

УДК 595.773.4.

БИОТОПИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЛИЧИНОК СИРФИД РОДА *BRACHYOPA* MEIGEN 1822 (DIPTERA, SYRPHIDAE, ERISTALINAE) С КСИЛОБИОНТНЫМИ НАСЕКОМЫМИ

© 2019 г. Н. П. Кривошеина*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия

*e-mail: dipteranina@rambler.ru

Поступила в редакцию 16.10.2018 г.

После доработки 23.11.2018 г.

Принята к публикации 23.01.2019 г.

Впервые установлены биотопические связи личинок 9 видов сирфид рода *Brachyopa* Meigen 1822 с первичными (агрессивными) и амброзиевыми ксилофагами, а также с флеофагами. Основной тип питания личинок – потребление свежего жидкого сока, концентрирующегося на поврежденных древесных стволах. Впервые рассмотрены основные и дополнительные биотопы, в которых осуществляются рост и развитие личинок.

Ключевые слова: основной биотоп, дополнительный биотоп, сапро-, фито-, некрофаги, хищники, агрессивные и амброзиевые ксилофаги, жуки-сверлилы, короеды-древесинники, *Hylecoetus dermestoides*, *H. flabellicornis*, *Trypodendron lineatum*, *T. signatum*, *Cossus cossus*, *Brachyopa*, *Libnotes*, *Gnophomyia*, *Sylvicola cinctus*

DOI: 10.1134/S0044513419070067

Род *Brachyopa* Meigen 1822 включает более 20 палеарктических и более 13 неарктических видов. На территории России зарегистрировано не менее 16 видов (Н. Кривошеина, 2004). Виды *Brachyopa* – типичные обитатели лесной зоны, экологически связанные с древесными, лиственными и хвойными породами. Большинство видов обитает в природных экосистемах, и только для *B. insensilis* установлены связи с субурбанистическими и урбанистическими экосистемами (Wolff, 1996). Возможно, подобные сведения касаются и других видов (Goffe, 1944).

Виды рода развиваются преимущественно в таких субстратах, как скопления древесного сока (Lundberg, 1916; Кривошеина, Мамаев, 1967; Кривошеина, 1975; Rotheray, 1991, 1996; М. Кривошеина, 2005; и др.), но не регистрируются в плодовых телах грибов, гниющей травянистой растительности, не обнаружены в гниющих корнях, в стеблях растений и навозе (Rotheray, 1994). Так, *B. pilosa* Collin 1939 и *B. scutellaris* Robineau-Desvoidy 1843 обитают в натеках сока на различных лиственных породах: *Fagus L.*, *Quercus L.*, *Ulmus L.*, *Aesculus L.*, *Fraxinus L.*, *Taxus L.* и других (Lundberg, 1916; Rotheray, 1991; М. Кривошеина, 2005). Личинки *Brachyopa* Meigen 1822, *Volucella* Geoffroy 1762 и *Ferdinandeia* Rondani 1844 были обнаружены в заполненных соком древесных гале-

реях, проделанных гусеницами *Cossus cossus* (Rotheray, Stuke, 1998).

Личинки *Brachyopa*, как и большинства других видов журчалок подсемейства Eristalinae, относятся к сапрофагам (Rotheray, 1994; Rotheray, Gilbert, 1999). Для личинок характерно обитание в жидких разлагающихся вязких субстратах и питание бактериями.

В представленной работе анализируются состояние предпочитаемых личинками *Brachyopa* биотопов в течение всего периода их роста и развития, а также состав сообществ, в которых они обитают. Термин биотоп используется, в соответствии с определением Реймерса и Яблокова (1982), как относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство, занятое биоценозом. Отправной точкой проводимого нами исследования было освещение данных по экологии личинок журчалок, но основное внимание было обращено на состав биоценозов, в которых они обитают.

Сведения по экологии личинок журчалок получены в результате многолетних сборов материала по личинкам ксилобионтных насекомых в различных регионах России и на прилегающих территориях. Определение имагинального материала выполнено В.А. Мутиным и А.А. Штакельбергом.

Материалы по имаго, представленные в данной работе, хранятся в коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург), материалы по личинкам — в коллекции Института проблем экологии и эволюции РАН (Москва).

ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

Экологическая характеристика рассматриваемых видов включает два наиболее важных компонента: характеристику мест обитания личинок в период их роста, развития и в период формирования пупария, и формы взаимосвязей личинок *Brachyopa* с личинками основных групп ксилобионтов.

Появление древесного сока на стволах деревьев связано с повреждением древесных стволов различными насекомыми-ксилофагами, а также с травмами механического характера, вызванными ветровалами и рубками. Состояние сокооточных участков соответствующих биотопов зависит от длительности поступления сока и его объемов, от условий его сохранения на стволах (наружные или внутренние скопления под корой) и от специфики повреждения стволов личинками-ксилофагами.

Наши сборы показали, что среди личинок *Brachyopa* выделяется несколько групп, экологически связанных с древесными биотопами. Это виды — спутники первичных (агрессивных) ксилофагов, виды — спутники короедов-древесинников, виды, развивающиеся в натеках сока, вызванных механическими повреждениями стволов, и виды, заселяющие ослабленные древостои в сообществе с личинками-флеофагами, разжижающими субстрат.

