

УДК 595.773.4

**СРЕДА ОБИТАНИЯ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
ДВУКРЫЛЫХ-ОДИНИИД *ODINIA FOLIATA* KRIVOSHEINA, 1979
(DIPTERA, ODINIIDAE)**

© 2025 г. Н. П. Кривошеина

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия
e-mail: dipteranina@rambler.ru

Поступила в редакцию 30.01.2025 г.
После доработки 01.03.2025 г.
Принята к публикации 01.03.2025 г.

Рассмотрены состав комплексов и консортивные связи плотоядных представителей сем. Odiniidae с ксилофильными насекомыми (Diptera, Coleoptera) в отмершей древесине погибших древесных стволов. Обсуждаются типы пищевых связей личинок Odiniidae и возможность паразитизма у личинок *Odinia foliata* Krivosheina, 1979.

Ключевые слова: Odiniidae, *Odinia*, *Odinia foliata*, *Turanodinia*, *Neoalticomerus*, *Hesperinus rohdendorfi*, *Symmerus fuscicaudatus*, *Ischnomera*, сапроксиофаги, амброзийные ксиломицетофаги, хищники, паразиты, одиниидное сообщество.

DOI: 10.31857/S0367144525010016, **EDN:** LMSPNO

ВВЕДЕНИЕ

Одинииды (Odiniidae) — небольшое семейство двукрылых насекомых, известное из всех биогеографических областей, однако в некоторых оно практически не изучено. Так, в сводке по насекомым Австралии указывается, что австралийские виды одиниид не описаны (Colless, McAlpine, 1979), а для обширной Ориентальной области указываются лишь 2 рода: *Odinia* Robineau-Desvoidy, 1830 и *Traginops* Coquillett, 1900 (Steykal, 1977).

Виды семейства рассматриваются в рамках двух подсемейств: Odiniinae и Traginopinae. Первое включает роды *Afroodinia* Cogan, 1975; *Odinia* Robineau-Desvoidy, 1830; *Neoalticomerus* Hendel, 1903 и *Turanodinia* Stackelberg, 1944 (Cogan, 1975; Papp, 1998). К подсем. Traginopinae относят роды *Loresodinia* Prado, 1973; *Neotraginops* Prado, 1973; *Paratraginops* Hendel, 1917; *Schildomyia* Malloch, 1926; *Schewellia* Hennig, 1917 и *Traginops* Coquillett, 1900 (Prado, 1973, 1975). Для Палеарктики приводятся 5 родов (Krivosheina, 1984), из них *Neoalticomerus*, *Odinia* и *Traginops* — голарктические, *Turanodinia* известен только из Узбекистана, а *Schildomyia* — из Хабаровского и Приморского краев России.

Четыре палеарктических рода из пяти (кроме *Schildomyia*) представлены ксилофильными формами. В мире известно около 50 видов одиниид, в том числе в наиболее крупном роде *Odinia* – не менее 20, из них в Палеарктике указывается 11 видов (Krivosheina, 1984); в Неарктике – около 12 видов, в том числе из рода *Odinia* – 8, *Neoaliticomerus* – 1 вид, *Traginops* – 2 вида (McAlpine, 1987).

Материал по двукрылым сем. Odiniidae вместе с другими ксилофильными насекомыми автор собирал в течение 1964–1982 гг. в лесных районах европейской части России, Забайкалья и Дальнего Востока: Амурской обл. (Хинганский заповедник), Хабаровском (Больше-Хехцирский заповедник) и Приморском краях (Лазовский и Уссурийский заповедники, заповедник «Кедровая Падь»), а также в 1972, 1976 и 1977 гг. на о. Кунашир. Небольшие сборы были проведены в древесных насаждениях на территории Средней Азии (Узбекистан, Таджикистан, Туркмения).

БИОТОПИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЛИЧИНОК ОДИНИИД С НАСЕКОМЫМИ-ДЕНДРОБИОНТАМИ

Одинииды заселяют деревья, поврежденные насекомыми-ксилофагами, преимущественно стволы Betulaceae (ольхи, березы), Juglandaceae (грецкого ореха, американского ореха гикори) и Salicaceae (тополя, ивы) (Ferrar, 1987). Имаго и личинки часто встречаются в скоплениях сока вокруг ран на стволах. Личинки обитают в галереях насекомых – разрушителей древесины, в том числе в мертвой разлагающейся древесине упавших стволов и ветвей, в пнях и разнообразных древесных остатках на земле, а также в гниющих древесных грибах.

Личинки одиниид постоянно регистрируются в поселениях насекомых-ксилобионтов, преимущественно личинок Coleoptera и в меньшей степени – гусениц Lepidoptera (Кривошеина, 1979а; Ferrar, 1987; Krivosheina, Krivosheina, 1996; Papp, 1998). Среди Coleoptera это личинки прежде всего амброзийных видов жуков: Lymexylonidae, Platypodidae, Dryophthoridae, Curculionidae (Scolytinae), а также отдельных видов Cerambycidae.

В литературе в первую очередь отмечается связь одиниид с натеками сока вокруг ран, в дуплах или различных углублениях под корой и в толще древесины. Обитание в скоплениях древесного сока особенно характерно для видов рода *Turanodinia* Stackelberg, 1944 (табл. 1). Так, личинки *Turanodinia coccidarum* Stackelberg, 1944 обильно заселяют галереи амброзийных жуков – *Aeolesthes sarta* (Solsky, 1871) (Cerambycidae) в мокрой, пропитанной соком древесине различных лиственных пород. Личинки *T. stackelbergi* N. Krivosheina et M. Krivosheina, 1996 обитают в соке на поврежденных ствалах *Ulmus foliacea*, а личинки и куколки *T. tisciae* Papp, 1987 – в соке и в детрите под корой тополя. *Traginops irroratus* Coquillett, 1900 был выведен в Северной Америке из пупариев, находящихся в сокоточивых ранах на ильме (Sabrosky, 1959; Shewell, 1960; Кривошеина, 1980; Ferrar, 1987; Krivosheina N., Krivosheina M., 1996; Papp, 1998).

