

## **ТРОФИКА, ПОВЕДЕНИЕ**

УДК 592.595.771

### **О мицетофагии у двукрылых насекомых**

Г. П. ОСТРОВЕРХОВА

*Томский государственный университет  
634050 Томск, просп. Ленина, 36*

#### **АННОТАЦИЯ**

Рассматриваются вопросы, касающиеся распространенного, но мало освещаемого в литературе типа трофики насекомых – мицетофагии: общие представления, распространение, место и роль в эволюционных рядах типов питания у бибиоморфных двукрылых – мицетофилоидов, у которых специализированная мицетофагия является основным типом личиночного питания; экологические и исторические аспекты происхождения и становления мицетофагии и грибных сообществ – мицетоконсорций, детерминированных макромицетами разных экологических групп.

Мицетофагия – питание грибами – широко распространена среди насекомых. Она известна у первичнобескрылых, термитов, веснянок, сверчков, ухверток, сеноедов, клопов, трипсов, ряда групп жуков, бабочек, двукрылых и некоторых других.

Мицетофаги как трофическая группа, включающая представителей разных таксонов, несут незаменимую функциональную нагрузку в экосистемах. Являясь потребителями гетеротрофных организмов – грибов, они представляют соответствующие звенья в трофических цепях и важные структурные компоненты многих сообществ. В литературе о мицетофагии, в отличие, в частности, от фитофагии, и о мицетофагах исключительно мало сведений. Существует терминологическая неоднородность в обозначении мицетофагии и ее разновидностей, и упоминается она в основном в связи с освещением эволюции типов питания в отдельных группах насекомых. О сообществах, в состав которых входят мицетофаги, в частности грибных, названных нами мицетоконсорциями [1],

данные также ограничены. Этот функционально значимый гетеротрофный блок совершенно не учитывается при изучении экосистем.

В. Н. Беклемишев [2], рассматривая важнейшие биоценотические связи, отмечал значение плодовых тел шляпных грибов для жизни многочисленных двукрылых, жуков и других, поедающих ткань гриба и разносящих в своем кишечнике споры. На роль потребителей шляпных грибов и на распространение ими спор указывали и другие авторы [3–5]. Фактически речь шла о мицетофагии, причем эумицетофагии, и о консортивных связях грибов с их обитателями.

Широкое распространение консорций, в том числе и мицетоконсорций, их статус как элементарных биоценологических единиц и при этом весьма недостаточная изученность говорят об актуальности рассматриваемых вопросов. Изучение вторичных консорций, а таковыми являются мицетоконсорции, В. Н. Беклемишев [2] считал одной из больших проблем биоценологии, а Г. В. Мазинг [6] – одним из возмож-

ных подходов к расшифровке коннекса как сложной системы. При этом особая роль в комплексном изучении консорций отводится энтомологам [7]. О важности изучения консорций говорит неугасший к ним интерес и в настоящее время. Предлагается, в развитие учения В. Н. Беклемишева, несколько иное понимание консорции – как элементарного экосистемного образования, названного геоценоконсорцией [8], а в качестве основного методологического уровня экосистемных исследований – геоценоконсорционный.

Цель настоящего сообщения – обобщение данных о мицетофагии у двукрылых насекомых, ее распространении, происхождении, историческом становлении, экосистемной роли.

Широкое понятие "мицетофагия" следует дифференцировать, различая неспециализированную и специализированную. Неспециализированная мицетофагия в литературе в применении к различным группам насекомых обозначается как просто мицетофагия, или древняя мицетофагия, и используется для обозначения переходных смешанных типов питания – ксило-, сапро-, детритомицетофагии. В действительности же неспециализированную мицетофагию надо понимать как питание низшими грибами (микримицетами) и называть микромицетофагия. Специализированная, иначе эумицетофагия, – это питание высшими базидиальными грибами (макромицетами), или макромицетофагия. Микромицетофагия распространена более широко, чаще является переходной в становлении специализированных типов питания. Макромицетофагия свойственна немногим группам жуков и двукрылых.

Имеющиеся по некоторым группам насекомых данные об эволюции типов питания позволяют проследить место мицетофагии в их эволюционных рядах и роль в формировании тех или иных специализированных типов трофики. При этом представляет интерес вопрос об исходном типе питания.

