатки, Магадан. обл.— М.: Л., 1966.— С. 77—89.
- Ивлиев Л. А., Кононов Д. Г. Златки (Buprestidae) Магаданской области и Камчатки. // Энтомофауна лесов Курил. о-вов, п-ва Камчатки, Магадан. обл.— М.: Л., 1966а.— С. 97—111.
- Ивлиев Л. А., Кононов Д. Г. Дровосеки (Coleoptera, Cerambycidae) Магаданской области. // Энтомофауна лесов Курил. о-вов, п-ва Камчатки, Магадан. обл.— М.: Л., 1966б.— С. 112—124.
- Ильинский А. И. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними. // Сб. работ по лес. хоз-ву.— М., 1958.— С. 178—228.
- Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых — ксилофагов.— Новосибирск, 1975.— 346 с.
- Князев В. Тебердинский государственный заповедник.— Тбилиси, 1946.— 26 с.
- Кобахидзе Д. Н., Харазишвили К. В., Тварадзе М. С., Кравейшвили И. К. К фауне естественных врагов большого елового лубоеда *Dendroctonus micans* Kugel. (Coleoptera, Scolitidae) в Грузии. // Энтотомол. обозрение.— 1973.— Т. 52. Вып. 1.— С. 47—50.
- Ковалев В. Г. Новый вид рода Palloptera (Diptera, Pallopteridae) из Южного Приморья. // Зоол. журн.— 1972.— Т. 51. Вып. 5.— С. 755—757.
- Ковалев В. Г. Описание новых и малоизвестных видов мух рода Lonchaea Fll. (Diptera, Lonchaeidae) из Южного Приморья. // Энтотомол. обозрение.— 1973.— Т. 52. Вып. 1.— С. 201—214.
- Ковалев В. Г. Ревизия палеарктических видов мух-копьехвосток группы *Lonchaea peregrina* (Diptera, Lonchaeidae). // Насекомые — разрушители древесины в лес. биоценозах Юж. Приморья.— М., 1974а.— С. 86—95.
- Ковалев В. Г. Виды мух-копьехвосток рода *Lonchaea* Fll., близких к *Lonchaea linitula* Collin (Diptera, Lonchaeidae). // Энтотомол. обозрение.— 1974б.— Т. 53. Вып. 2.— С. 447—453.
- Ковалев В. Г. Палеарктическая фауна мух-копьехвосток (Diptera, Lonchaeidae) хвойных пород и ее генезис. // Материалы VII съезда Всесоюз. энтотомол. о-ва.— Л., 1974в.— Ч. 1.— С. 52—53.
- Ковалев В. Г. Новые данные о фауне мух-копьехвосток (Diptera, Lonchaeidae) Сибири и Дальнего Востока. // Нов. и малоизв. виды фауны Сибири.— Новосибирск, 1974г.— Вып. 8.— С. 78—95.

- Ковалев В. Г. Материалы по фауне и экологии мух-копьехвосток рода *Lonchaea* Fll. (Diptera, Lonchaeidae) Тувы. // Нов. и малоизв. виды фауны Сибири.— Новосибирск, 1975а.— Вып. 9.— С. 73—84.
- Ковалев В. Г. Палеарктические виды мух-копьехвосток группы *Lonchaea corticis* (Diptera, Lonchaeidae).— // Зоол. журн.— 1975б.— Т. 54. Вып. 11.— С. 1648—1655.
- Ковалев В. Г. Материалы по фауне и экологии мух рода *Lonchaea* Fll. (Diptera, Lonchaeidae) Тувы. // Энтотомол. обозрение.— 1976.— Т. 55. Вып. 4.— С. 934—945.
- Ковалев В. Г. Новые и малоизвестные виды мух-копьехвосток (Diptera, Lonchaeidae) из Подмосковья. // Энтотомол. обозрение.— 1978.— Т. 57. Вып. 1.— С. 188—199.
- Ковалев В. Г. О европейских видах мух-копьехвосток группы *Lonchaea peregrina* (Diptera, Lonchaeidae) // Зоол. журн.— 1981.— Т. 60. Вып. 2.— С. 221—227.
- Козак В. Т. Хищники короедов хвойных пород в условиях Волынского Полесья. // Лесоводство и агролесомелиорация.— Минск, 1974.— Вып. 37.— С. 99—104.
- Коломиец Н. Г., Богданова Д. А. Паразиты и хищники стволовых вредителей хвойных пород в Западной Сибири. // Итоги исслед. живой природы Сибири.— Новосибирск, 1973.— С. 69—82.
- Коломиец Н. Г., Богданова Д. А. Паразиты и хищники ксилофагов Сибири.— Новосибирск, 1980.— 277 с.
- Кононов В. Н. Растительность Тебердинского государственного заповедника. // Тр. / Теберд. гос. заповедник. Ставрополь, 1957.— Т. 1.— С. 85—112.
- Криволицкая Г. О. Скрытностволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири.— М.: Л., 1965.— 129 с.
- Криволицкая Г. О. Энтомофауна Курильских островов.— Основные черты и происхождение.— Л., 1973.— 315 с.
- Кривошеина Н. П. Новые данные по систематике дендрофильных львинок (Diptera, Stratiomyidae) и их личинок. // Энтотомол. обозрение.— 1965.— Т. 44. Вып. 3.— С. 652—664.
- Кривошеина Н. П. О биологии и морфологии малоизученных мокрецов рода *Forcipomyia* Meigen (Diptera, Ceratopogonidae).— Зоол. журн.— 1968.— Т. 47. Вып. 4.— С. 578—643.
- Кривошеина Н. П. Значение плотоядных личинок двукрылых в ксилофильных сообществах. // Защита леса от вред. насекомых и болезней.— М., 1971.— С. 73—76. (Докл. Всесоюзн. научн.-техн. конф. Т. 3).
- Кривошеина Н. П. К экологии ксилобионтных личинок типулид (Diptera, Tipulidae). // Экология.— 1972а.— № 3.— С. 46—52.