Нападение на живые растущие древесные стволы осуществляется различными экологическими группами ксилобионтов. Среди них наибольший интерес, с точки зрения рассматриваемых нами условий формирования натеков, приобретает специфическая группа первичных, наиболее агрессивных ксилофагов, выделенная Линдеманом (1990). Она представлена видами, способными успешно развиваться на вполне жизнеспособных деревьях, часто без внешних признаков усыхания, довольствуясь их периодически обратимым ослаблением. При этом такие виды, как правило, не развиваются на быстро отмирающих и на поваленных деревьях. Исключения составляют пни, длительное время сохраняющие необходимые условия для развития журавков.

Заселение растущих, обратимо ослабленных древостоев агрессивными ксилофагами, например, жуками-сверлилами (*Lymexylonidae*), обеспечивает постоянный приток свежего сока в поврежденные участки ствола и приводит к формиро-

ванию длительно существующих, увлажненных древесным соком биотопов.

На территории России известны 2 вида *Lymexylonidae*: сверлило лиственное (*Hylecoetus dermestoides* (Linnaeus 1761)), заселяющее преимущественно деревья лиственных пород, и сверлило хвойное (*H. flabellicornis* (Schneider 1791)), развивающееся в древесине хвойных, особенно пихты и ели. Пораженные жуками-сверлилами участки коры растущих деревьев в виде широкой ленты окольцовывают ствол на 1/2—2/3 и хорошо заметны. Такие участки, секретизирующие древесный сок, постоянно привлекают журавков, создавая благоприятную среду для развития личинок.

Заслуживают внимания связи с короедами-древесинниками — представителями своеобразной группы амброзиевых ксиломицетофагов (Старк, 1952). Симбиоз короедов и специфических грибов, относящихся к категории амброзиевых, создает условия для развития в древесине короедов-древесинников и их спутников — личинок *Brachyopa*. Споры грибов заносятся в ходы жуками-короедами, где в определенных условиях на внутренних стенках короедных ходов разрастается мицелий, являющийся источником пищи для личинок короедов и сирфид.

Важная черта, наблюдаемая в процессе развития личинок двукрылых-ксилобионтов, на которую следует обратить внимание, — это смена среды обитания в процессе развития личинок. Места сбора взрослых личинок и пупариев ксилобионтов не всегда совпадают с биотопом, в котором происходит их развитие. Ситуация со сменой биотопов возникает в связи с тем, что в целом рост и развитие преимагинальных стадий двукрылых в большинстве случаев происходит в относительно влажных средах, а взрослые личинки перед окукливанием перемещаются в более сухие субстраты, необходимые для завершения развития куколки и имаго. Для ксилобионтов, в силу специфики среды обитания, это поверхностные слои стволов, различные полости и трещины внутри коры, старые ходы различных насекомых, а в лежащих на земле стволах — непосредственно поверхность коры и окружающая подстилка, где часто можно обнаружить взрослых личинок и пупарии.

Иная ситуация складывается лишь в субаридных и аридных зонах и характерна для определенной группы почвенных прямошовных двукрылых таких семейств как *Asilidae*, *Therevidae*, *Bombyliidae* и других, когда весь период развития происходит в однотипных условиях.

В целях более объективного анализа сведений по экологии видов целесообразно выделить два типа биотопов: основной и дополнительный биотопы. Основной биотоп — это место, в котором личинка ведет активный образ жизни, интенсив-

но питается и накапливает вещества, необходимые для формирования куколки и имаго. Дополнительный биотоп — это биотоп, в котором после завершения питания происходят формирование куколки и выход имаго (табл. 1).

ЭКОЛОГИЯ ЛИЧИНОК РОДА *BRACHYOPA* MEIGEN 1822

Журчалки рода *Brachyopa* широко распространены в лесной зоне, облигатно связаны преимущественно с листопадными породами, а в условиях широколиственных лесов Южного Приморья, как правило, со специфическими породами: чозенией, маакией, амурским бархатом, маньчжурским орехом, диморфантом (Н. Кривошеина, 2004; М. Кривошеина, 2005). Личинки обитают в скоплениях сока на поверхности стволов, в коре, в ходах насекомых-ксилобионтов. При этом наблюдается предпочтительное заселение стволов, располагающихся под кронами деревьев.

Типичными представителями *Brachyopa*, связанными с агрессивными ксилофагами: жуками семейства *Lymexylonidae* и чешуекрылыми семейства *Cossidae*, являются *B. dorsata* Zetterstedt 1837, *B. panzeri* Goffe 1945 (= *conica* Panzer 1798) и *B. vittata* Zetterstedt 1843. Вид *B. bicolor* (Fallén 1817) наиболее характерен для поселений короедов-древесинников.

B. dorsata Zetterstedt 1837

Материал. 10 личинок, 3 ♂♂, 4 ♀♀: **Россия, Костромская обл.**, Угоры, 5.08.1981, № 175; **Вологодская обл.**, Никольское, 27.06.1983; **Алтай**, Артыбаш, 11–19.06.1981; **Тува**, Шагонар, 14.08.1973; **Бурятия**, Таежный, 24.06.1976, упавшие стволы березы; **Южное Приморье**, Уссурийский зап., 20.04.1969, № 56, сокоточивые пни маакии; Кедровая Падь, 17.09.1968 № 97, древесина тополя; **Камчатка**, Елизово, 20.04.1984, стоящие мертвые стволы березы (Н. Кривошеина).