Так, Э. К. Гринфельд [9], характеризуя пищевые режимы главнейших отрядов насекомых (первичнобескрылых – Collembola, Protura, Isoptera, Plecoptera, Dermaptera, Coleoptera, Hemiptera, Diptera, Lepidoptera), указывает в большинстве случаев на первичность детритного питания.

Н. Я. Кузнецов [10] намечает путь эволюции личиночных кормовых режимов чешуекрылых от детритофагии и питания низшими организмами (мхами, грибами) к внутритканевому, а затем к свободному питанию открыто на растениях. При этом отмечает своеобразие смены кормовых режимов у разных семейств ксилофагов: мхи – грибы – подкоровое детритное питание с вероятным включением в него грибного мицелия – подкоровое питание – внутритканевое бесхлорофильное питание – внутритканевое минирование, т. е. хлорофильное питание – свободное питание хлорофильными тканями.

А. К. Загуляев [11] у настоящих молей (Tineidae) обозначает путь к специализированной мицетофагии на трутовых грибах через древнюю мицетофагию, так же, как, вероятно, и путь к керато-, лишено- и мусциофагии.

А. Л. Тихомирова [12] предполагает, что переход к мицетофагии у Охурогиае произошел на базе уже в некоторой степени сформированного стафиломорфного строения, в нормальных условиях соответствующего довольно развитой тенденции к хищничеству.

Среди двукрылых мицетофагия широко распространена [13] и свойственна представителям многих семейств: Trihoceridae, Limoniidae, Psychodidae, Phlebotomidae, Chironomidae, Bolitophilidae, Ditomyiidae, Diadocidiidae, Mycetophilidae, Sciaridae, Cecidomyiidae, Stratiomyiidae, Phoridae, Platipezidae, Syrphidae, Asteiidae, Helomyzidae, Spheroceridae, Drosophilidae, Chloropidae, Anthomyiidae, Muscidae и, возможно, других. Преобладающая неспециализированная мицетофагия (микромицетофагия) чаще сочетается в этих семействах с детритофагией или представляет ксиломицетофагию. В качестве ксиломицетофагов отмечаются [14] из Nematocera семейства: Pachyneuridae, Cramptonomyiidae, Pleciidae, Hesperinidae, Axymiidae, Canthyloscelidae; из Cyclorapha только Clusiidae.

Б. Б. Родендорф [15] указывает два пути пищевой специализации у двукрылых: 1) первичный пищевой субстрат личинок – это различные мертвые растительные вещества – переход к поеданию живой растительности и живых грибов; 2) развитие хищничества и паразитизма.

Н. П. Кривошеина [16] говорит о возникновении ксилофагии от детритофагии через ксиломицетофагию.

В. Г. Ковалев [17] намечает такой путь эволюции трофической специализации: фитосапро- и сапромицетофагия, мицетофагия (плени под корой деревьев), а потом плодовые тела древесных и наземных грибов. Так, известные для немногих семейств двукрылых пути эволюции трофической специализации лежали от неспециализированной мицетофагии через фитомицетофагию к фитофагии у галлиц [18], вероятно, у хлоропид и агромизид [19].

Из приведенных данных очевидно, что основой для развития специализированных типов питания являлась древняя детритофагия. Переходной была микромицетофагия, образующая в некоторых группах смешанные типы питания (детрито-, фито-, зоомицетофагия), являющиеся промежуточными и связующими звеньями в эволюции типов питания.

Наличие в разных группах насекомых смешанного питания свидетельствует о необходимости грибного питания как переходного к растительному и зоофагии. Распознавание смешанного питания затруднительно, хотя переход к неспециализированной мицетофагии от детритофагии мог происходить легко. Вероятно, "чистая детритофагия (сапрофагия)" встречается реже, чем смешанное питание. Об этом свидетельствуют некоторые данные о сциаридах, личинки которых, считавшиеся ранее сапрофагами, питаются растущими на субстрате грибами; или известные ранее как вредители картофеля сейчас питаются поселяющимся на картофеле грибом [20]. Доказана мицетофагия у личинок ряда групп сфероцерид, развивающихся в разлагающемся растительном материале [21]. Вероятно, грибное питание личинок двукрылых компенсировало неполноценность питания детритом, в результате чего возникало смешанное питание, или микромицетофагия.