Многие авторы уделяли значительное внимание данным о связях ксилофильных одиниид с насекомыми – разрушителями древесины. Есть сведения об обитании личинки *Odinia betulae* Sabrosky, 1959 в ствалах берез, заселенных Scolytinae и Platypodidae; *Odinia boletina* (Zetterstedt, 1848) выведен в Японии из ходов гусениц сем. Gelechiidae в ветвях грецкого ореха; личинки и пупарии *O. meijerei* Collin, 1952 найдены в ходах *Scolytus* sp. на ильме (Kato, 1952; Sabrosky, 1959; Lewis, 1979). Установлено обитание *Neoaliticomerus seamansi* Shewell, 1960 в ходах личинок *Cryptorhynchus*

Таблица 1. Места обитания личинок *Turanodinia Stackelberg, 1944* и *Odinia foliata Krivosheina, 1979*

Вид, место сбора, дата	Среда обитания	Состояние древесины	Спутники
<i>Turanodinia coccidarum</i> Stackelberg, 1944. Узбекистан, окр. Ташкента 14.VIII.1943; Туркмения: г. Теджен, 5.VI.1983; г. Мары, 10.V.1971; г. Чарджоу, 2.V.1973	Сок в ранах на стволах <i>Populus diversifolia</i> и <i>Ulmus foliacea</i>	Древостои со скоплениями сока вокруг ран	Яйцекладки червеца <i>Pseudococcus comstocki</i> на <i>Morus</i> sp.
<i>Turanodinia stackelbergi</i> N. Kriv. et M. Kriv., 1996. Туркмения, Геок-Тепе, 27.IV.1982	Сок в ранах на стволах <i>Ulmus foliacea</i>	Древостои с поврежденной корой	Ходы усача <i>Aeolesthes sarta</i> под корой <i>Populus diversifolia</i> и <i>Ulmus foliacea</i>
<i>Odinia foliata</i> Krivosheina, 1979. Приморский край, Уссурийский заповедник: № 199, 27.IV.1967; № 245, 27.V.1969; № 149, 29.IV.1967	Бескорые упавшие стволы ильма и ясения; сухостойная маакия, гнилые пни лиственных пород	Древесина мягкая светлая влажная, в комле ствола черненая	Пупарии <i>O. foliata</i> в ходах <i>Hesperinus rohdendorfi</i> и <i>Pachyneura fasciata</i> среди личинок, куколок и их пустых шкурок. Вылет <i>Odinia</i> sp. 8.VI.1969
<i>Odinia foliata</i> . Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, №№ 90, 140, 25–27.IV.1976	Лежащие на земле ветви и бескорый ствол липы	Мягкая светлая влажная древесина ветвей и темно-серая — ствола	Пупарии <i>O. foliata</i> среди пустых шкурок и личинок <i>Hesperinus</i> , <i>Austrolimnophila asiatica</i> и единичных <i>Symmerus</i> , <i>Epiphragma</i> , <i>Pachyneura</i>
<i>Odinia foliata</i> . О. Кунашир: с. Менделеево, № 14, 17.IV.1977; Серно-водск, № 186, 8.V.1977; пос. Третьяково, № 291, 24.V.1977 (А. Зайцев)	Лежащие на земле бескорые стволы ильма долинного, бархата сахалинского, маакии, ольхи, березы	Твердая темная черненая и реже светлая древесина	Пупарии <i>O. foliata</i> среди личинок <i>Hesperinus rohdendorfi</i> , <i>Symmerus fuscicaudatus</i> и <i>S. brevifrons</i> в ильме; в личинках <i>Hesperinus</i> в <i>Phellodendron</i> sp.

lapathi (Linnaeus, 1758) (Curculionidae) в стволах *Populus* (Shewell, 1960), а *Traginops purpurops* Steyskal, 1963 выведен из *Robinia* sp. (Leguminosae), пораженной *Ecdytolopha* sp. (Tortricidae) (Steyskal, 1963).

Можно с уверенностью говорить о тесной биотопической связи одионид с определенными группами ксилофильных насекомых. Четко прослеживаются два основных направления их экологической специализации (Кривошеина, 1979а).

Одна группа представлена ксилофильными личинками, заселяющими живые, но ослабленные древесные стволы (первичный одионидный комплекс). Такие виды связаны с насекомыми-первоходцами, агрессивными ксиломицетофагами по терминологии Г. В. Линдемана (1993), заселяющими живые ослабленные и способные к восстановлению деревья (табл. 2). К ним относятся амброзийные ксиломицетофаги: жуки-сверлилы (Lymexylonidae), короеды-древесинники (*Trypodendron* Stephens, 1830, *Scolytinae*), жуки-плоскоходы (Platypodidae), ряд чешуекрылых (Cossidae, Tortricidae, Gelechiidae) и другие. Рассматриваемое сообщество ксилиобионтов включает разные виды *Odiniidae*, кроме *O. foliata*. Это личинки *Turanodinia coccidarum* Stackelberg, 1944, собранные в яйцекладках червеца *Pseudococcus comstocki* (Kuwana, 1902) на шелковице *Morus* sp.

