

КСИЛОФИЛЬНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ (INSECTA, DIPTERA) ЛАЗОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА (РОССИЯ)

Н. П. Кривошеина*, М. Г. Кривошеина

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Россия

*e-mail: dipteranina@rambler.ru

Поступила: 20.03.2019. Исправлена: 15.07.2019. Принята к опубликованию: 19.07.2019.

В результате исследования двукрылых-ксилобионтов Лазовского государственного заповедника получены оригинальные данные по экологии 18 видов, 10 из которых регистрируются на данной территории впервые. Материал был получен сбором преимагинальных фаз с дальнейшим воспитанием личинок в лабораторных условиях и определением видов по вылетевшим имаго. Для сравнения использовали аналогичные данные по тем же видам двукрылых насекомых, встречающихся на территории Государственного природного заповедника «Хинганский», Государственного природного заповедника «Уссурийский», Государственного природного заповедника «Кедровая Падь» и Государственного заповедника «Большехехцирский». Тип питания личинок определяли по результатам наблюдения в природных и лабораторных условиях. Комплексы сопутствующих видов насекомых приведены на основе записей из полевых дневников. Для анализа приуроченности ксилобионтных двукрылых к различным породам деревьев на территории других заповедников использовали литературные данные и результаты собственных исследований. Установлено, что наибольшее число исследованных видов двукрылых встречается в *Populus suaveolens* и *Maackia amurensis*. Личинки изученных двукрылых являются спутниками ксилобионтных насекомых, заселяют ходы других насекомых и по типу питания представлены в основном сапронекрофагами. Изучение биологии ксилофильных двукрылых в комплексе с другими ксилофильными насекомыми в некоторых случаях позволяет выявить виды-биоиндикаторы повреждений древостоев первичными агрессивными ксилофагами. Впервые обсуждается возможность выявления ряда серьезных вредителей леса, таких как листовного сверлила *Hylecoetus dermestoides* (Coleoptera, Lymexylonidae), по присутствию сопутствующих им двукрылых насекомых *Libnotes longistigma* (Limoniidae), *Lenitovena pteropleuralis* (Tephritidae) и *Pseudoseioptera demonstrans* (Ulidiidae). Результаты данной работы могут служить основой для проведения дальнейших мероприятий по мониторингу биоразнообразия насекомых лесов Лазовского государственного заповедника, Государственного природного заповедника «Хинганский», Государственного природного заповедника «Уссурийский», Государственного природного заповедника «Кедровая Падь», Государственного заповедника «Большехехцирский» и лесов сопредельных стран.

Ключевые слова: биоиндикация, Дальний Восток России, дереворазрушающие насекомые, новые фаунистические находки, распределение мух по породам деревьев, сообщество

Введение

Ксилофильные сообщества в течение многих десятилетий привлекали внимание исследователей (Schimitschek, 1952, 1953; Beeson, 1961; Hickin, 1975; Мамаев, 1977). Процесс заселения стволов насекомыми определяется проникновением в них высоко агрессивных ксилофагов, способных развиваться в живых, временно ослабленных древесных стволах (Линдеман, 1993). Среди них известны жуки-сверлилы (Lymexylonidae), короеды (Ipinae), дровосеки (Cerambycidae): *Aeolestes sarta* (Solsky, 1871), чешуекрылые (Lepidoptera): *Cossus cossus* Linnaeus, 1758, древесница *Zeuzera pyrina* Linnaeus, 1761. Помимо ксилофагов, в сообществах ксилобионтов значительное место занимают их спутники: зоофаги, некрофаги, копрофаги, мицетофаги, сапродетритофаги и другие. Среди них наиболее активно исследовались хищники, име-

ющие определенное значение в уничтожении ксилофагов (Palm, 1959; Харитонов, 1972; Мамаев и др., 1977).

Существование и стабильность сообществ ксилобионтов не определяется лишь деятельностью ксилофагов и хищников. Комплекс видов, перерабатывающих различные гниющие вещества, не менее важен, особенно в таких замкнутых средах, как древесный ствол (Krivosheina, 2016; Кривошеина, 2016). Двукрылые-ксилобионты представлены несколькими экологическими группами, формирующимися в зависимости от их образа жизни (среды обитания, поведения и трофических связей). Это обитатели коры, древесных дупел, натеков сока и пронизанной мицелием грибов разлагающейся древесины. Ксилофильные двукрылые, личинки которых развиваются в древесных субстратах, известны для более чем 40 се-

мейств отряда Diptera (Кривошеина, Мамаев, 1967; Ulyshen, 2018).

Исследование ксилобионтных двукрылых имеет чрезвычайно важное значение, так как помогает установить перечень деревьев, в которых развиваются личинки (Speight, 2014; Krivosheina, 2016). Некоторые ксилобионтные виды, например, *Xylomya czekanovskii* Pleske, 1925, были включены в Красные книги отдельных регионов, например, Ленинградской области (Красная книга Ленинградской области, 2018). Это произошло в связи с резким уменьшением численности вида в результате сокращения площадей естественных осиновых рощ и вывозом погибших деревьев и отмирающих стволов. Неоднократно обсуждался вопрос об оставлении порубочных остатков в лесах и парках для сохранения биоразнообразия ксилофильных насекомых (Speight, 2003; Lukin, 2011).

К настоящему времени накоплены данные по биологии различных видов двукрылых насекомых, в том числе ксилобионтных, которые опубликованы как в виде отдельных статей, отражающих результаты оригинальных исследований (Oboňa & Starý, 2013; Oboňa & Dominiak, 2014; Galinskaya & Ovtshinnikova, 2014; Krivosheina, 2019), так и крупных сводок (Кривошеина, Мамаев, 1967). Многие из них являются обобщением литературных данных (Ferrar, 1987; Speight, 2014; Wolton & Luff, 2016; Ulyshen, 2018). Основное внимание в этих работах уделено аутоэкологии ксилобионтов. Одно из последних комплексных исследований экологии ксилобионтных двукрылых насекомых на ООПТ России проведено в Государственном заповеднике «Кивач» (Карелия). Оно было основано на сборе имагинальных стадий, пойманных в ловушки на осине (Polevoi et al., 2018).

В литературе практически отсутствуют работы на основе сбора личиночных форм, в которых рассматриваются экологические связи двукрылых насекомых с ксилобионтами других отрядов Insecta. Такие связи определяют возможность или невозможность существования и реализации жизненного цикла двукрылых в конкретном биотопе. Данные исследования начаты в настоящее время (Кривошеина, Кривошеина, 2011; Krivosheina, 2018). Их основной целью явилось установление связей личинок двукрылых насекомых с личинками первичных вредителей древо-

стоев (Coleoptera и Lepidoptera). В настоящее время такие исследования не имеют аналогов в мировой литературе.

Опубликованы сведения о развитии отдельных видов двукрылых на территории Лазовского заповедника. Известны данные по биологии хищных личинок *Dialineura lehri* Zaitzev, 1977 и *Pandivirilia sappoensis* (Matsumura, 1916) (Therevidae), обитающих в древесной трухе в дуплах *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., в которых находились личинки жуков-пыльцеедов Alleculidae (Krivosheina & Krivosheina, 2017).

Изучен образ жизни личинок-флеофагов *Temnostoma nitobei* Matsumura, 1916 (Syrphidae) (Кривошеина, 2003). Установлены связи личинок мух-пестрокрылок с древесными субстратами. Так, личинки *Erectovena amurensis* (Portschinsky, 1891) (Tephritidae) встречаются в зоне коры *Maackia amurensis* Rupr., *Populus suaveolens* Fisch. ex Loudon, *Quercus mongolica* и *Juglans mandshurica* Maxim. (Кривошеина, 1982).

В последней сводке по насекомым Лазовского заповедника приводится список более чем 1000 видов двукрылых насекомых (Стороженко, 2009). Однако в ней были пропущены некоторые ксилобионтные виды, данные по которым были опубликованы ранее, например, *Pseudotephritis millepunctata* (Hennig, 1939) и *Pseudotephritis ussuriica* (Кривошеина, Кривошеина, 1997).

Целью настоящего исследования было уточнить видовой состав двукрылых-ксилобионтов на территории Лазовского заповедника на основе обширных материалов по личинкам, исследовать их биологию, установить биотопические связи с другими видами ксилобионтов и сравнить их с имеющимися в нашем распоряжении материалами по другим заповедникам Дальнего Востока (Хинганский, Большехехцирский, Уссурийский и Кедровая Падь).

Материал и методы

В течение 1964–1985 гг. в лесных районах Дальнего Востока, в зоне хвойно-широколиственных лесов, в том числе на территории Лазовского заповедника с мая по сентябрь 1979 г. в 8 км западнее от с. Сокольчи, на кордоне Корпадь (43.2641°N, 134.1318°E), проводились сборы личинок двукрылых-ксилобионтов (рис. 1).