Переход к грибному питанию – качественно новый этап в эволюции насекомых в целом, обусловивший в дальнейшем возникновение других типов трофики в разных группах. При этом в некоторых группах насекомых мицетофагия осталась на уровне неспециализированной, а в других – неспециализированная мицетофагия дала макромицетофагию, наряду с другими специализированными типами.

Особый интерес представляет мицетофагия у бибиоморфных двукрылых мицетофилоидного комплекса. Среди них есть как микро-

мицетофаги, обитающие в основном в разлагающейся древесине (некоторые Sciophilidae) и на веточном опаде (Diadocidiidae), так и макромицетофаги, связанные с древесными (Ditomyiidae), напочвенными макромицетами (Bolitophilidae, Mucetophilidae), или с теми и другими (Sciophilidae). Мицетофилоиды – это единственная группа среди двукрылых, в которой мицетофагия (эумицетофагия = макромицетофагия) с достоверностью известна для трех семейств: болитофилид, сциофилид, мицетофилид. Эумицетофагия представлена двумя основными направлениями: ксиломицетофагией (на древесных макромицетах) и эдафомицетофагией (на напочвенных макромицетах).

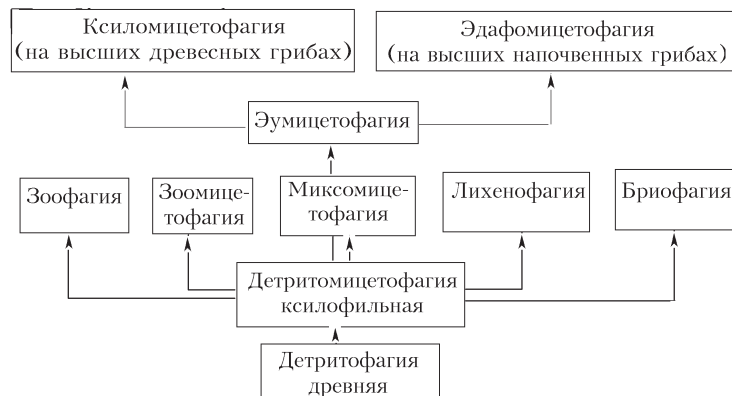
Другие известные типы (сапро-, сапромицето-, зоомицетофагия, зоо-, миксомицето-, бриофагия), а также возможная лихенофагия представляют побочные ветви, не получившие достаточного развития.

Экологические особенности мицетофилоидных двукрылых, а именно разнообразие типов питания [22], позволяют проследить основные направления эволюции их личиночного питания и становление эумицетофагии от исходной детритофагии (схема).

В девяти семействах (Ditomyiidae, Bolitophilidae, Keroplatidae, Diadocidiidae, Macroceridae, Sciophilidae, Mucetophilidae, Manotidae, Sciaridae) рецентного надсемейства мицетофилоидов трофическая специализация своеобразна и в разной степени выражена. Так, имеет место сочетание макромицетофагии на древесных грибах с сапроксило- и, возможно, с сапромицето- (Ditomyiidae) или с зоофагией (Keroplatidae, Macroceridae); эумицетофагия отчетливо выражена у Bolitophilidae и Mucetophilidae. Все свойственные мицетофилоидам типы питания сочетаются у Sciophilidae.

Среди современных Sciophilidae есть сапроксило- и микромицетофаги (Gnoristini); Sciophilini сочетают в себе все типы питания, свойственные семейству и надсемейству; у Mucomyiini, как и у Leiini, наряду с микромицетофагией есть зоомицето- и зоофагия.

Такая экологическая дифференцировка Sciophilidae, вероятно, позволила им, особенно ведущему роду *Sciophila*, занять положение центральной группы, выделившейся на ранних этапах исторического становления двукрылых,



в частности бибиоморф. Возможно, *Sciophila* – это процветающая в настоящее время группа, через которую шли адаптивная радиация и освоение новых сред. Преобладание у *Sciophilidae* эумикцетофагии на высших древесных и на напочвенных макромицетах и наличие других типов питания (зоо-, бриофагия), не получивших у них столь существенного развития, являются отражением общих тенденций экологической эволюции всего надсемейства мицетофилоидов.