(Штакельберг, 1944). Личинки *Odinia xanthocera* Collin, 1952 обитают в галереях долгоносика *Cryptorhynchus lapathi* в веточках ольхи, ивы и тополя (Ленинградская обл., Южное Приморье); в сходных условиях, под корой ветровального тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. (Ленинградская обл., Тува, Южное Приморье) развиваются одинииды *Neoaliticomerus formosus* Loew, 1844; из ходов *Scolytus scolytus* (Fabricius, 1775) на вязе (Тульская обл., Казахстан) выведены *O. meijerei*. Личинки *O. ornata* (Zetterstedt, 1838) собраны из свежих ходов жуков-сверлил *Hylecoetus dermestoides* L. (Lymexylonidae), короедов-древесинников рода *Trypodendron* и личинок двукрылых-лимониид *Libnotes ladogensis* (Lackschewitz, 1940) (Limoniiidae) в срубленных стволах березы (Кривошеина, 1979а; Кривошеина, Кривошеина, 2011) (см. табл. 2).

Вторая, резко отличающаяся группа представлена ксилофильными видами, заселяющими мертвую, относительно сильно разложившуюся древесину на стадии светлых и бурых гнилей (вторичный одиниидный комплекс). Ведущим видом в этом комплексе прежде всего является *O. foliata* Krivosheina, 1979, связанный с мертвыми деревьями, где его пупарии найдены в покинутых галереях ксилофагов, в гниющей древесине и разлагающихся древесных грибах (табл. 3). Нами установлена связь личинок *Odinia foliata* с личинками длинноусых двукрылых семейств Hesperiidae, Pachyneuridae и Pleciidae (Кривошеина, 1979б) и личинками ряда видов жесткокрылых, преимущественно из семейств Eucnemidae и Oedemeridae, активных разрушителей мертвой древесины лиственных пород: с *Ischnomera abdominalis* (Heyden, 1887) в Южном Приморье и с *I. nigrocyanea* (Lewis, 1895) на Южных Курильских островах (Кунашир, Итуруп). К этой группе помимо *O. foliata* относится также *O. hendeli* Collin, 1952, личинки которого были найдены в Британии в гниющей древесине ильмов в ассоциации с личинками и жуками *Ischnomera caerulea* (Linnaeus, 1758) (Oedemeridae) (Collin, 1952). Опубликованы сведения о развитии личинок *O. conspicua* Sabrosky, 1959 в гниющей мертвой древесине *Populus* в сообществе со *Scotobates calcaratus* (Fabricius, 1798) (Tenebrionidae) (Sabrosky, 1959).

Среда обитания *O. foliata* достаточно специфична. Пупарии зарегистрированы в мертвой древесине светлой, серой, темно-серой или чернёной гнили в лежащих на земле древесных стволов лиственных пород, в упавших на землю ветках, а также в пнях среди тесно взаимосвязанных биотопически видов длинноусых двукрылых и ряда семейств жесткокрылых. При этом светлые, темно-серые и черненые гнили характерны для многих пород, например, для ильма *Ulmus* sp., бархата *Phellodendron* sp., липы *Tilia* sp. и некоторых других. Вместе с пупариями *O. foliata* в древесине постоянно регистрировалось целое сообщество сопровождающих их личинок двукрылых и жесткокрылых.

Пупарии *O. foliata* наиболее часто отмечались в ильме долинном *Ulmus japonica* (Rehder), чозении крупночешуйчатой *Chosenia arbutifolia* (Pall.), ольхе *Alnus* sp., липе *Tilia* sp., маакии *Maackia amurensis* Rupr., березе *Betula* sp., бархате *Phellodendron amurense* Rupr., калопанаксе *Kalopanax septemlobus* (Thunb.), *Populus* sp., клене маньчжурском *Acer mandshuricum* Maxim., в мертвой мягкой влажной древесине опавших ветвей и лежащих на земле бескорых колод.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЛИЧИНКОВ *ODINIA FOLIATA* С КСИЛОФИЛЬНЫМИ НАСЕКОМЫМИ В МЕРТВОЙ ДРЕВЕСИНЕ

Материал рассматривается в объеме двух комплексов: материковый одиниидный комплекс (места сбора см. выше) и островной одиниидный комплекс (о. Кунашир).

Таблица 2. Представители первичного одииидного комплекса, формирующегося на живых ослабленных, способных к восстановлению деревьях

Вид, место сбора, дата	Среда обитания	Состояние древесины	Состав спутников
<i>Neoaliticomerus formosus</i> (Loew, 1844). Ленинградская обл., Тува, Дальний Восток (Южное Приморье); Европа, Монголия (Krivosheina, 1984)	Под корой ветровального <i>Populus laurifolia</i> Ledeb. (Кривошина, 1979а)	Луб влажный, местами рыхлый, с бурой трухой	Личинки львинок <i>Neopachygaster</i> sp., сирфид <i>Hammerschmidia</i> sp., характерных обитателей подкоровой зоны поврежденных ксилофагами стволов
<i>Neoaliticomerus seamansi</i> Shewell, 1960. Нарктическая область	Галереи <i>Cryptorhynchus lapathi</i> (L.) в стволах <i>Populus balsamifera</i> L. (Shewell, 1960)		
<i>Odinia boletina</i> Zetterstedt, 1848. Север и центр Европы, включая европейскую часть России, Тува; Северная Африка, Япония, Северная Америка	Галереи гусениц сем. Gelechiidae в ветвях <i>Juglans</i> sp. (Kato, 1952)		
<i>Odinia czernyi</i> Collin, 1952. Север и центр Европы, включая европейскую часть России, Тува (Krivosheina, 1984)	Сокоточивые участки стволов березы, в галереях короедов под корой		
<i>Odinia meijerei</i> Collin, 1952. Западная Европа, Северная Америка (США, Канада)	Пупарии в ходах <i>Scolytus scolytus</i> Ratz. на вязе (Казахстан, К. Я. Грунин)		В Западной Европе в сходных условиях (Collin, 1952)
<i>Odinia ornata</i> (Zetterstedt, 1838). Север Европы, Север и Центр европейской части России, Тува	Срубленные стволы березы, ходы жуков-сверлил, короедов-древесинников <i>Trypodendron signatum</i> , личинок лимониид <i>Libnotes ladogensis</i>		Сходные данные о связях вида с березой в Европе (Collin, 1952)
<i>Odinia xanthocera</i> Collin, 1952. Центр Европы, Россия: Север европейской части, Дальний Восток; Северная Америка: Канада	Ходы <i>Cryptorhynchus lapathi</i> (L.) в ольхе, иве и тополе (Shewell, 1960)		В галереях <i>C. lapathi</i> (L.), в древесине ослабленных деревьев и под корой в заболони крупных ветвей, в тонких ветвях вдоль всего стволика