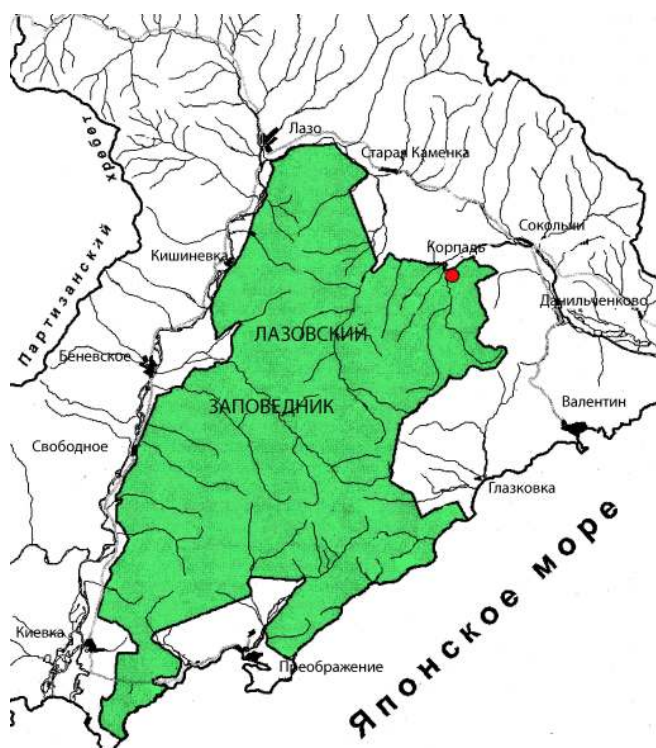


Рис. 1. Карта Лазовского государственного заповедника с обозначением места сбора двукрылых.

Fig. 1. The map of Lazovsky State Nature Reserve with indication of site (red dot) for Diptera sampling.

Лазовский государственный заповедник является вторым по величине на территории Приморья и сохраняет природные комплексы и объекты уникальных лиановых кедрово-широколиственных лесов южного Сихотэ-Алиня. Лазовский заповедник расположен на восточном склоне Сихотэ-Алиня в междуречье рек Киевка и Черная (рис. 1). Его юго-восточная граница – побережье Японского моря. Территория представляет собой типичную среднегорную местность с закругленными или конусовидными вершинами сопков. На территории преобладает лесной тип растительности, представленной кедрово-широколиственными и дубовыми лесами. В Лазовском заповеднике древесный полог широколиственных лесов включает ясень маньчжурский *Fraxinus mandshurica* Rupr., клен мелколистный *Acer pictum* Thunb. и ильм японский *Ulmus davidiana* var. *japonica* (Rehder) Nakai со значительными вкраплениями ореха маньчжурского *Juglans mandshurica*, бархата амурского *Phellodendron amurense* Rupr., тополя Максимовича *Populus suaveolens*, маакии амурской *Maackia amurensis* и других. Хвойные представлены кедром корейским *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. и пихтой белокорой *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim. (Стороженко, 2009).

При сборе материала по ксилобионтным двукрылым основное внимание уделялось не имаги-

нальным, а личиночным формам. Это определялось данными предварительных исследований, в результате которых было выявлено резкое различие в получении сведений по составу и численности видов при сборах имаго (кошение, сборы на субстрате, ловушки) и личинок (сборы непосредственно из древесных стволов). В итоге виды, казавшиеся редкими или отсутствующими в первом случае, оказывались массовыми при втором способе сбора. Такое явление отмечено, например, для львинок *Maackiana laminiformis* Krivosheina, 1973 и ряда других видов.

Материалы по личинкам были получены при исследовании ослабленных и отмирающих или упавших стволов деревьев различных видов. Методика сбора таких материалов опубликована ранее (Кривошеина, Мамаев, 1967; Мамаев и др., 1977). Проводилось обследование территории для выявления поврежденных деревьев. Далее последовательно по секторам вскрывались отдельные участки стволов каждого дерева: зона коры, заболони и более глубоких слоев древесины. Личинок раскладывали по видам в отдельные боксы и приносили в лабораторию. Тип питания личинок определяли по результатам собственных наблюдений в природе и в лабораторных условиях. Данные по экологии видов (описание биотопа, вид дерева, расположение личинок в стволе, сопутствующие виды, сроки развития и др.) взяты из записей полевых дневников. Часть личинок после ошпаривания кипятком фиксировали в 70% спирте, а часть помещали в боксы с древесным субстратом в лабораторию до выведения имаго. В зимнее время боксы хранили в холодильнике при температуре +5°C. Для выведенных личинок – куколок – имаго сохраняли сквозную нумерацию. Определение проводили по вылетевшим имаго (Лер, 1999–2006) и по личинкам (Кривошеина, Мамаев, 1967; Мамаев и др., 1977; Кривошеина, Кривошеина, 2011, 2015).

В основу исследования положены собственные сборы авторов, полученные во время работы в комплексных энтомологических экспедициях ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН в Лазовский государственный заповедник (Приморский край, кордон Корпадь, 43.2641°N, 134.1318°E), Государственный природный заповедник «Уссурийский» (Приморский край, Каменушка, 43.6342°N, 132.2221°E), Государственный заповедник «Большехехцирский» (Хабаровский край, Бычиха, 48.2987°N, 134.8309°E), Государственный природный заповедник «Хинганский» (Амурская область, Кундур, 49.0671°N,

130.5237°E) и Государственный природный заповедник «Кедровая Падь» (Приморский край, станция Приморская, 43.0967°N, 131.5599°E). Личиночные и имагинальные материалы хранятся в ИПЭЭ РАН, имагинальные материалы частично – в Зоологическом музее МГУ (Москва) и Зоологическом Институте РАН (Санкт-Петербург). В данную работу включены виды, впервые обнаруженные нами в Лазовском заповеднике. Список дополнен некоторыми ранее зарегистрированными на территории Лазовского заповедника видами, образ жизни личинок которых был недостаточно изучен.

Латинские названия и систематическое положение видов насекомых приводятся в соответствии с международными базами данных Systema Dipteriorum (2019) и Fauna Europaea (de Jong et al., 2014), растений – The Plant List (2013).

Результаты

В результате исследований двукрылых-ксилобионтов были получены новые сведения по 18 видам двукрылых насекомых, 10 из которых регистрируются на территории Лазовского заповедника впервые. В список включены три вида: *Xylomya czezanovskii*, *X. moiwana* (Matsumura, 1916) (Xylomyidae) и *Rainieria latifrons* (Loew, 1870) (Micropezidae), которые были указаны в сводке по насекомым Лазовского заповедника (Стороженко, 2009) без сведений по экологии, и некоторые виды, для которых приведены новые данные по условиям обитания личинок.

Семейство Limoniidae

***Libnotes longistigma* Alexander, 1921.**

Материал. Лазовский заповедник, Корпадь: 10 личинок, 6 самцов, 2 самки, 13–18.06.1979. Личинки собраны под корой *Populus suaveolens* и *Maackia amurensis*.

Распространение. Вид описан с о-ва Тайвань, найден на о-ве Хонсю. На территории России зарегистрирован в Иркутской, Амурской областях (Хинганский заповедник), в Хабаровском (Большехехцирский заповедник) и Приморском краях (Уссурийский и Лазовский заповедники), на о-ве Кунашир (Кривошеина, Кривошеина, 2011).

Биология. Личинки – флеофаги. В Лазовском заповеднике личинки обитали под корой *Populus suaveolens* и *Maackia amurensis*. В лежащем на земле стволе тополя личинки *Libnotes longistigma* обитали в поселениях жуков-сверлил *Hylecoetus dermestoides* (Linnaeus, 1761) (Lymexylonidae),

встречаясь в их ходах и непосредственно в слоях пропитанного соком луба. Среди частично переработанных лубяных волокон, пропитанных студенистыми скоплениями, преобладали личинки *Neopachygaster stackelbergi* Krivosheina, 1973 (Stratiomyidae). Второе местообитание представляло собой усыхающий стоящий ствол *Maackia amurensis*, заселенный личинками жуков-дровосеков с влажным на всем протяжении светлым или буроватым лубом, насыщенным соком. Личинки *Libnotes longistigma* концентрировались в толще влажного бурого луба, где им сопутствовали личинки-сапронекрофаги *Xylomya moiwana* и *Maackiana laminiformis* Krivosheina, 1973. Во влажном лубе встречались также личинки-сапроксилофаги жуков-блестянок (Nitidulidae, *Glischrochilus* Reitter, 1873) и хищные личинки жуков семейств Staphylinidae и Histeridae (Кривошеина, Кривошеина, 2011).

Семейство Xylomyidae

***Solva semota* Krivosheina, 1972 (рис. 2).**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 1 личинка, 2 пупария, 5 самцов. Личинки и пупарии собраны 23.08.1979 под корой *Populus suaveolens*.

Распространение. Вид был описан из Южного Приморья с территории Уссурийского заповедника (Кривошеина, 1972). Позднее был обнаружен также на территории Кедровой Пади (Кривошеина, 2016). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.



Рис. 2. *Solva semota* Krivosheina, 1972 (Xylomyidae), имаго, вид сбоку.

Fig. 2. *Solva semota* Krivosheina, 1972 (Xylomyidae), imago, lateral view.

Биология. Личинки – сапрoneкpофаги. В Лазовском заповеднике личинки обнаружены в расщепе под корой *Populus suaveolens*, где они обитали на границе поврежденной и живой ткани луба. В Уссурийском заповеднике личинки развивались под корой *Fraxinus mandshurica*, в заповеднике «Кедровая Падь» – в *Salix arbutifolia* Pall., где они обитали совместно с *Solva harmandi* Ségué, 1956. В толщу древесины личинки проникают по ходам короедов-древесинников, предпочитая ходы, расположенные в заболони.