Указание Б. Б. Родендорфа [23] на архаичность преимущественной части *Sciophilidae* справедливо, вероятно, для *Gnoristini*. Свойственная им сапроксилофагия (*Boletina*), микромицетофагия (*Apolephthisa*) и макромицетофагия, с предпочтением целлюлозоразрушающих грибов с хвойных, в значительной мере свидетельствуют об исходном положении *Gnoristini* в семействе *Sciophilidae*; у них связь с разлагающейся древесиной и древесными грибами наиболее выражена. В других же грибах *Sciophilidae* эумикцетофагия выражена слабее. Так, у *Leptini* основные типы питания – ксиломицетофагия (*Tetragoneura*, *Ectrepesthoneura*), ксилобионтная зоофагия (*Leia*) и менее характерная для них эдафомикцетофагия (*Rondanieia*, *Leia*, *Dococia*, *Neoclastobosis*). У *Mycomyiini* связь с разлагающейся древесиной и древесными грибами ослаблена, заметно выражена зоофагия, часта эдафомикцетофагия.

Представляет интерес, где, в каких субстратах шло становление эумикцетофагии. Становление бибиоморф связывают с таким древним субстратом, как разлагающаяся древесина, причем сильно разложившаяся рыхлая, в кото-

рой могли обитать и питаться сапроксилофаги. От сапроксилофагии близок путь к ксиломицетофагии, которые трудно различимы.

Вероятно, в разлагающейся древесине трофическая эволюция мицетофилоидов первоначально шла по пути становления двух типов питания: 1) сапроксилофагии и 2) микромицетофагии. Сапроксилофагия не получила достаточного развития и представляет узкую специализацию небольших и в значительной мере обособленных таксонов (роды *Symmerus*, *Boletina*). Судьба же микромицетофагии различна, а именно: у одних она таковой и осталась (*Diadocidiidae*), у других она, в виде смешанной детритомикцетофагии (сапромицетофагии) ксилофильной, явилась переходной для всего спектра типов питания мицетофилоидов – миксо-, брио-, зоомицето-, зоофагии; у третьих она дала эумикцетофагию. Эумикцетофагия из всех возникших в пределах разлагающейся древесины типов питания получила у мицетофилоидов наибольшее развитие как на произрастающих на этом же субстрате высших древесных грибах, так и в напочвенных.

Переход мицетофилоидных личинок – древесных детритомикцетофагов – в плодовые тела древесных макромицетов мог произойти достаточно легко. Первоначально эумикцетофагия могла выражаться в потреблении мицелия в виде мицелиальных пленок древесных макромицетов (*Sciophilidae*) на поверхности или под корой разлагающейся древесины. Далее возможны переход на поверхность карпофоров трутовиков и питание спороносной тканью и спорами (*Sciophilidae*, *Micetophilidae*), а затем и погружение внутрь плодовых тел, особенно

молодых грибов, у которых они еще относительно мягкие. Эта тенденция проявляется в обитании некоторых (*Ditomyiidae*) в гименофоре или в верхних слоях карпофоров трутовиков. Параллельно могли заселяться личинками филогенетически и экологически близкие к древесным напочвенные грибы (микоризные, сапротрофные). Приспособившиеся к более мягким их карпофорам, мицетофилоиды получили преимущество в своем эволюционном развитии; происходила широкая адаптивная радиация и становление мицетофагии. И, вероятно, верно предположение Д. В. Панфилова [24] о том, что грибы в древних наземных биоценозах насекомыми использовались менее интенсивно, чем в настоящее время. Таким образом, становление эумицетофагии и других типов питания у мицетофилоидов проходило в основном в трех субстратах – разлагающейся древесине, древесных и напочвенных грибах.

Эти субстраты явились основой возникновения определенных сообществ – многовидовой ассоциации обитателей разлагающейся древесины и консорций, детерминированных древесными и напочвенными макромицетами [25]. Таксономический состав и экологическая дифференцировка мицетофилоидных комплексов этих сообществ свидетельствуют о более древних связях мицетофилоидов с разлагающейся древесиной, в которой их трофическое разнообразие наибольшее. Более сходен с ним мицетофилоидный комплекс сапротрофных древесных грибов, а следовательно, возможно более раннее возникновение детерминированных ими мицетоконсорций. Разнообразие мицетофилоидов в микоризообразующих грибах – вероятное свидетельство более раннего формирования их мицетоконсорций в сравнении с таковыми, детерминированными другими напочвенными грибами – подстилочными и гумусовыми сапротрофами, возникшими позже и не завершившими свое формирование [25].