Материковый одииидный комплекс. Пупарии *O. foliata* многократно отмечались с осени 1964 г. до 1982 г. в мертвой древесине разнообразных лиственных пород; встречались чаще в ходах личинок двукрылых *Hesperinus rohdendorfi* Krivosheina et Mamaev, 1967 (Hesperinidae), несколько реже – среди личинок *Symmerus* Walker, 1848 (*S. brevicornis*

Таблица 3. Представители вторичного одинийидного комплекса на отмерших гниющих стволовах

Вид, место сбора, дата	Среда обитания	Состояние древесины	Спутники
<i>Odinia foliata</i> Krivosheina, 1979. Дальний Восток России: Хабаровский и Приморский край, о. Кунашир	Бескорые стволы и куски древесины, лежащие на влажной земле под пологом леса	Светлая и черненая сильно увлажненная плотная древесина ильма и березы	В овальных ходах личинок <i>Temnostoma nitobei</i> , <i>Protaxumyia melanoptera</i> , <i>Mesaxumyia stackelbergi</i> в толще очень влажной или мокрой древесины
<i>Odinia foliata</i> . Дальний Восток России: Хабаровский и Приморский край, о. Кунашир	В лежащих на земле стволовах ильма, заселенных личинками <i>Bioxylus personatus</i> Mamaev, 1976	Крупные обрубки ствола ильма с влажной серовато- темной древесиной	
<i>Odinia foliata</i> Kriv. Дальний Восток России: Хабаровский и Приморский край, о. Кунашир	Галереи личинок жуков- узконадкрылок <i>Ischnomera abdominalis</i> (Oedemeridae)	Желто-бурая древесина толстых усохших в кроне ветвей и насыщенных влагой на земле	
<i>Odinia foliata</i> Kriv. Дальний Восток России: Хабаровский и Приморский край, о. Кунашир	Галереи жуков- древоедов- <i>Dirrhagus pygmaeus</i> и <i>D. foveolatus</i> , обитающих лишь в древесине лиственных пород		В биотопах личинок жуков-древоедов <i>Dirrhagus pygmaeus</i> (Fabricius, 1792) и <i>D. foveolatus</i> (Fleutiaux, 1923) (Eucnemidae)
<i>Odinia hendeli</i> Collin, 1952. Центральная Европа	Вид сопутствует обитателям мертвой гниющей древесины комлевой части	В гниющей древесине упавших крупных стволов ильма	В древесине ильма вместе с личинками Oedemeridae <i>Tachnomera caerulea</i> L. (Collin, 1952)

Okada, 1939) (Ditomyiidae), и болотниц *Epiphragma* Osten-Sacken, 1860 (*E. subfascipenne* Alexander, 1920, *E. ocellare* (Linnaeus, 1761)) и *Austrolimnophila* Alexander, 1920 (*A. asiatica* Alexander, 1925, *A. unica* (Osten-Sacken, 1869)) (Limoniidae), обитающих в относительно плотной древесине. В более рыхлой древесине – среди личинок *Pachyneura* Zetterstedt, 1838 (*Pachyneura fasciata* Zetterstedt, 1838) (Pachyneuridae).

Все перечисленные виды характерны для лежащих на земле бескорых стволов, пней и древесных обрубков в поверхностных слоях заболони с черненой (с черными прожилками), темно-серой твердой влажной, сохранившей структуру древесиной. Личинки образуют довольно тесный комплекс обитающих совместно видов, несколько обособлены лишь биотопы с более рыхлой древесиной самых поверхностных слоев заболони с личинками *Pachyneura fasciata* и комаров-долгоножек (Tipulidae). Личинки *Pachyneura fasciata* в Приморье, как и на Кунашире, обитают в темной, практически черной влажной и мягкой древесине лежащих на земле стволов, преимущественно ильма. На более увлажненных участках в роли спутников одинийидного комплекса были зарегистрированы личинки долгоножек рода *Tanyptera* Latreille, 1804 (Tipulidae): *T. atrata portschinskii* (Enderlein, 1912) (= *T. atrata jozana* (Matsumura, 1916)) и *T. nigricornis kotan* Takahashi,

1960, более характерные для светлых гнилей древесины. Виды распространены как в Южном Приморье, так и на о. Кунашир.

Несколько обособленно под лесным покровом в сильно увлажненных местах, часто непосредственно вблизи углублений с водой, на пониженных участках суши или вблизи небольших ручьев на земле располагаются остатки древесных стволов с сильно увлажненной, часто мокрой древесиной.