***Xylomya czekanovskii* Pleske, 1925.**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 5 личинок, 3 самца, личинки собраны 13.06.1979 под корой *Populus suaveolens*; там же, 3 личинки, 3 самца, 2 самки, личинки собраны 15.07.1979 под корой *Juglans mandshurica*.

Распространение. Транспалеарктический вид, широко распространенный на территории России, но более обычен в европейской части страны. Вид неоднократно регистрировался на территории Тувы, Бурятии, Амурской области и Хабаровского края. В Южном Приморье вид известен из заповедников «Уссурийский», «Лазовский», «Кедровая Падь» (Кривошеина, 1999), отмечен также на острове Кунашир (Серноводск).

Биология. Личинки – сапрoneкpофаги. В Лазовском заповеднике личинки собраны из лежащих на земле стволов *Populus suaveolens* и *Juglans mandshurica*, где они обитали совместно с личинками-сапрoneкpофагами *Neopachygaster stackelbergi* Krivosheina, 1973 (Stratiomyidae). По нашим материалам, вид на территории европейской части России, Амурской области (Хинганский заповедник) и Хабаровского края (Большехехцирский заповедник) обитает преимущественно под корой *Populus tremula* L., в Южном Приморье (заповедник «Кедровая Падь») – под корой *Populus suaveolens*, *Phellodendron amurense*, *Salix arbutifolia* и *Alnus hirsuta* (Spach) Rupr., в Уссурийском заповеднике – под корой *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Populus tremula* и *Juglans mandshurica*.

***Xylomya moiwana* (Matsumura, 1915) (= *ussuriensis* (Pleske, 1925)).**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 2 личинки, 4 самца, 18.06.1979. Личинки собраны под корой лежащих на земле стволов *Maackia amurensis*.

Распространение. Вид был описан из Японии (о. Хоккайдо). Под названием *Solva ussuriensis* Pleske, 1925 был повторно описан из окрестностей Владивостока, и многие литературные данные по распространению относятся к этому виду. В России, помимо Приморского края (Уссурийский, Лазовский заповедники), известен из Амурской области, Хабаровского края, с о-ва Кунашир, а также из Японии (о-в Хонсю) и Северо-Восточного Китая (Мамаев и др., 1977; Кривошеина, 1999; Krivosheina, 2016).

Биология. Личинки – сапрoneкpофаги. В Лазовском заповеднике личинки преобладали под корой усыхающего стоящего ствола *Maackia amurensis*, произрастающей на небольшом возвышении в смешанном лесу вблизи пойменного тополевого. Личинки преобладали в комлевой части ствола, где обитали совместно с личинками-флеофагами *Libnotes longistigma* Alexander, 1921 (Limoniidae) и предпочитали разлагающиеся лубяные волокна. Прилежащая часть коры была заселена личинками жуков *Glischrochilus* sp. (Nitidulidae), в качестве типа питания которых рассматривается сапроксилофагия с элементами некрофагии. Здесь же развивались личинки-сапромикофаги семейства Cuscujidae, личинки-хищники *Hololeptha* Paykull, 1811 (Histeridae) и *Quedius* Stephens, 1829 (Staphylinidae). Спутниками всего комплекса являются также хищные личинки двукрылых *Phaonia* sp. (Muscidae). В Амурской области (Хинганский заповедник) личинки были обнаружены под корой *Maackia amurensis*, *Phellodendron amurense*, в Хабаровском крае (Большехехцирский заповедник) и Приморском крае (Уссурийский заповедник) – под корой *Maackia amurensis*.

Семейство Stratiomyidae

***Maackiana laminiformis* Krivosheina, 1973 (рис. 3).**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 6 личинок, 10 самцов, 5 самок, 27.07.1979. Личинки собраны под корой *Maackia amurensis*.

Распространение. Вид первоначально был найден в Уссурийском заповеднике (Кривошеина, 1973). Позднее личинки неоднократно собирались нами на территории Амурской области (Кундур, Хинганский заповедник) и Хабаровского края (Бычиха, Большехехцирский заповедник). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.



Рис. 3. *Maackiana laminiformis* Krivosheina, 1973 (Stratiomyidae), общий вид дорсолатерально.

Fig. 3. *Maackiana laminiformis* Krivosheina, 1973 (Stratiomyidae), imago dorsolateral view.

Биология. Личинки, по нашим данным, сапронекрофаги. В лабораторных условиях личинки *M. laminiformis* питались мертвыми личинками других насекомых. На территории Уссурийского, Хинганского и Большехехцирского заповедников они обитают под корой лежащих на земле или нависающих стволов *Maackia amurensis*.

На территории Лазовского заповедника вид оказался обычным. Он в массе выводился из срубленных или вывороченных стволов *Maackia amurensis*, образующих свалку по границе с полями бахчевых культур. На стволах имелись как частично отмершие, так и свежие участки коры. Личинки предпочитали периферийные участки со свежим лубом, где их спутниками были личинки-флеофаги *Lenitovena pteropleuralis* (Hendel, 1927) (Tephritidae). Личинки двух видов двукрылых образовали скопления, которые чередовались с такими же концентрациями личинок жуков *Elacatis kraatzi* Reitter, 1879 (Othniidae).

***Cechorismenus flavicornis* Kertész, 1916.**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 3 личинки, 2 самца, 2 самки. Личинки собраны 20.07.1979 под корой *Maackia amurensis* и 15.08.1979 под корой *Tilia amurensis* Rupr.

Распространение. Вид описан с о-ва Тайвань и характерен для Ориентального региона. В России найден в Уссурийском заповеднике (Кривошеина, 1973). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.

Биология. На территории Уссурийского заповедника личинки развивались под корой

Phellodendron amurense и *Ulmus davidiana* var. *japonica* и были наиболее обычны во влажных разлагающихся волокнах лежащих на земле стволов.

На территории Лазовского заповедника личинки обитали под корой *Maackia amurensis*, где располагались вдоль ствола на участках с бурым лубом по границе со свежим лубом. Их спутниками были личинки-флеофаги *Lenitovena pteropleuralis* и личинки *Elacatis kraatzi*. Личинки этих видов насекомых встречались вдоль всего ствола вблизи свежего луба небольшими скоплениями, последовательно сменяя друг друга. За гнездами личинок *Lenitovena pteropleuralis* следовали личинки *Elacatis kraatzi*, а ниже их – *Cechorismenus flavicornis*. В промежутках между гнездами личинки встречались вместе. Вблизи их гнезд концентрировались хищные личинки жуков Histeridae, двукрылых Xylophagidae и Muscidae (*Phaonia* sp.). Личинки *Cechorismenus flavicornis* являются обычными обитателями сообществ зоны коры. По типу питания они, скорее всего, сапронекрофаги.

***Neopachygaster stackelbergi* Krivosheina, 1973.**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 4 личинки, 5 пупариев, 4 самца, 5 самок. Личинки собраны 18.06.1979 и 22.06.1979 под корой *Maackia amurensis*, 20.06.1979 – под корой *Phellodendron amurense* и 13.06.1979 – под корой *Populus suaveolens*.

Распространение. Вид описан по материалам из Южного Приморья (Уссурийский заповедник) и о-ва Кунашир, где имаго были выведены из стволов *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Populus suaveolens*, *Phellodendron amurense* и *Ph. sachalinense* (F.Schmidt) Sarg. (Кривошеина, 1973). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.

Биология. По нашим данным, личинки – сапронекрофаги. На территории Лазовского заповедника личинки, помимо *Populus suaveolens* и *Phellodendron amurense*, были найдены также под корой *Maackia amurensis*. Исследовались ветровальные, лежащие на земле стволы *Populus suaveolens*, луб которых находился на различных стадиях разложения и был местами светлый, бежевый, а местами черноватый. Вдоль трещин коры присутствовали влажные слизистые натёки. Личинки в процессе развития предпочитали участки, обильно смачиваемые соком. Взрослые личинки *Neopachygaster stackelbergi* концентрировались на участках с темным лубом. Их спутниками под корой были личинки-сапронекрофаги *Xylomya czekanovskii*, *Solva semota* (Xylomyidae),

а также хищные личинки *Xylophagus* sp. (Xylophagidae) и *Phaonia* sp. (Muscidae). В сходном комплексе двукрылых личинки найдены также в стоящих усыхающих стволах *Maackia amurensis*, расположенных в смешанном лесу, прилегающем к пойменным тополевам, и в *Phellodendron amurense*, находившемся на дне оврага вблизи дубравы. На территории Уссурийского заповедника личинки были зарегистрированы под корой *Fraxinus mandshurica*, *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Salix arbutifolia*, *Phellodendron amurense*, *Populus suaveolens*.

***Wallacea nigrotibialis* Pleske, 1930.**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 10 личинок, 18 самцов, 6 самок. Личинки собраны под корой *Maackia amurensis* (20.07.1979), *Juglans mandshurica* (11.08.1979), *Tilia amurensis* (25.08.1979).

Распространение. Вид был описан из Южного Приморья из района Тигровой, отмечен в Уссурийском заповеднике и на о-ве Кунашир (Мамаев и др., 1977). По нашим данным, обычен на территории Амурской области (Хинганский заповедник) и Хабаровского края (Большехехцирский заповедник). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.

