



ZRÓZNICOWANIE STRATEGII ŻYCIOWYCH MUCHÓWEK THE DIVERSITY OF LIFE STRATEGIES OF DIPTERA

DOI: 10.5281/zenodo.4642887

GRZEGORZ DUBIEL, CEZARY BYSTROWSKI¹ , ANDRZEJ JÓZEF WOŹNICA² 

¹ Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ochrony Lasu, Sękocin Stary,
ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn, e-mail: cbystrowski@yahoo.com

² Instytut Biologii Środowiskowej, Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu,
ul. Kozuchowska 5b, 51-631 Wrocław, e-mail: andrzej.woznica@upwr.edu.pl

ABSTRACT. Our paper is a brief review of the diverse life strategies of Diptera. We discuss the lifestyle of adult dipterans and the importance of immature stages as saprophages, mycetophages, phytophages and parasites on the examples of selected taxa and their specific adaptations to life and survival in various biotopes, including other living organisms, pointing to both their immense role in the circulation and decomposition of organic matter and the still insufficient knowledge on their ecology, biology and systematics.

KEYWORDS: Diptera, adults, immature stages, life strategies, biodiversity, review

WSTĘP

Jeśli za miarę sukcesu ewolucyjnego uznać zróżnicowanie gatunkowe, największy sukces wśród owadów odniosły chrząszcze (Coleoptera), motyle (Lepidoptera), błonkówki (Hymenoptera) i muchówki (Diptera). Spośród nich muchówki charakteryzują się największym zróżnicowaniem ekologicznym, co szczególnie widoczne jest w porównaniu z motylami, u których wielka różnorodność opiera się w przeważającej części na eksploatacji jednej strategii jaką jest fitofagia oraz błonkówkami, wśród których 78% znanych gatunków prowadzi pasożytniczy tryb życia (Eggleton & Belhshaw 1992). W zależności od ujęcia Diptera podzielone zostały na około 180 rodzin obejmujących 160 000 opisanych gatunków. Stanowią 12-15% znanych taksonów zwierząt a liczba nowo opisywanych zwiększa się o ok. 1% rocznie (Yeates et al. 2007, Marshall 2012, Wiegmann & Yeates 2017).

W oparciu o dane molekularne i kopalne, ocenia się, że w ciągu 250 milionów lat ewolucji u muchówek doszło do trzech epizodów szybkiej radiacji oraz całego szeregu niezależnych zdarzeń powodujących zmiany strategii życiowych. Najistotniejszymi punktami zwrotnymi w ewolucji Diptera było wytworzenie wydłużonej ssawki, które zbiegło się w czasie z ekspansją roślin kwiatowych, wykształcenie bobówki umożliwiające zasiedlenie bardziej suchych środowisk oraz uproszczenie rozwoju larwalnego ułatwiające dywersyfikację źródeł pożywienia. Porównanie danych morfologicznych i molekularnych wskazuje, że co najmniej 12 razy dochodziło niezależnie do rozwoju hematofagii, 17 razy do rozwoju pasożytnictwa wewnętrznego a 10 razy zewnętrznego, 18 razy w toku ewolucji tracone były skrzydła a 26 razy rozwinęła się niezależnie fitofagia (Wiegmann et al. 2010). Poszczególne rodziny muchówek wykazują bardzo niejednolite tempo różnicowania a niektóre rodziny o bardzo podobnym planie budowy okazały się być archaicznymi „żywymi skamieniałościami” (Strathmann & Slatkin 1983, Wiegmann et al. 2010).

W niniejszym artykule przedstawiono opartą na literaturze analizę dominujących strategii życiowych w poszczególnych rodzinach muchówek. Głównym celem pracy jest zachęcenie młodych adeptów biologii oraz osób hobbystycznie zainteresowanych przyrodą do prowadzenia własnych badań w dziedzinie dipterologii poprzez wskazanie potencjalnych tematów i rozlicznych, ciągle słabo wyeksploatowanych obszarów wiedzy. Dlatego poszczególne zagadnienia zostały jedynie zasygnalizowane a ich rozwinięcie znajduje się w cytowanej literaturze. W trakcie poszukiwania źródeł zwracano głównie uwagę na prace o charakterze przeglądowym dotyczące biologii poszczególnych rodzin, morfologicznych przystosowań do różnych nisz ekologicznych i różnych sposobów zdobywania pożywienia wśród Diptera. Zwracano też uwagę na strategie nietypowe, ale ciekawe z przystosowawczego punktu widzenia. Natomiast w sposób celowy pominięto kwestie filogenezy i klasyfikacji muchówek, które są nadal dalekie od rozwiązania i którym poświęcono szereg odrębnych opracowań (Oosterbroek & Courtney 1995, Kutty et al. 2007, Wiegmann et al. 2010, Marshall 2012, Wiegmann & Yeates 2017). Należy podkreślić, że muchówki są rzędem niezwykle plastycznym i wiele przystosowań oraz strategii życiowych wyewoluowało niezależnie od siebie w odległych filogenetycznie grupach (Rotheray 2019). Dominujące strategie życiowe w obrębie poszczególnych rodzin muchówek przedstawiono w tabeli (TAB. 1). Układ systematyczny, z niewielkimi zmianami, oparto na książkowym dziele Marshalla (2012) dotyczącym bioróżnorodności i ewolucji muchówek. Na temat niektórych rodzin mamy bardzo skąpe informacje dotyczące trybu życia, mimo, że część z nich ma kluczowe znaczenie dla rozważań filogenetycznych i są szczegółowo omawiane w pracach taksonomicznych (Acartophthalmidae, Apsilocephalidae, Apystomyiidae, Atelestidae, Axiniidae, Bolbomyidae, Brachystomatidae, Camillidae, Centroncidae, Chyromyidae, Ctenostylidae, Curtonotidae, Cypselosomatidae, Diastatidae, Evocoidae, Gobryidae, Hilarimorphidae, Huttoninidae, Inbiomyiidae, Ironomyidae, Lonchaeidae, Lonchopteridae, Marginidae, Megamerinidae, Mesembrinellidae, Nannodastiidae, Natalimyzidae, Neminidae, Nothybidae, Opetidae, Oreoleptidae, Paraleucopidae, Periscelididae, Pseudopomyzidae, Rangomaridae, Ropalomeridae, Sciadoceridae, Somatiidae, Stenomicridae, Strongylophthalmidae, Syringogastridae, Tanypezidae, Teratomyzidae, Valeseguidae, Xenasteiidae). Wymienione powyżej rodziny pominięto w tabeli. Te zaś o podobnej biologii, zbliżone filogenetycznie omówiono łącznie. W dalszej części artykułu przedstawiono wybrane aspekty życia dorosłych muchówek oraz omówiono znaczenie ich larw jako saprofitów, mycetofagów, fitofagów i pasożytów. Pominięto kwestie

ekonomicznego i medycznego znaczenia muchówek oraz wciąż niedocenianą ich rolę w biomonitoringu i ochronie środowiska (Courtney et al. 2009).

TRYB ŻYCIA DOROSŁYCH MUCHÓWEK

Lot, wyszukiwanie partnera, kopulacja oraz składanie jaj to zajęcia energochłonne, przez co większość imagines muchówek intensywnie żeruje. Dorosłe muchówki odżywiają się w stosunkowo zróżnicowany sposób. Korzystają najczęściej z nektaru lub spadzi jako źródła węglowodanów, pyłku jako źródła białka, krwi kręgowców lub hemolimfy bezkręgowców zapewniających pełne spektrum potrzebnych składników pokarmowych (FOT. 1). Dorosłe muchówki z takich rodzin jak Asilidae, Calliphoridae, Dolichopodidae, Empididae, Hybotidae, Micropezidae, Muscidae, Scathophagidae są drapieżnikami innych bezkręgowców, często upłynniając tkanki zdobyczy za pomocą śliny bogatej w enzymy proteolityczne (Courtney et al. 2009). Do wyjątków należą niektóre prymitywne muchówki długoczułkie, a wśród Calyptratae imagines z rodzin Hypodermatidae i Oestridae, wśród których obserwuje się redukcję narządów gębowych.



FOT. 1. Samiec komara na trybuli (*Anthriscus* sp.). Rodzina *Culicidae* (komarowate) należy do jednych z najlepiej zbadanych rodzin muchówek ze względu na znaczenie tych owadów dla zdrowia publicznego (fot. Cezary Bystrowski).

PHOT. 1. A mosquito male on a chervil (*Anthriscus* sp.). The family *Culicidae* (mosquitoes) is one of the best-studied families of flies due to their public health importance (phot. Cezary Bystrowski).

Muchówki mają duże znaczenie w zapylaniu roślin i w większości tego typu układów roślina „rewanżuje się” - jako dostarczyciel węglowodanów (nektar) i/lub białka (pyłek). W Belgii ponad 700 roślin z 94 rodzin zależne jest od muchówek jako zapylaczy (Courtney et al. 2009). Wytwarzanie przez rośliny struktur i sygnałów przywabiających muchówki określamy mianem miofilii (*myophily*). Ewolucja prymitywnych grup muchówek krótkoczułkich przebiegająca równoległe z różnicowaniem roślin kwiatowych w mezozoiku jest dobrze udokumentowana przez materiały kopalne. Zróżnicowanie aparatów gębowych ówczesnych muchówek uważa się za przykład koewolucji muchówek i roślin kwiatowych (Zhang & Wang 2017). Niektóre rośliny korzystają z mimikry (określanej jako mimikra reprodukcyjna) żeby zwabić owady zapylające. Mimikra tego typu przyjęła u roślin bardzo różnorodne i czasem zaskakujące formy. Żeńskie kwiaty pozbawione nektaru mogą przypominać kwiaty męskie produkujące go w dużej ilości, wytwarzane są struktury tylko przypominające pyłek lub miodniki, sam kwiat może wyglądem przypominać gotową do kopulacji samicę owada (pseudokopulacja, *Pouyannian mimicry*). Wytwarzanie wizualnych i chemicznych bodźców przywabiających koprofilne i mycetofilne muchówki poszukujące miejsc owipozycji określane jest jako kopromiofilia i mycetofilia (Dafni 1984, Raguso 2020). Sapromiofilia polega natomiast na wytwarzaniu przez roślinę bodźców chemicznych przywabiających muchówki saprofagiczne. Grzybicze patogeny roślin mogą przywabić muchówki zapylające wytwarzając struktury przypominające kwiaty (*pseudoflowers*), co jest także uznawane za formę mimikry (Roy 1996). *Artocarpus integer* (Thunb.) (Moraceae) jest zapylany przez *Contarinia* spp. (Cecidomyiidae), których larwy żerują na męskich kwiatostanach porażonych przez grzyb *Choanephora* sp. (Mucorales, Zygomycetes) (Sokal et al. 2000). Przedstawiciele 71 rodzin muchówek odwiedzają kwiaty. Modelami badań nad owadami zapylającymi były do tej pory głównie motyle, pszczoły i muchówki z rodziny Syrphidae. W badaniu, które objęło 261 gatunków roślin i 520 gatunków owadów odwiedzających kwiaty największe znaczenie w przenoszeniu pyłku miały Hymenoptera, ale muchówki stanowiły aż 67% owadów odwiedzających kwiaty w badanych agrokulturach. Zwraca się uwagę na niewystarczający stopień zbadania muchówek jako zapylaczy, szczególnie w sytuacji załamania populacji Hymenoptera (Orford et al. 2015, Raguso 2020). Zjawisko pseudozapylania (*pseudopollination*) występuje u grzybów, u których kontakt strzępek, które wykiełkowały z odrębnych zarodników jest konieczny dla rozmnażania płciowego. Muchówki z rodziny Platypezidae weszły w układ symbiotyczny z grzybami z rodzaju *Agaricus* żerując na ich blaszkach a następnie przenosząc w swoim przewodzie pokarmowym zdolne do kiełkowania zarodniki i ułatwiając tym samym seksualną reprodukcję grzyba (Bunyard 2007).

Do strategii ochronnych muchówek przed drapieżnikami należy morfologiczne upodobnienie do innych grup owadów. Ma ono najczęściej charakter mimikry batesowskiej i polega na upodobnieniu do os (np. u Syrphidae), gąsieniczników (u Micropezidae), pszczoł (u Bombyliidae) czy mrówek (u Micropezidae, Richardiidae, Sepsidae). Czasem to upodobnienie ma na celu raczej ułatwienie zbliżenia się do potencjalnej ofiary (Asilidae, Bombyliidae, Conopidae (FOT. 2) niż ochronę. Mniej zrozumiałe jest upodobnienie niektórych muchówek do chrząszczy obserwowane wśród Sphaeroceridae, Rhiniidae, Ulididae, Drosophilidae i Lauxaniidae. Ciekawe, że z kolei u chrząszczy znane są przypadki upodobnienia do muchówek (Hespenheide 1973).



FOT. 2. Samiec *Conops* sp. Rodzina wyślepkowatych obejmuje gatunki muchówek, których larwy są pasożytami wewnętrznymi niektórych żądłówek. Większość postaci dorosłych wykazuje mimikrę upodobniającą je do gospodarzy (fot. Cezary Bystrowski).

PHOT. 2. Male of *Conops* sp. The family of thick-headed flies (Conopidae) includes species which larvae are internal parasites of some of aculeate Hymenoptera. Most of the adults show mimicry that make them look like their hosts (phot. Cezary Bystrowski).

Odrębną strategią ochronną przed drapieżnikami jest tworzenie rojów i agregacji (Danks 2006). Agregacje powietrzne samców (*male aerial swarming*) są pierwotnym zachowaniem godowym, obserwowanym głównie u „niższych” muchówek. Stanowi to optymalne rozwiązanie w sytuacji niskiej gęstości populacji. Samice tworzą agregacje u Empididae i niektórych Chironomidae. U Empididae, wśród których samica wybiera partnera do kopulacji, obserwuje się zachowanie polegające na przygotowaniu przez samca „podarunku” (*nuptial gift*). Agregacje samców na podłożu stałym (tzw. tokowiska, *substrate leks*) obserwowane są głównie wśród Drosophilidae i Tephritidae oraz innych przedstawicieli Acalyptratae. Zachowanie to sprzyja rozwojowi sygnałów i dymorfizmu płciowego, występuje zwykle u gatunków monofagicznych. Wśród przedstawicieli 33 rodzin muchówek zaobserwowano wykorzystanie eksponowanych elementów krajobrazu celem odbywania zachowań godowych (*hilltopping*) (Courtney et al. 2009). Sepsidae, ze względu na wyraźny dymorfizm płciowy oraz łatwość w hodowli w warunkach laboratoryjnych są modelową grupą do badań nad zachowaniami rozrodczymi, selekcją seksualną i znaczeniem dymorfizmu płciowego w procesie specjacji (Puniamoorthy et al. 2008). Benelli (2014) dokonał przeglądu agresywnych zachowań wśród Tephritidae w okresie godowym, które mają zarówno charakter wewnątrzgatunkowy jak i międzygatunkowy. Różnice w behawiorze godowym można rozpatrywać w kontekście zjawiska specjacji, co eksperymentalnie wykazano u Drosophilidae, u których wykryto geny, których mutacje odpowiedzialne są za różne

zachowania godowe samców. W obrębie rodziny Neriidae obserwowana jest niezwykła jednorodność struktur genitalnych, praktycznie nieprzydatnych przy rozróżnianiu gatunków, a odmienności behawioralne wydają się stanowić wystarczającą barierę międzygatunkową. Różnice behawioralne wydają się silnym motorem specjacji także wśród Piophilidae, u muchówek z rodzaju *Anastrepha* (Tephritidae), czy u hawajskich przedstawicieli rodzaju *Drosophila* (Drosophilidae) (Wilkinson & Jones 2014). Wciąż relatywnie mało badań poświęcono korelacji elementów morfologii muchówek ze zmianami w ich zachowaniu w okresie rozrodu (Puniamoorthy et al. 2008).