В плотной и сильно увлажненной древесине ильма, ольхи и березы в Хабаровском крае (Большехэцирский заповедник) и Южном Приморье (Уссурийский заповедник) совместно с пупариями *O. foliata* встречались личинки сирфид рода *Temnostoma* Le Peletier et Serville, 1828 (*T. nitobei* Matsumura 1916; Syrphidae) и аксимиид родов *Mesaxymyia* Mamaev, 1968 (*M. stackeldergi* Mamaev, 1968) и *Protaxymyia* Mamaev et Krivosheina, 1966 (*P. melanoptera* Mamaev et Krivosheina, 1966; Axymyiidae). Последний вид в болотистых участках леса в Южном Приморье заселяет древесину, буквально насыщенную водой (Мамаев, 1972).

В течение всего периода наблюдений прослеживалась тесная связь *O. foliata* с местами обитания личинок *Hesperinus rohdendori*, которые по численности всегда преобладали над остальными видами.

В Уссурийском заповеднике и «Кедровой Пади» пупарии одиониид были зарегистрированы в размягченной светлой древесине лежащих на земле бескорых колод, например, ольхи, где они находились в поверхностных слоях заболони. Пупарии *O. foliata* встречались в желтоватой мокрой древесине в местах обитания личинок видов рода *Temnostoma*, вместе с ними в светлой мягкой древесине ольхи были обнаружены также личинки *Megaselia giraudii* (Egger, 1862) (Phoridae).

По периферии стволов в темной мягкой древесине ильма единично встречались облигатные хищники – личинки *Xylophagus matsumurai* Miyatake, 1965, иногда также *X. signifer* Krivosheina et Mamaev, 1972, более характерные для хвойных пород. В центре стволов в темной гнили мягкой влажной древесины лежащих на земле стволов ильма располагались гнезда личинок *Dilophus* Meigen, 1803 (*D. tibialis* Loew, 1869; Bibionidae), а периферийные участки стволов с древесиной, пронизанной мицелием грибов, заселяли личинки *Plecia thulinigra* Hardy, 1961 (Pleciidae).

В лиственных, реже в хвойных породах пупарии *O. foliata* были обнаружены в местах обитания личинок жуков-узконадкрылок *Ischnomera abdominalis* (Oedemeridae), одного из наиболее характерных обитателей ильма, предпочтитающего толстые отмершие в кроне ветви, которые после падения на землю насыщаются влагой и разлагаются с образованием желто-буровой древесины. Вид не был обнаружен в древесине, разлагающейся по типу светлых гнилей.

Только в древесине лиственных пород пупарии *O. foliata* встречались в биотопах личинок жуков-древоедов *Dirrhagus pygmaeus* (Fabricius, 1792) и *D. foveolatus* (Fleutiaux, 1923) (Eucnemidae). *Dirrhagus pygmaeus* считался европейским видом, но был обнаружен в Южном Приморье, обычен на ильме, где вид образует значительные скопления в комплевой части ствала, сохраняющейся при его сломе на высоте до 3 м (Мамаев, 1972). Второй вид зарегистрирован как в Приморье, так и на Кунашире. В сероватой влажной древесине крупных лежащих на земле обрубков стволов ильма на территории Уссурийского заповедника обитают также личинки *Bioxylus personatus* Mamaev, 1976 и *Formax hisamatzui* Mamaev, 1976 (Eucnemidae) (Мамаев, 1976).

Островной одиниидный комплекс был представлен в наших сборах с о. Кунашир в течение осени 1972 и 1976 гг. и с середины апреля до конца июля 1977 г. Пупарии *O. foliata* неоднократно собирались в лежащих на земле стволов эндемичных для Дальнего Востока пород: ильма долинного *Ulmus japonica* (Rehder), бархата амурского *Phellodendron amurense* Rupr., калопанакса семилопастного *Kalopanax septemlobus* (Thunb.), черемухи соры *Prunus ssiori* F. Schmidt.

Пупарии концентрировались в заболони мертвой твердой черненой (с. Менделеево) или темно-серой влажной древесине (бывший пос. Серноводск) бескорых, лежащих на земле стволов ильма, бархата и калопанакса в биотопах *Hesperinus* и *Epiphragma*. Вылет имаго происходил с конца мая.

Основу островного комплекса составляли пупарии *O. foliata* вместе с видами материального комплекса (*Hesperinus rohdendorfi*, *Epiphragma subfascipenne*, *E. ocellare*, *Au. asiatica*, *Symmerus brevicornis*), распространенными как на о. Кунашир, так и в Хабаровском и Приморском краях, и *Symmerus fuscicaudatus* Saigusa, 1973 (Ditomyiidae), зарегистрированным только на Сахалине и Кунашире (Mamaev, Krivosheina, 1988). Спутниками основных видов островного комплекса были личинки *Pachyneura fasciata* (Pachyneuridae), на несколько более увлажненных участках – те же виды рода *Tanyptera*, что и на материке, но *Pachyneura oculata* на Кунашире не найден.

В плотной и сильно увлажненной древесине ильма и березы пупарии *O. foliata* располагались в галереях личинок *Temnostoma nitobei*. Типичные для материка виды Axymyiidae на Кунашире не зарегистрированы.

Пупарии *O. foliata* были обнаружены также в галереях личинок жуков-узконадкрылок *Ischnomera nigrocyanea* (Lewis, 1895) (Oedemeridae), зарегистрированных на островах Итуруп и Кунашир, и жуков-древоедов *Dirrhagus foveolatus* Fleutiaux (Eucnemidae), распространенных в России в Приморье, на Южном Сахалине и на о. Кунашир, а также в Японии (Грачев, 1992).