Биология. Личинки предпочитают влажные лубяные волокна лежащих на земле стволов, по типу питания являются сапронекрофагами. В Лазовском заповеднике личинки зарегистрированы под корой *Maackia amurensis*, *Juglans mandshurica* и *Tilia amurensis*. В других регионах наиболее характерным местом их развития были *Maackia amurensis* (Хабаровский край, Большехехцирский заповедник), *Phellodendron amurense* и *Maackia amurensis* (Амурская область, Хинганский заповедник). В Приморском крае (Уссурийский заповедник) развитие вида было отмечено в *Phellodendron amurense*, *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Salix arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Tilia amurensis*, *Maackia amurensis* и *Juglans mandshurica*.

Семейство Xylophagidae

***Xylophagus admirandus* Krivosheina et Mamaev, 1972 (рис. 4).**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 10 личинок, 6 самцов, 18 самок. Личинки собраны 01.06.1979 под корой *Acer pictum*, 16.06.1979 и 06.07.1979 – под корой *Maackia amurensis*, 22.06.1979 – под корой *Alnus hirsuta*, 29.06.1979 и 03.07.1979 – под корой *Juglans mandshurica*.



Рис. 4. *Xylophagus admirandus* Krivosheina et Mamaev, 1972 (Xylophagidae), имаго, вид сбоку.

Fig. 4. *Xylophagus admirandus* Krivosheina et Mamaev, 1972 (Xylophagidae), imago, lateral view.

Распространение. Вид отмечен в Бурятии, Амурской области (Хинганский заповедник), Хабаровском крае (Большехехцирский заповедник) и Южном Приморье (заповедники «Уссурийский», «Лазовский», «Кедровая Падь») (Кривошеина, Кривошеина, 2000).

Биология. В Лазовском заповеднике личинки обитают под корой листопадных видов, преимущественно эндемичных для Дальнего Востока и Южного Приморья, *Phellodendron amurense*, *Prunus maackii* Rupr. (Мамаев и др., 1977), а также под корой *Acer pictum*, *Maackia amurensis*, *Alnus hirsuta* и *Juglans mandshurica*. Личинки – хищники. По трофическим связям они не специализированы в отношении определенного круга жертв. Но связи с конкретными группами насекомых проявляются в зависимости от заселяемых пород. Так, в заболони *Maackia amurensis* личинки *Xylophagus admirandus* питаются личинками своеобразных реликтовых двукрылых *Pergratospes holoptica* Krivosheina & Mamaev, 1970 (Cramptonomyiidae); в *Prunus maackii* личинки нападают на личинок комаров-долгоножек *Tanyptera nigricornis* (Meigen, 1818) и *T. parva* (Portschinsky, 1887), в ходах которых они обитают. В Хинганском заповеднике личинки были найдены в *Maackia amurensis*, *Quercus mongolica*, *Phellodendron amurense*, *Populus tremula*. В Большехехцирском заповеднике личинки развивались в *Populus tremula*, *Betula mandshurica* (Regel) Nakai, *Alnus* sp., *Tilia amurensis*, *Maackia amurensis*, *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Fraxinus mandshurica*, в Уссурийском заповеднике – в *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Juglans mandshurica*, *Prunus maackii*, *Maackia*

amurensis, в заповеднике «Кедровая Падь» – в *Salix arbutifolia* и *Phellodendron amurense*.

Семейство Syrphidae

***Temnostoma sibiricum* Portschinsky, 1887.**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 6 личинок, 6 самцов, 5 самок. Личинки собраны 17.06.1979 в бескорой древесине *Tilia amurensis*.

Распространение. Вид обычен на территории России в Амурской области (Хинганский заповедник), на юге Хабаровского края (Большехехцирский заповедник), на юге Приморского края (Уссурийский и Лазовский заповедники), на о-ве Сахалин (Кривошеина, 2004).

Биология. Личинки – амброзиевые ксиломицетофаги. На территории Лазовского заповедника личинки и пупарии были обнаружены в светлой влажной древесине лежащих на земле колод *Tilia amurensis* в листопадном лесу из *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Populus suaveolens*, *Phellodendron amurense* и *Maackia amurensis*.

Наиболее обычным вид оказался в сборах из Амурской области (Хинганский заповедник) из древесины *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Tilia amurensis*, *Alnus* sp., *Fraxinus mandshurica*, *Betula mandshurica* и *Populus tremula*. Установлено также развитие личинок в Уссурийском заповеднике в древесине *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Tilia amurensis*, *Betula mandshurica*. Личинки развиваются в бескорых колодах или в обрубках стволов, иногда покрытых мхом, в светлой влажной и рыхлой древесине. Возможно, поэтому мы находили их преимущественно в стволах деревьев, лежащих в различных понижениях или в прибрежной зоне ручьев и рек.

Семейство Ulidiidae

***Pseudotephritis millepunctata* (Hennig, 1939).**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 4 личинки, 2 самца, 2 самки. Личинки собраны 17.06.1979–27.06.1979 под корой *Quercus mongolica* и 03.07.1979 – под корой *Alnus hirsuta*.

Распространение. Вид на территории России был найден в Амурской области и в Приморском крае (Уссурийский и Лазовский заповедники) (Кривошеина, Кривошеина, 1997).

Биология. Тип питания личинки не установлен. Личинки – обычные обитатели ослабленных и отмирающих листопадных деревьев (*Alnus hirsuta*, *Quercus* sp.). В Лазовском заповеднике личинки были собраны под корой лежа-

щих стволов *Quercus mongolica*, сваленных по периферии поля, где они были сосредоточены среди влажных, пропитанных соком лубяных волокон. В Хинганском и Уссурийском заповедниках личинки *Pseudotephritis millepunctata* были также найдены в *Quercus mongolica*.

***Pseudotephritis ussurica* Krivosheina et Krivosheina, 1997.**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 2 личинки, 4 самца, 3 самки. Личинки собраны 26.06.1979–28.06.1979, 16.08.1979 и 01.09.1979 в *Quercus mongolica*.

Распространение. Вид был описан по материалам из Южного Приморья (Лазовский заповедник, Соколычи) и Амурской области (Климоуцы) (Кривошеина, Кривошеина, 1997).

Биология. Личинки характерны для листопадных пород, где обитают в зоне коры ослабленных и отмирающих стволов. В Лазовском заповеднике личинки были собраны на вырубке в лубяных волокнах лежащих на земле дубовых веток. Личинки – обычные спутники личинок-флеофагов. Их можно рассматривать как сапронекрофагов. Обычно многие сапрофаги на заключительной стадии развития являются некрофагами и питаются трупами личинок. Такой факт относительно данного вида может подтверждаться нахождением личинок в Амурской области (Климоуцы, 40 км западнее Свободного) под корой дуба на мертвой личинке жука *Plagionotus* Mulsant, 1842 (Cerambycidae) (Кривошеина, Кривошеина, 1997).

***Pseudoseioptera demonstrans* (Hennig, 1941) (=ingrica Stackelberg, 1955).**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 10 личинок, 11 самцов, 8 самок. Личинки собраны 13.06.1979 и 18.06.1979 под корой *Populus suaveolens*.

Распространение. Вид зарегистрирован на северо-западе европейской части России (Кривошеина, Ковалев, 1972), распространен в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, а также на северо-востоке Китая. В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.

Биология. Личинки – типичные сапронекрофаги. Вид – обычный обитатель подкоровой зоны отмирающих стволов с частично переработанным личинками-флеофагами лубом.

На территории Лазовского заповедника личинки были собраны в упавшем стволе *Populus suaveolens*, лежащем на гальке в сухом русле ру-

чья. Луб в верхней части ствола был переработан до состояния черной трухи, а на боковых сторонах ствола луб был светлым, розоватым. И в нем находились ходы жуков-сверлил *Hylecoetus dermestoides* (Lymexylonidae). Здесь же на наиболее сокоточивых участках обитали личинки *Hammerschmidtia* sp. младших возрастов. Гнезда личинок *Pseudoseioptera demonstrans* концентрировались ближе к вершине ствола вокруг трещин коры на участках со светлым лубом. За ними охотились хищные личинки *Phaonia canescens* Stein, 1916 (Muscidae).

В Хабаровском крае (Большехехцирский заповедник) личинки были найдены нами под корой *Quercus mongolica* и *Populus tremula*. В Приморском крае (Уссурийский заповедник) личинки были обнаружены в зоне коры *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Juglans mandshurica*, *Populus tremula* и *Populus suaveolens*.

Семейство Micropezidae

***Rainieria latifrons* (Loew, 1870).**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 4 личинки, 2 puparia, 4 самца. Личинки собраны 23.06.1979, 14.07.1979 и 26.07.1979 в древесине *Betula mandshurica*.

Распространение. Вид известен из южных районов Европы. В России нами зарегистрирован в Ленинградской, Калужской, Амурской областях, Краснодарском, Хабаровском краях, Южном Приморье (заповедники «Уссурийский», «Лазовский», «Кедровая Падь»), на Сахалине и о-ве Кунашир, известен из Японии (Krivosheina & Krivosheina, 1996).

Биология. Личинки по типу питания являются сапрoneкрофагами. Личинки обитают в светлой пораженной грибами рыхлой древесине листопадных деревьев: *Betula mandshurica*, *Quercus mongolica*, *Populus tremula*, *Tilia amurensis* и *Salix arbutifolia* (Krivosheina & Krivosheina, 1996).

В Лазовском заповеднике puparia *Rainieria latifrons* были обнаружены в белой влажной гнилой древесине лежащего на земле ствола *Betula mandshurica*.