- Кривошеина Н. П. Комплексы двукрылых насекомых, развивающихся в маакии амурской. // Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР.— Владивосток, 1972б.— Т. 7.— С. 121—128.
- Кривошеина Н. П. Новые данные по систематике и биологии двукрылых семейства *Xylomyiidae* Советского Союза. // Зоол. журн.— 1972в.— Т. 51. Вып. 1.— С. 69—78.
- Кривошеина Н. П. Новые данные о львинках подсемейства *Pachygasterinae* (Diptera, Stratiomyidae) Советского Союза. // Энтотомол. обозрение.— 1973а.— Т. 52. Вып. 1.— С. 178—193.
- Кривошеина Н. П. Комары-долгоножки рода *Tipula* L. (Diptera, Tipulidae), развивающиеся в разлагающейся древесине в Южном Приморье. // Бюлл. москв. о-ва испытателей природы. / Отд. биологии.— 1973б.— Т. 78. Вып. 3.— С. 45—56.
- Кривошеина Н. П. Двукрылые насекомые — обитатели коры и древесины тополя Максимовича и родственных пород. // Насекомые — разрушители древесины в лес. биоценозах Юж. Приморья.— М., 1974 а.— С. 32—40.
- Кривошеина Н. П. Ксилофильные насекомые, развивающиеся в ольхе волосистой в Южном Приморье. // Насекомые — разрушители древесины в лес. биоценозах Юж. Приморья.— М., 1974б.— С. 56—64.
- Кривошеина Н. П. Особенности заселения двукрылыми насекомыми разлагающихся стволов бархата амурского и других эндемичных для Дальнего Востока древесных пород. // Насекомые — разрушители древесины в лес. биоценозах Юж. Приморья.— М., 1974в.— С. 96—104.

- Кривошеина Н. П.* Ксилофильные двукрылые — обитатели коры и древесины липы амурской на последовательных стадиях ее разрушения. // Энтотомол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток, 1975а.— С. 43—49 (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер.— Т. 28 (131)).
- Кривошеина Н. П.* Обзор двукрылых насекомых, обитающих в коре и древесине разлагающихся стволов чозении. // Энтотомол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток, 1975б.— С. 63—69. (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер.— Т. 28 (131)).
- Кривошеина Н. П.* Формирование комплексов двукрылых насекомых в сапробиотических средах — натеках сока на стволах деревьев. // Энтотомол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток.— 1975в.— С. 70—75 (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР.— Нов. сер.— Т. 28 (131)).
- Кривошеина Н. П.* Специфика комплексов насекомых, заселяющих разлагающиеся стволы ясеня манчжурского. // Энтотомол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток.— 1975г.— С. 89—96. (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР.— Нов. сер.— Т. 28 (131)).
- Кривошеина Н. П.* Ксилофильные львинки рода *Neorachygaster* (Diptera, Stratiomyidae), их родственные связи и биология. // Зоол. журн.— 1976а.— Т. 55. Вып. 4.— С. 559—565.
- Кривошеина Н. П.* Сравнительно-морфологическая характеристика личинок палеарктических видов мух-копьехвосток рода *Lonchaea* Fll. (Diptera, Lonchaeidae). // Эвол. морфология личинок насекомых.— М., 1976б.— С. 22—25.
- Кривошеина Н. П.* Ксилофильные личинки львинок подсемейства *Rachygasterinae* (Diptera, Stratiomyidae). // Энтотомол. обозрение.— 1977.— Т. 56. Вып. 4.— С. 873—887.
- Кривошеина Н. П.* К систематике и биологии палеарктических видов двукрылых семейства *Odiniidae* (Diptera) — энтомофагов ксилофильных насекомых. // Насекомые — разрушители древесины и их энтомофаги.— М., 1979.— С. 130—157.
- Кривошеина Н. П.* Новые палеарктические виды двукрылых рода *Strongylophthalmyia*, Hend (Diptera, Strongylophthalmyiidae). // Энтотомол. обозрение.— 1981.— Т. 60. Вып. 1.— С. 183—186.
- Кривошеина Н. П., Зайцев А. И., Яковлев Е. Б.* Насекомые — разрушители грибов в лесах европейской части СССР.— М., 1986.— 310 с.
- Кривошеина Н. П., Компанцев А. В.* Основные группы разрушителей древесины и их энтомофаги в лесах Костромской области. // Живот. мир юж. тайги.— М., 1984.— С. 165—190.
- Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М.* Определитель личинок двукрылых насекомых — обитателей древесины.— М., 1967.— 368 с.
- Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М.* Новые данные о реликтовых двукрылых семейства *Rachyneuridae* (Diptera). // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки.— 1972а.— № 11.— С. 13—18.
- Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М.* Обзор палеарктических видов рода *Xylophagus* Meig. (Diptera, Xylophagidae). // Энтотомол. обозрение.— 1972б.— Т. 51. Вып. 2.— С. 430—445.
- Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М.* Личинки ктырей трибы *Andrenosomini* (Diptera, Asilidae) как ксилофильные формы. // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки.— 1973.— № 9.— С. 20—23.
- Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М.* Новые данные по систематике и географическому распространению мух-стволоедок (Diptera, Xylophagidae). // Вестн. зоол.— 1982.— № 4.— С. 26—30.
- Куренцов А. И.* Вредные насекомые хвойных пород Приморского края.— Владивосток, 1950.— 253 с. (Тр. ДВФ АН СССР.— Сер. зоол. Т. 14).
- Лесная энциклопедия.*— М., 1975.— 680 с.
- Летопись природы Тебердинского государственного заповедника 1981—1984.*
- Лукашева Н. В.* Описание пупария *Eccoptomera microps* Mg. (Diptera, Helomyzidae). // Энтотомол. обозрение.— 1985.— Т. 64. Вып. 1.— С. 220—223.

- Лукашева Н. В.* Ксилофильные мусциды (Diptera, Muscidae) Тебердинского заповедника и описание нового вида. // Энтومол. обозрение.— 1986а.— Т. 65. Вып. 1.— С. 187—194.