Экология. Вид широко распространен в Европе и по всей территории России до Южного Приморья. В Европе вид приурочен к заболоченным лесам из *Betula* L., *Pinus* L., *Salix* L., к горным лесам из *Fagus* L. и *Picea* Dietr., к долинным лесам из *Fraxinus* L. и *Ulmus* L. Имаго обычны на освещенных солнцем стволах растущих деревьев, на голый земле и на листьях широколиственных пород вблизи ручьев (Speight, 2014).

Личинки *B. dorsata* в различных районах европейской части России, в Сибири и на Дальнем Востоке обитают в стволах растущих и упавших деревьев березы, тополя, осины, ильма, заселенных личинками жуков-сверлил *Hylecoetus dermestoides* (М. Кривошеина, 2005), в сходных условиях — в древесине березы и ильма на территории

Якутии (Багачанова, 1990). Имаго выведены также из стволов *Populus tremula* (Mutin, 1998).

Личинки *B. dorsata* в Вологодской и Костромской областях обитают в лежащих на земле или нависающих над землей стволах березы, расположенных в тени под кронами елей. Стволы с плотной, прочной корой, древесина светлая, в комлевой части с красновато-бурым лубом. На границе луба и заболони по всей поверхности — многочисленные ходы жуков-сверлил *H. dermestoides*. Ходы свежие, в заболони довольно глубокие, но личинки жуков в ходах отсутствовали. Личинки журчалок располагались в горизонтальных ходах сверлил по периферии ствола в заболони (основной биотоп) и перпендикулярных ходах в лубе и коре, направленных непосредственно к поверхности (дополнительный биотоп) (таблица). На Алтае, на горном склоне над Телецким озером, на участке с преобладанием пихты, личинки *B. dorsata* встречались в лежащих на земле стволах березы с хорошо сохранившейся прочной корой и бурокрасным лубом. Ходы жуков-сверлил располагались параллельно и перпендикулярно поверхности ствола в заболони и коре. Личинки жуков-сверлил отсутствовали, но личинки *B. dorsata* располагались в толще плотной древесины, в ходах, содержащих слизистую жидкую субстанцию. Взрослые личинки журчалок зарегистрированы в перпендикулярных ходах в лубе и в наружной части коры. На участках ствола в местах скопления жидкой бурой кашицы постоянно совместно с журчалками обитали личинки рода *Libnotes* (Westwood 1876) (*Limoniidae*) — активные флеофаги, интенсивно перерабатывающие и разжижающие луб. Аналогичная картина отмечена в Туве, где личинки обитали на березовых стволах, нависающих над землей на высоте 40–50 см. На участках, заселенных жуками-сверлилами, совместно с ними, но в разных ходах обитали личинки *B. dorsata* и лимониид *Libnotes ladogensis* (Lackschewitz 1940). Эти же виды регистрировались в лежащих на земле и стоящих мертвых стволах берез в Бурятии и на Камчатке.

В Приморском крае (Кедровая Падь) личинки *B. dorsata* были зарегистрированы под корой лежащих на земле тополей также в ходах жуков-сверлил. В зарослях ольшанника в прибрежной полосе небольшой речки в лежащих на земле стволах чозении, во влажных темных волокнах луба вместе с взрослыми личинками *B. dorsata* обитали личинки-сапрофлеофаги *Gnophomyia acheron* Alexander 1950. На сильно увлажненных участках на границе светлого луба и заболони обитали личинки-флеофаги *Libnotes ladogensis* (*Limoniidae*) и личинки-сапрофаги *Trichomyces ulmicola* (Mamaev 1971) (*Mycetobiidae*). В более сухих и значительно переработанных в труху лубяных волокнах встречались личинки-сапронекрофаги *Pseudoseioptera demonstrans* (Hennig, 1941) (= *ingrica*