Мицетофагия вызвала ряд морфологических преобразований частей ротового аппарата мицетофилоидных личинок [26]. Длительная коэволюция мицетофагов и грибов способствовала выработке у них взаимных адаптаций (химическая комплементарность, сопряженность онтогенезов и др.)

В возникновении и становлении мицетофагии, системы "гриб – мицетофаг", отражается

ряд общих тенденций эволюции двукрылых, а именно: освоение разнообразных сред обитания и пищевых субстратов, в роли которых выступают многоклеточные представители всех царств органического мира, в том числе и царство грибов; погружение в субстрат – эндобионтность личинок в тканях карпофоров грибов, особенно выраженная при эумицетофагии; возрастание скорости питания личинок и увеличение количества поглощенной пищевой массы, названное Б. Б. Родендорфом [27] "экстенсивным питанием", а также ускорением преимагинального развития в связи с эфемерностью грибного субстрата. Кроме того, с эумицетофагией связывают [28] такое новоприобретение у двукрылых, как кокон, который возник впервые у мицетофилоидов, асимметрию в строении дыхалец – особенности, характерные для высших представителей отряда.

Интересен исторический аспект становления специализированной мицетофагии, представляющей генеральную линию эволюции мицетофилоидов и достигшей у них своего рода эволюционного венца. Грибы – древняя группа, существовавшая еще до расхождения растений и животных [29], по поводу происхождения которой до сих пор высказываются различные, порой противоречивые, взгляды [30]. Более признанным является положение о том, что общее направление эволюции грибов – этой примитивной группы эукариот – шло в направлении выработки адаптаций в связи с выходом на сушу.

С появлением насекомых в перми, триасе [23] или в карбоне (раннем, среднем) [31] возможно появление и мицетофагии. Наибольшее развитие она могла получить во второй половине мезозоя (середина юры), когда предполагается [16] появление трутовиков и грибов с крупными сочными карпофорами.

Время возникновения двукрылых трактуется по-разному: границей карбона–перми [15, 32], концом карбона [21], триасом [23, 33], триасом вообще или поздним [16], при этом выделяется пять геохронологических этапов в эволюции двукрылых. Появление же мицетофилоидов – низших бибиоморф, основным фактором эволюционного становления которых было приспособление их предковых форм к питанию грибами – палеонтологами датируется ранней юрой [16, 33]. Поэтому целесообразно рассмот-

реть этапы их исторического становления (и, соответственно, эумицетофагии) на фоне этапов эволюции в целом отряда двукрылых.

На первом этапе – вторая половина триаса (ранний мезозой), а возможно, и карбон–пермь (поздний палеозой) – исходные группы двукрылых – основные филетические их ветви (*Tipulomorpha*, *Vibionomorpha*, *Psychodomorpha*) – были фитодетрито- и сапромицетофагами, т. е. питались отмершими мягкими частями растений (листья, стебли) и разлагающими их грибами. Они относятся к древнему фаунистическому комплексу – позднепалеозойско-мезозойскому.

На втором этапе (с начала ранней юры) обособляются мицетофилоиды – *Protopleciidae*, представляющие одну из основных эволюционирующих групп со свойственными ей исходными типами питания – фитодетрито- и сапромицетофагией.

В третий период (конец ранней юры – вся остальная юра) преобладают специфические мезозойские мицетофилоидные семейства – *Plecofungivoridae* (прямой дериват протоплециид) и *Pleciomimidae*, а также появляется (средняя юра) семейство *Mesosciophilidae* (*Allactoneuridae*). При сохранившихся типах питания наблюдалось увеличение в их рационе доли мицелия грибов. Мезосциофилоиды оказались, вероятно, экологически пластичной группой, осуществившей переход в разлагающуюся древесину хвойных, под корой которых питались мицелиальными пленками. Размягчаемая грибами разлагающаяся древесина хвойных, с одной стороны, легко заселялась насекомыми в последующие периоды, и, таким образом, формировался новейший фаунистический комплекс ксилобионтов – позднемезозойско-кайнозойский, в составе которого значатся и мицетофилоиды. С другой стороны, как мало пригодный пищевой субстрат, разлагающаяся древесина способствовала становлению мицетофагии, первоначально микромицетофагии, а затем и эумицетофагии на древесных и напочвенных грибах. Вероятно, обособившаяся в средней юре мицетофагия к концу юры, на рубеже юры – мела становится доминирующей. На четвертом этапе (мел – палеоген) появляется ряд других мицетофилоидных семейств (*Bolitophilidae*, *Keroplastidae*, *Sciariidae*). Разлагающаяся древесина появившихся в нижнем мелу покры-