- Лукашева Н. В.* Сукцессионные изменения комплекса ксилофильных двукрылых на сосне. // Тр. / Всес. энтومол. о-во.— 1986б.— Т. 68.— С. 89—92.
- Лурье М. А.* Жуки-усачи — вредители ели. // Вопр. защиты леса. 1964.— С. 113—124. (Тр. / МЛТИ. Вып. 11).
- Лурье М. А.* Группировки стволовых вредителей ели в южной подзоне тайги европейской части СССР. // Зоол. журн.— 1965.— Т. 44. Вып. 10.— С. 1473—1484.
- Лурье М. А.* Заселение еловых пней стволовыми вредителями в южной подзоне тайги европейской части СССР.— Лес. журн.— 1966.— № 2.— С. 38—41.
- Лурье М. А.* Заселение стволовыми вредителями елового валежника в южной подзоне тайги европейской части СССР. // Бюл. МОИП. Отд. биологии.— 1968.— Т. 75. Вып. 6.— С. 35—46.
- Мамаев Б. М.* Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины. // Изв. АН СССР.— Сер. биологии.— 1960.— № 4.— С. 610—617.
- Мамаев Б. М.* Деятельность крупных беспозвоночных — один из основных факторов естественного разрушения древесины.— *Pedobiologia*.— 1961.— Т. 1. Вып. 1.— С. 38—52.
- Мамаев Б. М.* Новые длинноусые двукрылые фауны СССР (Diptera, Axymyiidae, Mucetobiidae, Sciardae, Cecidomyiidae). // Энтومол. обозрение.— 1968.— Т. 47. Вып. 3.— С. 105—116.
- Мамаев Б. М.* Географическое распространение палеарктических представителей рода *Mucetobia* (Diptera, Mucetobiidae). // Зоол. журн.— 1971а.— Т. 50. Вып. 2.— С. 296—297.
- Мамаев Б. М.* Экологические связи насекомых-ксилобионтов, развивающихся на японской ольхе. // Экология.— 1971б.— № 2.— С. 50—53.
- Мамаев Б. М.* Основные закономерности эволюции сообществ насекомых — разрушителей древесины. // Защита леса от вред. насекомых.— М., 1971в.— Т. 2.— С. 113—117.
- Мамаев Б. М.* Насекомые — разрушители древесины кедра корейского и сопутствующие им виды. // Роль насекомых в лес. биогеоценозах Приморья.— Владивосток, 1972а.— С. 44—56 (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т. 7 (110)).
- Мамаев Б. М.* Насекомые — разрушители древесины пихты и сопутствующие им энтомофаги в Южном Приморье. // Лесоведение.— 1972б.— № 4.— С. 67—72.
- Мамаев Б. М.* Зоогеографическая характеристика комплексов насекомых, формирующихся в древесине клена манчжурского в Южном Приморье. // Изв. АН СССР. Сер. биологии.— 1972в.— № 2.— С. 265—268.
- Мамаев Б. М.* Общие закономерности формирования сообществ беспозвоночных — разрушителей древесины в Южном Приморье. // Роль насекомых в лес. биогеоценозах Приморья.— Владивосток, 1972г.— С. 5—15 (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т. 7 (110)).
- Мамаев Б. М.* Видовой состав и экологические связи насекомых разрушителей ильма долинного. // Роль насекомых в лес. биогеоценозах Приморья.— Владивосток, 1972д.— С. 106—120 (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т. 7 (110)).
- Мамаев Б. М.* Основы биологических связей насекомых с разрушающейся древесиной. // Журн. общ. биологии.— 1974а.— Т. 35. № 1.— С. 51—57.
- Мамаев Б. М.* Зоогеография ксилофильных сообществ Южного Приморья. // Насекомые — разрушители древесины в лес. биоценозах Юж. Приморья.— М., 1974б.— С. 5—30.
- Мамаев Б. М.* Древоядные насекомые, развивающиеся на дубе монгольском в Южном Приморье. // Энтومол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток, 1975а.— С. 35—41. (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т. 28. Вып. 3).
- Мамаев Б. М.* Эндемичные и субэндемичные элементы в составе ксилофильных энтомокомплексов, формирующихся в черемухе Маака в Южном Приморье. // Энтومол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток, 1975б.— С. 50—57. (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т. 28. Вып. 3).

- Мамаев Б. М.* Жесткокрылые насекомые как компоненты ксилофильных сообществ на ольхе в Южном Приморье. // Энтومол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток, 1975в.— С. 76—80. (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т. 28. Вып. 3).
- Мамаев Б. М.* Некоторые закономерности заселения древоядными насекомыми березы желтой и березы манчжурской. // Энтومол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток, 1975г.— С. 81—88. (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т. 28. Вып. 3).
- Мамаев Б. М.* Сравнительная характеристика энтомокомплексов, слагающихся в древесине черемухи азиатской в Южном Приморье. // Энтومол. исслед. на Дал. Востоке.— Владивосток, 1975д.— С. 58—62. (Тр. / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т. 28. Вып. 3).
- Мамаев Б. М.* Биология насекомых — разрушителей древесины. // Итоги науки и техники. Энтомология.— М., 1977.— Т. 3.— 214 с.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П.* Новые данные по систематике и биологии длинноусых двукрылых семейства Ахумииidae (Diptera). // Энтومол. обозрение.— 1966.— Т. 45. Вып. 1.— С. 168—180.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П.* Новые данные по морфологии и экологии длинноусых двукрылых из семейства Нуперосцелиidae. // Энтومол. обозрение.— 1969.— Т. 48. Вып. 4.— С. 933—942.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П., Потоцкая В. А.* Определитель личинок хищных насекомых — энтомофагов стволовых вредителей.— М., 1977.— 392 с.
- Мамаев Б. М., Никитский Н. Б.* Особенности географического распространения хищных жуков, истребляющих короедов. // Пробл. защиты таеж. лесов.— Красноярск, 1971.— С. 95—97.