В Амурской области (Хинганский заповедник) личинки были обнаружены в *Quercus mongolica*, *Phellodendron amurense*, *Maackia amurensis*, *Tilia amurensis*, *Betula mandshurica*. В Хабаровском крае (Большехехцирский заповедник) личинки были найдены в *Maackia amurensis*, *Betula mandshurica* и *Tilia amurensis*. В Приморском крае (Уссурийский заповедник) личинки зарегистрированы нами в *Populus*

tremula, а в заповеднике «Кедровая Падь» – в *Salix arbutifolia* и *Populus tremula*.

Семейство Milichiidae

***Milichiella argyrogaster* (Perris, 1876).**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 3 личинки, 2 puparia, 2 самца, 2 самки. Личинки собраны 26.06.1979, 27.06.1979 и 20.07.1979 в *Phellodendron amurense*, *Maackia amurensis* и *Quercus mongolica*.

Распространение. Вид известен из средней полосы Западной Европы, из стран Южной Европы, с северо-запада европейской части России и Южного Приморья, а также из Японии (о-в Хоккайдо) (Лер, 2004). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.

Биология. Личинки относятся к сапрoneкрофагам, питающимся гниющими материалами растительного и животного происхождения, хотя некоторые авторы считают их сапрофагами (Ferrar, 1987). На территории Европы личинки были зарегистрированы в поврежденной насекомыми древесине липы *Tilia* sp. (Hennig, 1937).

В Лазовском заповеднике личинки *Milichiella argyrogaster* обитали в надломленном стволе *Maackia amurensis*, расположенном на свалке на краю поля, вдоль полосы со свежим лубом. Личинки данного вида встречались в сообществе с личинками сапрoneкрофагами *Maackiana laminiformis* (Stratiomyidae), флеофагами рода *Lenitovena* Ito, 1984 (Tephritidae) и личинками жуков *Elacatis kraatzi* (Othniidae). Под корой *Quercus mongolica* личинки обитали совместно с личинками *Pseudotephritis ussurica*.

Семейство Strongylophthalmyiidae

***Strongylophthalmyia stackelbergi* Krivosheina, 1981.**

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 4 личинки, 2 puparia, 3 самца, 1 самка. Личинки собраны 22.06.1979, 06.07.1979 и 20.07.1979 под корой *Quercus mongolica*, *Acer pictum* и *Maackia amurensis*.

Распространение. Вид описан из Сахалинской области (о-в Кунашир) и Приморского края (Уссурийский заповедник) (Кривошеина, 1981). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.

Биология. На территории Лазовского заповедника личинки были обнаружены под корой трех видов деревьев: *Quercus mongolica*, *Acer pictum* и *Maackia amurensis*. Их стволы были сконцентрированы на свалке древесины по периферии поля. Ствол *Maackia amurensis* был заселен преимуще-

ственно личинками, сосредоточенными вблизи продольной полосы коры со свежим лубом, где они обитали на границе луба и заболони. Их тип питания не изучен, но скорее всего личинки – сапронекрофаги. Кроме того, здесь же были найдены личинки-сапронекрофаги лвынок *Maackiana laminiformis* (Stratiomyidae), личинки-флеофаги пестрокрылок *Lenitovena* Ito, 1984 (Tephritidae), мелкие личинки Limoniidae и личинки жуков *Elacatis kraatzi* (Othniidae). Имаго последнего вида питаются соком на поврежденных стволах и пнях (Лер, 1992).

Влежащих на земле стволах *Quercus mongolica* и *Acer pictum* личинки *Strongylophthalmyia stackelbergi* были сосредоточены на участках заболони под влажной черноватой корой, пронизанной местами пленкой мицелия и заселенной личинками *Mesosa myops* Dalman, 1817 (Cerambycidae). Личинки рассматриваемого вида обитают во влажных лубяных волокнах, но наиболее активными были в ходах усачей, где питались остатками мертвых личинок.

В Уссурийском заповеднике личинки были найдены под корой *Ulmus davidiana* var. *japonica* (Кривошеина, 1981).

Семейство Tephritidae

Личинки Tephritidae – характерные представители фитофагов, питающихся живыми растительными тканями, отдают предпочтение представителям семейства Compositae. Личинки поражают стебли, корни и соцветия растений, а также плоды многих, особенно тропических, культур. Среди них широко известен целый ряд карантинных видов (Hardy, 1974; Ferrar, 1987). Связи с древесными субстратами у видов рода *Lenitovena* Ito, 1984 были установлены сравнительно недавно (Кривошеина, 1982).

Lenitovena pteropleuralis (Hendel, 1927).

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 3 личинки, 2 пупария, 5 самцов. Личинки собраны 13.06.1979 в стволе *Populus suaveolens*.

Распространение. Вид распространен в Хабаровском крае, Южном Приморье, на Сахалине и Кунашире, известен из Японии, Кореи и Китая (Лер, 2004). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.

Биология. Личинки – флеофаги, активно разлагающие лубяные волокна (Кривошеина, 1982). В Лазовском заповеднике личинки обитали в нависающем над землей стволе *Populus suaveolens* в прибрежной зоне сухого ручья в долинном лесу с

преобладанием ветровальных тополей. Ствол был заселен *Hylecoetus dermestoides* (Lymexylonidae), в ходах которых встречались личинки *Libnotes longistigma* Alexander, 1921 (Limoniidae). Личинки пестрокрылок располагались гнездами или рассеянно в лубе по всему стволу, отдельные участки которого были пропитаны вытекающим соком. При этом молодые личинки пестрокрылок предпочитали свежий сокоточивый луб, а взрослые личинки концентрировались в черноватой трухе в трещинах коры.

В Большехецирском заповеднике личинки были найдены в *Maackia amurensis*, в Уссурийском заповеднике – в *Fraxinus mandshurica*.

Lenitovena trigona (Matsumura, 1905).

Материал. Лазовский заповедник, кордон Корпадь: 8 личинок, 6 самцов, 5 самок. Личинки собраны 13.06.1979 в стволах *Populus suaveolens*, 22.06.1979–29.06.1979 – в коре *Quercus mongolica*, 14.06.1979–29.06.1979 – в коре *Juglans mandshurica*, 26.06.1979 – под корой *Phellodendron amurense*, 24.06.1979 – под корой *Tilia amurensis*.

Распространение. Вид распространен в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, на Южном Сахалине, Кунашире и Шикотане. Известен из Кореи, Японии (Хоккайдо, Хонсю, Кюсю) и Китая (Лер, 2004). В Лазовском заповеднике регистрируется впервые.

Биология. В Лазовском заповеднике вид обитает под корой *Populus suaveolens*, *Quercus mongolica*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense* и *Tilia amurensis*. Вид обычен в долинном лесу с преобладанием *Populus suaveolens*. Личинки зарегистрированы в лежащих на земле стволах со светлым лубом и слизистыми натеками. На нависающем над землей суховершинном стволе *Juglans mandshurica* с единичными личинками усачей под корой личинки *Lenitovena trigona* обитали в лубе ближе к слою живой коры. Личинки были найдены также в расположенном на опушке леса *Phellodendron amurense*, густо заселенном усачами *Mesosa myops* (Cerambycidae), галереи которых располагались непосредственно под корой. По всему стволу личинок пестрокрылок сопровождали хищные личинки жуков семейства Histeridae и двукрылых семейства Xylorphagidae.

Обсуждение

В настоящей работе приведены данные по образу жизни личинок 18 видов ксило-

бионтных двукрылых, распространенных на территории Лазовского заповедника. Установлены связи личинок с 14 видами деревьев, характерных для лесов Дальнего Востока России (рис. 5) Собранные нами данные по обитанию тех же двукрылых на территории заповедников «Хинганский», «Большехехцирский», «Уссурийский», «Кедровая Падь» позволяют судить о приуроченности ксилобионтных двукрылых к определенному кругу древесных пород.

Нами показано, что ксилобионтные виды, обитающие на рассмотренных территориях, распределены по породам деревьев неравномерно (рис. 5).

В Лазовском заповеднике наибольшее количество видов (11) зарегистрированы на *Populus suaveolens* и *Maackia amurensis*. Личинки девяти видов найдены на *Quercus mongolica*; личинки шести видов – на *Phellodendron amurense* и *Juglans mandshurica*; на остальных породах деревьев – менее пяти видов. В Уссурийском заповеднике максимальное число видов двукрылых (8) отмечено на *Ulmus davidiana* var. *japonica*, шесть видов – на *Juglans mandshurica*, по четыре вида – на *Maackia amurensis*, *Phellodendron amurense*, *Salix arbutifolia* и *Fraxinus mandshurica*, на остальных породах деревьев – менее 4 видов. В Большехехцирском заповеднике максимальное число видов (6) зарегистрировано на *Maackia amurensis*, в Хинганском (5 видов) – на *Phellodendron amurense* и *Populus tremula*, в заповеднике «Кедровая Падь» (5 видов) – на *Salix arbutifolia*. В связи с тем, что большая часть видов двукрылых (13) являются представителями дальневосточной фауны, их преимущественная приуроченность к дальневосточным породам деревьев закономерна. Транспалеарктические виды, такие как *Xylomya czekanovskii*, *Pseudoseioptera demonstrans* и *Rainieria latifrons*, отмечены нами как на широко распространенной *Populus tremula*, так и на представителях дальневосточной флоры. Такие виды деревьев, как *Populus suaveolens*, *Maackia amurensis*, *Quercus mongolica* и *Ulmus davidiana* var. *japonica* являются наиболее привлекательными для ксилобионтных двукрылых.