MUCHÓWKI JAKO SAPROFAGI

Larwy muchówek związane są generalnie ze środowiskiem płynnym lub półpłynnym, za takie można bowiem uznać także gnijącą materię organiczną, tkanki żywych roślin, grzybów czy zwierząt (Courtney et al. 2009). Larwy *Coenosia tigrina* (Fabricius, 1775) po wykluciu z jaj przeżywają zaledwie kilkanaście minut jeśli nie zostaną umieszczone w środowisku o wysokiej wilgotności (Martins et al. 2015). Rzeczywistym pokarmem saprofagów są najczęściej drobnoustroje rozkładające martwą materię organiczną, co określamy mianem mikrofagii (Matile 1997, Chandler 2001). Tephritidae reagują na wydzielane przez bakterie substancje tworzące „chemiczną sygnaturę fermentacji” (Robacker 2007). Nowakowski (1989) w swojej pracy nad Acalyptratae wilgotnych łąk Niziny Mazowieckiej zwrócił uwagę na brak szczegółowej wiedzy dotyczącej specyficznych powiązań troficznych saprofagicznych muchówek, przy czym wydają się one bardziej wyspecjalizowane w konkretnej, wąskiej niszy ekologicznej niż saprofagiczne chrząszcze. Skład pierwiastkowy odchodów roślinożerców zbliżony jest do składu roślin, przy czym większość azotu znajduje się w mikroorganizmach, które stanowią 10-20% suchej masy odchodów. Wiadomym powszechnie jest fakt, że rozkład ściółki (opadłych świeżych liści) nie jest praktycznie możliwy bez udziału Mycetophilidae, których postacie dorosłe roznoszą potrzebne do rozkładu liści drobnoustroje i grzyby podczas składania na nich jaj (Kostychev 1886). Z badań prowadzonych w Kanadzie wynika, że z odchodami bydła związanych jest co najmniej 300 gatunków owadów reprezentujących 50 rodzin, w tym 23 rodziny muchówek, larwy 19 z nich prawdopodobnie odżywiają się odchodami i zasiedlającymi je drobnoustrojami. W niektórych przypadkach larwy pierwszych stadiów rozwojowych odżywiają się mikroorganizmami a potem stają się drapieżcami. W późniejszych fazach rozkładu odchody kolonizowane są przez owady, które odżywiają się w rzeczywistości strzępkami grzybów (Floate 2011). Buck (1997) przedstawił wyniki badań nad saprofagicznymi Sphaeroceridae hodowanymi w środowisku naturalnym z różnych substratów (tkanki zwierząt, martwe bezkręgowce, gnijące tkanki roślin, grzyby, odchody). Uzyskał prawie 50 000 okazów Sphaeroceridae należących do 28 gatunków (34,9% ogółu wyhodowanych muchówek). Procent wyhodowanych Sphaeroceridae spośród innych rodzin muchówek wahał się od 0,2% (z grzyba) do 93% (z odchodów). Różnice w składzie gatunkowym zależały zarówno od rodzaju zastosowanego substratu jak i miejsca prowadzonych hodowli (las vs. środowisko otwarte). Ekspozowana padlina ulega rozkładowi przy dużym udziale Calliphoridae, Sarcophagidae i Muscidae. W przypadku padliny niedostępnej dla plujek (padlina zakopana, drobne bezkręgowce) wzrasta udział innych rodzin takich jak Sphaeroceridae i Phoridae (Buck 1997). Ze względu na znaczenie w medycynie

sądowej szereg badań poświęcono zjawisku sukcesji i czynnikom wpływającym na rozwój larw muchówek na zwłokach i padlinie (Campobasso et al. 2001; Cruise et al. 2018). Stosunkowo słabo poznane są natomiast szczegółowe preferencje pokarmowe muchówek związanych z norami i gniazdami kręgowców (Roháček 2019). Muchówki saproksyliczne (związane z martwym drewnem) ustępują swoim zróżnicowaniem jedynie chrząszczom, ale są też od nich znacznie słabiej zbadane. Gatunki z co najmniej 75 rodzin związane są z martwym drewnem, przy czym dla niektórych (Alaucigastridae, Axymyiidae, Canthyloscelididae, Clusiidae, Pachyneuridae, Panthoptalmidae, Periscelididae, Xylomyidae, Xylophagidae) dotyczy to wszystkich lub większości znanych gatunków. O różnorodności i znaczeniu saproksylicznych muchówek świadczy to, że w badaniu przeprowadzonym w Niemczech z drewna wyhodowano 12 000 okazów muchówek reprezentujących 163 gatunki z 37 rodzin, a w badaniu kanadyjskim 90% owadów wyhodowanych z martwego drewna stanowiły muchówki. Samych Cecidomyiidae wyhodowano 323 morfologicznie różne formy (Ulyshen 2018). Mniej wiadomo o szczegółowych preferencjach pokarmowych i trybie życia poszczególnych gatunków, które mogą być kambiofagami, saproksylofagami, ale także mycetofagami, drapieżcami, pasożytami, koprofagami lub nekrofagami. Stanowi to potencjalnie olbrzymi i bardzo ciekawy obszar badań. Kolejnym słabo wyeksploatowanym obszarem badań jest zjawisko sukcesji muchówek saproksylicznych analogiczne do obserwowanego w odniesieniu do muchówek związanych z grzybami lub padliną. Generalną obserwowaną zasadą jest wzrost liczebności i różnorodności muchówek w trakcie kolejnych faz rozkładu drewna (Hövmeyer & Schauer mann 2003). Muchówki wydają się być bardziej związane ze specyficznym środowiskiem niż gatunkiem drzewa. W 10-letnich badaniach prowadzonych w Szkocji tylko 16,4% z 85 wyhodowanych gatunków muchówek saproksylicznych było ściśle związanych z jednym gatunkiem drzewa a tylko 21,1% wyhodowano z więcej niż jednego typu mikrośrodowiska (Rotheray et al. 2001).

ZWIĄZKI MUCHÓWEK Z GRZYBAMI

Związki muchówek z grzybami można rozpatrywać na trzech różnych płaszczyznach: grzyby są często eksploatowanym pokarmem i środowiskiem życia larw muchówek, są też ich istotnym „wrogiem naturalnym” (Entomophthorales, Hypocreales), znane są też układy między grzybami i muchówkami o charakterze mutualizmu. Wydaje się, że pierwotnie muchówki były detrytofilnymi eurybiontami związanymi z wilgotnym środowiskiem, co sprzyjało rozwojowi mycetofagii. W rodzinach, w których larwy żerują na żywej tkance grzyba (Bolitoophilidae, Platypezidae, większość Mycetophilidae), pierwotnie mogła ona mieć postać odżywiania strzępkami grzybów pokrywającymi martwą materię organiczną. Dodatkową korzyścią wynikającą z mycetofagii jest możliwość wykorzystania enzymów litycznych grzybów, które w niektórych przypadkach zachowują swoją aktywność w przewodzie pokarmowym owada (McCulloch-Martin 1992). Wprowadzono kilka podziałów muchówek związanych z grzybami na grupy troficzne (Krivosheina 2007, Jakovlev 2012), szczegółowe dane na temat charakteru przyjmowanego pokarmu przez larwy żyjące w owocnikach grzybów są jednak w dalszym ciągu wysoce niepełne. O podobieństwie mycetofagii do fitofagii świadczy też to, że większość Bolitoophilidae, Mycetophilidae i Platypezidae to oligofagi lub nawet monofagi, podczas gdy muchówki, których larwy odżywiają się gnijącą tkanką grzyba (Drosophilidae, Sphaeroceridae) są zwykle polifagiczne.

Larwy niektórych Platypezidae mają zdolność wytwarzania galasów w tkankach grzyba (*Agathomyia wankowiczii* (Schnabl, 1884) na hubie *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat.).

Zjawisko mutualizmu w układzie grzyb-owad obserwowane jest wśród przedstawicieli 14 rodzin owadów i 16 rzędów grzybów. W obrębie muchówek wyewoluowało ono niezależnie co najmniej czterokrotnie (Biedermann & Vega 2019). Korzyść dla owada opiera się na bezpośrednim dostarczaniu pożywienia, rozkładzie niestrawnych komponentów pokarmu i detoksykacji komponentów trujących. Korzyść dla grzyba wynika z ułatwienia wniknięcia do rośliny żywicielskiej, ochronie przed drapieżnikami (np. wewnątrz galasów wytwarzanych przez Cecidomyiidae) i ułatwieniu dyspersji zarodników. W toku ewolucji dochodzi do wytwarzania struktur anatomicznych u owadów służących przechowywaniu zarodników, a u grzybów istnieje presja w kierunku tworzenia struktur wykorzystywanych przez owady jako pokarm i presja w kierunku bezpłciowego (klonalnego) rozmnażania (Biedermann & Vega 2019). Molekularne podstawy symbiotycznych związków muchówek i grzybów poznane są jedynie fragmentarycznie. Wykazano możliwość horyzontalnego transferu genów między muchówkami a zasiedlającymi ich przewód pokarmowy prymitywnymi grzybami z rzędu Herpellales co ma sprzyjać większemu dopasowaniu fizjologii koegzystujących gatunków (Wang et al. 2016, Wang et al. 2018).

MUCHÓWKI JAKO FITOFAGI

Ocenia się, że w toku ewolucji owadów około 50 razy doszło niezależnie od siebie do rozwoju fitofagii (rozumianej jako odżywanie się żywymi tkankami roślin wyższych) (Mitter et al. 2019). Typowych roślinożerców odnajdujemy jednak tylko wśród 9 z 30 rzędów owadów. Do rozwoju tej strategii konieczne jest pokonanie szeregu barier takich jak ryzyko wyschnięcia, problem przyczepienia się/poruszania po substracie, przystosowanie do diety ubogiej w azot i pozbawionej niektórych aminokwasów, konieczność detoksykacji niektórych substancji zawartych w diecie. Kiedy te bariery zostaną pokonane, fitofagia prowadzi do przyspieszonej dywersyfikacji gatunków, której sprzyjają duża biomasa roślin i ich zróżnicowanie. Obecnie około połowy znanych gatunków owadów to fitofagi (Mitter et al. 2019). Tworzenie min w tkankach żywych roślin jako formę ochrony przed wysychaniem obserwuje się w 16 rodzinach muchówek, przy czym największy sukces ewolucyjny, jeśli za jego miarę przyjąć liczbę gatunków, odniosły Agromyzidae (Winkler et al. 2010). Drugim, obok tworzenia min sposobem ochrony jest modyfikacja fizjologii rośliny w kierunku tworzenia galasów, rodziną, która odniosła największy sukces w tym zakresie są Cecidomyiidae. Bardzo rzadko larwy muchówek żerują na powierzchni roślin (Cylindrotomidae), mimo, że strategia ta okazała się skuteczna wśród motyli, błonkówek (Symphyta) i chrząszczy (Chrysomelidae). W rodzinach muchówek, w których dominującą strategią życiową jest fitofagia, motorem specjacji może być konieczność dopasowania fizjologii, biochemii, cyklu życiowego i morfologii do cech rośliny żywicielskiej (Schuler et al. 2016). Dodatkowo tworzeniu nowych gatunków sprzyjać może wyspowe występowanie i rozmieszczenie roślin żywicielskich i zjawisko hybrydyzacji między spokrewnionymi gatunkami (Matsubayashi et al. 2009).

MUCHÓWKI JAKO PASOŻYTY

Price (1980) określił, że około połowy żyjących gatunków zwierząt prowadzi pasożytniczy tryb życia. Zaproponowano przy tym różne rodzaje podziałów tej strategii życiowej (ekto- i endopasożyty; pasożyty/parazytoidy; idiobionty/koinobionty) (Yeates & Greathead 2008). Zmiana organizacji budowy aparatu gębowego u Brachycera może być uznana za ważną preadaptację do drapieżnego i pasożytniczego trybu życia larw muchówek (Rothery 2019). Około 16 000 znanych gatunków muchówek jest parazytoidami. Znane są one w obrębie 21 rodzin Diptera i uważa się, że ten tryb życia wyewoluował niezależnie około 100 razy, przeciwieństwie do parazytoidów wśród błonkówek, u których stanowią one 78% znanych gatunków Hymenoptera, ale wszystkie tworzą jedną linię ewolucyjną. Muchówki zasiedlają, jako żywicieli, 22 rzędy zwierząt aż z pięciu typów (błonkówki natomiast z 19 rzędów, wyłącznie z typu stawonogów). Muchówki z aż ośmiu rodzin [Acroceridae, Bombyliidae, Chloropidae, Drosophilidae, Ephydriidae, Phoridae, Sarcophagidae (FOT. 3), Tachinidae] są wrogami naturalnymi pajaków należących do 31 różnych rodzin (Gillung & Borkent 2017).



FOT. 3. Samica *Miltogramma* sp. Sarcophagidae (ścierwicowate) to bardzo zróżnicowana ekologicznie rodzina o nierównomiernie poznanej biologii. Wiele gatunków prowadzi pasożytniczy tryb życia (fot. Cezary Bystrowski).

PHOT. 3. Female of *Miltogramma* sp. The family Sarcophagidae (flesh flies) is a very ecologically diverse family with unevenly understood biology. Many species lead a parasitic lifestyle (phot. Cezary Bystrowski).

Dwie najbardziej zróżnicowane z przystosowanych do pasożytnictwa rodzin to Bombyliidae i Tachinidae, które rozwinęły różne strategie składania jaj wynikające z tego, że Bombyliidae pasożytują głównie na gospodarzach żyjących pod ziemią a Tachinidae (FOT. 4) specjalizują się w lądowych owadach odżywiających się liśćmi roślin (Yeates & Greathead 2008).



FOT. 4. Samiec *Carcelia rasa* (Macquart, 1850). Tachinidae (rączykowate) to najbardziej liczna w gatunki i najbardziej zróżnicowana rodzina muchówek pasożytniczych. Jedyne dla około połowy gatunków poznano żywicieli, a wiele obserwacji wymaga rewizji i potwierdzenia (fot. Cezary Bystrowski).

PHOT. 4. Male of *Carcelia rasa* (Macquart, 1850). Tachinidae (tachinids) are the most numerous in species and the most diverse family of parasitic flies. Only about fifty percent of the tachinids species have known hosts, and many observations require a review and confirmation (phot. Cezary Bystrowski).

Najbardziej prymitywnym zachowaniem mogącym stanowić niejako wstęp do pasożytnictwa są przykłady forezy obserwowane wśród larw niektórych Chironomidae. Uważa się jednak, że pasożytnictwo wyewoluowało generalnie z drapieżnictwa, najpierw przyjęło postać pasożytnictwa zewnętrznego a następnie ewoluowało w trzech kierunkach: pasożytnictwa wewnętrznego u gospodarzy żyjących pod ziemią, pasożytnictwa wewnętrznego u gospodarzy żyjących nad powierzchnią gleby oraz żerowania w złożach jaj (Eggleton & Belhshaw 1992). Strategie owipozycji pasożytniczych muchówek są bardziej różnorodne, a jednocześnie znacznie słabiej zbadane niż ma to miejsce w przypadku pasożytniczych błonkówek (Dindo & Nakamura 2018). Poza muchówkami, które składają jaja bezpośrednio na lub w gospodarzu, pozostałe polegają na dwufazowej strategii. Muchówka rozpoznaje sygnały świadczące o żerowaniu gospodarza i składa w tym miejscu

jaja, które: są spożywane przez żywiciela a larwy wykluwają się w przewodzie pokarmowym pod wpływem bodźców chemicznych (plemię Gonini, Tachinidae); z których wykluwają się mało ruchliwe larwy i biernie oczekują w pozycji wyprostowanej na pojawienie się w pobliżu żywiciela do którego natychmiast się przyczepiają (Tachininae, Tachinidae); z których wykluwa się pierwsze stadium larwalne (planidium) aktywnie wyszukujące żywiciela (Acroceridae, Bombyllidae, Rhinophoridae, plemię Dexinii z Tachinidae). Ten ostatni sposób pozwala na wykorzystanie gospodarzy niedostępnych w inny sposób, na przykład żerujących pod ziemią lub w drewnie. Sygnały za pomocą których larwy aktywnie wyszukują żywiciela oraz czas ich przeżycia w formie pierwszego stadium larwalnego stanowią niewyeksplorowany do tej pory obszar badań. Przystosowaniem do pasożytniczego trybu życia jest jajożyworodność lub żyworodność obserwowana u niektórych Sarcophagidae, Oestridae i Tachinidae oraz wszystkich Hippoboscoidea. Błonkówki wykorzystują składniki jadu oraz bakulowirusy do pokonania układu obronnego gospodarza, zaś u muchówek z rodziny Tachinidae dochodzi do wykorzystania układu obronnego na własne potrzeby (poprzez enkapsulację z wytworzeniem kanału oddechowego) lub zasiedlają one w pierwszej fazie rozwoju organy niedostępne dla układu immunologicznego (zwoje nerwowe, mięśnie, gruczoły).