- (*Нарчук Э. П.*) *Narshuk E. P.* Family Megamerinidae.— In: Catalogue of Palaearctic Diptera. Budapest, 1984, vol. 9, p. 25—26.
- Негробов О. П.* Новые палеарктические виды подсемейства Medeterinae (Diptera, Dolichopodidae). // Энтومол. обозрение.— 1967.— Т. 66. Вып. 4.— С. 890—908.
- Негробов О. П.* Виды рода Medetera (Diptera, Dolichopodidae) как энтомофаги короедов. // Защита леса от вред. насекомых и болезней.— М., 1971.— Т. 3.— С. 89—90.
- Негробов О. П.* Виды рода Medetera (Dolichopodidae) фауны СССР как энтомофаги короедов. // III Междунар. конгр. по защите раст.— М., 1975.— С. 171—172.
- Никитский Н. Б.* Видовой состав и трофические группы хищных и основных сопутствующих короедам насекомых Северо-Западного Кавказа. // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол.— 1978.— Т. 83. Вып. 4.— С. 55—66.
- Никитский Н. Б.* Насекомые — хищники короедов и их экология.— М., 1980.— 237 с.
- Огибин Б. Н.* О регуляции плотности популяции *Ips typographus* (Coleoptera, Ipsidae) на преимагинальных стадиях развития. // Зоол. журн.— 1974.— Т. 53. Вып. 1.— С. 40—49.
- Одум Ю.* Основы экологии.— М., 1975.— 740 с.
- Опонасенко Ф. И., Кононенко А. П.* Видовой состав и экологические особенности стволовых насекомых — обитателей пихты Северо-Восточного Алтая. // Фауна и экол. членистоногих Сибири.— Новосибирск, 1966.— 221 с.
- Островерхова Г. П.* Мицетофилоидные комары (Diptera, Mucetophiloidea) Сибири.— Томск, 1979.— 308 с.
- Островерхова Г. П.* Новые и малоизвестные виды мицетофилоидных комаров (Diptera, Mucetophiloidea) Дальнего Востока. // Фауна и экология назем членистоногих Сибири.— Иркутск, 1981.— С. 76—91.
- Павлинов Н. П.* Стволовые вредители тополей в центральных районах европейской части РСФСР и меры борьбы с ними: Автореф. канд. дис.— М., 1973.— 30 с.
- Плешанов А. С.* Хищные насекомые — истребители большого листовищного короеда в Прибайкалье. // Изв. СО АН СССР.— 1966.— Т. 3. Вып. 12. С. 124—126.
- Пряхина Е. Ф., Огибин Б. Н.* К фауне и экологии двукрылых насекомых (Diptera), обитающих под корой ели в Архангельской области. // Гол. докл. к отчету

- сес. Лаб. лесоведения и лесоводства за 1969 г.— Архангельск, 1970.— С. 58—61.
- Рафес П. М.* Насекомые — вредители тополей, осины и ив, произрастающих на Нарынских песках полупустынного Заволжья. // Тр. / Ин-т леса.— 1960.— Т. 11. Вып. 8.— С. 102—128.
- Ремм Х. Я., Жоголев Д. Т.* К фауне мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) Крыма. // Энтотомол. обозрение.— 1968.— Т. 47. Вып. 4.— С. 826—842.
- Рихтер В. А.* Новые и малоизвестные виды тахин (Diptera, Tachinidae) фауны СССР. // Энтотомол. обозрение.— 1981.— Т. 60. Вып. 4.— С. 917—926.
- Рихтер В. А., Фаринец С. И.* Личинки I возраста тахин рода *Trichoparia* В. В. (Diptera, Tachinidae). // Тр. / Зоол. ин-т АН СССР.— Л., 1979.— Т. 83.— С. 133—137.
- Родендорф Б. Б.* Семейство Sarcophagidae.— М.: Л., 1937.— 501 с.— (Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Нов. сер. Т. 19. Вып. 1).
- Родендорф Б. Б.* Виды рода *Metopia* Mg. (Diptera, Sarcophagidae) фауны СССР и сопредельных стран. // Энтотомол. обозрение.— 1955.— Т. 34.— С. 360—373.
- Савченко Е. Н.* Новые виды комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Кавказа и Северного Ирана. // Тр. / Зоол. ин-т АН СССР.— Л., 1952.— Т. 12.— С. 321—349.
- Савченко Е. Н.* Комары-долгоножки (сем. Tipulidae).— Л., 1964.— 504 с.— (Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Нов. серия.— Т. 2. Вып. 4).
- Савченко Е. Н.* Комары долгоножки семейства Tipulidae.— Л., 1973.— 585 с.— (Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Нов. серия.— Т. 2. Вып. 1—2).
- Савченко Е. Н.* Комары-лімоніди (Підролина еріоптерини).— Київ.— 1982.— 336 с.— (Фауна України. Довговусі двокрилі.— Т. 14. Вип. 3).
- Савченко Е. Н.* Комари-лімоніди (Підролина лімоніни).— Киев, 1985.— 180 с.— (Фауна України.— Довговусі двокрилі.— Т. 14. Вип. 4).
- Савченко Е. Н., Криволицкая Г. О.* Комары-лимониды (Diptera, Limoniidae) Южных Курил и Южного Сахалина.— Киев, 1976.— 160 с.
- Сахарова А. В.* К фауне грибных комаров (Diptera, Mucetophilidae) Московской области. // Энтотомол. обозрение.— 1977.— Т. 56. Вып. 1.— С. 71—78.
- Серебряков А. К.* Почвы Тебердинского государственного заповедника. // Тр. / Тебер. гос. заповедник.— Ставрополь, 1957.— Т. 1.— С. 51—84.
- Тушинский Г. К.* Геоморфологический очерк Тебердинского заповедника. // Тр. / Теберд. гос. заповедник.— Ставрополь, 1957.— Т. 1.— С. 3—49.