Таблица 1. Биотопические связи личинок журчалок рода *Brachyopa* Meigen 1822

Вид <i>Brachyopa</i> Meig.	Основной биотоп	Дополнительный биотоп	Спутники видов-ксилобионтов
<i>B. bicolor</i> Fallen 1817	Ходы короедов-древсинников, древооточа пахучего в дубе, ильме, буке, осине, иве, натёки сока на ильме, пихте Московская обл., Сев. Кавказ, Украина	Кора и почва вокруг стволов лиственных и хвойных пород.	<i>Cossus cossus</i> L., <i>Hylecoetus flabellicornis</i> Schn., <i>Trypodendron signatum</i> F., <i>T. lineatum</i> Ol., <i>Mycetobia pallipes</i> Meig., <i>Sylvicola cinctus</i> (Fabr.)
<i>B. dorsata</i> Zetterstedt 1837	Ходы жуков-сверлил в коре и заболони березы, тополя, осины, ильма; натёки сока на стволах чозении, ильма, дуба, ясени, маакии. С-з России — Камчатка, Ю. Приморье	Периферические участки ходов сверлил в коре; влажная труха в трещинах коры лиственных пород.	<i>Hylecoetus dermestoides</i> L., <i>Libnotes ladogensis</i> (Lack.), <i>Gnophomyia acheron</i> Alex., <i>Trichomyctobia ulmicola</i> (Mat.), <i>Pseudoseoptera demonstrans</i> (Henn.), <i>Hammerschmidtia ingrata</i> Stack., <i>Solva semota</i> Kriv., <i>Graptomyza alabeta</i> Seguy
<i>B. insensilis</i> Collin 1939	Скопления сока под корою и вблизи ран на стволах, как правило, лиственных пород. Украина (Хуст)	Луб по периферии нагетков	<i>Mycetobia pallipes</i> Meig.
<i>B. panzeri</i> Goffe 1945 (= <i>conica</i> Panzer 1989)	Ходы жуков-сверлил в еловых и сосновых сокоточивых пнях. Московская обл., Украина (Квасы)	Толща коры сокоточивых пней ели и сосны	<i>Hylecoetus flabellicornis</i> Schn., <i>Gnophomyia lugubris</i> (Zett.), <i>Mycetobia pallipes</i> Meig., <i>Xylophagus cinctus</i> (De Geer), <i>B. vittata</i> Zett.
<i>B. paradoxa</i> Krivosheina 2004	Скопления сока в расщепе ствола под корою туранги. Таджикистан	Луб по периферии расщепе	<i>Phaonia piniae</i> Sor. (Muscidae)
<i>B. pilosa</i> Collin 1939	Поверхность сокоточивых пней березы, бука, осины, ивы; натёки сока на стволах. Контакты с ксилофагами не установлены. Вологодская обл., Тува, Украина	Кора по периферии расщепов сокоточивых пней	Aegeriidae, <i>Libnotes ladogensis</i> (Lack.), <i>Gnophomyia acheron</i> Alex., <i>G. viridipennis</i> (Gimm.), <i>Mycetobia pallipes</i> Meig., <i>Sylvicola cinctus</i> (Fabr.), <i>Forcipomyia</i> sp.
<i>B. stackelbergi</i> Krivosheina 2004	Натёки сока на тополе. Таджикистан	Луб по периферии нагетков	<i>Phaonia</i> sp. (Muscidae)
<i>B. testacea</i> (Fallen 1817)	Сок на поверхности елового пня. Московская обл.		<i>Hylecoetus flabellicornis</i> Schn. (Lymexylonidae)
<i>B. vittata</i> Zetterstedt 1843	Ходы короедов-древсинников и жуков-сверлил в сокоточивых пнях и растущих стволах ели и лиственницы. Московская обл., Тува, Украина (Квасы)	Толща коры сокоточивых пней хвойных пород, подстилка вокруг стволов	Cerambycidae, <i>Hylecoetus flabellicornis</i> Schn., <i>Trypodendron lineatum</i> Ol., <i>Ips sexdentatus</i> Boem., <i>Sylvicola cinctus</i> (Fabr.), <i>Zabrachia minutissima</i> (Zett.), Trichoceridae, Chironomidae, Nittulidae

Stackelberg 1955) (Otitidae), *Hammeschmidtia ingraca* Stackelberg 1952 (Syrphidae) и *Solva semota* Kri-vosheina 1972 (Xylomyidae). Личинки журчалок в массе встречались также в Уссурийском заповеднике в сокоточивых пнях маакии в сообществе с личинками-сапронекрофагами *Graptomyza alabeta* Séguéy 1848 (Syrphidae).

На Камчатке личинки *B. dorsata* были зарегистрированы в стоящих мертвых стволах березы, пораженных трутовых грибом *Fomes*. Мицелий гриба пронизывал луб у комля, а выше, на высоте 20–50 см, находились многочисленные покинутые ходы жуков-сверлил. Личинки *B. dorsata* обитали в их ходах, расположенных преимущественно в древесине. Но остается неясным, в каких условиях проходило развитие личинок сирфид и вообще возможны ли их рост и развитие в мертвых деревьях.

Наблюдения за поведением личинок *B. dorsata* показали, что по расположению в ходах отчасти можно определить их состояние и возраст. Так, положение личинок в ходах в коре головным отделом к поверхности ствола указывает на готовность к окукливанию; при этом взрослые личинки обычно концентрируются в ходах, перпендикулярных поверхности ствола. Питающиеся личинки, находящиеся в ходах жуков-сверлил, перемещаются, как правило, по горизонтальным ходам в верхних слоях заболони, где обычно находятся также личинки лимонид *Libnotes ladogensis*. Личинки сирфид и лимонид встречаются как в свежих, так и покинутых ходах жуков, заполненных жидкой слизью. Это или перебродивший сок, или выделения, образующиеся в результате деятельности сумчатых амброзиевых грибов.

B. panzeri Goffe 1945 (= *conica* Panzer 1798)

Материал. 6 личинок, 2 ♂♂, 3 ♀♀: **Россия, Московская обл.**, Пешки, 16.05.1970, № 218; **Украина, Закарпатье**, Квасы, 1.05.1963, 18.06.1963, еловые сокоточивые пни (Н. Кривошеина).

Экология. Вид широко распространен в Европе, в России зарегистрирован в европейской части и на Дальнем Востоке в Приморье. В Европе виды рода приурочены к хвойным лесам, встречаются в буковых и аллювиальных лесах из *Populus*, содержащих перестойные деревья. Имаго обычны на освещенных солнцем пнях и на натеках сока на стволах (Speight, 2014).