тосеменных растений и имевшиеся в то время, согласно палеонтологическим данным, трutowые и другие высшие грибы явились теми адаптивными зонами, где происходило становление эумицетофагии. Причем проблему адаптивных зон с раннего мела решало господствующее тогда семейство *Sciophilidae*, связанное преимущественно с мицелием и мицелиальными пленками под корой деревьев, трutowиками и др. Эта микромицетофагия была исходной в переходе к другим типам питания, свойственным современным сциофилидам. Среди современных сциофилид ближе к предковым формам по типу питания стоят гнористины (*Boletina*, *Apo-lephthisa*), которые могли стать исходными в направлении выработки сапроксилофагии и неспециализированной мицетофагии.

У микомиины, при наличии эумицетофагии, более выражены тенденции к зоомицето- и зоофагии, а потому эта триба, видимо, ближе стоит к исходным группам сциофилид. Сходны с микомиинами и леиины. Основное же направление трофической специализации, очевидно, шло через сциофилин, в частности род *Sciophila*, для которого характерен весь спектр типов питания мицетофилоидов и которое является отражением как общих тенденций экологической эволюции надсемейства мицетофилоидов, так и отдельных его семейств.

Вероятно, на этом этапе в эволюции мицетофилоидов происходило наибольшее расширение адаптивной зоны и трофической специализации, в отличие от высших двукрылых, для которых интенсивная адаптивная радиация характерна позже – в неогене. В палеогене, возможно, у мицетофилоидов уже был представлен весь спектр типов питания (сапро-, ксиломицетофагия неспециализированная, зоомицето-, зоо-, брио-, миксомицето- и эумицетофагия), имеющий место на современном этапе. Вполне вероятно в палеогене и наивысшая таксономическая (на уровне семейств, родов) дифференцировка, определившая современный экологофаунистический облик мицетофилоидов. На сходство позднепалеогеновой фауны мицетофилоидов с современной указывает В. А. Благодеров [34], отмечая, что из 44 известных в эоцене – миоцене родов только 9 вымерших.

Явно доминирующим типом питания становится эумицетофагия на высших древесных и

напочвенных грибах, обладателями которой явились сцио- и мицетофилиды.

На пятом этапе становления двукрылых (рубеж палеогена – неогена) мицетофилиды в большей мере претерпели, вероятно, интенсивное видообразование. Наличие значительного числа групп видов – двойников свидетельствует о незавершенности видообразования.

Эволюционное становление мицетофилоидов и эумицетофагии сопровождалось переходом от несовершенных предыдущих типов питания личинок к более совершенным: фитодетрито- и сапромицетофагия – питание мицелиальными пленками под корой разлагающихся хвойных деревьев, затем под корой разлагающихся лиственных пород – эумицетофагия, которая на современном этапе осуществляется на высших древесных и напочвенных грибах, что окончательно решило проблему пищи у мицетофилоидов.

В общем, возникновение мицетофагии на заре эволюционного становления двукрылых насекомых явилось важным адаптиогенезом как в эволюции самих мицетофилоидов, так, вероятно, бибиоморф и всего отряда двукрылых.

Появление ее – это, вероятно, своеобразный этап в эволюции биоса, новый тип обмена веществ, когда источником пищи для насекомых становятся первично гетеротрофные организмы – грибы.