- Харитоновна Н. З.* Энтомофаги короедов хвойных пород.— М., 1972.— 128 с.
- Цилюрик А. В., Шевченко С. В.* Лесная фитопатология.— Киев, 1983.— 175 с.
- Чернова Н. М.* Экологические сукцессии при разложении растительных остатков.— М., 1977.— 200 с.
- Шаблюнский В. В.* Определитель личинок главнейших видов жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae).— вредителей лесов Дальнего Востока. // Тр. / ДВФ АН СССР. Сер. зоологии.— Владивосток, 1956.— Т. 3.— С. 111—135.
- Ширская М. Н.* Насекомые — паразиты и хищники скрытностоловых вредителей на горях государственного заповедника «Столбы». // Тр. / Гос. заповедник «Столбы».— Красноярск.— 1961.— Вып. 3.— С. 167—198.
- Яковлев Е. Б.* О трофических связях личинок грибных комаров (Diptera, Mucetophilidae) // Оперативно-информационные материалы за 1977 год. Лесоведение, лесоводство.— Петрозаводск, 1978.— С. 37—41.
- Яновский В. М.* Комплекс энтомофагов стволовых вредителей в горных лиственничниках Западной Тувы. // Итоги изучения лесов Дал. Востока.— Владивосток, 1967.— С. 296—297.
- Яновский В. М.* Воздействие энтомофагов на динамику численности короедов. // Докл. на тридцать четвертом чтении памяти Н. А. Холодковского.— Л., 1982.— с. 25—53.
- Alexander C. P.* The crane-flies of New York. Part 2. Biology and phylogeny // Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Station.— 1920.— N 38.— P. 691—1133.
- Alexander C. P.* Deutsche Limnologische Sunda-Expedition XXXVI. The crane-flies (Tipulidae, Diptera). // Arch. Hydrobiol.— 1931.— Suppl.— Bd. 9. H. 1/2.— S. 135—191.

- Bächli G.* and *M. Teresa Rocha Pitté*. Family Drosophilidae // Catalogue of Palaearctic Diptera.— Budapest.— 1984.— Vol. 10.— P. 186—220.
- Beaver R. A.* The biology and immature stages of two species of *Medetera* (Diptera, Dolichopodidae), associated with the bark beetle *Scolytus scolytus* F. // Proc. Roy. Entomol. Soc. London.— 1966.— Ser. A. Vol. 41. N 10/12.— P. 145—154.
- Beling Th.* Acht neue Arten deutscher Zweiflügeliger Insekten // Verh. zool.-bot. Ges. Wien.— 1873.— Bd 23.— S. 547—560.
- Beling Th.* Zweiter Beitrag zur Naturgeschichte (Metamorphose) verschiedener Arten aus der Familie der Tipuliden // Verh. zool.-bot. Ges. Wien.— 1978.— Bd 28.— S. 21—56.
- Brindle A.* The ecological significance of the anal papillae of *Tipula* larvae (Diptera Tipulidae) // Entomol. month. Mag.— 1957.— Vol. 93. N 1120.— P. 202—204.
- Brindle A.* A field key for the identification of *Tipula* larvae (Diptera, Tipulidae). // Entomol. Gaz.— 1958.— Vol. 9.— P. 165—181.
- Brindle A.* The larvae and pupae of the British Tipulinae (Diptera, Tipulidae). // Trans. Soc. Brit. Entomol.— 1960.— Vol. 14. Pt. 3.— P. 63—114.
- Buxton P. A.* British Diptera associated with fungi III. Flies of all families reared from about 150 species of fungi // Entomol. month. Mag.— 1960.— Vol. 96. N 243—244.— P. 61—94.
- Capecki Z.* Owady uszkadzające drewnobuka zmyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) na obszarze jego naturalnego zasięgu w Polsce // Pr. Inst. Lesn.— 1969.
- Chandler P. J.* Diptera and other insects associated with decaying elms (*Ulmus procerus* Salisbery) at Bromley // Kent. Entomol. Gaz.— 1973.— N 24.— P. 329—346.
- Chiswell J.* A taxonomic account of the last instar larvae of some British Tipulinae (Diptera, Tipulidae) // Trans. Roy. Entomol. Soc. London.— 1956.— Vol. 108. Pt. 10.— P. 409—484.
- Christianson C. P.* and *Rhickman R. E.* First report of *Aulacigaster leucopeza* Mg. from Baja California, Mexico, California, New Mexico and Idaho // Bull. Brooklyn Entomol. Soc.— 1955.— Vol. 50. N 1.— P. 17.
- Chvála M.* The Tachydromiinae (Diptera, Empididae) of Fennoscandia and Denmark.— Klampenborg (Denmark).— 1975.— 336 P. (Fauna Entomologica Scandinavica. Vol. 3).
- Chvála M.* The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark.— Klampenborg (Denmark).— 1983.— 358 P. (Fauna Entomologica Scandinavica. Vol. 12. Pt. 2).
- Cole J. H.* A species of *Euthyneura* (Diptera, Empididae) new to Britain. // Entomologist.— 1964.— Vol. 97. N 1213.— P. 128.
- Cole J. H.* *Strongylophthalmyia ustulata* (Ztt.) (Diptera, Tanypezidae) new to Britain // Entomol. Gaz.— 1981.— Vol. 32. N 1.— P. 47—50.
- Cole E., Tames Jr., Streams Fr.* Insects emerging from brown slime fluxes in southern New England. // Can. Entomol.— 1970.— Vol. 102. N 3.— P. 321—333.
- Collin J. E.* The British species of the dolichopodid genus *Medetera* Fisch. (Diptera) // Entomol. month. Mag.— 1941.— Vol. 77. N 18.— P. 141—153.
- Collin J. E.* A revision of the British species of Lonchaeidae (Diptera) // Trans. Soc. Brit. Entomol.— 1953.— Vol. 11. N 9.— P. 181—207.
- Collin J. E.* Empididae.— Cambridge.— 1961.— 782 P. (British flies. Vol. 6).