Личинки обитают в покинутых ходах личинок жуков-сверлил *Hylecoetus flabellicornis* (Кривошеина, Мамаев, 1967), в натеках слизи на пнях бука (Stuke, Schulz, 2001) и в пнях ели (М. Кривошеина, 2005).

В Московской обл. и на территории Украины личинки обнаружены под корой свежих еловых

пней в ходах жука-сверлила *H. flabellicornis* (основной биотоп). Совместно с ними постоянно встречаются личинки-флеофаги *Gnophomyia lugubris* (Zetterstedt 1838) (Limoniidae) и личинки-сапрофаги *Mycetobia pallipes* Meigen 1818 (Mycetobiidae). В целом личинки *B. panzeri* вместе с упомянутыми выше видами являются постоянными компонентами специфического комплекса насекомых, заселяющих субстраты, обильно смачиваемые древесным соком. Хищниками в этом комплексе являются личинки *Xylophagus cinctus* (De Geer 1776) (Xylophagidae). Личинки *B. panzeri* перед окукливанием неоднократно фиксировались в коре совместно с личинками *B. vittata* Zetterstedt 1843 (дополнительный биотоп).

B. vittata Zetterstedt 1843

Материал. 6 личинок, 1 ♂, 3 ♀♀: **Россия, Вологодская обл.**, Никольское, 28–31.05.1983, №№ 25, 62 и др.; **Московская обл.**, Нахабино, 12.05.1964, Пешки, 16.09.1970, еловые пни; **Тува**, Шагонар, 16.06.1974, листовничные пни; **Украина, Закарпатье**, Квасы, 18.06.1963, № 67, еловые пни (Н. Кривошеина).

Экология. Вид известен из Северной и Центральной Европы, широко распространен в России (включая Дальний Восток и о-в Кунашир). В Европе вид зарегистрирован в еловых и пихтовых лесах, включающих перезрелые деревья. В России вид характерен для хвойных лесов европейской части и Сибири.

Личинки *B. vittata* в Московской и Вологодской областях, а также в горных лесах Закарпатья обычны в растущих деревьях и пнях ели, в которых встречаются не только в надземной, комлевой части ствола, но и на корневых лапах, преимущественно во влажной коре. Личинки заселяют стволы деревьев вслед за жуками-сверлилами и короedами-древесинниками, встречаясь как в свежих, так и старых ходах (основной биотоп, таблица), хотя предпочитают первые. Именно в свежих еловых пнях они обычно встречаются в ходах жуков-сверлил *H. flabellicornis* и короedов-древесинников *Trypodendron lineatum* (Olivier 1795). На участках вблизи ходов жуков-сверлил обитают личинки-сапрофаги *Sylvicola cinctus* (Fabricius 1787) (Anisopodidae) и личинки жуков-блестянок Nitidulidae. В древесине зафиксированы также личинки рогохвостов (Siricidae). Биотопически связанные с короedами-древесинниками личинки *B. vittata* обитают в толще древесины, куда проникают по ходам короedов. Еловые пни частично переработанным в темную труху лубом и со светлым, желтоватым лубом вблизи корней — обычные станции обитания личинок короedов-древесинников и *B. vittata*. Перед окукливанием личинки концентрируются непосредственно в коре, в ходах, перпендикулярных поверхности

ствола, и в подстилке вокруг пней (дополнительный биотоп).

Личинки в Вологодской обл. неоднократно встречались в стоящих усыхающих стволах ели в старых ходах короедов под корой, чаще в нижней части ствола на высоте до 1 м, где кора влажная и плотная. При этом зона коры была заселена личинками усачей и львинок-некрофагов *Zabrachia minutissima* (Zetterstedt 1838). На корневых лапах по границе со свежим лубом встречались личинки-сапрофаги Trichosecidae и Chironomidae. Кора у комля снаружи с натеками сока, где сосредоточивались личинки *Brachyopa*, часть из них перемещалась в луб, где они проделывали извилистые ходы параллельно поверхности ствола (дополнительный биотоп). На территории Тувы личинки *B. vittata* — обычные обитатели лиственничных пней, где сопутствовали короедам *Ips sexdentatus* (Boerner 1767) и короедам-древесинникам *Trypodendron lineatum*.

B. bicolor (Fallén 1817)

Материал. 5 личинок, 2 ♂♂, 2 ♀♀: **Россия, Воронежская обл.**, Теллерман, 22.09.1960, натеки на стволе ильма; **Краснодарский край**, Красная Поляна, 18.08.1966, в коре осины и ивы, поврежденных *Cossus cossus*; там же, 8.08.1966, на стволе растущей пихты; **Украина, Закарпатье**, Квасы, 17.07.1963, № 147, увлажненный пень бука (Б. Мамаев, Н. Кривошеина).

Экология. Вид широко распространен в Европе и по всей территории России. В Европе характерен для спелых и перестойных лиственных лесов из *Fagus* и *Quercus*. аллювиальных лесов из *Ulmus* и *Castanea* Mill. Имаго встречаются на древесных стволах и натеках сока на переспелых стволах *Acer pseudoplatanus* L., *Fagus* и *Quercus* (Speight, 2014).