Оба комплекса представлены одним и тем же набором родов, но немного отличаются по видовому составу. Среди гесперинид и лимониид различий в видовом составе нет. Род *Symmerus* на Кунашире представлен *S. fuscicaudatus*, а род *Pachyneura* на материке – *P. oculata*, обитающим в более прочной древесине, чем *P. fasciata*. Жуки-узконадкрылки представлены разными видами рода *Ischnomera* Steph.: *I. abdominalis* распространен в Южном Приморье, а *I. nigrocyanea* зарегистрирован на островах Кунашир и Итуруп и в Японии. Заселяют комплексы часто ограниченные участки в небольшом пне или на небольшой площади подходящего субстрата ствола.

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЛИЧИНОК ОДИНИИД

Трофические связи личинок одиниид до настоящего времени практически не исследовались, что затрудняет понимание роли этих мух в лесных биоценозах. Выводы о типе питания личинок до сих пор основаны лишь на сведениях о среде обитания и ее использовании в качестве пищевого субстрата.

Многие авторы склонялись к мысли о сапрофагии одиниид (Hennig, 1952; Sabrosky, 1959; Cogan, 1975). Последний автор считал возможной также мицетофагию личинок. Сапрофагия часто в целом трактуется достаточно широко и включает все виды питания остатками животного и растительного происхождения. Сапрофагами среди ксило-

фильных форм фактически признаны в настоящее время потребители экскрементов, накапливающихся в ходах ксилофагов в древесине и гниющих трутовых грибах, а также разнообразных микроорганизмов, развивающихся на поврежденной или гниющей древесине, но предпочтительным считается питание древесным соком. Так, в семействе сирфид всех потребителей древесного сока относят к сапрофагам (Rotheray, Gilbert, 1999). Среди одииний в группе сапрофагов рассматриваются также личинки, питающиеся мертвыми или сильно поврежденными умирающими личинками или гусеницами дендробионтов (Ferrag, 1987).

Л. Папп (Papp, 1998) рассматривает возможность широкого разнообразия трофических связей одииний в процессе роста и развития от сапрофагии юных личинок до хищничества во взрослом состоянии. Подобное явление достаточно характерно для представителей целого ряда семейств ксилофильных двукрылых.

Основной фактор, лимитирующий развитие ксилиобионтов-сапрофагов, дефицит белка, преодолевается поеданием любой доступной в древесной среде пищи, в первую очередь неподвижных объектов – яиц и куколок. При этом личинки-ксилофаги, особенно такие активные разрушители древесины, как жуки-дровосеки, поедают все зоогенные объекты, встречающиеся при прокладывании ходов: живых поврежденных или погибших личинок, куколок, а также остатки различных насекомых. Было установлено участие личинок широко распространенного подкорного дровосека *Acanthocinus aedilis* (Linnaeus, 1758) в уничтожении потомства короедов (Nuorteva, 1962).

Опубликованы немногочисленные наблюдения за нападением взрослых личинок одииний на преимагинальные стадии ксилофильных насекомых. Так, в Финляндии, личинки *Odinia xanthocera* Collin, 1952 атакуют куколок дровосеков *Saperda populnea* (Linnaeus, 1758) в галлах на ветках *Populus* и *Salix*. Самка откладывает кучки по 15–20 яиц (Pulkkinen, Yang, 1984; Yang Zhong-Qi, 1984). Юные личинки одииний питались экскрементами личинок хозяина, а взрослые личинки перемещались в куколочные камеры хозяина и нападали на неподвижных куколок, оставаясь на их поверхности или проникая внутрь тела. В результате куколка погибала, но от одной до 11 личинок одииний достигали взрослого состояния. В то же время отмечено, что иногда личинки *O. xanthocera* не нападали на куколок усачей и нормально завершали развитие, но при этом у них был зарегистрирован каннибализм.

Odinia xanthocera был выведен также из галерей долгоносика *Cryptorhynchus lapathi* (Linnaeus, 1758) на *Salix*, *Populus* и *Alnus* в Северной Америке (Schewell, 1960) и из ходов *Saperda populnea* на тех же породах (Cogan, 1975). Сведений о трофических связях в этих биотопах нет.

Личинки и куколки *O. meijerei* Collin, 1952 в Европе были обнаружены на ильмах, больных и зараженных короедами рода *Scolytus* Geoffr. Личинки *O. meijerei*, обитавшие в галереях короедов, активно перемещались при встрече с личинками короедов и других жуков, нападали, действуя мандибулами, но никогда не могли повредить здоровых особей. Успешное же нападение и питание отмечались, если атакованные личинки уже были повреждены (Lewis, 1979). Автор допускает, что личинки являются факультативными хищниками. *Odinia meijerei* выведен в Северной Америке также из гикори *Carya* sp. и тюльпанного дерева *Liriodendron tulipifera* L., пораженных личинками жуков и чешуекрылых (Sabrosky, 1959).

Приведенные, хотя и единичные, сведения позволяют предположить существование у одииниц разного типа трофических связей: сочетания сапрофагии с некрофагией и сапрофагии с факультативным хищничеством. Известны и иные формы взаимоотношений хищника и жертвы, способствующие выживанию видов в критических ситуациях. Многообразие таких взаимоотношений было рассмотрено В. М. Глуховой на примере представителей сем. *Seratopogonidae* (Глухова, 1979).

Хищничество личинок одииниц наблюдается у видов, обитающих в галереях различных ксилобионтов и характерных для живых древостоев, пораженных высокоактивными ксилофагами. Резко отличаются от них по образу жизни и особенностям среды обитания виды второй группы, характерные для мертвой разлагающейся древесины.