Wyróżnia się trzy grupy bodźców wykorzystywanych przez samice przy wyszukiwaniu gospodarza dla potomstwa: sygnały pochodzące bezpośrednio od gospodarza, sygnały związane z żerowaniem gospodarza oraz sygnały związane z mikrośrodowiskiem lub rośliną żywicielską gospodarza. Sygnały chemiczne wykorzystywane przez pasożyty należą do grupy hormonów płciowych lub hormonów alarmowych gospodarzy. U Tachinidae i Sarcophagidae niezależnie wyewoluowała zdolność lokalizacji potencjalnego gospodarza za pomocą sygnałów dźwiękowych (fonotaksja). Co ciekawe, u samców tych gatunków także istnieją morfologiczne przystosowania do odbierania dźwięków, ale wydaje się, że są wykorzystywane raczej jako system ostrzegania przed drapieżnikami. Mało poznane są zmiany behawioralne u porażonych żywicieli. Przyjmuje się, że w pierwszej fazie porażenia sprzyjają one gospodarzowi (np. wyszukiwanie chłodniejszych mikrośrodków spowalniające rozwój pasożyta), a w fazie późniejszej pasożytowi (np. zagrzebywanie się w ziemi tuż przed śmiercią). Obserwowano przypadki „samolecznictwa” polegające na zmianie rośliny żywicielskiej na taką, która ma więcej toksycznych składników (Feener & Brown 1997). Do walki biologicznej ze szkodnikami wykorzystywano dotychczas muchówki z rodzin: Cecidomyiidae, Chamaemyiidae, Cryptochetidae, Muscidae, Pipunculidae, Sciomyzidae (FOT. 5), Phoridae i Tachinidae. Zastosowanie muchówek do walki biologicznej musi być poprzedzone bardzo dokładnymi badaniami ich biologii celem oceny ewentualnego wpływu na miejscową faunę. Na przykład polifagiczna rączyca *Compsilura concinnata* (Meigen, 1824) uwalniania w USA w ramach walki biologicznej ze szkodnikami leśnymi w latach 1906-1986 jest obecnie odpowiedzialna za 36-81% śmiertelności larw nieszkodliwych motyli *Hyalophora cecropia* (Linnaeus, 1758, *Callosamia promethea* Drury 1773 i *Hemileuca maia* Drury 1773, z których ostatni stał się już na tych terenach gatunkiem zagrożonym wyginięciem (Boettner et al. 2000).



FOT. 5. Samica *Tetanocera* sp. Sciomyzidae (smętkowate) to rodzina muchówek związanych troficznie niemal wyłącznie ze ślimakami, ale wykazujących bardzo duże zróżnicowanie ekologiczne (fot. Cezary Bystrowski).

PHOT. 5. Female of *Tetanocera* sp. Sciomyzidae (marsh flies) is a family of flies that is trophically associated almost exclusively with snails but showing a very high ecological diversity (phot. Cezary Bystrowski).

Muszycę (myiasis) oznaczającą rozwój larw muchówek w ciele żywych kręgowców wywołują głównie gatunki z rodzin Calliphoridae, Sarcophagidae i Oestridae. Calliphoridae i Sarcophagidae charakteryzują się mniejszą swoistością w wyborze gospodarza oraz krótszym czasem rozwoju. Muszyca może mieć charakter obligatoryjny lub fakultatywny. Rozróżniamy muszycę pierwotną i wtórną (infestacja rany przez larwy muchówek). Pierwotną muszycę u człowieka wywołują takie gatunki jak *Cochliomyia hominivorax*, *Lucilla cuprina*, *Chryzomya bezziana* (Courtney et al. 2009). Larwy Oestridae wytwarzają proteazy, które ułatwiają migrację w tkankach oraz hamują mechanizmy ochronne gospodarza. Larwy Calliphoridae i Sarcophagidae nie wykazują tendencji do migracji w tkankach. Co ciekawe, badania morfologiczne nie wykazały istotnych różnic w budowie aparatu gębowego saprofagicznych, fakultatywnie pasożytniczych i obligatoryjnie pasożytniczych gatunków Calliphoridae i Sarcophagidae. Przystosowanie do wywoływania muszycy w tych rodzinach ma więc bardziej charakter fizjologiczny niż anatomiczny (Stevens et al. 2006). Muszycę urogenitalną powodują okazjonalnie muchówki z rodzin Psychodidae i Phoridae.

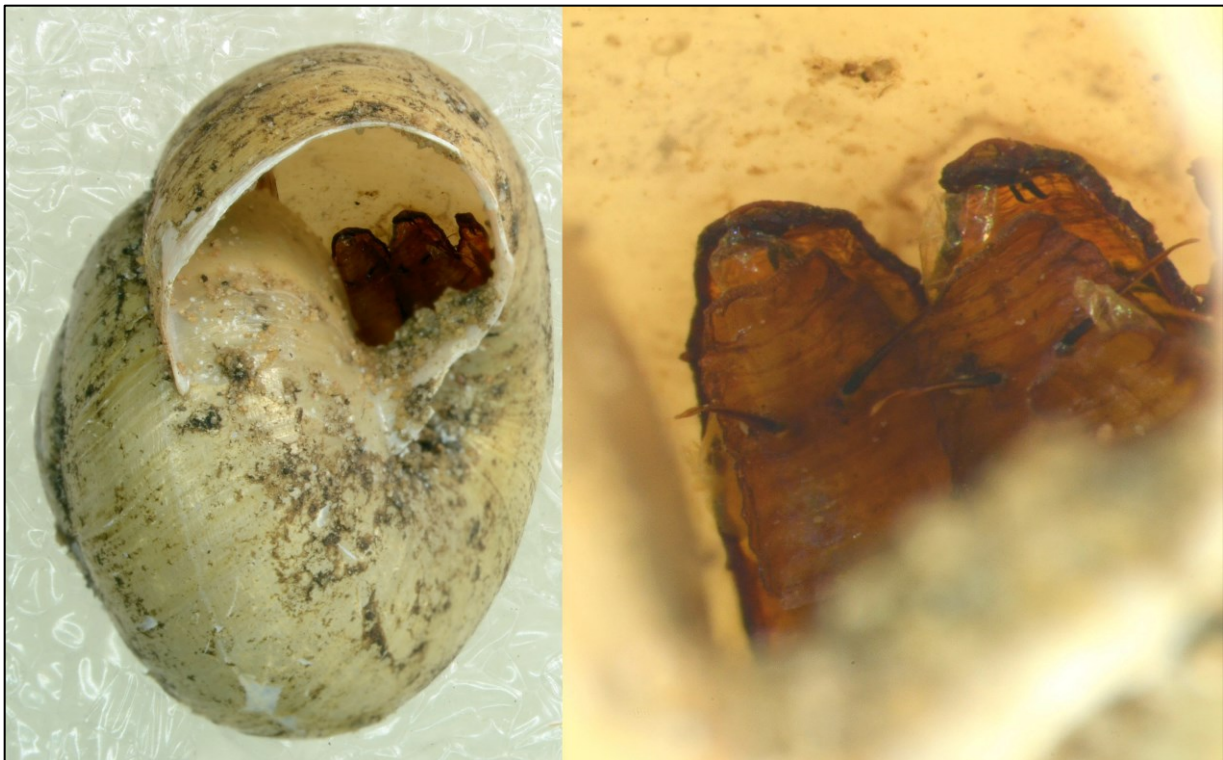
Kleptopasożytnictwo obserwowane jest wśród imagines drobnych muchówek (Chlorophidae, Milichiidae, Phoridae) w stosunku do większych, drapieżnych stawonogów długo spożywających swoją zdobycz. Czasem kleptopasożytnictwu tego typu towarzyszy zjawisko forezy (Sivinski et al. 1999). Inną formę kleptopasożytnictwa przejawiają przedstawiciele Bombyliidae i Sarcophagidae w stosunku do żądłówek oraz Sphaeroceridae w stosunku do koprofagicznych chrząszczy z rodziny Scarabaeidae (kleptopasożytnictwo larw, które wykorzystują pokarm zgromadzony dla potomstwa gospodarza). Niektóre rośliny wykorzystują sygnały chemiczne naśladujące zranionego owada celem przywabiania muchówek kleptopasożytniczych jako zapylaczy (Raguso 2020).

PODSUMOWANIE

Badania nad molekularnymi podstawami różnicowania muchówek są dopiero w fazie początkowej, wykazano jednak, że muchówki wykazują zwiększone tempo zmian ewolucyjnych genomu w porównaniu z innymi owadami holometabolicznymi (Savard et al. 2006). Dotychczasowe badania oparte na materiale kopalnym i badaniach genetycznych, wskazują na epizodyczny charakter radiacji muchówek obserwowany także wśród innych, wysoko zróżnicowanych, rzędów owadów. Za najbardziej pierwotne uważa się obecnie rodziny Deuterophlebiidae i Nymphomyiidae z larwami przystosowanymi do życia w strumieniach z szybko płynącą wodą i znacznie skróconym czasem życia imagines, które nie przyjmują pokarmu. Pozostałe muchówki dzieli się na pięć prawdopodobnie monofiletycznych grup o randze podrzędu: Bibionomorpha, Brachycera, Culicomorpha, Psychodomorpha i Tipulomorpha (Wiegmann & Yeates 2017). Niewątpliwie zmiana strategii życiowej z saprofagii w kierunku fitofagii oraz pasożytnictwa sprzyjała przyspieszonej radiacji i różnicowaniu się muchówek (Mitter et al. 1988). W obrębie rzędu Diptera można wyróżnić rodziny, które wykazują się zarówno dużą liczebnością i jednocześnie dużym zróżnicowaniem trybu życia [(Chironomidae, Cecidomyiidae, Phoridae (FOT. 6)] jak też rodziny bardzo liczne w gatunki, ale eksploatujące jedną strategię życiową (Asilidae, Agromyzidae, Tachinidae). Mimo, że morfologia, anatomia funkcjonalna i tryb życia larw muchówek były przedmiotem szeregu przeglądowych opracowań, nasza znajomość tego stadium rozwojowego jest w dalszym ciągu niewystarczająca. Szacuje się, że znamy postacie larwalne zaledwie 2% muchówek (Smith 1989, Rotheray 2019). Zaskakująco często dostępne dane ograniczają się jedynie do rodzaju substratu w którym obserwowano rozwój larw. Niezwykle ważną i cenną inicjatywą dla określenia przyszłych kierunków badań byłoby stworzenie katalogu muchówek uzyskanych drogą hodowli i krytyczna analiza wniosków, które z tych hodowli można wysnuć. Przykładowo gatunek *Cleigastra apicalis* (Scatophagidae) był na podstawie pierwszych obserwacji uważany za fitofaga, ale dokładniejsze badania wykazały, że jego larwy żywią się odchodami innych fitofagów, głównie muchówek z rodzaju *Lipara* (Chloropidae) i minujących motyli (Kutty et al. 2007). Czasem obserwacje środowiska życia larw są poszerzone o analizę zawartości przewodu pokarmowego, w ostatnim okresie stosuje się także metody molekularne dla określenia dokładnej diety (Ali 1990, Jo et al. 2020). Mimo, że udało się powiązać pewne cechy anatomiczne larw z ich trybem życia, zasiedlanym mikrośrodowiskiem oraz sposobem przyjmowania pokarmu czy poruszania się, badania nad funkcją struktur anatomicznych są nadal słabo rozwinięte. Ich cennym uzupełnieniem jest analiza poklatkowa filmów

nagrywanych w warunkach hodowli (Rotheray 2019). Nasza wiedza o powiązaniach parazytoidów i ich żywicieli opiera się czasem zaledwie na pojedynczych, powielanych w piśmiennictwie przypadkowych obserwacjach oraz często niepewnych oznaczeniach, które powinny być ostatecznie zweryfikowane przez fachowców (Tschorsnig 2017).

Jak wiadomo, zgodnie z teorią MacArthur'a i Wilsona można wyróżnić dwie podstawowe strategie życiowe. Strategia *K* polega na przystosowaniu do konkurencji w wysyconych niszach ekologicznych, strategia *r* polega na szybkim wzroście liczebności populacji i dyspersji celem zajęcia kolejnych wolnych nisz (Duyck et al. 2004). Obie strategie wykorzystywane są również przez muchówki. Konkurencja międzygatunkowa może prowadzić do eliminacji jednego z konkurentów lub stworzenia stanu równowagi, czasem związanego z podziałem danej niszy ekologicznej. Konkurencja może mieć postać interakcji zarówno między larwami jak i postaciami dorosłymi muchówek. Ta ostatnia badana była na przykładzie inwazyjnych, polifagicznych gatunków Tephritidae. Muchówki rozwijające się odchodach, grzybach, martwym drewnie, padlinie, podlegają słabo jeszcze zbadanemu zjawisku sukcesji, gdyż w trakcie eksploatacji ich środowisko życia ulega istotnym zmianom pod względem dostępności składników pokarmowych. Specyficzne strategie musiały rozwinąć muchówki zależne troficznie od efemerycznych, nieprzewidywalnych źródeł pożywienia i środowisk. Modelowym przykładem mogą być badania nad muchówkami żywiącymi się martwymi ślimakami. Muchówki w takich środowiskach mogą przejawiać zarówno strategię typu *K* (Sarcophagidae) jak i *r* (Sphaeroceridae, Phoridae).



FOT. 6. Bobówki *Spiniphora maculata* (Meigen, 1830) w pustej muszli ślimaka. Phoridae (zadrowate) to najliczniejsza i najbardziej zróżnicowana rodzina muchówek przystosowanych do korzystania z efemerycznych i nieprzewidywalnych źródeł pokarmu (fot. Cezary Bystrowski).

PHOT. 6. Puparia of *Spiniphora maculata* (Meigen, 1830) in an empty snail shell. Phoridae (scuttle flies) is the largest and most diverse family of flies adapted to use ephemeral and unpredictable food sources (phot. Cezary Bystrowski).

Jednym z przystosowań do takich źródeł pokarmu może być larworodność oraz skrócenie czasu rozwoju. Stwierdzono występowanie konkurencji między larwami przejawiającej się zmniejszeniem wymiarów ciała i zmniejszeniu płodności lęgających się z takich larw muchówek (Beaver 1977, 1986).

Muchówki, których larwy rozwijają się w efemerycznych zbiornikach wodnych przejawiają dwie odrębne strategie – posiadły zdolność przeżywania okresów suszy mimo znacznej dehydratacji organizmów lub zdywersyfikowały czas trwania rozwoju larw tak, aby część populacji mogła zakończyć rozwój zanim dojdzie do wyschnięcia zbiornika. Obie strategie są widoczne w obrębie rodziny Chironomidae (Frouz et al. 2003). U części muchówek rozwinęły się metody modyfikacji środowiska. W swej najprostszej formie mają one postać tworzenia kokonów, oprzędów i innych struktur ochronnych, ale mogą też polegać na modyfikacji fizjologii rośliny żywicielskiej tak, że wytwarza ona trwałe, ochronne galasy. Przedstawiciele zaskakująco licznych rodzin muchówek (Bombyliidae, Calliphoridae, Cecidomyiidae, Chloropidae, Culicidae (rodzaj *Malaya* Leicester, 1908), Fannidae, Helosciomyzidae, Micropezidae, Milichidae, Mydidae, Mythicomyiidae, Muscidae, Phoridae, Rhinidae, Sarcophagidae, Scatopsidae, Sphaeroceridae, Stratiomyiidae, Stylogastridae, Syringogastridae, Syrphidae, Tephritidae) związały się z owadami społecznymi. Szczególnym przykładem są Phoridae, wśród których około 200 gatunków związanych jest z mrówkami a drugie tyle z termitami, przy czym związki te mają bardzo różnorodny charakter, od mutualizmu, komensalizmu aż do pasożytnictwa wewnętrznego (Parmentier et al. 2016).