На территории европейской части России личинки *B. bicolor* развиваются на стволах дуба, ильма, бука и других пород, пораженных многоядным древесинником (*Trypodendron signatum* (Fabricius 1792)) и гусеницами древооточа пахучего (*Cossus cossus*) (основной биотоп), а также встречаются в почве вокруг стволов, пропитанной древесным соком (дополнительный биотоп). Неоднократно наблюдалось заселение журчалками стволов пихты, поврежденных жуками-сверлилами *Hylecoetus flabellicornis* и короедами *Trypodendron lineatum*.

Личинки были собраны в натеках сока на поврежденном стволе ильма (Воронежская обл.), в коре осины и ивы, поврежденных *Cossus cossus* (Linnaeus 1758) (Краснодарский край), в сильно увлажненном пне бука (Закарпатье), где, помимо *B. bicolor*, обитали личинки *Mycetobia pallipes* и *Syl-*

vicola cinctus — обычный комплекс, формирующийся в пропитанных древесным соком субстратах.

Гусеницы *Cossus cossus* проделывают кольцевые ходы в периферической части стволов живых растущих деревьев. Характерная особенность поврежденных стволов — скопление сока в полостях крупных ходов, привлекающих не только личинок журчалок, но и различных других двукрылых, для которых скопления сока — характерная среда развития (Aulacigastridae, Drosophilidae, Odiniidae и других). В литературе упоминается о деятельности гусениц *Cossus cossus*, присутствие которых вызывает соковыделение на пораженных деревьях (Rotheray, 1994).

Находки ряда рассмотренных ниже видов в натеках сока были единичными и не могут быть охарактеризованы в полном объеме.

B. insensilis Collin 1939

Материал. 2 личинки, 1 ♂, 1 ♀: **Украина**, Хуст, 17.07.1963, личинки в скоплениях сока на буке (Н. Кривошеина).

Экология. Вид зарегистрирован в центральных районах Европы и на юге европейской части России. В Европе вид характерен для хвойных и листопадных лесов из *Abies*, *Quercus* и *Fagus* со стареющими деревьями, в том числе в пригородных парках (Speight, 2014).

Личинки на территории Украины обнаружены на буке в жидкой кашеце сока совместно с личинками-сапрофагами *Mycetobia pallipes*, зарегистрированы также под корой бука в жидком соке под пленкой грибного мицелия.

Личинки этого вида обычны в скоплениях сока на стволах различных лиственных пород: *Quercus*, *Aesculus*, *Ulmus*, *Betula*, *Acer* (Кривошеина, Мамаев, 1967; Rotheray, 1991, 1996). Вид, кроме того, обитатель натеков смолы на пихте европейской (Schmid, Grossmsnn, 1996).

B. paradoxa Krivosheina 2004

Материал. 2 личинки, 2 ♂♂: Таджикистан, Джиликуль, 27.03.1986, № 11, натеки под корой туранги (Н. Кривошеина).

Экология. Личинки и пупарии встречаются, как правило, в старых стволах туранги с поврежденной корой, где концентрируются в натеках сока под корой. Личинки были зарегистрированы также в темном глубоком расщепе шириной 4 см, где сосредоточивались в черной маслянистой субстанции в его глубине. Взрослые личинки и вылетающие имаго концентрировались в скоплениях луба над щелью, прикрытые остатками отломленной ветки диаметром 15 см и длиной 10 см. Спутниками личинок сирфид были личинки-хищники *Phaonia niniae* Sorokina 2015 (Muscidae).

B. stackelbergi Krivosheina 2004

Материал. 1 личинка, 2 пупария, 1 ♂: **Таджикистан**, Рамит, 8.06.1978, № 343–346, в стволе тополя (М. Данилевский).

Экология. Личинки и пупарии обнаружены в натеке сока на тополе *Populus* sp. Хищниками, которые сопутствовали личинкам журчалок, были личинки *Phaonia* sp. (Muscidae).

B. testacea (Fallén 1817)

Материал. 3 личинки, 1 самец: **Россия, Московская обл.**, Пешки, 16.09.1970, № 218, на поверхности еловых пней (Н. Кривошеина).

Экология. Вид широко распространен в Европе и на территории России, характерен для еловых лесов.

Личинки в еловых лесах Московской области обитают в скоплениях сока и слизи на поверхности еловых пней и в галереях личинок *Lymexylum*idae. Имаго этого вида выведены также из личинок, собранных под корой гниющих еловых пней (Nielsen, 1992).

B. pilosa Collin 1939

Материал. 4 личинки, 1 ♀: **Россия, Вологодская обл.**, Кадниковский, 16.07.1962, № 232, ствол осины; **Вологодская обл.**, Никольское, 17.06.1983, № 193; **Тува**, Шагонар, 8.08.1973, сокоточивые березовые пни; **Украина**, Хуст, 17.07.1963, натеки сока на стволе бука (Н. Кривошеина).

Экология. Вид характерен для центральных районов Западной Европы и европейской части России. В Европе вид обычен в лиственных лесах с перестойными и стареющими древостоями из *Quercus*, *Fagus*, *Caprinus* и *Ulmus*, а также для аллювиальных лесов с перезрелыми *Populus* (Speight, 2014). Вид типичен для зоны широколиственных лесов Европы (Штакельберг, Рихтер, 1968).