- Cook E. P.* Scatopsidae. // Manual of Nearctic Diptera.— Ottawa. 1981.— Vol. 1. P. 313—320. (Research Branch Agriculture Canada. Monograph No 27)
- Czerny L.* Lonchaeidae // Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region Stuttgart.— 1934.— Bd 5. Lief. 43.— S. 1—40.
- Czizek K.* Die Mährischen Arten der Dipterenfamilien Limoniidae und Cybodontomidae. Arb. eet. Abt. Mähr. Landesmus.— 1931.— N 2.— 207 S.
- Davis E.J.* and *Zack R. S.* New Host Records and Notes on the Dipterous Family Aulacigastridae. // Pan Pacific Entomologist.— 1978.— Vol. 54. N 2. P. 129—130.
- Dely-Draskovits A.* Systematische und ökologische Untersuchungen an den in Ungarn als Schädlinge der Hutpilze auftretenden Fliegen (Diptera) // Folia Entomol. Hung.— 1974.— Bd 27. N 1. S. 20—41.

- Derksen W.* Die Sukzession der pterygoten Insekten im abgestorbenen Buchenholz // *Z. Morphol., Ökol. Tiere.*— 1941.— Bd 37. N 4.— S. 683—734.
- Edwards F. W.* Notes on the dipterous family Anisopodidae // *Ann. Mag. Nat. Hist.*— 1923.— Vol. 12. N 9.— P. 475—493.
- Edwards F. W.* Notes on the types of Diptera Nematocera (Mycetophilidae and Tipulidae) described by Mr. E. Brunetti // *Record of the Indian Museum.*— 1924.— Vol. 26. Pt. 4.— P. 291—307.
- Edwards F. W.* British fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae) with a revised generic classification of the family // *Trans. Entomol. Soc. London.*— 1925.— Vol. 73. Pt. 3/4. P. 505—670.
- Elton C. S.* The pattern of animal communities.— New York—London.— 1966.— 128 P.
- Emden F. T. van.* Handbooks for the identification of British insects. Diptera, Cyclorrhapha, Calyptrata. Section (a). Tachinidae and Calliphoridae // *Proc. Entomol. Soc. London.*— 1954. Vol. 10. N 4 (a). P. 1—133.
- Engel E. O.* Beiträge zur Kenntnis einiger Dipterenlarven // *Mitt. München. Ent. Ges.*— 1916.— N 7.— S. 68—76.
- Falcoz L.* Notes sur divers insectes fungicolles // *Misc. Entomol.*— 1921.— Vol. 25. N 2.— P. 57—62.
- Frey T. G. H.* On the larval and pupal stages of *Forcipomyia piceus* Winn. // *Ann. Appl. Biol.*— 1923.— Vol. 10. N 3/4.— P. 409—441.
- Garnett W. B. and Foote B. A.* Biology and immature stages of *Pseudoleria crassata* (Diptera, Helomyzidae) // *Ann. Soc. Entomol. Amer.*— 1967.— Vol. 60. N 1.— P. 126—134.
- Goetghebuer M. und Lenz F.* Heleidae (Ceratopogonidae) // *Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region.*— Stuttgart.— 1934.— Bd 3.— S. 1—129.
- Guibe T.* Presence d'*Eccoptomera microps* Meigen (Dipt.) en Normandie. Conformation de l'appareil copulateur male // *Bull. Soc. ent. France.*— 1942.— Vol. 47. N 5—6.— P. 71—72.
- Hackman W.* Lonchaeidae (Diptera) of Eastern Finnoscanidia // *Notulae Entomol.*— 1956.— Vol. 36. N 3.— P. 89—93.— Vol. 36. N 4.— P. 97—115.
- Hackman W., Meinander M.* Diptera feeding as larvae on macrofungi in Finland // *Ann. Zool. Fennici.*— 1979.— Vol. 16. N 1.— P. 50—83.
- Hennig W.* Ulidiidae // *Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region.*— Stuttgart.— 1940.— Bd 5. Lief. 45.— S. 1—34.
- Hennig W.* Muscidae. // *Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region.*— Stuttgart.— 1962.— Bd 7. Lief. 229.— S. 721—768.
- Hennig W.* Muscidae // *Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region.*— 1963.— Bd 7.— a.— Lief. 223.— S. 769—816.— 6.— Lief. 234.— S. 817—864.— b.— Lief. 241.— S. 865—912.
- Hennig W.* Anthomyiidae // *Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region.*— 1967.— Bd 7. Lief. 271.— S. 97—144.
- Irvin M. E. and Lyneborg L.* Therevidae // *Manual of Nearctic Diptera.*— Ottawa.— 1981.— Vol. 1.— P. 513—524. (Research Branch Agriculture Canada, Monograph No. 27).
- James M. T. and Turner W. J.* Rhagionidae // *Manual of Nearctic Diptera.*— Ottawa.— 1981.— Vol. 1.— P. 483—488. (Research Branch Agriculture Canada, Monograph No. 27).
- Joost W., Plassmann E.* Zur Pilzmücken-Fauna im West-Kaukasus (Insekta: Diptera: Mycetophilidae) // *Senckenbergiana biol.*— 1978.— Bd 59. H 5/6.— S. 367—370.
- Kaltenbach J.* Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten.— Stuttgart.— 1874.— 848 S.
- Kieffer J. J.* Dipteres (Nématoceres piqueurs): Ceratopogonidae.— Paris.— 1925.— 138 P. (Fauna de France. Vol. 11).
- Knoz J.* Prispěvek k poznání rodu *Culicoides* (Ceratopogonidae, Nematocera, Diptera) na území česká a Moravy // *Scripta Fac. Sci. Natur. Ujep Brunensis, Biologia.*— 1978.— T. 2. Fs. 8.— S. 55—72.
- Kovalev V. G. and Morge G.* Lonchaeidae // *Catalogue of Palaearctic Diptera.*— Budapest.— 1984.— Vol. 9.— P. 247—260.