Relacje muchówek z mikroorganizmami są w dalszym ciągu słabo poznane. Ich lepsze zrozumienie powinien zapewnić rozwój nowych technik badawczych, w tym metagenomiki. Wydaje się, że relacje te są dość plastyczne i mają w wielu przypadkach charakter wielogatunkowej fakultatywnej symbiozy. Bakterie biorą udział w detoksykacji niektórych składników pokarmowych, wytwarzają sygnały chemiczne wskazujące na obecność pożywienia lub miejsca odpowiedniego do owipozycji. Muchówki biorą z kolei czynny udział w przenoszeniu drobnoustrojów między poszczególnymi niszami (Robacker 2007). Tylko jeden gatunek - mucha domowa (*Musca domestica* L.) może przenosić ponad 100 różnych mikroorganizmów. Mutualizm wśród muchówek jest słabo zbadany w porównaniu ze zjawiskiem konkurencji i drapieżnictwa, mimo, że wydaje się być jednym z głównych motorów napędzających ewolucję i ma duży wpływ na strukturę populacji. Szczególnie słabo zbadane są aspekty symbiozy w środowisku wodnym (Bultman et al. 2000). Simuliidae, obok Culicidae, były jednym z nielicznych obiektów badań w tym zakresie. Poznano dotychczas około 190 gatunków mikroorganizmów związanych z Simuliidae (McCreadie et al. 2011).

Nowoczesne techniki badawcze pozwalają opracowywać zagadnienia niedostępne wcześniejszym pokoleniom dipterologów, ale przegląd literatury wskazuje na nadal wysoce niepełny poziom zbadania podstawowych zagadnień dotyczących biologii muchówek. Chociaż niektóre obszary badań są dostępne tylko dla specjalistów, choćby poprzez konieczność dostępu do muzealnych kolekcji czy kosztownych metod badawczych, istnieje nadal olbrzymi obszar badań dostępnych także dla osób zajmujących się przyrodą amatersko, w szczególności dotyczący poznania szczegółów biologii poszczególnych gatunków w warunkach hodowlanych i poprzez obserwacje terenowe. Niniejszy przegląd ma na celu między innymi wskazanie obszarów, które mogą stanowić kierunek dalszych, ciekawych badań i obserwacji. W większości, nawet dobrze opracowanych taksonomicznie rodzinach, nasza wiedza opiera się na znajomości szczegółów biologii zaledwie niewielkiego odsetka

gatunków, głównie tych, które mają istotne znaczenie ekonomiczne. Stan poznania stadiów preimaginalnych muchówek oraz szczegółów ich rozwoju i przystosowań do zajmowanych nisz ekologicznych należy uznać w dalszym ciągu za niewystarczający (Rotheray 2019). Ponadto, niektóre liczne w gatunki rodziny, takie jak Cecidomyiidae, Phoridae, Psychodidae czy Sciaridae są nadal bardzo słabo opracowane taksonomicznie.

W miarę aktualne dane na temat biologii i strategii życiowych muchówek Polski można znaleźć w opracowaniu o charakterze monograficznym, tj. w Faunie Polski - Charakterystyka i wykaz gatunków, Tom II pod redakcją Bogdanowicza W., Chudzikiej E., Pilipiuk I. i Skibińskiej (2007) oraz w podręczniku Zoologia, tom 2: stawonogi, część 2: tchawkodyszne, wydane pod redakcją C. Błaszaka (Rząd: muchówki – Diptera: Szadziwski, Giłka 2012).

SUMMARY

This is a review of the prevailing the dipterans' life strategies, based on a set of selected data published, considered at the family level. Due to the rapidly developing era of citizen science, the aim of the paper is to encourage young students in biology, naturalists and amateurs observing and monitoring biodiversity in the broad sense, to conduct their own research and observations in the field of dipterology, as well as the indication of interesting phenomena being under current research, related to the ecology, biology and development of dipterans.

The issues presented in the paper are only signalled, and their explication can be found in the specified and quoted literature. Consistently, attention was paid to these works that are of a review character and pertain to the biology of respective families, their morphological adaptations to various habitats, including those unusual, and diverse feeding strategies. The authors deliberately omitting the aspects concerning the phylogeny and classification of flies, which are still far from a solution and which were devoted to a series of separate studies (Oosterbroek & Courtney 1995, Kutty et al. 2007, Wiegmann et al. 2010, Marshall 2012, Wiegmann & Yeates 2017).

The dominant life strategies within individual families of flies were presented in a tabular form. The systematic layout, with minor changes, was based on the book published by Marshall (2012) which deals with the biodiversity and natural history of Diptera.

The following families of dipterans, whose data relating to their life are very poorly known -are not included in the table: Acartophtalmidae, Apsilocephalidae, Apystomyiidae, Atelestidae, Axiniidae, Bolbomyidae, Brachystomatidae, Camillidae, Centricidae, Chyromyidae, Ctenostylidae, Curtonotidae, Cypselosomatidae, Diastatidae, Evocoidae, Gobryidae, Hilarimorphidae, Huttoninidae, Inbiomyiidae, Ironomyidae, Lonchaeidae, Lonchopteridae, Marginidae, Megamerinidae, Mesembrinellidae, Nannodastiidae, Natalimyidae, Neminidae, Nothybidae, Opetidae, Oreoleptidae, Paraleucopidae, Periscelididae, Pseudopomyzidae, Rangomaridae, Ropalomeridae, Sciadoceridae, Somatiidae, Stenomicridae, Strongylophthalmitidae, Syringogastridae, Tanypezidae, Teratomyzidae, Valeseguidae, Xenasteiidae). The families with similar biology and phylogenetically closely related were discussed together.

Owing the importance of saprophagous, mycetophagous, and phytophagous dipterans' biodiversity in ecological processes, selected aspects of life strategies of the adults and their larvae are discussed. Some aspects of the biology and evolution of parasitic dipterans, including cleptoparasitism and myiases were also presented.

Our study omitted, however, issues of the economic and medical importance of the dipterans, and their still underestimated role in monitoring and environmental protection.

TABELA 1.

Dominujące strategie życiowe w rodzinach muchówek. Dominant life strategies in Diptera families.

Rodzina/Family	Dominujące strategie życiowe
Tipulidae (sensu lato) (Koziułkowate - Tipulidae, Kreślowate - Pedicidae, Sygaczowate - Limoniidae, Cylindrotomidae)	Larwy większości gatunków o znanej biologii żywią się rozkładającą się materią roślinną lub korzeniami roślin. Rodzaj <i>Limnophila</i> (Limonidae) obejmuje gatunki, których larwy pędzą drapieżny tryb życia, natomiast rodzaj <i>Ula</i> (Pedicidae) obejmuje gatunki grzybożerne. Niektóre gatunki <i>Cylindrotoma</i> (Cylindrotomidae) przypominają zielone gąsienice i żywią się tkanką żywych roślin jako foliofagi co jest rzadkością wśród muchówek. Larwy Tipulidae sensu lato są związane zarówno ze środowiskiem lądowym jak i wodnym. Niektóre, na przykład należące do rodzajów <i>Geranomyia</i> i <i>Antocha</i> (Limoniidae), mają zdolność wytwarzania przędzy lub galaretowatej substancji, które pełnią rolę ochronną (Pritchard 1983, Beaver & Ryan 1998, Paramonov & Lobkova 2013)
Pozmrokowate - Trichoceridae	Rodzina muchówek znana ze swojej adaptacji do aktywności w porze zimowej, co może być strategią unikania drapieżników. Saprofagiczne larwy są zdolne do rozwoju w niskich temperaturach (Hågvar & Krzemińska 2008)
Ochotkowate - Chironomidae	Poprzez liczebność gatunków i różnorodność trybu, życia rodzina ochotkowatych z trudem poddaje się jakimkolwiek uogólnieniom. Formy dorosłe są krótkożyjące i często w ogóle nie pobierają pokarmu, natomiast larwy stanowią istotny procent biomasy zbiorników wodnych i są ważnym elementem łańcuchów pokarmowych. Zjawisko synchronicznego pojawu postaci dorosłych można traktować jako strategię obrony przed drapieżnikami. Larwy ochotek zasiedlają wszelkie typy zbiorników wodnych, zaadaptowały się nawet do życia w wodzie słonej a za najbardziej halotolerancyjny gatunek uznaje się <i>Baeotendipes noctivagus</i> (Kieffer, 1911). Wszystkie gatunki rodzaju <i>Pontomyia</i> związane są wyłącznie w wodą morską. Niektóre gatunki, których larwy zasiedlają efemeryczne zbiorniki wodne, mają zdolność przeżywania okresów wysuszenia lub zamarzania środowiska życia. Larwy <i>Polypedilum vanderplanki</i> Hinton, 1951 są zdolne przeżyć nawet gdy zawartość wody w tkankach spadnie do 3 % wartości wyjściowej. W tym stanie są bardzo odporne na skrajnie niekorzystne warunki zewnętrzne (kryptobioza). Larwy niektórych gatunków wykształciły przystosowania do hipoksji i anoksji, do których należą obecność hemoglobiny oraz możliwość zmiany metabolizmu w kierunku fermentacji alkoholowej (unikalna cecha wśród owadów). Larwy większości gatunków odżywiają się detrytusem, ale znane są także gatunki drapieżne lub minujące liście roślin wodnych, kolonie gąbek lub mszywiotów. Obserwowano zależności mające charakter oddziaływania klasyfikowany od komensalizmu do ektopasożytnictwa z innymi wodnymi owadami (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Megaloptera, Odonata, Diptera, Hemiptera), ślimakami i rybami (Tokeshi 1993, Grzybkowska & Przybylski 1999, Frouz et al. 2003, Grzybkowska 2011, Shadrin et al. 2017).

<p>Kuczmanowate - Ceratopogonidae, Meszkowate – Simulidae, Komarowate – Culicidae, Corethrellidae</p>	<p>Samice wielu gatunków wykazują hematofagię. Spożycie wysokobiałkowego pokarmu jakim jest hemolimfa stawonogów lub krew kręgowców jest często warunkiem niezbędnym dla złożenia jaj. Corethrellidae wyspecjalizowały się w wysysaniu krwi samców żab do których wabione są bodźcem głosowym. Larwy związane są najczęściej ze środowiskiem wodnym, choć takie rodzaje jak <i>Forcipomyia</i> (Ceratopogonidae) preferują środowiska lądowe o dużej wilgotności jak butwiejące drewno, gdzie żywią się strzępkami i sporami grzybów. Liczne larwy <i>Forcipomyia</i> wydzielają krople cieczy, prawdopodobnie jako ochronę przed drapieżnikami. Larwy posiadają adaptacje anatomiczne do filtrowania z wody drobnych cząstek pokarmowych (mikrofagia). U Simulidae i Culicidae larwy są detritusozerne a dorosłe samice krwiopijne (Mullen & Hribar 1988, Currie & Adler 2008, McCreadie et al. 2011, Marshall 2012).</p>
<p>Thaumaleidae</p>	<p>Larwy żerują w cienkiej warstwie wody opływającej kamienie, kawałki drewna w strumieniach i rzekach. Dorosłe muchówki nie przyjmują pokarmu (Pivar et. al. 2018).</p>
<p>Niktonie – Dixidae, Wodzienie - Chaoboridae</p>	<p>Nie przejawiają hematofagii. Larwy są mikrofagami. Strategią unikania drapieżników przez larwy wodzieni (Chaoboridae) jest migracja pionowa w obrębie zbiornika połączona ze zmianą metabolizmu z tlenowego (w godzinach nocnych) na beztlenowy (w ciągu dnia) (Grzybkowska 2011).</p>
<p>Mikozkowate – Blephariceridae, Tanyderidae, Deuterophlebiidae, Nymphomyiidae</p>	<p>Reofilne larwy przystosowane są do życia w strumieniach, wartkich potokach, wodospadach i rzekach. Żywią się zazwyczaj okrzemkami, glonami i innymi mikroorganizmami. Deuterophlebiidae i Nymphomyiidae uważane są za najbardziej prymitywne rodziny muchówek. Larwy muchówek z tych dwóch rodzin wykazują podobne przystosowania morfologiczne (konwergencja) do życia w górskich strumieniach z szybkim nurtem (Wiegmann et al. 2010, Marshall 2012).</p>
<p>Ćmiankowate - Psychodidae</p>	<p>Biologia tej dużej (ponad 3000 gatunków) rodziny słabo poznana. Większość badań skupia się na podrodzynie Phlebotominae, której przedstawiciele mającej znaczenie w medycynie jako wektory leishmaniozy. Hematofagię przejawiają też gatunki z podrodziny Sycoracinae. Dorosłe muchówki z rodziny Psychodidae przejawiają aktywność nocną. Larwy związane zwykle z wilgotnymi środowiskami, gdzie odżywiają się mikroorganizmami (Satchell 1947, Kvifte 2017).</p>
<p>Wachlarzynowate - Ptychopteridae</p>	<p>Rodzina prymitywnych muchówek o słabo poznanej biologii. Wodne, saprofagiczne larwy zaopatrzone są w długi syfon, ale zdolne są do przeżycia przez dłuższy okres także bez dostępu do tlenu atmosferycznego (Hodkinson 1973).</p>
<p>Axymyiidae</p>	<p>Larwy wyspecjalizowały się w żerowaniu w częściowo zanurzonym w wodzie, butwiejącym drewnie, gdzie prawdopodobnie odżywiają się mikroorganizmami o czym może świadczyć obecność aparatu filtrującego w gardzieli larw (Wihlm et al. 2012).</p>

<p>Leniowate – Bibionidae, Scatopsidae</p>	<p>Dorosłe owady mają znaczenie w zapylaniu roślin kwiatowych, larwy są typowymi saprofagami, niektóre żywią się też korzeniami roślin. W obrębie obu rodzin obserwowano ciekawe zachowanie samic polegające na wygrzebywaniu jamek w ziemi w których samica składa jaja a następnie ginie. Być może zjawisko to można traktować jako prymitywne zachowania altruistyczne. <i>Haloplagia lucifuga</i> (Loew, 1870) (Scatopsidae) jest jednym z nielicznych przykładów myrmekofilnej muchówki długorogiej (Köhler 2010).</p>
<p>Pachyneuridae, Anisopodidae, Canthylloscelidae, Peristommatidae</p>	<p>Rodziny o słabo poznanej biologii, których saprofagiczne larwy związane są z gnijącą materią roślinną, często żerujące w butwiejącym drewnie (Marshall 2012).</p>
<p>Pryszczarkowate – Cecidomyiidae</p>	<p>Jedna z liczniejszych (ponad 6100 opisanych gatunków) i bardziej zróżnicowanych rodzin muchówek. U larw doszło do znacznej redukcji puszki głowowej. Większość z nich jest fitofagiczna (Cecidomyiinae) i ma zdolność modyfikowania fizjologii rośliny prowadzącej do wytworzenia charakterystycznych gatunkowo galasów (zoocecidii) traktowanych jako przykład fenotypu rozszerzonego. Za najbardziej pierwotny sposób odżywiania uznaje się jednak mycetofagię. U części gatunków rozwinęła się zoofagia, zarówno pod postacią drapieżnictwa, jak i pasożytnictwa wewnętrznego. Spośród 686 gatunków Cecidomyiidae stwierdzonych w Niemczech (największa liczba gatunków wykazanych w krajach europejskich), 87% to fitofagi, 5% zoofagi, 3% mykofagi, tryb życia pozostałych 5% jest nieznan. Dla poznanej fauny światowej proporcje te przedstawiają się nieco odrębnie: fitofagi stanowią 51%, mykofagi 39%, zoofagi 8%, biologia 2% pozostaje nieznan. W pleminiu Asphondyliini rozwinęły się szczególnie różnorodnie przystosowania takie jak: zmiana rośliny żywicielskiej, polifagia, przedłużona diapauza, wytwarzanie dymorficznych galasów (zmiana miejsca żerowania na inną część rośliny) czy związki symbiotyczne z grzybami. Niektóre larwy nie wytwarzają galasów same, a jedynie żerują w galasach wytwarzanych przez inne gatunki owadów (inkwilinizm). Postacie dorosłe bardzo delikatnej budowy i krótko żyją, ale czas żerowania larw może być przedłużony nawet do trzech lat. U <i>Sitodiplosis mosselana</i> (Géhin, 1857). larwy podlegają wyjątkowo długiej diapauzie, trwającej nawet 13 lat i mającej być przystosowaniem do unikania pasożytów. Obserwuje się też pominięcie stadium owada doskonałego – pedogeneza (u Lestremiinae, Porricondyliinae). Ciekawymi zjawiskami u Cecidomyiidae jest eliminacja chromosomów z komórek somatycznych (eliminowanych jest do 80% chromosomów na wczesnym etapie embriogenezy) oraz utrata akrosomów w plemnikach. Rola adaptacyjna tych zjawisk nie została jeszcze dobrze poznana. Ze względu na słabą zdolność lotu postacie dorosłe Cecidomyiidae mają niską zdolność dyspersji a występowanie wielu gatunków jest ograniczone do bardzo małych obszarów, co sprzyja specjacji (Skuhravá et al. 2008, Tokuda 2012, Skuhravá et al. 2014).</p>