Личинки значительно выделяются по своей экологии среди остальных видов рода (таблица).

Несмотря на неоднократные сборы, непосредственные контакты личинок с поселениями жуков-сверлил и короедов-древесинников не были зарегистрированы. Личинки — обычные обитатели скоплений сока на пнях и вблизи ран в коре на стволах.

Личинки в Туве в массе обнаружены в березовых свежих пеньках, расположенных в понижениях прибрежной полосы речки; их поверхность со студенистой массой, прикрытой желтоватой пленкой. Взрослые личинки концентрировались в расщепках пней и под корой. На отдельных пнях по краю свежей коры обитали гусеницы стеклянниц (Aegeriidae), выедающие поверхностные участки желтоватой свежей коры и поверхност-

ные участки заболони, приобретающие буроватый оттенок. По расщепам, на участках с корой, а также на поверхности пней встречались личинки-мицетофаги *Forcipomyia* sp. (Ceratorogonidae), а в расщепках пней под корой — личинки-флеофаги *Libnotes ladogensis* и *Gnophomyia viridipennis* (Gimmerthal 1847) (Limoniidae). На поверхности сокоточивых березовых пней в Вологодской обл. личинки обитали совместно с личинками-флеофагами *Libnotes ladogensis*, сапро-флеофагами *Gnophomyia acheron* (Limoniidae), личинками-сапрофагами *Mycetobia pallipes* (Mycetobiidae) и *Sylvicola cinctus* (Anisopodidae). Взрослые личинки концентрировались в расщепках пней и под корой вблизи натеков сока. В том же районе личинки обитали в лежащих на земле стволах осины в скоплениях слизи под эпидермисом, где преобладали на обращенной к земле стороне колоды. На Украине (Хуст) личинки обычно заселяли натеки сока на стволах бука.

Пупарии этого вида на территории Великобритании встречались под тонкой наружной пленкой коры на буке (*Fagus*), личинки и пупарии обитали в натеках сока под корой недавно срезанного дуба (*Quercus*) и под корой недавно упавшего ствола осины (*Populus tremula*) (Rotheray, 1991, 1994).

Для вида отмечены случаи развития, например, под корой стволов бука при отсутствии натеков сока (Rotheray, 1996). При этом упоминается, что подобное явление характерно также для личинок *Hammerschmidia ferruginea* (Fallén 1817). Действительно, личинки этого вида обычно встречаются под корой в скоплениях трухи при отсутствии сока. Но следует отметить, что такие местообитания характерны для взрослых личинок, образ жизни личинок младших возрастов детально не исследован.

Для личинок *B. pilosa* пока установлены связи лишь с флоробионтами-флеофагами и не было выявлено обитание в поселениях личинок-ксилофагов.

Основной вывод, касающийся экологии личинок исследованных видов, — это наличие постоянных связей с биотопами, обеспечивающими непрерывный приток свежего сока. Возможные причины появления подобных биотопов, как было сказано выше, механическое повреждение растущих деревьев или их заселение агрессивными ксилофагами, способными обитать в живых древостоях (жуки-сверлилы, древоточец пахучий), и амброзиевыми ксиломицетофагами (короеды-древесинники).

Наблюдается явное предпочтение в качестве источника пищи свежего жидкого сока, что подтверждается связями с биотопами — местами оби-

тания агрессивных ксилофагов, в первую очередь личинок жуков-сверлил (табл. 1). Для трех изученных видов (*B. dorsata*, *B. panzeri*, *B. vittata*) установлены непосредственные связи с поселениями хвойного или лиственного сверлил. У двух видов (*B. bicolor*, *B. vittata*) наблюдаются четкие связи с короedами-древесинниками. Следует отметить, что связи личинок журчалок с биотопами, включающими поселения ксилофагов, в природе существуют значительно чаще, чем могут быть выявлены при простых наблюдениях.

У личинки *B. pilosa* контакты с биотопами жуков-ксилофагов не выявлены, но наблюдается предпочтение скоплений сока на поверхности свежих пней березы. У четырех видов (*B. insensilis*, *B. paradoxa*, *B. stackelbergi* и *B. testacea*), сведения по которым единичны, установлены связи с биотопами, постоянно снабжаемыми свежим соком. Такой вывод подтверждается развитием ряда видов (*B. paradoxa*, *B. stackelbergi*) в свежих ранах на живых растущих деревьях.

Таким образом, в качестве основных биотопов установлены такие местообитания, как галереи в поселениях жуков-сверлил, древоточца пахучего, короedов-древесинников и натеки сока на стволах и поверхности пней. Дополнительные биотопы представлены трещинами коры с влажной трухой, выходящие перпендикулярно в поверхности галереи в коре, а также почва вокруг стволов и пней.

Комплексы насекомых, представленные спутниками личинок-ксилофагов, включают представителей основных трофических групп от сапрофагов до зоофагов.