- Krivosheina N. P.* Strongylophthalmyiidae // Catalogue of Palaearctic Diptera.— Budapest.— 1984.— Vol. 10.— P. 27—28.
- Krivosheina N. P., Mamajev B. M.* Die Larven der europäischen Arten der Gattung *Xylophagus* Meigen (Diptera, Xylophagidae) // Beitr. Ent.— 1966.— Bd 16. Nr. 3/4.— S. 275—283.
- Krogerus R.* Beobachtungen über die Sukzession einiger Insektenbiocoenosen in Fichtenstümpfen // Notulae Entomol.— 1927.— Vol. 7. N 4.— P. 121—126.
- Kuthbertson A.* Studies of Clyde crane-flies: Larval habitats of some local species // Entomol. Month Mag.— 1926.— Vol. 62. N 136.— P. 84—88.
- Landroch K.* Fungivoridae // Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region.— Stuttgart.— 1926.— Bd 5.— a.— Lief. 12.— S. 1—48.— 6.— Lief. 13.— S. 49—96.
- Landroch K.* Fungivoridae // Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region.— Stuttgart.— 1927.— Bd 5. Lief. 14.— S. 97—144.
- Laštovka P.* Predbezna ekologicka klasifikace celedi Mycetophilidae (Diptera) // Sbornik Jihoceskeno muzea v Ceskych Budejovicich, Prirodnivedi.— 1972.— T. 12. N 2.— S. 91—93.
- Lawrence W. Q. and Vockeroth J. R.* Psychodidae // Manual of Nearctic Diptera.— Ottawa.— 1981.— Vol. 1.— P. 293—300. (Research Branch Agriculture Canada, Monograph No 27).
- Lindner E.* Pilzbewohnende Limoniiden larven unter besonderer Berücksichtigung von *Limonia quadrinotata* Meigen (Diptera) // Tijdschr. entomol.— 1958.— Bd 101.— S. 263—281.
- Lundbeck W.* Empididae.— Copenhagen.— 1910.— 324 P. (Diptera Danica, Genera and species of flies hitherto found in Denmark. Vol. 3).
- McAlpine J. F., Morge G.* Identity, distribution and biology of *Lonchaea zetterstedti* with notes on related species (Diptera, Lonchaeidae) // Canad. Entomol.— 1970.— Vol. 108. N 12.— P. 1559—1566.
- Morge G.* Über Morphologie und Lebensweise der bisher unbekanntenen Larven von *Pallopthera usta* Meigen, *P. ustulata* Fallén und *Stegana coleoprata* Scopoli (Diptera) // Beitr. Entomol.— 1956.— Bd 6.— H. 1/2.— S. 124—137.
- Morge G.* Die Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete. 1. Lonchaeidae // Naturkundl. Jahrb. Linz.— 1963.— Bd 9.— S. 123—132.
- Morge G.* Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete. 2. Pallopteridae // Naturkundl. Jahrb. Linz.— 1967.— Bd 13.— S. 141—213.
- Morge G.* Family Pallopteridae // Catalogue of Palaearctic Diptera.— Budapest.— 1984.— Vol. 9.— P. 242—246.
- Nuorteva M.* Über den Fichtenstamm-Bastkäfer *Hylurgops palliatus* Gyll. und seine Insektenfeinde // Acta Entomol. Fennica.— 1956.— Bd 13.— 118 S.
- Nuorteva M.* Untersuchungen über einige in den Frassbildern der Borkenkäfer lebende Medetera-Arten (Dipt., Dolichopodidae) // Ann. Entomol. Fennici.— 1959.— Bd 25. H. 4.— S. 192—210.
- Nuorteva M.* Über die Nützlichkeit der Zimmerbocklarven (*Acanthocinus aedilis* L.) im Walde // XI Intern. Congr. Entomol.— 1960.— Pt. 2.— P. 115.
- Nuorteva M.* Über den Einfluss der Menge des Brutmaterials auf die Vermehrlichkeit und die natürlichen Feinde des grossen Waldgärtness, *Blastophagus pini-perda* L. (Col., Scolytidae) // Ann. Entomol. Fennici.— 1964.— Bd 30. H. 1.— S. 1—17.
- Nuorteva M.* On the habitats of some *Lonchaea* species in Fennoscandia (Diptera, Lonchaeidae) // Ann. Entomol. Fennici.— 1967.— Bd 33.— H. 2.— S. 118—121.
- Odum E.* The strategy of ecosystem development // Science.— 1969.— Vol. 164 N 3877.— P. 262—270.
- Oliver D. R.* Chironomidae // Manual of Nearctic Diptera.— Ottawa.— 1981 Vol. 1.— P. 423—458. (Research Branch Agriculture Canada, Monograph No 27).
- Papp L.* Family Aulacigastridae. // Catalogue of Palaearctic Diptera.— Budapest.— 1984.— Vol. 10.— P. 60—61.

- Papp L.* Family Milichiidae. // Catalogue of Palaearctic Diptera.— Budapest.— 1984.— Vol. 10.— P. 110—118.
- Peterson B. V.* Anisopodidae // Manual of Nearctic Diptera.— Ottawa.— 1981.— Vol. 1.— P. 305—312. (Research Branch Agriculture Canada, Monograph No 27).
- Robinson J.* The postembryonic stages in the life cycle of *Aulacigaster leucopeza* (Meigen) (Diptera, Cyclorrhapha, Aulacigastridae) // Proc. Roy. Entomol. Soc. London.— 1953.— Vol. 28. Pt. 7—9.— P. 77—84.
- Rozkošný R.* The Stratiomyoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark.— Gadstrup (Denmark).— 1973.— 151 P. (Fauna Entomologica Scandinavica. Vol. 1).
- Rozkošný R.* A biosystematic study of the European Stratiomyidae (Diptera). Vol. 2.— The Hague, Junk.— 1983.— 431 P. (Ser. entomol. 25).
- Saunders L. G.* On the life history and the anatomy of the early stages of *Forcipomyia* // Parasitology.— 1924.— Vol. 16. N 2.— P. 164—213.