Один из способов уточнения типа питания видов – анализ строения ротоглоточных склеритов и фильтрационного аппарата. Решетчатая фарингеальная мембрана массивная и хорошо развита у сапрофагов, тогда как у хищников она подвержена значительной редукции (Зимин, 1948; Ferrag, 1987).

О зоофагии у личинок одииниц, в особенности о паразитизме, известно мало. Установление трофических связей плотоядных личинок у большинства двукрылых насекомых не вызывает затруднений. Хищничество и паразитизм, точнее энтомопаразитизм, широко распространены среди двукрылых в пределах всего отряда (*Cecidomyiidae*, *Bombyliidae*, *Phoridae*, *Drosophilidae*, *Muscidae*, *Sarcophagidae* и др.).

Существуют достаточно лабильные формы паразитических взаимоотношений, способствующие выживанию видов: факультативный паразитизм, экто- и эндопаразитизм, случайный паразитизм и др. (Суитмен, 1964, Askew, 1971, и др.). Среди насекомых наблюдаются очень разнообразные экологические формы взаимосвязей хозяина и паразита, и даже использование термина «паразитоид» не расшифровывает их смысла.

Паразитизм или его факультативные формы у личинок одииниц известны лишь на примере единичных сведений; например, детально описан образ жизни личинки *O. conspicua* Sabrosky, 1959, развивающейся в гниющей древесине *Populus* в сообществе со *Scotobates calcaratus* F. (Tenebrionidae). Вид хранится в коллекции с этикеткой «паразит», выведен из личинок чернотелок *Scotobates calcaratus* (Fabricius), обитающих под гниющей корой *Populus grandidentata*. Взрослая личинка *O. conspicua* вышла из личинки жука и окуклилась 8.V.1901. Взрослые мухи вылетели также 5.VI.1901 из личинок Tenebrionidae (Sabrosky, 1959).

Аналогичные связи были отмечены у *Odinia foliata*, обитающих в мертвой древесине различных лиственных пород в сообществе с личинками двукрылых родов *Hesperinus*, *Pachyneura* и *Plecia* Wiedemann. Пупарии *Odinia foliata* постоянно встречаются среди или внутри пустых шкурок личинок двукрылых *Hesperinus rohdendorfi* (Hesperiidae) (Кривошеина, 1979а), иногда разорванных, но в большинстве случаев сохраняющихся в хорошем состоянии. Эти находки позволяют предполагать выход взрослых личинок *O. foliata* из личинок *H. rohdendorfi*, как это наблюдалось у *O. conspicua* Sabrosky, 1959.

Нами отмечено отсутствие в многочисленных сборах в течение нескольких лет личинок одииниц. Материалы по *Odiniidae*, собранные в древесных субстратах в осенний и весенне-летний периоды, содержали лишь пупарии *O. foliata*.

Заслуживает внимания обитание личинок насекомых – спутников *Odinia* крупными скоплениями в виде гнезд и наличием в них хотя бы небольших скоплений пупарев

Odiniidae. При этом в естественных условиях никогда не наблюдалось значительного скопления хищных личинок даже при массовом развитии их жертв — для хищных личинок обычно характерен разрозненный образ жизни.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании анализа собственных и литературных данных по экологии и трофическим связям личинок одииниид и сопутствующих им видов выделяются два основных экологических комплекса: первичный одииниидный, виды которого заселяют живые растущие древостои, и вторичный одииниидный с видами, обитающими в мертвой древесине погибших деревьев.

Материковый и островной одииниидный комплексы идентичны по родовому, но различаются по видовому составу.

Трофические связи одииниид требуют дальнейшего исследования. Приведенные факты могут означать наличие у одииниид по меньшей мере факультативного паразитизма, хотя принадлежность видов *Odiniidae* к паразитам вызывает у ряда авторов сомнения (Papp, 1998). Имеющиеся в нашем распоряжении сведения склоняют к выводу об отсутствии хищничества у обитающего в мертвой древесине *O. foliata*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глухова В. М. 1979. Личинки мокрецов подсемейств *Palpomyiinae* и *Ceratopogoninae* фауны СССР (Diptera, Ceratopogonidae = Heleidae). М.: Наука, 230 с.
- Грачев В. Г. 1992. Сем. Eusnemidae — Древоеды. В кн.: Лер П.А. (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. Владивосток: Дальнаука, с. 12–19.
- Зимин Л. С. 1948. Определитель личинок синантропных мух Таджикистана. М.; Л.: Издательство АН СССР, 114 с.
- Кривошеина Н. П. 1979а. К систематике и биологии палеарктических видов двукрылых семейства *Odiniidae* (Diptera) — энтомофагов ксилофильных насекомых. В кн.: Насекомые — разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, с. 130–156.
- Кривошеина Н. П. 1979б. Новые данные о паразитических двукрылых рода *Odinia* Rob.-Desv. (Diptera, Odiniidae). В кн.: Новые виды насекомых фауны СССР. Л.: Наука, с. 201–204. (Труды Всесоюзного энтомологического общества, вып. 61).
- Кривошеина Н. П. 1980. О роде двукрылых *Turanodinia* Stack. (Diptera, Odiniidae). Энтомологическое обозрение **59** (3): 672–675.
- Кривошеина Н. П., Кривошеина М. Г. 2011. Определитель наземных личинок комаров-болотниц (Diptera, Limoniidae и Pediciidae) России. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 294 с.
- Линдеман Г. В. 1993. Взаимоотношения насекомых-ксилофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. М.: Наука, 206 с.
- Мамаев Б. М. 1972. Видовой состав и экологические связи насекомых — разрушителей древесины ильма долинного. Труды Биологического почвенного института ДВНЦ АН СССР, т. 7 (110), с. 105–120.
- Мамаев Б. М. 1976. Морфологические типы личинок жуков-древоедов (Coleoptera, Eusnemidae) и их эволюционное значение. В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, с. 136–155.
- Суитмен Х. 1964. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями. М.: Колос, 575 с.
- Штакельберг А. А. 1944. О новом истребителе червеца Комстока из отряда двукрылых (Diptera, Odiniidae). Доклады Академии наук СССР **44** (3): 137–139.
- Askew R. R. 1971. Parasitic Insects. London: Heineman Educational Books, 316 p.
- Cogan B. H. 1975. New taxa in two families previously unrecorded from the Ethiopian Region (Diptera: Odiniidae and Diastatidae). Annals of the Natal Museum **22** (2): 471–488.
- Colless D. H., McAlpine D. K. 1979. Diptera (Flies). In: The Insects of Australia. Melbourne: Melbourne University Press, p. 656–740.
- Collin J. E. 1952. On the European species of the genus *Odinia* R.-D. (Diptera, Odiniidae). Proceedings of the Royal Entomological Society of London **21** (7/8): 110–116.