Личинки рассмотренных 18 видов представлены несколькими трофическими группами: флеофагами, амброзиевыми ксиломицетофагами, сапронекрофагами и хищниками, из которых для 12 видов характерна сапронекрофагия.

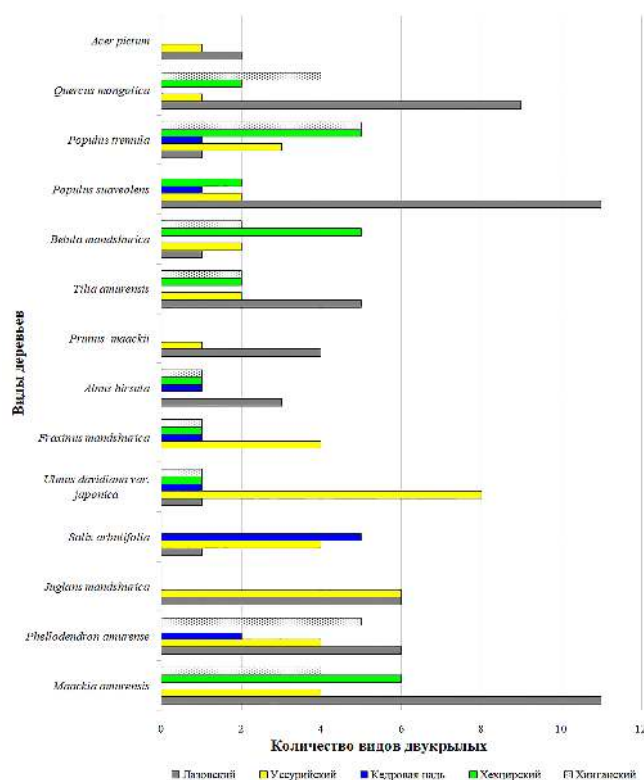


Рис. 5. Распределение ксилобионтных двукрылых по различным видам деревьев в пяти заповедниках Дальнего Востока России.

Fig. 5. The distribution of saproxylic Diptera along tree species in five state nature reserves of the Russian Far East.

Нами выявлены определенные взаимосвязи двукрылых с ксилобионтами других групп. Сразу после заселения деревьев первичными агрессивными ксилофагами жуками-сверлилами *Lymexylonidae*, такими как *Hylecoetus dermestoides* и короедами-древесинниками (*Irinae*), способными нападать на живые временно ослабленные древостои, начинается процесс проникновения в стволы личинок двукрылых-флеофагов.

На территории Лазовского заповедника к флеофагам относятся виды *Lenitovena pteropleuralis*, *L. trigona*, *Erectovena amurensis* (Tephritidae) и *Libnotes longistigma* (Limoniidae). Личинки этих видов интенсивно перерабатывают лубяные волокна, превращая их в полужидкую массу. Им сопутствуют личинки-сапронекрофаги *Xylomya moiwana* (Xylomyidae) и *Maackiana laminiformis* (Stratiomyidae).

Группа амброзиевых ксиломицетофагов на территории Лазовского заповедника представлена видами *Temnostoma sibiricum* и *T. nitobei* (Syrphidae). Их личинки питаются мицелием амброзиевых грибов, развивающихся на стенках ходов, а заглатываемые частички древеси-

ны слабо перевариваются в связи с неполным набором ферментов (Мамаев, 1977).

Сапронекрофаги питаются разлагающимися остатками растительного и животного происхождения (разлагающиеся луб, ксилема, раненые и погибшие личинки насекомых, бродящий древесный сок). В Лазовском заповеднике они представлены целым комплексом видов, относящихся к семействам Xylomyidae, Stratiomyidae, Ulidiidae (*Xylomya moiwana*, *Solva semota*, *Neopachygaster stackelbergi*, *Maackiana laminiformis*, *Pseudotephritis ussurica*). По нашим наблюдениям в природных и лабораторных условиях, для личинок, питающихся преимущественно растительными остатками, характерно потребление белков животного происхождения на заключительных этапах развития. Личинки переходят на питание различными поврежденными или погибшими личинками насекомых с мягкими покровами. Такой тип питания говорит о том, что сапронекрофаги в ксилофильных сообществах играют существенную роль в качестве санитаров.

На территории Лазовского заповедника среди хищников отмечены личинки семейства Xylophagidae (*Xylophagus admirandus*), постоянно присутствующие в ксилофильных сообществах. К этой же группе относятся виды *Dialineura lehri* и *Pandivirilia sappoensis* (Therevidae) (Krivosheina & Krivosheina, 2017).

Выявлены биотопические связи таких видов двукрылых, как *Libnotes longistigma* (Limoniidae), *Lenitovena pteropleuralis* (Tephritidae) и *Pseudoseioptera demonstrans* (Ulidiidae) с личинками жука листовного сверлила *Hylecoetus dermestoides* (Lymexylonidae). Это позволяет регистрировать повреждение древостоя этим вредителем по присутствию двукрылых и, таким образом, рассматривать последних в качестве важнейших биоиндикаторов состояния лесных насаждений.

Заключение

В результате проведенных исследований приведены наиболее полные данные по условиям обитания личинок 18 видов ксилофильных двукрылых Лазовского заповедника, из которых десять видов впервые регистрируются нами на его территории. Личинки двукрылых заселяют ходы других насекомых и по типу питания в основном представлены сапронекрофагами. Установлено, что большинство исследованных видов двукрылых характерно для *Populus suaveolens* и *Maackia amurensis*. Изучение биологии двукрылых в ком-

плексе с другими ксилофильными насекомыми в некоторых случаях позволяет выявить виды-биоиндикаторы поврежденных древостоев первичными агрессивными ксилофагами. Результаты данной работы могут служить основой для проведения дальнейших мероприятий по мониторингу биоразнообразия ксилофильных насекомых Лазовского государственного заповедника, Государственного природного заповедника «Хинганский», Государственного природного заповедника «Уссурийский», Государственного природного заповедника «Кедровая Падь» и Государственного заповедника «Большехецирский», а также лесов на территориях сопредельных стран.

Литература

- Красная книга Ленинградской области. СПб.: Папирус, 2018. 559 с.
- Кривошеина М.Г. 2003. К биологии журчалок рода *Temnostoma* (Diptera, Syrphidae) с описанием личинок 4 видов // Зоологический журнал. Т. 82(1). С. 44–51.
- Кривошеина Н.П. 1972. Новые данные по систематике и биологии двукрылых семейства Xylomyidae Советского Союза // Зоологический журнал. Т. 51(1). С. 69–78.
- Кривошеина Н.П. 1973. Новые данные о львинках подсемейства Pachygasterinae (Diptera, Stratiomyidae) Советского Союза // Энтомологическое обозрение. Т. 52(1). С. 178–194.
- Кривошеина Н.П. 1981. Новые палеарктические виды двукрылых рода *Strongylophthalmyia* Hell. (Diptera, Strongylophthalmyiidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 60(1). С. 183–186.
- Кривошеина Н.П. 1982. Необычная среда обитания личинок мух-пестрокрылок (Diptera, Trypetidae) // Научные доклады высшей школы. Биологические науки МГУ. №2. С. 29–33.
- Кривошеина Н.П. 1999. Ксилофильные двукрылые родов *Macroceromys* и *Xylomya* (Diptera, Xylomyidae) фауны России и сопредельных стран // Зоологический журнал. Т. 78(2). С. 202–216.
- Кривошеина Н.П. 2004. Морфология видов рода *Temnostoma* групп *apiforme* и *vespiforme* (Diptera, Syrphidae). Сообщение 2 // Зоологический журнал. Т. 83(1). С. 75–92.
- Кривошеина Н.П. 2016. Насекомые – некросапрофаги в ксилофильных сообществах: личинки ксиломиид рода *Solva* (Diptera, Xylomyidae) // Зоологический журнал. Т. 95(1). С. 67–79. DOI: 10.7868/S0044513416010074
- Кривошеина Н.П., Ковалев В.Г. 1972. Новые данные о мухах родов *Seioptera* Kirby и *Pseudoseioptera* Stack. (Diptera, Otitidae) // Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук. №5(1). С. 81–86.
- Кривошеина Н.П., Кривошеина М.Г. 1997. Ревизия палеарктических видов рода *Pseudotephritis* Johnson (Diptera, Otitidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 76(3). С. 671–679.