<p>Mycetophilidae sensu lato (Grzybiarkowate – Mycetophilidae, Bolitophiliidae, Ditomyiidae, Diadocidiidae)</p>	<p>Przez dłuższy czas uważane były za mało wyspecjalizowane, polifagiczne mycetofagi, jednak dokładniejsze badania ekologiczne wykazały, że średnio jeden gatunek muchówki związany jest z trzema gatunkami grzybów, podobnie każdy z gatunków grzybów zasiedlany jest średnio przez trzy gatunki muchówek z rodziny Mycetophilidae sensu lato. Powiązania troficzne znane są w dalszym ciągu dla niespełna połowy gatunków. Mycetophilidae i Bolitophilidae związane są zwykle z grzybami o mięsistych owocnikach, w których wnętrzu żerują ich larwy. Ditomyiidae i Diadocidiidae preferują huby i grzyby kortycoidalne inkrustujące martwe drewno, żerują na powierzchni owocników, czasem tworząc nici przędzy do których przyczepiają się zarodniki grzyba będące właściwym pokarmem (sporofagia). Mycomyinae i Gnoristinae (Mycetophilidae) są fitofagami żerującymi na wątrobowcach (Väisänen 1981, Matile 1997)</p>
<p>Płaskorożkowate - Keroplastidae</p>	<p>W przeciwieństwie do reszty Sciaroidea, u których saprofagia i mycetofagia uważane są za cechy pierwotne, Keroplastidae są rodziną wyspecjalizowanych drapieżców, a mycetofagia (w szczególności sporofagia) jest cechą apomorficzną. Larwy wielu gatunków przędą sieci pokryte kropelkami toksycznej śliny o niskim pH. Ze względu na skryty tryb życia znana jest morfologia larw tylko 15 z 73 rodzajów Keroplastidae. Wyjątkowym trybem życia charakteryzuje się <i>Planarivora insignis</i> Hickman, 1965 będąca pasożytem wewnętrznym lądowych płazińców, zaliczana wcześniej do rodziny Mycetophilidae. Larwy występującego w jaskiniach rodzaju <i>Arachnocampa</i> mają zdolność bioluminescencji wykorzystywaną w przywabianiu latających owadów stanowiących pożywienie. Podobną zdolność zaobserwowano u wielu gatunków w rodzaju <i>Keroplatus</i> (Hickman 1965, Matile 1997).</p>
<p>Ziemiórkowate - Sciaridae</p>	<p>Ze względu na małe rozmiary bardzo słabo opracowana taksonomicznie i ekologicznie rodzina. Larwy żywią się prawdopodobnie głównie strzępkami grzybów, znane są też gatunki koprofilne, fitofagiczne i ksylofagiczne. W warunkach laboratoryjnych larwy <i>Bradysia impatiens</i> (Johannsen, 1921) żywiono strzępkami <i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm, a larwy innych gatunków <i>Bradysia</i> spożywały strzępki <i>Fusarium</i> przerastające substrat. Spektakularnym zjawiskiem jest tworzenie migrujących agregacji przez larwy niektórych gatunków z rodzaju <i>Sciara</i> (tzw. pleń) (Martins et al. 2015).</p>
<p>Bąkowate – Tabanidae, Kobyliczkowate – Rhagionidae, Athericidae, Pelecorrhynchidae</p>	<p>Larwy pędzą zazwyczaj drapieżny tryb życia, niektóre mają zdolność immobilizacji zdobyczy za pomocą toksycznej wydzieliny. Większość samic Tabanidae oraz część Rhagionidae i Athericidae jest hematofagiczna, przy czym w przeciwieństwie do krwiopijnych Nematocera, w poszukiwaniu zdobyczy polegają raczej na bodźcach wizualnych a nie chemicznych. Mają także znaczenie jako owady zapylające. Wśród Tabanidae i Athericidae obserwowane jest zjawisko wspólnego składania dużych agregacji jaj (Marshall 2012).</p>

Vermileonidae	Wysoce wyspecjalizowana rodzina muchówek, drapieżne larwy tworzą pułapki pod postacią zagłębień w piaszczystym podłożu czym przypominają tryb życia mrówkolwów (Neoptera: Myrmeleontidae). Owady dorosłe są rzadko odławiane w naturze, żyją zaledwie kilka dni. Wyspecjalizowana struktura głowy larwy – „pseudopodium” – służy prawdopodobnie do wykrywania drgań podłoża wywoływanych przez potencjalną zdobycz (Devetak 2008).
Xylophagidae, Pośniadkowate – Xylomyidae, Pantophtalmidae	Niezbyt liczne w gatunki, wyspecjalizowane rodziny, których larwy żyją pod korą drzew (drapieżne Xylophagidae i saproksylofagiczne Xylomyidae) lub w żywym drewnie (Pantophtalmidae). Stadium poczwarki u Xylomyidae ma miejsce w oskórku ostatniego stadium larwalnego (Hauser et al. 2017).
Lwinkowate - Stratiomyidae	Silnie zróżnicowana morfologicznie rodzina, niektóre gatunki przypominają wyglądem żądłówki (mimikra batesowska). Larwy będące saprofitami i posiadające anatomiczne przystosowania do odfiltrowywania cząstek pożywienia podzielono na 2 grupy ekologiczne: związane ze środowiskiem lądowym oraz wodnym. Stadium poczwarki, podobnie jak u Xylomyidae, ma miejsce w oskórku ostatniego stadium larwalnego, co jest wyjątkową cechą u niższych Brachycera (Courtney et al. 2009, Hauser et al. 2017).
Nemestrinidae, Acroceridae	Obie rodziny obejmują wysoce wyspecjalizowane pasożyty wewnętrzne prostoskrzydłych, podziemnych larw chrząszczy (Nemestrinidae) i pajaków (Acroceridae). Larwy pierwszego stadium (planidia) aktywnie wyszukują żywiciela. Larwy Acroceridae przechodzą długi, czasem trwający kilka lat okres diapauzy wewnątrz żywiciela. W toku koewolucji z roślinami, Nemestrinidae wykształciły najdłuższe ssawki (w stosunku do długości ciała) wśród wszystkich owadów (Karolyi et al. 2012, Gillung & Borkent 2017).
Łowikowate - Asilidae	Łowikowate osiągnęły olbrzymi sukces ewolucyjny (znanych jest około 7000 gatunków) przy małym zróżnicowaniu strategii życiowych w obrębie całej rodziny. Wszystkie są przystosowane do drapieżnego trybu życia dzięki budowie aparatu gębowego, doskonałemu wzrokowi i zdolnościach lotu, wytwarzaniu śliny zawierającej neurotoksyny i enzymy proteolityczne. Dość często upodabniają się wyglądem do żądłówek. Larwy prowadzą drapieżny, skryty tryb życia żyjąc w glebie lub spróchniałym drewnie (Dennis et al. 2013).
Apioceridae, Mydidae, Dziewierkowate - Therevidae Scenopinidae	Rodziny o słabo poznanej biologii i drapieżnych larwach. Niektóre, poznane larwy Mydidae żerują na pędrakach poświętnikowatych (Scarabaeidae) z podrodziny Dynastinae. Larwy niektórych Scenopinidae wyspecjalizowały się w polowaniu na owady ksylofagiczne oraz w żerowaniu w gniazdach ptaków i ssaków (Winterto & Gaimari 2017).

<p>Mythicomyiidae Bujankowate - Bombyliidae</p>	<p>W obu rodzinach larwy prowadzą drapieżny lub pasożytniczy tryb życia. Wytworzone strategie pasożytnictwa w obrębie Bombyliidae są szczególnie zróżnicowane – od kleptopasożytnictwa, poprzez pasożytnictwo zewnętrzne, wewnętrzne aż do pseudohiperpasożytnictwa. Przedstawiciele obu rodzin wyjątkowo często tworzą związki troficzne z owadami społecznymi. U samic tzw. „wyższych” Bombyliidae obecna jest struktura (komora brzuszna), w której jaja są otaczane piaskiem lub pyłem przed ich złożeniem. Larwy Bombyliidae wykazują hipermetamorfozę podobnie jak larwy Acroceridae z obecnym stadium aktywnie wyszukującym żywiciela (planidium). Wydłużona ssawka wielu gatunków jest przykładem koewolucji z roślinami kwiatowymi podobnym do tej zaobserwowanej wśród Tabanidae i Nemestrinidae (Yeates & Greathead 2008).</p>
<p>Błyskieniowate – Dolichopodidae, Wujkowate – Empididae, Hybotidae</p>	<p>Empidoidea stanowią najbardziej zróżnicowaną linię rozwojową muchówek drapieżnych, obejmującą około 11400 gatunków. Drapieżny tryb życia tyczy się zarówno larw jak i postaci dorosłych. Niektóre larwy minują tkanki roślin (Dolichopodidae: <i>Trypticus</i>). Ekologicznie zróżnicowane Dolichopodidae są bardzo dobrym obiektem do biomonitoringu otwartych środowisk. Są też obiektem badań bardzo zróżnicowanych zachowań godowych (Pollet 2001, Zimmer et al. 2002, Sinclair & Cumming 2006, Courtney et al. 2009).</p>
<p>Platypezidae</p>	<p>Poznane larwy żywią się wyłącznie tkanką żywych grzybów (mycetofagia). Niektóre larwy Platypezidae wytwarzają galasy na zdrewniałych owocnikach grzybów hubowatych. W okresie godowym samce Platypezidae tworzą agregacje, do których morfologicznym przystosowaniem jest charakterystyczna budowa oczu złożonych z powiększonymi ommatidiami w ich górnej części (Chandler 2001).</p>
<p>Zadrowate - Phoridae</p>	<p>Przy szacowanej liczbie 30000 gatunków Phoridae mogą stanowić najliczniejszą rodzinę muchówek. Przejawiają też największe zróżnicowanie ekologiczne i najbardziej różnorodne strategie życiowe. Disney, jeden z czołowych badaczy rodziny, w swoim ogrodzie w Anglii stwierdził występowanie aż 60 gatunków zadrowatych. Uważa się, że większość to wyspecjalizowani drapieżcy i pasożyty, przy czym zakres żywicieli pasożytniczych Phoridae jest co najmniej tak rozległy jak w przypadku Sarcophagidae i rozleglejszy niż ma to miejsce w innych rodzinach pasożytniczych muchówek. Wiele gatunków związanych jest z owadami społecznymi takimi jak mrówki i termity. Muchówki te stosują chemiczny lub morfologiczny kamuflaż ułatwiający egzystencję w tym niesprzyjającym środowisku. U <i>Termitophilomyia gracilis</i> (Reichensperger, 1931) dochodzi do zmiany stenogastrycznej samicy w formę fizogastryczną przypominającą wyglądem termita. Jest to też jeden z nielicznych przykładów kiedy dochodzi do wzrostu głowy i przydatków po zakończeniu metamorfozy u owada holometabolicznego. Wśród gatunków związanych z owadami społecznymi obserwuje się także skrajny dymorfizm płciowy, powodujący, że aż 50% rodzajów Phoridae opisano tylko na podstawie jednej płci. Duża grupa zadrowatych związana jest troficznie z grzybami, przy czym tylko część z nich to prawdziwe mycetofagi, pozostałe są saprofagami lub prowadzą drapieżny lub pasożytniczy tryb życia względem innych owadów obecnych w substracie (Disney 1994, Feeber & Brown 1997, Courtney et al. 2009, Hartop et al. 2015, Srivatsan et al. 2019).</p>

<p>Bzygowate - Syrphidae</p>	<p>Najprawdopodobniej jedna z najlepiej zbadanych rodzin muchówek. W jej obrębie wykształciły się trzy podstawowe strategie życiowe korelujące z podziałem na podrodziny. Larwy Ersitalinae są saprofitami filtrującymi cząstki pokarmowe, najczęściej w środowiskach wodnych lub mocno wilgotnych. Wśród Syrphinae dominuje drapieżnictwo, przy czym wiele larw żeruje w obrębie kolonii mszyc, Microdontinae związały się z owadami społecznymi, a ich charakterystyczne larwy spotykane są w gniazdach mrówek. Istnieją wyjątki od powyższego schematu – <i>Cheilosia</i> (Eristalinae) żeruje w grzybach oraz tkankach żywych roślin, <i>Volucella</i> (Eristalinae) żyje w gniazdach os. Około 14% Syrphidae stanowią gatunki saproksyliczne. Bardzo częsty wśród Syrphidae jest efekt mimikry, czyli upodobniania się wyglądem do żądłówek. Najslabiej poznaną podrodziną pozostają Microdontinae, w obrębie której liczne są gatunki kryptyczne. <i>Microdon major</i> (Andries, 1912) od <i>M. analis</i> (Macquart, 1842) różni się jedynie morfologią stadiów preimaginalnych i gatunkiem mrówek w gniazdach których żyją, imagines są natomiast nierozróżnialne. Obecnie uważa się, że związek z mrówkami jest pierwotną cechą podrodziny, a przynajmniej niektóre gatunki prowadzą w gnieździe drapieżny tryb życia istotnie wpływając na stan zdrowia populacji. Przynajmniej jeden gatunek, <i>Hypselosyrphus trigonus</i> Hull, 1937, jest parazytoidem przedpoczwerek mrówek (Witek et al. 2011, Reemer 2013, Pérez-Lachaud et al. 2014, Ulyshen 2018).</p>
<p>Pipunculidae</p>	<p>Wyspecjalizowana rodzina drobnych muchówek, których larwy są wewnętrznymi pasożytami piewików (Auchenorrhyncha). Dużym zaskoczeniem okazało się odkrycie dopiero w XXI wieku, że jeden z rodzajów, <i>Neprocerus</i>, jest pasożytem wewnętrznym dorosłych samiec Tipulidae (Koenig & Young 2007).</p>
<p>Phaeomyiidae, Smętkowate - Sciomyzidae</p>	<p>Phaeomyiidae, zaliczane wcześniej do Sciomyzidae to niewielka rodzina, z której przynajmniej jeden przedstawiciel (<i>Pelidnoptera nigripennis</i> (Fabricius, 1794)) jest wewnętrznym pasożytem dwuparców (Diplopoda). Niemal wszystkie Sciomyzidae związane są ze ślimakami, ich jajami lub drobnymi słodkowodnymi małżami z rodziny kulkówkowatych (Sphaeriidae). Powiązania z żywicielami są różnorodne i zróżnicowane w trakcie rozwoju larwalnego, wobec czego Sciomyzidae podzielono aż na 15 grup ekologicznych. Rodzina jest bardzo dobrze zbadana, dla 40% gatunków opisano szczegółowo cykl rozwojowy w warunkach laboratoryjnych (Knutson & Vala 2011).</p>
<p>Wyślepkowate - Conopidae, Stylogastridae</p>	<p>Larwy są pasożytami wewnętrznymi. Conopidae pasożytują na dorosłych żądłówkach, które atakują w locie. Morfologicznym przystosowaniem do składania jaj na tej grupie żywicieli jest modyfikacja ostatnich segmentów odwłoka (tzw. teka). Powszechne jest morfologiczne upodobnienie do żywicieli, należy je jednak traktować raczej nie jako strategię ochrony przed drapieżnikami, a raczej kamuflaż umożliwiający zbliżenie się do ofiary. Stylogastridae żerują na karaczanach i świerszczach wyplaszanych przez rajdy nomadycznych mrówek. Harpunowate jaja znajdowano jednak także wbite w ciała innych owadów, w tym np. Muscidae (Marshall 2012).</p>