- Ferrar P. 1987. Family Odiniidae. In: A Guide to the Breeding Habits and Immature Stages of Diptera Cyclorrhapha. Entomonograph 8, Part 1. Leiden—Copenhagen: E. J. Brill / Scandinavian Science Press, p. 256–258.
- Hennig W. 1952. Odiniidae. 6/1. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der palaearktischen Region. Lief. 122. Stuttgart: Schweizerbart, p. 1–11.
- Kato S. 1952. Odiniidae of Japan, with descriptions of a new species and a new subspecies. *Insecta Matsumurana* **18** (1/2): 1–8.
- Krivosheina N. P. 1984. Family Odiniidae: In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 9. Miceropidae—Agromyzidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 260–262.
- Krivosheina N. P., Krivosheina M. G. 1996. New data on the taxonomy and biology of the flies from the genus *Turanodinia* Stackelberg (Diptera, Odiniidae). An International Journal of Dipterological Research **7** (2): 141–146.
- Lewis D. C. 1979. The larva and puparium of *Odinia mijerei* Collin (Dipt., Odiniidae). *Entomologist's Monthly Magazine* **114**: 233–235.
- Mamaev B. M., Krivosheina N. P. 1988. Family Ditomyiidae: In: A. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 3. Ceratopogonidae—Mycetophilidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 197–199.
- McAlpine J. F. 1987. Odiniidae. In: J. F. McAlpine et al. (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 2. Ottawa: Research Branch, Agriculture Canada no. 28, p. 863–867.
- Nuorteva M. 1962. Über die Nützlichkeit der Zimmerbocklarven (*Acanthocinus aedilis* L.) im Walde. XI Internationaler Kongress für Entomologie. Wien. 1960. 2: 171–173.
- Papp L. 1998. Family Odiniidae: In: L. Papp, B. Darvas (eds). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol. 3. Budapest: Science Herald, p. 233–242.
- Prado Pires do A. 1973. Contribuição ao conhecimento da família Odiniidae (Diptera, Acalyptratae). *Studia Entomologica* **16** (1/4): 481–510.
- Prado Pires do A. 1975. Family Odiniidae. A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States, no. 82. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, p. 1–4.
- <https://doi.org/10.5962/bhl.title.110114>
- Pulkkinen M., Yang Zhong-Qi. 1984. The parasitoids and predators of *Saperda populnea* (Linnaeus) (Coleoptera, Cerambycidae) in Finland. *Annales Entomologici Fennici* **50**: 7–12.
- Rotheray G., Gilbert F. 1999. Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zoological Journal of the Linnean Society* **127**: 1–112.
- Sabrosky C. W. 1959. Flies of the genus *Odinia* in the Western Hemisphere (Diptera: Odiniidae). *Proceedings of the United States National Museum* **109** (3414): 223–236.
- Shewell G. E. 1960. Notes of the family Odiniidae with a key to the genera and descriptions of new species (Diptera). *The Canadian Entomologist* **92** (8): 625–633.
- Steyskal G. C. 1963. A second North American species of *Traginops* Coquillett (Diptera, Odiniidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **65**: 51–54.
- Steyskal G. C. 1977. Family Odiniidae: In: M. D. Delfinado, D. E. Hardy (eds). *A Catalog of the Diptera of the Oriental Region*. Vol. 3. Honolulu: University Press of Hawaii, p. 242.
- Yang Zhong-Qi 1984. Notes on the larvae and puparium of *Odinia xanthocera* Collin (Diptera, Odiniidae). *Annales Entomologici Fennici* **50**: 93–94.

HABITAT AND TROPHIC RELATIONSHIPS OF AN ODINIID FLY *ODINIA FOLIATA* KRIVOSHEINA, 1979 (DIPTERA, ODINIIDAE)

N. P. Krivosheina

Key words: Odiniidae, *Odinia*, *Odinia foliata*, *Turanodinia*, *Neoalticomerus*, *Hesperinus rohden-dorfi*, *Symmerus fuscicaudatus*, *Ischnomera*, saproxylophages, ambrosia xylomycetophages, predators, parasitoids, odiniid complex.

S U M M A R Y

The composition of the species assemblages and relationships of carnivorous representatives of the family Odiniidae with xylophilous insects (Diptera, Coleoptera) in dead wood of tree trunks are considered. The types of trophic connections of Odiniidae larvae and the possibility of parasitism in the larvae of *Odinia foliata* Krivosheina, 1979 are discussed.