Изучение мицетофагии представляет интерес в познании эволюции типов питания, закономерностей коэволюции, исторического развития насекомых, филогении двукрылых. Детальное изучение системы "гриб – мицетофаг" и вообще мицетоконсорции – источник новой информации по синэкологии, по эволюции сообществ, это восполнение существующего пробела в знаниях о важном звене в круговороте вещества и энергии в экосистемах, в процессах почвообразования и т. д. Изучение мицетоконсорций представляет интерес в плане новой концепции о взаиморазвитии двух форм живой материи – видовой и экосистемной (8), отдающей предпочтение при экологических исследованиях не популяциям, а биологическим системам; мицетоконсорции – важные тест-системы для регионального и импактного мониторинга, биомониторинга и т. д.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Г. П. Островерхова, Вопросы экологии беспозвоночных, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1988, 52–60.
2. В. Н. Беклемишев, *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1951, **56**: 5, 3–30.
3. В. Я. Частухин, *Ботан. журн.*, 1932, 2, 102–114.
4. В. Ю. Фридолин, Тр. Кольской базы им. С. М. Кирова, 1936, 3, 215.
5. J. Eisfelder, *Zeitschr. f., Pilzkunde*, 23, 2, 1–5.
6. Г. В. Мазинг, Значение консортивных связей в организациях биогеноценозов, Пермь, 1976, 18–27.
7. И. А. Селиванов, Значение консортивных связей в организации биогеноценозов, Пермь, Изд-во Перм. пед. ин-та, 1976, 11–17.
8. А. Ф. Зубков, *Экология*, 1996, 2, 89–95.
9. Э. К. Гринфельд, Происхождение антофилии у насекомых, Л., 1962.
10. Н. Я. Кузнецов, Чешуекрылые янтаря, М.; Л., 1941.
11. А. К. Загуляев, *Зоол. журн.*, 1972, **51**: 10, 1507–1516.
12. А. Л. Тихомирова, Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид, М., Наука, 1937.
13. Н. П. Кривошеина, А. И. Зайцев, *Итоги науки и техники. Сер. Энтомология*, 1989, 9, 1–164.
14. Н. П. Кривошеина, Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах, СПб, 1997, 61–63.
15. Б. Б. Родендорф, *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1950, 1, 78–97.
16. Н. П. Кривошеина, Насекомые – разрушители древесины и их энтомофаги, М., Наука, 1979, 5–23.
17. В. Г. Ковалев, Фауногенез филоценогенез, М., Наука, 1984, 138–153.
18. Б. М. Мамаев, Эволюция галлообразующих насекомых – галлиц, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1968.
19. Э. П. Нарчук, Систематика и эволюция двукрылых насекомых, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1977, 70–77.
20. G. Tamaki, L. Fox, H. N. Toba *et al.*, *Environ. Entomol.*, 1976, **5**: 1, 59–62.
21. L. Papp, *Folia entomol. Hung.*, 1976, **29**: 1, 75–85.
22. Г. П. Островерхова, Проблемы экологии, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1983, 5, 79–92.
23. Б. Б. Родендорф, Тр. ПИН АН СССР, 1946, **13**: 2.
24. Д. В. Панфилов, *Зоол. журн.*, 1967, **46**: 5, 645–656.
25. Г. П. Островерхова, Макроэволюция (материалы I Всесоюзн. конф. по проблемам эволюции), М., Наука, 1984, 179–181.
26. А. И. Зайцев, *Биол. науки*, 1984, 10, 38–46.
27. Б. Б. Родендорф, Историческое развитие двукрылых насекомых, М., Наука, 1964.
28. H. Plachter, *Zool. Jb. Anat.*, 1979, **101**: 3.
29. М. В. Горленко, Курс низших растений, М., Высш. шк., 1981.
30. О. Г. Кусакин, А. Л. Дроздов, Филема органического мира, 1. Пролегомоны к построению филемы, СПб, Наука, Ленингр. отд-ние, 1994.
31. А. П. Расницын, Историческое развитие класса насекомых, М., Наука, 1980, 19–26.
32. А. В. Мартынов, Тр. ПИН АН СССР, 1938, **7**: 4, 7–148.
33. В. В. Жерихин, Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя, М., Наука, 1980, 68–72.
34. В. А. Благодеров, Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах, СПб, РАН, 1997, 26–27.

## **On Mycetophagy in Dipterous Insects**

G. P. OSTROVERKHOVA

Questions concerning a widespread but poorly described type of insects nutrition type – mycetophagy, are considered: general notions, diffusion, the place and the role of nutrition types in evolutionary series of bibionomorphous dipterous mycetophiloid insects – in which the specialized mycetophagy is the principal type of larval nutrition, ecological and historical aspects of origin and development of mycetophagy and of fungal communities – mycetococonsortia determined by macromycetes of various ecological groups.