<p>Australimyzidae, Canacidae, Coelopidae, Dryomyzidae, Helcomyzidae, Błotniskowate - Heleomyzidae, Helosciomyzidae, Heterocheilidae, Sepsidae, Sphaeroceridae</p>	<p>W obrębie Acalyprtratae zwraca uwagę duża grupa rodzin w obrębie których larwy prowadzą, przynajmniej pozornie, mało zdywersyfikowany, saprofagiczny tryb życia. W zależności od specjalizacji pokarmowej dzieli się je na fitosaprofagi, zoosaprofagi, koprofagi i polisaprofagi. Niektóre z tych rodzin wykazują trend do większej specjalizacji – Coelopidae, Heterocheilidae, Helcomyzidae, Canacidae i Australimyzidae żerują na gnijących glonach i związane są z linią brzegową zbiorników słonowodnych, <i>Borboroides</i> (Heleomyzidae) żyją tylko w odchodach wombatów (McAlpine, D.K. 2007). Pojedyncze gatunki (np. <i>Oedoparena glauca</i> (Coquillett, 1900) (Dryomyzidae), <i>Helosciomyza subalpina</i> Tonnoir & Malloch, 1928 (Helosciomyzidae) wykształciły drapieżny tryb życia, a wśród gatunków z rodzaju <i>Suillia</i> (Heleomyzidae) rozwinęła się mykofagia i fitofagia. Larwy niektórych Heleomyzidae (np. <i>Heleomyza borealis</i> Bohemann, 1865) zawierają w hemolimfie substancje cukrowe zapobiegające zamarzaniu, nawet w temperaturze -60°C (Worland et al. 2001), stąd zapewne wynika przystosowanie postaci dorosłych do częstego występowania w okresie zimowym na śniegu (Soszyńska-Maj et Woźnica 2016). Rodziny te są dobrym materiałem do badań nad między- i wewnątrzgatunkową konkurencją u muchówek. Wśród Sphaeroceridae szczególnie często rozwinęły się formy bezskrzydłe oraz przystosowanie do forezy. Drugą cechą tych rodzin są często występujące złożone zachowania godowe (Buck 1997, Marshall 1997, Tepedino 2016, Roháček 2019).</p>
<p>Mormotomyiidae</p>	<p>Rodzina obejmująca jeden gatunek troglobionta, <i>Mormotomyia hirsuta</i> Austen, 1936 żyjący w guanie nietoperzy w jaskiniach Ukazi Hill (Kenia). Larwy są koprofagiczne a postacie dorosłe mają zredukowane skrzydła (Marshall 2012)</p>
<p>Diopsidae, Micropezidae, Neriidae, Pallopteridae, Platystomatidae, Połyśnicowate - Psilidae, Richardiidae, Nasionnicowate - Tephritidae, Ulididae</p>	<p>W obrębie tych rodzin wielokrotnie obserwowane jest przejście z saprofagii do fitofagii łącznie z takimi jej przejawami jak minowanie tkanek roślin czy tworzenie galasów. Niektóre rozwijają się w obrębie brodawek korzeniowych będących efektem symbiozy rośliny z bakteriami nitryfikacyjnymi (Platystomatidae, Micropezidae). Tachiniscinae (Tephritidae) są parazytoidami, jednak dane te oparte są tylko na pojedynczej obserwacji i zewnętrznym podobieństwie do pasożytniczych Tachinidae. W obrębie wymienionych rodzin rozwinęły się złożone zachowania godowe, duży dymorfizm płciowy, hipercefalia. Samce często tworzą agregacje na stałym podłożu (tzw. lek sites) i wykazują względem siebie zrytualizowane zachowania agresywne. Tephritidae wytworzyły, słabo jeszcze zbadane, związki symbiotyczne z bakteriami, samica składając jaja jednocześnie przenosi na substrat drobnoustroje sprzyjające rozwojowi larw (Arita & Kaneshiro 1989).</p>
<p>Pyrgotidae</p>	<p>Niewielka i słabo zbadana rodzina muchówek, których larwy są wewnętrznymi pasożytami chrząszczy (Coleoptera: Scarabeidae).</p>
<p>Sernicowate - Piophilidae</p>	<p>Larwy wyspecjalizowane są w żerowaniu na zwłokach w zaawansowanym stanie rozkładu, na przykład w jamie szpikowej kości zeszkieletonowanych zwłok dużych ssaków. Jeden gatunek żeruje w porożu żywych łosi, a jeden jest szkodnikiem przechowywanych produktów spożywczych wykorzystywanym też przy produkcji specjalnego sera (casu marzu) (Marshall 2012).</p>

<p>Wywilżnowate - Drosophilidae</p>	<p>Duża (ponad 3800 znanych gatunków) i zróżnicowana ekologicznie rodzina. Za pierwotną strategię uważa się odżywanie odfiltrowanymi z substratu drożdżakami i innymi drobnoustrojami w jakie bogate są gnijące owoce i grzyby. Wtórnie rozwinęły się jednak także formy fitofagiczne (w tym minujące gatunki <i>Scaptomyza</i>), znane jest wśród nich kleptopasożytnictwo i drapieżnictwo. <i>Cacoxenus indagator</i> Loew, 1858 żeruje w gniazdach samotnych pszczół. Niektóre gatunki z rodzajów <i>Cladochaeta</i> i <i>Leucophenga</i> związały swą biologię z larwami piewików z rodziny Cercopidae. Na dużą plastyczność rodziny wskazuje rozwój setek gatunków na Hawajach, pochodzących od jednego wspólnego przodka (radiacja adaptatywna). Drosophilidae wykorzystuje się do badań nad międzygatunkową konkurencją wśród larw muchówek i jej wpływem na dystrybucję gatunków w środowisku naturalnym (Baechli et al. 2004).</p>
<p>Wodarkowate - Ephydriidae</p>	<p>Jedna z najbardziej zróżnicowanych morfologicznie i ekologicznie rodzin muchówek, związanych ze środowiskiem wodnym i bagiennym. Znane są formy żywiące się mikroorganizmami (okrzemki, sinice), żyjące w martwych mięczakach, kokonach pajaków, minujące liście roślin zielonych. Niektóre postacie dorosłe są drapieżne. Wiele gatunków zaadaptowało się do życia w środowiskach ekstremalnych. Obok Chironomidae są dominującymi muchówkami w zbiornikach słonowodnych. Larwy innych gatunków są związane ze zbiornikami o wysokiej temperaturze, wysokim pH lub wysokiej zawartości chloru. Zdolność tolerancji środowiska o wysokim pH ma się wiązać z adaptacjami w obrębie cewek Malpighiego, a tolerancja na zasolenie z wysoką osmolarnością hemolimfy (Foote 1995, Herbst 1999, Keiper 2002, Shadrin et al. 2017).</p>
<p>Cryptochetidae</p>	<p>Wyspecjalizowana rodzina pasożytująca na czerwcach (J.F. McAlpine et Thompson 2010).</p>
<p>Wszolinkowate - Braulidae</p>	<p>Wysoce wyspecjalizowana rodzina muchówek pozbawionych skrzydeł i przezmianek stąd wyglądem przypominających nieco roztocza (Acari). Troficznie związane z pszczołami. Larwy żywią się pyłkiem zgromadzonym jako pokarm dla larw gospodarza, postacie dorosłe przebywają na ciele pszczół pobierając pokarm z ich aparatu gębowego (Brown et Thompson 2010).</p>
<p>Alaucigastridae, Asteiidae, Celyphidae, Clusiidae, Lauxaniidae, Neurochaetidae, Odiniidae</p>	<p>Larwy to saprofagi związane z martwą materią roślinną (martwe liście, gnijące drewno), jednak preferencje pokarmowe poszczególnych gatunków poznane bardzo słabo. Mają olbrzymi udział w przemianach martwej materii organicznej w lasach tropikalnych. Obserwowany jest trend do specjalizacji: niektóre gatunki związane są ze specyficznymi środowiskami takimi jak fermentujący sok wyciekający z ran roślin, odchody ksylofagów, elementy anatomiczne roślin w których dochodzi do gromadzenia wilgotnej i bogatej w mikroorganizmy materii. Niektóre larwy Lauxaniidae wyspecjalizowały się w żerowaniu w warstwie miększu między górną a dolną skórą martwych liści, które minują w sposób analogiczny do minowania żywych liści przez Agromyzidae. Część larw prowadzi zapewne drapieżny lub fitofagiczny tryb życia co można wnosić po budowie aparatu gębowego. Wśród Celyphidae obserwuje się upodobnienie wyglądu do chrząszczy (Gaimari & Silva 2009).</p>

Chamaemyiidae, Cremifaniidae	Wyspecjalizowane rodziny drapieżnych muchówek, których larwy i postacie dorosłe polują na mszyce i czerwce (Tanasiychuk 1986).
Miniarkowate - Agromyzidae	Olbrzymia (około 3000 gatunków podzielonych na zaledwie 30 rodzajów) rodzina wyłącznie fitofagicznych muchówek. Larwy żerują w tkankach żywych roślin, samica przed złożeniem jaja „zdrapuje” fragment skórki rośliny. Ten sam mechanizm wykorzystuje przy pozyskiwaniu soku rośliny będącego podstawą pożywienia postaci dorosłych. Larwy żerujące w liściach tworzą specyficzne miny. Oznaczanie Agromyzidae opiera się głównie na analizie aparatów genitalnych samców, jednak mono- i oligofagia większości gatunków oraz zróżnicowanie min pozwala na wykorzystanie śladów żerowania w badaniach nad tą rodziną. W przeciwieństwie do minujących motyli, Agromyzidae wykorzystują głównie rośliny zielne (Beiger 2004, Winkler et al. 2010, Papp & Černý 2015).
Anthomyzidae, Niżnicowate - Opomyzidae	Rodziny obejmują muchówki saprofagiczne i fitofagiczne związane z trawami i sitami. Larwy żerują w źdźbłach traw, można je więc zaliczyć do muchówek minujących (Rohacek 1998, Brunnel 1998).
Fergusoninidae	Niewielka, bardzo szczególna rodzina w której doszło do obligatoryjnej symbiozy z nicieniami z rodzaju <i>Fergusobia</i> . Larwy żyją w galasach na roślinach z rodziny Myrtaceae, tworzenie galasów związane jest z aktywnością nicieni (Taylor 2004).
Niezmiarkowate - Chloropidae	Jedna z bardziej zróżnicowanych biologicznie rodzin muchówek. Najbardziej znane są gatunki o ekonomicznym znaczeniu związane z trawami jako konsumenci pierwszego rzędu. Bardziej szczegółowe analizy pozwoliły wyróżnić cztery grupy fitofagicznych Chloropidae (larwy zamieszkujące pędy Poaceae i Cyperaceae, zamieszkujące organy rozmnażania Poaceae i Cyperaceae, gatunki tworzące galasy, gatunki inkwiliniczne w galasach innych gatunków) oraz osiem grup wśród gatunków niefitofagicznych (żerujące pod korą razem z ksylofagicznymi chrząszczami, żyjące w szyszkach drzew iglastych, żyjące w grzybach, w ekskrementach ssaków, w kokonach jajowych pajaków i prostoskrzydłych, na korzeniach zasiedlonych przez mszyce korzeniowe, w pędach Poaceae i Cyperaceae wcześniej uszkodzonych przez inne fitofagi oraz gatunki polifagiczne potrafiące wykorzystywać kilka z wymienionych nisz ekologicznych). Rodzaj <i>Batrachomyia</i> jest pasożytem żab (Lemckert 2000). Środowiska otwarte charakteryzują się największą liczebnością i zróżnicowaniem Chloropidae, ale okazały się też być drugą (po Phoridae) dominującą rodziną muchówek na pniach drzew. Znane są gatunki związane z owadami społecznymi (mrówkami), dość często obserwowana jest też tendencja do skrócenia lub utraty skrzydeł (Nartshuk & Andersson 2012).
Milichiidae	Dorosłe muchówki są najbardziej znane jako kleptopasożyty żywiące się ofiarami pajaków, drapieżnych chrząszczy czy muchówek z rodziny Asilidae. Niektóre związane z owadami społecznymi. Uzupełniony fotografiami opis zachowania <i>Milichia patrizii</i> Hennig, 1952 żywiącej się pokarmem regurgitowanym przez unieruchomione mrówki z rodzaju <i>Crematogaster</i> przedstawili Wild i Brake (2009). Larwy są saprofagami lub kleptopasożytami w gniazdach mrówek (Wild & Brake 2009).

Carnidae	Larwy są saprofitami spotykanymi głównie w gniazdach ptaków. Postać dorosła <i>Carnus hemapterus</i> Nitzsch, 1818, jest pasożytem ptaków. Rodzina słabo poznana, prowadzono jednak badania nad koegzystencją różnych, zbliżonych ekologicznie gatunków w gniazdach (Valera et al. 2006).
Plujkowate - Calliphoridae, Pollenidae, Ścierwicowate – Sarcophagidae	Larwy prowadzą pasożytniczy lub saprofagiczny tryb życia. Pasożytują zarówno na bezkręgowcach jak i kręgowcach, niektóre gatunki są przyczyną muszycy człowieka (<i>Lucilla</i> , <i>Cochliomyia</i> , <i>Chrysomya</i> , <i>Cordylobia</i> , <i>Wohlfahrtia</i>). Stosunkowo liczne gatunki związane są troficznie ze ślimakami. Przedstawiciele podrodziny Miltogramminae (Sarcophagidae) wytworzyły liczne związki z samotnymi żądłówkami, w których gniazdach prowadzą prawdopodobnie głównie kleptopasożytniczy i pasożytniczy tryb życia, inne związane są ze złożami jaj żółwi, termitami, złożami jaj prostoskrzydłych. Małe zróżnicowanie morfologiczne larw Calliphoridae przy jednocześnie zróżnicowanym trybie życia próbowano interpretować jako pierwotne przystosowanie do pasożytniczego trybu życia (z którego wtórnie wyewoluowały saprofagia i koprofagia). Pogląd ten nie został powszechnie przyjęty. Zwraca uwagę fakt, że większość gatunków powodujących muszycę zwierząt to gatunki synantropijne. Calliphoridae i Sarcophagidae wraz z Muscidae biorą istotny udział we wczesnych fazach rozkładu padliny zwierzęcej i ludzkich zwłok, przy czym larwy ostatniego stadium rozwojowego często wykazują fakultatywne drapieżnictwo. Wydaje się, że konkurencja wewnątrzgatunkowa larw żerujących w padlinie prowadzi głównie do rozwoju mniejszych i mniej płodnych osobników dorosłych, konkurencja międzygatunkowa powoduje natomiast eliminację konkurencyjnego gatunku zasiedlającego tę samą niszę ekologiczną. Wykluwanie larw z jaj w momencie ich składania ma być przystosowaniem do konkurencji międzygatunkowej obserwowanym wśród Sarcophagidae. Wśród muchówek zjawisko to jest obserwowane także u Mesembrinellinae (Calliphoridae), Hippoboscoidae i niektórych Tachinidae. Pollenidae są powszechnie uważane za pasożyty lub drapieżniki dżdżownic. Badania nad tym zagadnieniem wymagają jednak rewizji. Wczesne prace wymagają ponownej krytycznej rewizji. Rognes (1987) zwrócił uwagę na różnice uzyskane w badaniach przez autorów europejskich i amerykański oraz na fakt, że badany przez Keilin (1911) gatunek prawdopodobnie nie należał nawet do grupy gatunków „ <i>Pollenia rudis</i> ”. Na słaby stopień zbadania tych zagadnień zwrócił uwagę Szpila (2003), który określił stopień porażenia dżdżownic przez plujki w badanej agrocenozie na zerowy (Keilin 1911, Rognes 1987, Szpila 2003, Draber-Mońko 2004, Cerretti et al. 2018).
Rhiniidae	Słabo zbadana rodzina, larwy związane z takimi źródłami pokarmu jak złoża jaj prostoskrzydłych, larwy termitów, sparaliżowane owady i pająki składowane w gniazdach samotnych os. Taka specjalizacja dotycząca żyjących pod ziemią, mało mobilnych ofiar, przypomina nieco biologię niektórych Bombyliidae i Sarcophagidae (Marshall 2012).