Использование метода дифференцированного подхода к классификации биотопов в течение роста и развития личинок *Brachyopa* позволяет выявить их основные экологические предпочтения, обеспечивающие успешное развитие видов (таблица). Наличие экологических связей у отдельных видов журчалок с жуками-сверлилами, древоточцем и короedами-древесинниками позволяет выявить состав видов-индикаторов состояния лесных массивов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Багачанова А.К., 1990. Фауна и экология жух-журчалок (Diptera: Syrphidae) Якутии. Якутск: Изд-во Института биологии Якутской АССР. 162 с.
- Кривошеина М.Г., 2005. К биологии мух-журчалок рода *Brachyopa* (Diptera, Syrphidae) // Зоологический журнал. Т. 84. № 6. С. 681–698.
- Кривошеина Н.П., 1975. Формирование комплексов двукрылых насекомых в сапробиотических средах — натеках сока на стволах деревьев. Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. Т. 28 (131). С. 70–75.
- Кривошеина Н. П., 2004. Обзор видов рода *Brachyopa* (Diptera, Syrphidae) России с описанием новых видов из Таджикистана // Зоологический журнал. Т. 83. № 5. С. 597–603.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б. М., 1967. Определитель личинок двукрылых насекомых — обитателей древесины. М.: Наука. 367 с.
- Линдеман Г.В., 1990. Взаимоотношения насекомых-ксилофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. Автореф. ... докт. биол. наук. М.: Лаборатория лесоведения АН СССР. 50 с.
- Реймерс Р.Ф., Яблоков А.В., 1982. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука. 144 с.
- Старк В.Н., 1952. Короеды. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 31. М.—Л.: Издательство АН СССР. 461 с.
- Штакельберг А.А., Рухтер В.А., 1968. Материалы по фауне мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Кавказа. Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т. 52. Насекомые Кавказа. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 224–274.
- Goffe E.R., 1944. *Brachyopa scutellaris* Rob.-Desv., 1844 (Dipt., Syrphidae) in a cottage garden // Journal of the Society for British Entomology. V. 2. № 6. P. 225.
- Lundbeck W., 1916. Diptera Danica // Genera and species of flies hitherto found in Denmark. Lonchopteridae, Syrphidae. V. 5. Copenhagen. 603 p.
- Mutin V.A., 1998. New data on the genus *Brachyopa* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae) from Russian Far East // Far Eastern Entomologist. № 65. P. 1–9.
- Nielsen T.R., 1992. On the syrphid genera *Brachyopa* Meigen and *Hammerschmidtia* Schummel (Diptera) in Norway // Fauna norvegica. Ser. B. P. 39–43.
- Rotheray G., 1991. Larval stages of 17 rear and poorly known British honerflies (Diptera, Syrphidae) // Journal of Natural History. V. 25. P. 945–969.
- Rotheray G., 1994. A Colour guide to Hoverfly larvae // Dipterist's digest (1993). V. 9. P. 1–156.
- Rotheray G., 1996. The larvae of *Brachyopa scutellaris* Robineau-Desvoidy (Diptera, Syrphidae) with a key to and notes on the larvae of British *Brachyopa* species // Entomologist's Gasette. V. 47. P. 199–205.
- Rotheray G.E., Stuke J.-H., 1998. Third stage larvae of four species of saproxylic Syrphidae (Diptera), with a key to the larvae of British *Criorhina* species // Entomologist's Gasette. V. 49. P. 209–217.
- Rotheray G.E., Gilbert F., 1999. Phylogeny of palaeartic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 127. P. 1–112.
- Schmid U., Grossmann A., 1996. *Brachyopa insensilis* Collin, 1939 (Diptera, Syrphidae) am Schleimfluss der Weisstanne *Abies alba* Mill. // Volucella. V. 2. № 1/2. P. 98–100.
- Speight M.C.D., 2014. Species accounts of European Syrphidae (Diptera), Syrph the Net, the database of European Syrphidae, V. 788. Dublin: Syrph the Net publications. 321 p.
- Stuke J.-H., Schulz W., 2001. Bemerkenswerte Schwebfliegenbeobachtungen (Diptera: Syrphidae) aus Niedersachsen 4 // Brunnschweiger Naturkundliche Schriften. № 6. S. 333–346.
- Wolff D., 1996. *Brachyopa insensilis* Collin, 1939 (Diptera, Syrphidae) — ein Kulturfolger? // Volucella. V. 2. № 1/2. P. 93–97.

**BIOTOPIC RELATIONS OF FLOWER-FLY LARVAE OF THE GENUS
BRACHYOPA MEIGEN 1822 (DIPTERA, SYRPHIDAE)
AND OTHER XYLOBIONT INSECTS**

N. P. Krivosheina*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

**e-mail: dipteranina@rambler.ru*

Biotopic relations of the larvae of nine species of the flower fly genus *Brachyopa* Meigen 1822 with primary (aggressive) and ambrosia xylophagous insects, as well as with phloeophages are revealed. *Brachyopa* larvae feed mainly on fresh liquid sap accumulated on damaged tree trunks. The main and additional habitats for larval development are considered for the first time.

Keywords: main habitat, additional habitat, sapro-, phyto-, necrophages, predators, aggressive and ambrosia xylophages, wood-boring beetles, bark beetles, *Hylecoetus dermestoides*, *H. flabellicornis*, *Trypodendron lineatum*, *T. signatum*, *Cossus cossus*, *Brachyopa*, *Libnotes*, *Gnophomyia*, *Sylvicola cinctus*