- Кривошеина Н.П., Кривошеина М.Г. 2000. Новые данные о редких ксилофильных двукрылых рода *Xylophagus* (Diptera, Xylophagidae) // Зоологический журнал. Т. 79(10). С. 1216–1228.
- Кривошеина Н.П., Кривошеина М.Г. 2011. Определитель наземных личинок комаров-болотниц (Diptera, Limoniidae и Pediciidae) России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 295 с.
- Кривошеина Н.П., Кривошеина М.Г. 2015. Определитель двукрылых насекомых подотряда Brachycera-Orthorrhapha по личинкам. М.: Товарищество научных изданий КМК. 384 с.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. 1967. Определитель личинок двукрылых насекомых – обитателей древесины. М.: Наука. 367 с.
- Линдеман Г.В. 1993. Взаимоотношения насекомых-ксилофагов и листовенных деревьев в засушливых условиях. М.: Наука. 206 с.
- Мамаев Б.М. 1977. Биология насекомых – разрушителей древесины // Итоги науки и техники. Энтомология. Т. 3. Москва. 214 с.
- Мамаев Б.М., Кривошеина Н.П., Потоцкая В.А. 1977. Определитель личинок хищных насекомых – энтомофагов стволовых вредителей. М.: Наука. 392 с.
- Лер П.А. (ред.). 1992. Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Ч. 2. СПб.: Наука. 704 с.
- Лер П.А. (ред.). 1999–2006. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т.6. Двукрылые и блохи. Ч. 1–4. Владивосток: Дальнаука. 664 с., 640 с., 657 с., 935 с.
- Стороженко С.Ю. (ред.). 2009. Насекомые Лазовского заповедника. Владивосток: Дальнаука. 463 с.
- Харитонов Н.З. 1972. Энтомофаги короедов хвойных пород. М.: Лесная промышленность. 128 с.
- Beeson C.F.C. 1961. The ecology and control of the forest insects of India and neighbouring countries. Part I. The ecology of forest insects. Dehra Dun: Vasant Press. 467 p.
- de Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., Bjørn P.P., Los W., Steeman F., Bailly N., Basire C., Chylarecki P., Stloukal E., Hagedorn G., Wetzel F.T., Glöckler F., Kroupa A., Korb G., Hoffmann A., Häuser C., Kohlbecker A., Müller A., Güntsch A., Stoev P., Penev L. 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web // Biodiversity Data Journal. Vol. 2(1). Article e4034. DOI: 10.3897/BDJ.2.e4034
- Ferrar P. 1987. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. Vol. 1. Leiden-Copenhagen: E.J. Brill. 478 p. (Seris Entomonograph. Vol. 8).
- Galinskaya T.V., Ovtshinnikova O.G. 2014. Tephritoidea (Diptera) of the Ussuri Nature Reserve and adjacent territories // Russian Entomological Journal. Vol. 23(2). P. 139–145. DOI: 10.15298/rusentj.23.2.06
- Hardy D.E. 1974. The fruit flies of the Philippines (Diptera: Tephritidae) // Pacific Insects. Monograph. Vol. 32. P. 1–266.
- Hennig W. 1937. Milichiidae et Carnidae // Die Fliegen der palaearktischen Region / E. Lindner (Ed.). Vol. 6(1). Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. P. 1–91.
- Hickin N. 1975. The insect factor in wood decay. London: Associated Business programs. 383 p.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. 1996. The species from the genus *Rainieria* Rondani (Diptera, Micropezidae) of Russia including the description of a new species // Studia Dipterologica. Vol. 3(1). P. 97–100.
- Krivosheina N.P. 2016. Xylobiont flies of the genus *Xylomya* Rondani, 1861 (Diptera, Xylomyidae) from Russia // Entomological Review. Vol. 96(2). P. 240–254. DOI: 10.1134/S0013873816020111
- Krivosheina N.P. 2018. Habitat Associations of the Larvae of the Genus *Sphegina* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae) with Xylobiont Insects // Entomological Review. Vol. 98(6). P. 709–713. DOI: 10.1134/S0013873818060076
- Krivosheina N.P. 2019. Morpho-ecological characteristics of immature stages of xylobiont species of the genus *Phaonia* Robineau-Desvoidy 1830 (Muscidae, Diptera) inhabiting tree holes and sap accumulations // Entomological Review. Vol. 99(2). P. 1–12. DOI: 10.1134/S0044513419020107
- Krivosheina N.P., Krivosheina M.G. 2017. Biology and immature morphology of the stiletto flies *Dialineura lehri* Zaitzev, 1977 and *Pandivirilia sappoensis* (Matsumura, 1916) (Diptera, Therevidae) // Far Eastern Entomologist. Vol. 343. P. 9–14.
- Lukin V.V. 2011. The distribution of the saproxylic beetles in managed forests of the main forest-forming species // Actual problems of protection and sustainable use of the animal world diversity: Materials of International Conference of Zoology (Kishinev, 13–14 October 2011). Kishinev: Institute of Zoology ASM. P. 120–122.
- Oboňa J., Dominiak P. 2014. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in tree hole habitats in Slovakia // Oceanological and Hydrobiological Studies. Vol. 43(1). P. 61–65. DOI: 10.2478/s13545-014-0118-y
- Oboňa J., Starý J. 2013. Description of the larva and pupa of *Nasiternella regia* Riedel, 1914 (Diptera: Pediciidae) from Slovakia, with notes on ecology and behavior // Biologia. Vol. 68(2). P. 345–350. DOI: 10.2478/s11756-013-0149-7
- Palm T. 1959. Die Holz- und Rinden-Kafer der Sud- und Mittelschwedischen Laubbaume // Opuscula Entomologica. Suppl. 16. P. 1–373.
- Polevoi A., Ruokolainen A., Shorohova E. 2018. Eleven remarkable Diptera species, emerged from fallen aspens in Kivach Nature Reserve, Russian Karelia // Biodiversity Data Journal. Vol. 6. Article e22175. DOI: 10.3897/BDJ.6.e22175
- Schimitschek E. 1952. Forstentomologische Studien in Urwald Rotwald // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. Vol. 34. P. 178–215, 514–542.
- Schimitschek E. 1953. Forstentomologische Studien in Urwald Rotwald // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. Vol. 35. P. 1–54.
- Speight M.C.D. 2003. Identification of priorities in conservation of European saproxylic syrphids (Diptera: Syrphidae) // II International Symposium on the Syrphidae. Biodiversity and Conservation. Alicante. Spain. P. 19–20.
- Speight M.C.D. 2014. Species accounts of European Syrphidae (Diptera) // Syrph the Net, the database of European Syrphidae. Vol. 78. Dublin: Syrph the Net publications. 321 p.
- Systema Dipteriorum. 2019. The Biosystematic Database of World Diptera. Version 2.3. Available from <http://sd.zoobank.org> on 13.07.2019

The Plant List. 2013. Version 1.1. Available from <http://www.theplantlist.org/>

Ulyshen M.D. 2018. Saproxylic Diptera // Saproxylic Insects. Zoological Monograph 1 / M.D. Ulyshen (Ed.). P. 167–192. DOI: 10.1007/978-3-319-75937-1_5

Wolton R., Luff M. 2016. Observations on the Diptera and other insects frequenting sap exudations on an oak tree in Devon, south-west England // Dipterists Digest. Vol. 23. P. 119–136.

References

Beeson C.F.C. 1961. *The ecology and control of the forest insects of India and neighbouring countries. Part I. The ecology of forest insects*. Dehra Dun: Vasant Press. 467 p.

de Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., Bjørn P.P., Los W., Steeman F., Bailly N., Basire C., Chylarecki P., Stloukal E., Hagedorn G., Wetzel F.T., Glöckler F., Kroupa A., Korb G., Hoffmann A., Häuser C., Kohlbecker A., Müller A., Güntsch A., Stoev P., Penev L. 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web. *Biodiversity Data Journal* 2(1): e4034. DOI: 10.3897/BDJ.2.e4034

Ferrar P. 1987. *A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. Vol. 1*. Leiden-Copenhagen: E.J. Brill. 478 p. (Seris Entomograph. Vol. 8).

Galinskaya T.V., Ovtshinnikova O.G. 2014. Tephritoidea (Diptera) of the Ussuri Nature Reserve and adjacent territories. *Russian Entomological Journal* 23(2): 139–145. DOI: 10.15298/rusentj.23.2.06

Hardy D.E. 1974. The fruit flies of the Philippines (Diptera: Tephritidae). *Pacific Insects. Monograph* 32: 1–266.

Hennig W. 1937. Milichiidae et Carnidae. In: E. Lindner (Ed.): *Die Fliegen der palaearktischen Region. Vol. 6(1)*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. P. 1–91.

Hickin N. 1975. *The insect factor in wood decay*. London: Associated Business programs. 383 p.

Kharitonova N.Z. 1972. *Entomophagous insects on the bark beetles of conifers*. Moscow: Lesnaya promyshlennost. 128 p. [In Russian]

Krivosheina M.G. 2003. To biology of flower flies of the genus *Temnostoma* (Diptera, Syrphidae) with description of larvae in four species. *Zoologicheskii Zhurnal* 82(1): 44–51. [In Russian]

Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. 1996. The species from the genus *Rainieria* Rondani (Diptera, Micropezidae) of Russia including the description of a new species. *Studia Dipterologica* 3(1): 97–100.

Krivosheina N.P. 1972. Some new data on the systematics and biology of the dipterous family Xylomyidae in the USSR. *Zoologicheskii Zhurnal* 51(1): 69–78. [In Russian]

Krivosheina N.P. 1973. New data on chameleon flies of the subfamily Pachygasterinae (Diptera, Stratiomyidae) of the Soviet Union. *Entomological Review* 52(1): 178–194. [In Russian]

Krivosheina N.P. 1981. New palaearctic species of the genus *Strongylophthalmyia* Hell. (Diptera, Strongylophthalmyiidae). *Entomological Review* 90(1): 183–186.