Stonoginie - Rhinophoridae	Wyspecjalizowana rodzina muchówek pasożytujących na lądowych skorupiakach (Oniscoidea). Stadia rozwojowe są do tej pory słabo poznane, jednak na podstawie sposobu poruszania się larw I stadium można podzielić Rhinophoridae na dwie grupy. W pierwszej, larwy szukając aktywnie żywiciela poruszają się pełzając w sposób typowy dla reszty lądowych muchówek, w drugiej grupie larwy poruszają się w unikalny sposób robiąc „fikołki” (ang: <i>somersaulting movements</i>) (Cerretti et al. 2014).
Mystacionobiidae	Rodzina obejmująca tylko jeden gatunek foretycznej muchówki, <i>Mystacinobia zelandica</i> Holloway 1976 związanej z nietoperzami występującej w Nowej Zelandii.
Rączycowate - Tachinidae	Olbrzymia (około 10000 opisanych gatunków) rodzina wyspecjalizowanych pasożytów wewnętrznych (parazytoidów) owadów i kilku innych stawonogów. Najwięcej gatunków żeruje na fitofagicznych larwach Lepidoptera, jednak spektrum gospodarzy jest bardzo szerokie. Zwykle są mono- lub oligogafami, jednym z wyjątków jest <i>Compsilura concinnata</i> związana z około 200 gatunkami gospodarzy. Gatunki o szerokim zakresie gospodarzy w rzeczywistości, w części przypadków, mogą być grupami gatunków kryptycznych. Główne adaptacje dotyczą sposobu składania jaj. Wyróżnić tu można trzy główne strategie. Za najstarszą ewolucyjnie uważa się sposób składania jak poprzez przyklejanie ich do ciała gospodarzy lub składanie jaj do wnętrza gospodarza przy pomocy zmodyfikowanych sternitów tworzących pokładętko. Do bardziej zaawansowanych należy składanie bardzo dużej liczby drobnych (mikrotypicznych) jaj w miejscu żerowania gospodarza. Ze zjedzonych przez fitofaga jaj w przewodzie pokarmowym wykluwają się larwy parazytoidea. Inna strategia to składanie jaj z których wylęga się larwa aktywnie wyszukująca żywiciela żerującego w ukryciu. W sytuacji, gdy w jednym gospodarzu znajdzie się zbyt duża liczba larw, dochodzi między nimi do aktywnej konkurencji. W dalszym ciągu znane są dane dotyczące gospodarzy dla niespełna połowy opisanych gatunków rączyc (Stireman et al. 2006, Tschorsnig 2017).
Gzowate - Oestridae	Rodzina obejmuje wyłącznie muchówki pasożytnicze dla ssaków, przy czym tryb życia koreluje z obowiązującym obecnie podziałem na podrodziny. Cutebrinae, Hypodermiatae pasożytują pod skórą, Oestrinae w gardle i zatokach przynosowych, większość Gasterophilinae w przewodzie pokarmowym. <i>Dermatobia hominis</i> (Linnaeus, 1781) jest jedyną znaną muchówką wykorzystującą inne muchówki jako wektory przy składaniu jaj. Wśród Hypodermiatae rozwinęły się ciekawe morfologiczne i fizjologiczne adaptacje do niedotlenienia (hipoksji) panującego w miejscu żerowania. Ich larwy mają silnie rozbudowany system tchawek i usadawiają się w skórze żywiciela w taki sposób, aby przetchlinki miały kontakt z powietrzem atmosferycznym, posiadały zdolność wytwarzania hemoglobiny magazynującej tlen a w sytuacji skrajnej hipoksji potrafią zmienić metabolizm tlenowy na beztlenowy (Grzybkowska 2011, Marshall 2012).

<p>Cuchnowate - Scathophagidae</p>	<p>Dorośle Scathophagidae prowadzą drapieżny tryb życia, podczas gdy tryb życia larw jest bardzo zróżnicowany. Analiza danych molekularnych wskazuje na dość zaskakujący kierunek ewolucji w tej rodzinie: najbardziej pierwotnym trybem życia jest bowiem fitofagia (gatunki minujące), a następnie doszło do dwukrotnego niezależnego utworzenia linii saprofagów oraz dwukrotnego (raz z fitofagów raz z saprofagów) linii o larwach prowadzących drapieżny tryb życia. <i>Scatophaga stercoraria</i> (Linnaeus, 1758) jest modelowym gatunkiem w laboratoryjnych badaniach nad behawiorem muchówek (Wallace & Neff 1971, Keiper 2002, Kutty et al. 2007).</p>
<p>Śmietkowate - Anthomyiidae</p>	<p>Rodzina o bardzo zróżnicowanym trybie życia larw. Niektóre są fitofagami lub mycetofagami. Znane są też gatunki o larwach drapieżnych, będących parazytoidami prostoskrzydłych lub kleptopasożytami w gniazdach błonkówek. Pomiędzy <i>Botanophila</i> spp. a pasożytniczym na trawach grzybem <i>Epichloë elymi</i> Schardl et Leuchtman wykształcił się stabilny układ mutualistyczny, w którym grzyb stanowi substrat dla rozwoju larw a postać dorosła uczestniczy w przenoszeniu spermacji grzyba (Bultman et al. 2000).</p>
<p>Zgniówkowate - Fanniidae, Muchowate - Muscidae</p>	<p>Larwy sparofagiczne. U Muscidae często obserwowane jest fakultatywne lub obligatoryjne drapieżnictwo. Mają znaczenie medyczne: wywołując muszycę u człowieka, w przenoszeniu zakażeń bakteryjnych (gatunki synantropijne, których larwy rozwijają się w odchodach, ciele martwych zwierząt i gnijącej materii organicznej) oraz w ustalaniu czasu zgonu w medycynie sądowej. <i>Stomoxys calcitrans</i> (Linnaeus, 1758) jest hematofagiem. Larwy gatunków z rodzajów <i>Philornis</i> i <i>Passeromyia</i> żyją w gniazdach ptaków, gdzie żywią się krwią piskląt. Wymagające dalszych badań jest pasożytność <i>Eginia</i> sp. (Muscidae) na dwuparcach (Diplopoda). Szczegółowo zbadano natomiast biologię gatunków przydatnych w walce biologicznej ze szkodnikami takich jak <i>Coenosia tigrina</i> (Fabricius, 1775), która w warunkach polowych istotnie wpływa na populację <i>Delia antiqua</i> (Meigen, 1826) (Anthomyiidae). Larwy <i>C. tigrina</i> w warunkach laboratoryjnych żywiły się dżdżownicami. Opracowano też podstawy masowej hodowli <i>Coenosia attenuata</i> (Stein, 1903) na <i>Bradysia impatiens</i> (Johannsen, 1921) i <i>Drosophila melanogaster</i> (Meigen, 1830). Podrodzina Atherigoninae (Muscidae) obejmuje minujące fitofagi a być może także parazytoidy innych minujących larw. Byłby to bardzo ciekawy przypadek przejścia z fitofagicznego do pasożytniczego trybu życia (Skidmore 1985, Morris & Cloutier 1987, Oostebroek & de Jong 2005, Marshall 2012, Martins et al. 2015).</p>
<p>Glossinidae</p>	<p>Dorośle muchówki hematofagiczne pasożytujące na gadach i ssakach. Znaczenie medyczne w przenoszeniu śpiączki afrykańskiej. Samice nie składają jaj tylko rodzą dojrzałe, gotowe do przepoczwarczenia larwy od razu zagrzebujące się w podłożu.</p>
<p>Narzępikowate – Hippoboscidae, Mrokawkowate – Nycterbiidae, Streblidae</p>	<p>Muchówki hematofagiczne pasożytujące na ptakach i ssakach. Podobnie jak u Glossinidae samice rodzą dojrzałe, gotowe do przepoczwarczenia larwy. Samice <i>Ascodipteron</i> przejawiają skrajne przystosowanie do pasożytniczego trybu życia. Przebywają pod skórą gospodarzy (nietoperzy), poprzez utratę skrzydeł i odnóży w ogóle nie przypominają wyglądem muchówek (ter Hofstede et al. 2003, Hastriter & Bush 2006).</p>

LITERATURA

- Aita L.H., Kaneshiro K.J. 1989. Sexual selection and lek behaviour in the mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Pacific Science* **43**(2): 135-143.
- Ali A. 1990. Seasonal changes of larval food and feeding of *Chironomus crassicaudatus* (Diptera: Chironomidae) in a subtropical lake. *Journal of the American Mosquito Control Association* **6**(1): 84-88.
- Baechli G., Vilela C.R., Escher S.A., Saura A. 2004. The Drosophilidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica* 362 ss.
- Beaver R.A. 1977. Non-equilibrium 'island' communities: diptera breeding in dead snails. *Journal of Animal Ecology* **46**: 1-798.
- Beaver R.A. 1986. Biological studies of muscoid flies (Diptera) breeding in mollusc carrion in Southeast Asia. *Medical Entomology and Zoology* **37**(3): 205-211.
- Beaver R.A., Ryan P.A. 1998. Crane fly larvae (Diptera: Tipulidae) living in jelly masses. *Journal of the New York Entomological Society* **106**(2-3): 76-80.
- Beiger M. 2004. Owady minujące Polski. Klucz do oznaczania na podstawie min. Bogucki Wydawnictwo Naukowe. 694 ss.
- Benelli G. 2014. Aggressio in tephritide flies: where? when? why? Future directions for research in integrated pest management. *Insects* **6**: 38-53.
- Biedermann P.H.W., Vega F.E. 2019. Ecology and evolution of insect-fungus mutualism. *Annual Review of Entomology* **65**: 431-455.
- Boettner G.H., Elkinton J.S., Boettner C.J. 2000. Effects of biological control introduction on three nontarget species of saturniid moths. *Conservation Biology* **14**(6): 1798-1806.
- Bogdanowicz W, Chudzicka E., Pilipiuk I. i Skibińska E. (red.). 2007. Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków. T. II. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN. 505 ss. ISBN 978-83-881470-7-4.
- Brown, B. V., et Thompson, F. C. 2010. Family Braulidae. Vol. 2. Pp. 1097–1099. [In:] *Manual of Central American Diptera*. (Eds.). Brown B.V., Borkent A., Cumming J.M., Wood D.M., Woodley N.E., and Zumbado M.A., Ottawa: NRC Research Press.
- Brunnel 1998. Family Opomyzidae. Pp. 259-266. [In:] Papp, L. Darvas, B. (Eds.). *Contributions to a Manual of Palearctic Diptera* **3**, Science Herald, Budapest.
- Buck M. 1997. Sphaeroceridae (Diptera) reared from various types of carrion and other decaying substrates in Southern Germany, including new faunistic data on some rarely collected species. *European Journal of Entomology* **94**: 137-151.
- Bultman T.L., Welch A.M., Boning R.A., Bowdish T.I. 2000. The cost of mutualism in a fly-fungus interaction. *Oecologia* **124**: 85-90.
- Bunyard B.A. 2007. Legerdemain in the fungal domain: the use and abuse of insects by fungi. *American Entomologist* **53**(4): 236-239.
- Cerretti P., Lugiudice P., Pape T. 2014. Remarkable Rhinophoridae in a growing generic genealogy (Diptera: Calyptratae, Oestroidea). *Systematic Entomology* **39**: 660-690.
- Cerretti P., Stireman III J.O., Gisondi S., Pape T. 2018. Reclustering the cluster flies (Oestroidea: Polleniidae). [In:] Kirk-Spriggs A.H. & Muller B.S. (Eds.). *Abstracts volume 9th International*

- Congress of Dipterology, 25–30 November 2018, Windhoek, Namibia. International Congresses of Dipterology, Windhoek, p. 47 [Abstract].
- Chandler P.J. 2001. The Flat-footed Flies (Diptera: Opetitidae and Platypezidae) of Europe. *Fauna Entomologica Scandinavica* **36**: 1-274.
- Courtney G.W., Pape T., Skevington J.H., Sinclair B.J. 2009. Biodiversity of Diptera. Pp. 185-222. [In:] Footitt R. & Adler P. (Eds.). *Insect Biodiversity: Science and Society*. Blackwell Publishing.
- Cruise A., Watson D.W., Schal C. 2018. Ecological succession of adult necrophilous insects on eonate *Sus scrofa domesticus* in central North Carolina. *PLoS ONE* **13**(4): 1-17.
- Currie D.C., Adler P.H. 2008. Global diversity of black flies (Diptera: Simuliidae) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**: 469-475.
- Dafni A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 259-278.
- Danks H.V. 2006. The elements of seasonal adaptations in insects. *Canadian Entomologist* **139**: 1-44.
- Dennis D.S., Barnes J.K., Knutson L. 2013. Review and analysis of information on the biology and morphology of immature stages of robber flies (Diptera: Asilidae). *Zootaxa* **3673**: 1-64.
- Devetak D. 2008. Wormlion *Vermileo vermileo* (Diptera: Vermileonidae) in Slovenia and Croatia. *Annales, Ser. hist. nat.* **18**: 283-286.
- Dindo M.L., Nakamura S. 2018. Oviposition strategies of tachinid parasitoids: two *Exorista* species as case studies. *International Journal of Insect Science* **10**: 1-6.
- Disney R.H.L. 1994. Scuttle Flies: the Phoridae. Springer-Science + Business Media B.V. 388 ss.
- Draber-Mońko A. 2004. Calliphoridae. *Plujki (Insecta: Diptera)*. *Fauna Poloniae*. Muzeum i Instytut Zoologii Polska Akademia Nauk. 659 ss.
- Duyck P.-F., David P., Quilici S. 2004. A review of relationship between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology* **29**: 511-520.
- Eggleton P., Belshaw R. 1993. Comparison of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids: provisional phylogenetic explanations. *Biological Journal of the Linnean Society* **43**: 213-226.
- Feener Jr. D.H., Brown B.V. 1997. Diptera as parasitoids. *Annual Review of Entomology* **42**: 73-97.
- Floate K.D. 2011. Arthropods in cattle dung on Canada's grasslands. Pp. 71-88. [In:] Floate K.D. (Eds.). *Arthropods of Canadian grasslands*. Biological Survey of Canada.
- Foote B.A. 1995. Biology of shore flies. *Annual Review of Entomology* **40**: 417-442.
- Frouz J., Matěna J., Ali A. 2003. Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review. *European Journal of Entomology* **100**: 459-465.
- Gaimari S.D., Silva V.C. 2009. Lauxanidae (Lauxaniid flies). Vol. 2. Pp. 971-995. [In:] B.V. Brown A., Borkent, J.M., Cumming, D.M. Wood, N.E. Woodley and M.A. Zumbado (Eds.). *Manual of Central American Diptera* **2**.
- Gillung J.P., Borkent Ch.J. 2017. Death comes on two wings: a review of dipteran natural enemies of arachnids. *Journal of Arachnology* **45**: 1-19.