- Schimitschek E.* Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald // Z. angew. Entomol.— 1952—1953.— Bd 34. H 2.— S. 178—215.— H 4.— S. 514—542.
- Seitner M.* Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähligen Eichtenbohrenkäfers *Ips typographus* L. in Oberösterreich und Steiermark in den Jahren 1921 bis einschliesslich 1923 // Centrabl. ges. Forstwesen.— 1924.— Bd 50.
- Skidmore P.* Notes on the biology of Palaearctic Muscids (2) // Entomologist.— 1973.— Vol. 106. N 1318.— P. 49—59.
- Smith K. G. V.* Notes on the immature stages of four British species of *Lonchaea* Fll. // Entomol. Month. Mag.— 1957.— Vol. 92. N 204.— P. 402—405.
- Šoos A.* Clusiidae // Catalogue of Palaearctic Diptera.— Budapest.— 1984.— Vol. 10.— P. 11—14.
- Sørensen T. A.* A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Kgl. Dan. videnskab. selskab. biol. skr.— 1948.— Bd 5. H 4.— S. 1—34.
- Stary J.* Einige Arten aus der Unterfamilie Limoniinae neu für die ČSSR (Diptera, Tipulidae) // Acta entomol. bohemoslov.— 1966.— T. 63. N 1.— S. 84—87.
- Steyskal G. C. and Knutson L. V.* Empididae // Manual of Nearctic Diptera.— Ottawa.— 1981.— Vol. 1.— P. 607—624. (Research Branch Agriculture Canada, Monograph No 27).
- Szadziewski R.* Ceratopogonidae (Diptera) from Algeria. II. New species, new records and new synonymy in the genus *Forcipomyia* Mg. // Polskie pismo Entomologiczne.— 1983.— T. 53. Fasc. 2.— S. 363—384.
- Szadziewski R.* Ceratopogonidae (Diptera) from Algeria. VI. *Culicoides* Latr. // Polskie pismo Entomologiczne.— 1984.— T. 54. Fasc. 2.— S. 163—182.
- Teskey H. J.* Diptera larvae associated with trees in North America.— Ottawa.— 1976.— 53 P. (Mem. Entomol. Can. N 100).
- Theowald B.* Die Entwicklungsstadien der Tipuliden (Diptera, Nematocera), insbesondere der Westpalaearktischen Arten // Tijdschr. Entomol.— 1957.— Bd 100. H 2.— Blz. 195—308.
- Thomas A.* Limoniidae et Ptychopteridae du sudouest de France (Diptera, Nematocera) (2 noto) // Annls Limnol.— 1977.— T. 3. Fasc. 1.— C. 47—55.
- Tjeder Bo.* A synopsis of the Swedish Tipulidae // Opuscula Entomologica.— 1958.— Bd 23. H. 3.— P. 153—169.
- Tuomikoski R.* Havaintoja puunrungoilta tovatuiista kaksisüpisiste // Notulae Entomol.— 1930.— Ar. 10. N 3/4.— S. 126—127.
- Wainwright C. J.* The British Tachinidae // Trans. Entomol. Soc. London.— 1928.— Vol. 76. Pt. 1.— P. 139—254.
- Wallace H. R.* The ecology of the insect fauna in pine stumps // J. Animal Ecol.— 1953.— Vol. 22. N 1.— P. 154—168.
- Wiackowski S.* Entomofauna pniaków sosnowych w zależności od wieku i rozmiaru pniaka // Ecol. pol.— 1957.— Ser. A. T. 5. N 3.— C. 13—140.
- Zaitzev V. F.* Ulidiidae // Catalogue of Palaearctic Diptera.— Budapest.— 1984.— Vol. 9.— P. 59—66.
- Zetterstedt J. W.* Diptera Scandinaviae. Disposita et descripta.— 1852.— Bd 11.— S. 4091—4545.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Разлагающиеся древесные остатки как субстрат для развития двукрылых	7
Глава 2. Характеристика района исследований, материал и методика	11
2.1. Район исследований	11
2.2. Материал и методика исследований	16
Глава 3. Эколого-фаунистический обзор ксилофильных двукрылых	20
Глава 4. Анализ фауны ксилофильных двукрылых и географическое распространение слагающих ее видов	73
Глава 5. Особенности заселения двукрылыми различных древесных пород	82
5.1. Комплекс двукрылых-ксилобионтов	82
5.1.1. Комплекс двукрылых-ксилобионтов сосны	82
5.1.2. Комплекс двукрылых-ксилобионтов пихты	90
5.1.3. Комплекс двукрылых-ксилобионтов ели	92
5.1.4. Комплекс двукрылых-ксилобионтов осины	92
5.1.5. Комплекс двукрылых-ксилобионтов березы	95
5.1.6. Комплекс двукрылых-ксилобионтов бука	97
5.1.7. Комплекс двукрылых-ксилобионтов клена	97
5.1.8. Комплекс двукрылых-ксилобионтов ольхи	98
5.1.9. Комплекс двукрылых-ксилобионтов дуба	99
5.2. Сравнительная характеристика комплексов двукрылых разных пород	99
5.3. Вертикальное распределение ксилофильных двукрылых	102
Глава 6. Экологическая специализация двукрылых-ксилобионтов	104
6.1. Топическая специализация	104
6.2. Трофическая специализация	108
Глава 7. Сукцессионные изменения комплексов ксилофильных двукрылых на сосне и осине	121
Литература	132

Наталья Владимировна Лукашева

**КСИЛОФИЛЬНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА**

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1987 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *С. Е. Станкевич*
Техред *Г. С. Гененрайх*

Подписано к печати 5.11.87. М-17308. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага офсетная. Печать
офсетная. Гарнитура литер. П. л. 9,0. Уч.-изд. л. 9,0. Тираж 600 экз. Заказ № 2487.
Цена 1 р. 35 к.

Зоологический институт АН СССР. 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата. 191104, Ленинград, Литейный пр., 55