Krivosheina N.P. 1982. An unusual medium for breeding of fruit flies (Diptera, Trypetidae). *Nauchnye*

Doklady Vysshey Shkoly. Biologicheskie Nauki 2: 29–33. [In Russian]

Krivosheina N.P. 1999. Xylophilous flies of the genera *Macroceromys* and *Xylomya* (Diptera, Xylomyidae) from the fauna of Russia and adjacent countries. *Zoologicheskii Zhurnal* 78(2): 202–216. [In Russian]

Krivosheina N.P. 2004. Morphology of species of the genus *Temnostoma* from *apiforme* and *vespiforme* groups. Report 2. *Zoologicheskii Zhurnal* 83(1): 75–92 [In Russian]

Krivosheina N.P. 2016a. Necrosaprophagous insects in saproxylic communities: larvae of genus *Solva* (Diptera, Xylomyidae). *Zoologicheskii Zhurnal* 95(1): 67–79. DOI: 10.7868/S0044513416010074 [In Russian]

Krivosheina N.P. 2016b. Xylobiont flies of the genus *Xylomya* Rondani, 1861 (Diptera, Xylomyidae) from Russia. *Entomological Review* 96(2): 240–254. DOI: 10.1134/S0013873816020111

Krivosheina N.P. 2018. Habitat Associations of the Larvae of the Genus *Sphegina* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae) with Xylobiont Insects. *Entomological Review* 98(6): 709–713. DOI: 10.1134/S0013873818060076

Krivosheina N.P. 2019. Morpho-ecological characteristics of immature stages of xylobiont species of the genus *Phaonia* Robineau-Desvoidy 1830 (Muscidae, Diptera) inhabiting tree holes and sap aggregations. *Zoologicheskii Zhurnal* 98(2): 163–174. DOI: 10.1134/S0044513419020107

Krivosheina N.P., Kovalev W.G. 1972. New data on flies of the genera *Seioptera* Kirby and *Pseudoseioptera* Stack. (Diptera, Otitidae). *Bulletin of Siberian Branch of RAS: Biology* 5(1): 81–86. [In Russian]

Krivosheina N.P., Krivosheina M.G. 1997. Revision of Palaearctic species of the genus *Pseudotephritis* Johnson (Diptera, Otitidae). *Entomological Review* 76(3): 671–679. [In Russian]

Krivosheina N.P., Krivosheina M.G. 2000. New data on rare xylophagous flies of the genus *Xylophagus* (Diptera, Xylophagidae). *Zoologicheskii Zhurnal* 79(10): 1216–1228. [In Russian]

Krivosheina N.P., Krivosheina M.G. 2011. *Key to terrestrial crane-fly larvae (Diptera, Limoniidae, Pediciidae) of Russia*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 294 p. [In Russian]

Krivosheina N.P., Krivosheina M.G. 2015. *Keys to larvae of the Lower Brachycera (Diptera)*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 384 p. [In Russian]

Krivosheina N.P., Krivosheina M.G. 2017. Biology and immature morphology of the stileto flies *Dialineura lehri* Zaitzev, 1977 and *Pandivirilia sappoensis* (Matsumura, 1916) (Diptera, Therevidae). *Far East Entomologist* 343: 9–14.

Krivosheina N.P., Mamaev B.M. 1967. *Key to larvae of Diptera – inhabitants of wood*. Moscow: Nauka. 367 p. [In Russian]

Lehr P.A. (Ed.). 1992. *Key to the insects of the Far East of the USSR. Vol. III. Coleoptera. Part 2*. Leningrad: Nauka. 704 p. [In Russian]

Lehr P.A. (Ed.). 1999–2006. *Key to the insects of Russian Far East. Vol. 6. Diptera and Siphonaptera. Parts 1–4*. Vladivostok: Dalnauka. 664 p., 640 p., 657 p., 935 p. [In Russian]

- Lukin V.V. 2011. The distribution of the saproxylic beetles in managed forests of the main forest-forming species. In: *Actual problems of protection and sustainable use of the animal world diversity: Materials of international conference of Zoology (Kishinev, 13–14 October 2011)*. Kishinev: Institute of Zoology ASM. P. 120–122.
- Lindeman G.W. 1993. *Relationships among xylophagous insects and deciduous trees in dry conditions*. Moscow: Nauka. 206 p. [In Russian]
- Mamaev B.M. 1977. The Biology of the insects – destroyers of wood. In: *Results of science and technology. Entomology. Vol. 3*. Moscow. 214 p. [In Russian]
- Mamaev B.M., Krivosheina N.P., Pototskaya V.A. 1977. *Key to the larvae of the predatory insects – entomophages of the pests of trunk*. Moscow: Nauka. 392 p. [In Russian]
- Oboňa J., Dominiak P. 2014. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in tree hole habitats in Slovakia. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 43(1): 61–65. DOI: 10.2478/s13545-014-0118-y
- Oboňa J., Starý J. 2013. Description of the larva and pupa of *Nasiternella regia* Riedel, 1914 (Diptera: Pediciidae) from Slovakia, with notes on ecology and behavior. *Biologia* 68(2): 345–350. DOI: 10.2478/s11756-013-0149-7
- Palm T. 1959. Die Holz- und Rinden-Käfer der Süd- und Mittelschwedischen Laubbäume. *Opuscula Entomologica* 16: 1–373.
- Polevoi A., Ruokolainen A., Shorohova E. 2018. Eleven remarkable Diptera species, emerged from fallen aspens in Kivach Nature Reserve, Russian Karelia. *Biodiversity Data Journal* 6: e22175. DOI: 10.3897/BDJ.6.e22175
- Red Data Book of the Leningrad region. St.-Petersburg: Papirus, 2018. 559 p. [In Russian]
- Schimitschek E. 1952. Forstentomologische Studien in Urwald Rotwald. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 34: 178–215, 514–542.
- Schimitschek E. 1953. Forstentomologische Studien in Urwald Rotwald. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 35: 1–54.
- Speight M.C.D. 2003. Identification of priorities in conservation of European saproxylic syrphids (Diptera: Syrphidae). In: *II International Symposium on the Syrphidae. Biodiversity and Conservation*. Alicante, Spain P. 19–20.
- Speight M.C.D. 2014. Species accounts of European Syrphidae (Diptera). In: *Syrph the Net, the database of European Syrphidae*. 78. Dublin: Syrph the Net publications. 321 p.
- Storozhenko S.Yu. (Ed.). 2009. *Insects of Lazovsky Nature Reserve*. Vladivostok: Dalnauka. 463 p. [In Russian]
- Systema Dipterorum. 2019. *The Biosystematic Database of World Diptera. Verion 2.3*. Available from <http://sd.zoobank.org>
- The Plant List. 2013. *Version 1.1*. Available from <http://www.theplantlist.org/>
- Ulyshen M.D. 2018. Chapter 5. Saproxylic Diptera. In: Ulyshen M.D. (Ed.): *Saproxylic Insects*. Zoological Monograph 1. P. 167–192. DOI: 10.1007/978-3-319-75937-1_5
- Wolton R., Luff M. 2016. Observations on the Diptera and other insects frequenting sap exudations on an oak tree in Devon, south-west England. *Dipterists Digest* 23: 119–136.

SAPROXYLIC DIPTERA (INSECTA) OF THE LAZOVSKY STATE NATURE RESERVE (RUSSIA)

Nina P. Krivosheina*, Maria G. Krivosheina

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Russia

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

New original data on the ecology of 18 saproxylic Diptera species were obtained as a result of research of xylobionts in the Lazovsky State Nature Reserve (Russia). Ten species were registered for the first time from this territory. The material was acquired by the collecting of immature individuals in nature with consequent rearing in the laboratory. The species determination was based on the emerged imagoes. Similar data on the same Diptera species collected in State Nature Reserve «Khingansky», State Nature Reserve «Ussuriyskii», State Nature Reserve «Kedrovaya Pad» and State Nature Reserve «Bolshekhokhtsirskiy» were used for comparison. The type of larval food was determined from specific observations in nature and under laboratory conditions. Related species complexes were described according to notes from field diaries. Literature data as well as results of original investigations were summarised to analyse insect confinement to various tree species in the territories of the State Nature Reserve «Khingansky», State Nature Reserve «Ussuriyskii», State Nature Reserve «Kedrovaya Pad» and State Nature Reserve «Bolshekhokhtsirskiy». We found that the largest number of investigated Diptera species was collected from *Populus suaveolens* and *Maackia amurensis*. Since the larvae of xylobiont dipterans inhabit the passages of other insects, the majority of larvae of investigated species proved to be sapronecrophages. The study of the saproxylic Diptera biology in combination with other insects allows us to identify the species-bioindicators of the tree stand damage in a forest. The ability to diagnose the presence of several serious forest pests such as *Hylecoetus dermestoides* (Coleoptera, Lymexylonidae) by the presence of saproxylic Diptera species (e.g. *Libnotes longistigma* (Limoniidae), *Pseudoseioptera demonstrans* (Ulidiidae) and *Lenitovena pteropleuralis* (Tephritidae)) has been discussed for the first time. The results of the present study can be used for further monitoring activities of the insect diversity in the Lazovsky State Nature Reserve, State Nature Reserve «Khingansky», State Nature Reserve «Ussuriyskii», State Nature Reserve «Kedrovaya Pad» and State Nature Reserve «Bolshekhokhtsirskiy» and in forests of neighbouring countries.

Key words: bioindication, community, distribution of flies among tree species, Russian Far East, new faunistic records, wood destroying insect