- Grzybkowska M., Przybylski M. 1999. Muchówki ochotkowate (Chironomidae: Diptera) w pokarmie bezkręgowców i kręgowców. Jak nie dać się zjeść będąc głównym daniem. *Kosmos* **48**(1): 1-8.
- Grzybkowska M. 2011. Adaptacje owadów (Chironomidae) do anoksji i hipoksji. *Kosmos* **1-2**(290-291): 53-60.
- Hågvar S., Krzemińska E. 2007. Contribution to the winter phenology of Trichoceridae (Diptera) in snow-covered southern Norway. *Studia dipterologica* **14**(2): 271-283.
- Hartop E.A., Brown B.V., Disney H.R.L. 2015. Opportunity in our ignorance: urban biodiversity study reveals 30 new species and one new Nearctic record for *Megaselia* (Diptera: Phoridae) in Los Angeles (California, USA). *Zootaxa* **3941**(4): 451-484.
- Hastriter M.W., Bush S.E. 2006. *Maabella* gen. nov. (Streblidae: Ascodipterinae) from Guangxi Province, China and Vietnam with notes on preservation of Ascoterinae. *Zootaxa* **1176**: 27-40.
- Hauser M., Woodley N.E., Fachin D.A. 2017. Chapter: **41**. Stratiomyidae (Soldier Flies). Pp. 919-979. [In:] Ashley H Kirk-Spriggs & Bradley J Sinclair (Eds.). *Manual of Afrotropical Diptera. Volume 2. Nematoceros Diptera and lower Brachycera*. Publisher: Pretoria: SANBI Graphics & Editing Suricata **5**.
- Herbst B.D. 1999. Biogeography and physiological adaptations of the brine fly genus *Ephydra* (Diptera: Ephydriidae) in saline waters of the Great Basin. *Great Basin Naturalist* **59**(2): 127-135.
- Hespenheide H.A. 1973. A novel mimicry complex: beetles and flies. *Journal of Entomology, Series A* **48**: 49-55.
- Hickman V.V. 1965. On *Planarivora insignis* gen. et sp. n. (Diptera: Mycetophilidae), whose larval stages are parasitic in land planarians. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* **99**: 1-9.
- Hodkinson I.D. 1973. The immature stages of *Ptychoptera lenis lenis* (Diptera: Ptychopteridae) with notes on their biology. *Canadian Entomologist* **105**: 1091-1099.
- Hövmeyer K., Schauermann J. 2003. Succession of Diptera on dead beech wood: a 10-year study. *Pedobiologia* **47**(1): 61-75.
- Jakovlev J. 2012. Fungal hosts of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea excluding Sciaridae): a review. *Mycology* **3**(1): 11-23.
- Jo H., Choi B., Park K., Kim W.-S., Kwak I.-S. 2020. First gut content analysis of 4th instar larvae (Diptera: Chironomidae) in large-scale weirs using a DNA meta-barcoding approach. *International Journal of Environmental Research and Public Health* **17**: 1-11.
- Karolyi F, Szucsich N.U., Colville J.F., Krenn H.W. 2012. Adaptations for nectar-feeding in the mouthparts of long-proboscis flies (Nemestrinidae: Prosoeca). *Biological Journal of the Linnean Society* **107**(2): 414-424.
- Keilin D. 1911. On the parasitism of the larvae of *Pollenia rudis* Fab. in *Allobophora chloroticata* Savigny. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **13**: 182-184.
- Keiper J.B., Walton W.E., Foote B.A. 2002. Biology and ecology of higher diptera from freshwater wetlands. *Annual Review of Entomology* **47**: 207-232.
- Knutson L., Vala J.-C. 2011. *Biology of snail-killing Sciomyzidae Flies*. Cambridge University Press. 502 ss.

- Koenig D.P., Young Ch.W. 2007. First observation on parasitic relations between big-headed flies *Nephrocerus* Zetterstedt (Diptera:Pipunculidae) and crane flies *Tipula* Linnaeus (Diptera: Tipulidae, Tipulinae), with larval and puparial descriptions for the genus *Nephrocerus*. *Proceedings of the Entomological Society Washington* **109**(1): 52-65.
- Köhler A. 2010. Notes on the biology of *Haloplagia lucifuga* (Loew) (Diptera, Scatopsidae). *Studia dipterologica* **17**: 81-90.
- Kostychev P. A. 1886. *The Soils of the Chernozem Region of Russia (Pochvy chernozemnoy oblasti Russii)*. St. Petersburg.
- Krivosheina N.P. 2007. Macromycete fruit bodies as a habitat for dipterans (Insecta, Diptera). *Entomological Review* **88**(7): 1048-1061.
- Kutty S.N., Bernasconi M.V., Šifner F., Meier R. 2007. Sensitivity analysis, molecular systematics and natural history evolution of Scatophagidae (Diptera: Cyclorhapha: Calyptratae). *Cladistics* **23**: 64-83.
- Kvifte G.M. 2017. Genital homologies and evolution in Moth Flies (Diptera, Psychodidae, Psychodinae). Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften an der Univeristat Kassel. 161 ss.
- Lemckert F. 2000. Parasitism of the Common Eastern Froglet *Crinia signifera* by flies of the genus *Batrachomyia* (Diptera: Chloropidae): parasitism rate and the influence on frog condition. *Australian Zoologist* **31**(3): 492-495.
- Marshall S.A. 1997. Sphaerocerid flies (Diptera:Sphaeroceridae) of the Yukon. Pp. 663-685. [In:] Danks H.V., Downes J.A. (Eds.) *Insects of the Yukon. Biological survey of Canada (terrestrial arthropods)*.
- Marshall S.A. 2012. *Flies: the natural history and diversity of diptera*. Fieflly Books Ltd. 616 ss.
- Martins J., Mateus C., Ramos A.C., Figueiredo E. 2015. A optimized method for mass rearing the tiger fly *Coenosia attenuata* (Diptera: Muscidae). *European Journal of Entomology* **112**(3): 1-7.
- Matile L. 1997. Phylogeny and evolution of the larval diet in the Sciaroidea (Diptera, Bibionomorpha) since the Mesosoic. [In:] Grandolas P. (Ed.) *The Origin of Biodiveristy in Insects: Phylogenetic Teste of Evolutionary Scenarios. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle Paris* **173**: 273-303.
- Matsubayashi K.W., Ohshima I., Nosil P. 2009. Ecological speciation in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **134**(1): 1-27.
- McAlpine, D.K. 2007. Review of the Borboroidini or Wombat Flies (Diptera: Heleomyzidae), with reconsideration of the status of families Heleomyzidae and Sphaeroceridae, and descriptions of femoral gland-baskets. *Records of the Australian Museum* **59**(3): 143–219.
- McAlpine J.F. et Thompson F.C. 2010. Cryptochetidae (cryptochetid flies). Pp. 1121–1123. [In:] *Manual of Central American Diptera. Vol. 2*. B.V. Brown, A. Borkent, J.M. Cumming, D.M. Wood, N.E. Woodley and M.A. Zumbado (Eds.). NRC Research Press, Ottawa.
- McCreadie J.W., Adler P.H., Beard C.E. 2011. Ecology of symbiotes of larval black flies (Diptera: Simuliidae): distribution, diversity and scale. *Environmental Entomology* **40**(2): 289-302.
- McCulloch-Martin M. 1992. The evolution of insect-fungus associations: from contact to stable symbiosis. *American Zoologist* **32**: 593-605.

- Mitter Ch., Farrell B., Wiegmann B. 1988. The phylogenetic study of adaptative zones: has phytophagy promoted insect diversification? *American Naturalist* **132**(1): 107-128.
- Morris D.E., Cloutier C. 1987. Biology of the predatory fly *Coenosia tigrina* (Fab.) (Diptera: Anthomyiidae): reproduction, development and larval feeding on earthworms in laboratory. *Canadian Entomologist* **119**: 381-393.
- Mullen G.R, Hribar L.J. Biology and feeding behaviour of ceratopognid larvae (Diptera, Ceratopogonidae) in North America. *Bulletin of the Society of Vector Ecology* **13**: 60–81.
- Nartshuk E.P., Andersso H. 2012. The Frit Flies (Chloropidae, Diptera) of Fennoscandia and Denmark. Brill. Leiden-Boston. 282 ss.
- Nowakowski J.T. 1989. Diptera Acalypratae (exluding Chloropidae) of moist meadows on the Mazowian Lownland. *Memorabilia Zoologica* **43**: 371-413.
- Oosterbrock P., de Jong H. 2005. *Eginia ocypterata* (Diptera: Muscidae) in the Netherlands. *Entomologische Berichten* **65**(5): 142-144.
- Orford K.A., Vaughan I.P., Memmott J. 2015. The forgotten flies: the importance of non-Syrphid Diptera as pollinators. *Proceedings of the Royal Society B* **282**: 1-6.
- Papp L., Černý M. 2015. Agromyzidae (Diptera) of Hungary. Volume 1. Agromyzinae. Pars Ltd. Hungary. 416 ss.
- Paramonov N.M., Lobkova L.E. 2013. New host plants for larvae of *Cylindrotoma distinctissima* distinctissima (Meigen, 1818). *Far Eastern Entomologist* **258**: 6-8.
- Parmentier T., Dekoninck W., Wenseleers T. 2016. Survival of persecutes myrmecophiles in laboratory nests of different ant species can explain patterns of host use in the field (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **23**: 71-79.
- Pérez-Lachaud G., Jervis M.A., Reemer M., Lachaud J-P. 2014. An unusual, but not unexpected, evolutionary step taken by syrphid flies: the first record of true primary parasitism of ants by Microdontidae. *Biological Journal of the Linnean Society* **111**: 462-472.
- Pivar R.J., Pinho L.C., Klingeman W.E., Moulton J.K., Sinclair B.J. 2018. A new genus and species, and first record of the family Thaumaleidae (Diptera) from Brazil. *Canadian Entomologist* **150**: 481-494.
- Pollet M. 2001. Dolichopodid diveristy and site quality assessment of reed marshes and grasslands in Belgium (Diptera: Dolichopodidae). *Journal of Insect Conservation* **5**: 99-116.
- Price P.W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press. 256 ss.
- Pritchard G. 1983. Biology of Tipulidae. *Annual Review of Entomology* **28**: 1-22.
- Puniamoorthy N., Su K. F.-Y., Meier R. 2008. Bending for love: losses and gains of sexual dimorphisms are strictly correlated with changes in the mouting position in sepsis flies (Diptera: Sepsidae). *BMC Evolutionary Biology* **8**: 1-11.
- Raguso R.A. 2020. Don't forget the flies: dipteran diversity and its consequences for floral ecology and evolution. *Applied Entomology and Zoology* **55**: 1-7.
- Reemer M. 2013. Review and phylogenetic evaluation of associations between Microdontinae (Diptera:Syrphidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* **2013**: 1-9. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/538316>
- Robacker D.C. 2007. Chemical ecology of bacterial relationship with Fruit Flies. *Integrated Protection of Olive Crops. IOBC/wprs Bulletin* **30**(9): 9-22.

- Rognes K. 1987. The taxonomy of *Pollenia rudis* species-group (Diptera: Calliphoridae) in the Holarctic Region. *Systematic Entomology* **12**: 475-502.
- Roháček J. 1998b. 3.22. Family Anthomyzidae. Pp. 267-278. [In:] Papp, L. & Darvas, B. (Eds.). *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera*. Vol. 3., Higher Brachycera. 880 ss. Science Herald, Budapest.
- Roháček J. 2019. Sphaeroceridae (Diptera) in burrows of rabbit and fox in central Bohemia (Czech Republic), with description of a new species of *Minilimosina* Roháček. *Entomologica Fennica* **30**: 97-113.
- Rotheray G.E., Hancock G., Hewitt S., Horsfield D., MacGowan I. 2001. The biodiversity and conservation of saproxylic Diptera in Scotland. *Journal of Insect Conservation* **5**: 77-85.
- Rotheray G.E. 2019. *Ecomorphology of Cyclorrhaphan larvae (Diptera)*. Springer. *Zoological Monographs* **4**: 1-286.
- Roy B.A. 1996. A plant pathogen influences pollinator behaviour and may influence reproduction of nonhossts. *Ecology* **77**(8): 2445-2457.
- Satchell G.H. 1947. The ecology of British species of *Psychoda* (Diptera, Psychodidae). *Annals of Applied Biology* **34**(4): 611-621.
- Savard J., Tautz D., Lercher M.J. 2006. Genome-wide acceleration of protein evolution in flies (Diptera). *MBC Evolutionary Biology* **6**: 1-6.
- Schuler H., Hood G.R., Egan S.P., Feder J.L. 2016. Modes and mechanisms of speciation. *Reviews in Cell Biology and Molecular Medicine* **2**(3): 60-93.
- Shadrin N.V., Anufriieva E.V., Belyakov V.P., Bazhora A.I. 2017. Chironomidae larvae in hypersaline waters of the Crimea: diversity, distribution, abundance and production. *The European Zoological Journal* **84**(1): 61-72.
- Sinclair B.J., Cumming J.M. 2006. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera). *Zootaxa* **1189**: 1-172.
- Sivinski J., Marshall S., Petersson E. 1999. Kleptoparasitism and phoresy in the Diptera. *Florida Entomologist* **82**(2): 179-197.
- Skidmore P. 1985. The biology of Muscidae of the world. *Series Entomologica* **9**: 1-550.
- Skuhrová M., V. Skuhrový, Skrzypczyńska M., Szadziwski R. 2008. Gall midges (Cecidomyiidae, Diptera) of Poland. *Annals of the Upper Silesian Museum In Bytom, Entomology* **16**: 5-160.
- Skuhrová M., Skuhrový V., Meyer H. 2014. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae: Cecidomyiinae) of Germany. Faunistics, ecology and zoogeography. *Faunistisch-ökologische Mitteilungen / Supplement* **38**: 1-200.
- Smith K.G.V. 1989. An introduction to the immature stages of British diptera. Diptera larvae with notes on eggs, puparia and pupae. *Handbooks for identification of British insects* **10**(14): 1-280.
- Soszyńska-Maj A. Woźnica A.J. 2016. A case study of Heleomyzidae (Diptera) recorded on snow in Poland with a review of their winter activity in Europe. *European Journal of Entomology* **113**: 279–294.
- Srivathsan A., Hartop E., Puniamoorthy J., Lee W.T., Kutty S.N., Kurina O., Meier R. 2019. Rapid, large-scale species discovery in hyperdiverse taxa using 1D MinION sequencing. *BMC Biology* **17**: 1-20.

- Stevens J.R., Wallman J.F., Otranto D., Wall R., Pape T. 2006. The evolution of myiasis in humans and other animals in the Old and New Worlds (part II): biological and life-history studies. *Trends in Parasitology* **22**(4): 181-188.
- Strathmann R.R., Slatkin M. 1983. The improbability of animal phyla with few species. *Paleobiology* **9**: 97-106.
- Stireman J.O., O'Hara J.E., Wood D.M. 2006. Tachinidae: evolution, behavior and ecology. *Annual Review of Entomology* **15**: 525-555.
- Szadziewski R., Giłka W. 2012. Rząd: muchówki - Diptera. W: Błaszak C. (red.). *Zoologia*, tom 2: stawonogi, część 2: tchawkodyszne. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 390-418.
- Szpila K. 2003. Rzeczywisty wpływ plujek-parazytoidów (Diptera: Calliphoridae) na dżdżownice (Oligochaeta: Lumbricidae) pól uprawnych na tle danych literaturowych. *Wiadomości Entomologiczne* **22**(4): 211-220.
- Tanasiychuk, V.N. 1986. Fauna USSR: Diptera. Vol. 14.7: Mukhi-Serebryanki (Chamaemyiidae). Nauka, Leningrad, 608 ss.
- Taylor G.S. 2004. Revision of *Fergusonina* Malloch gall flies (Diptera: Fergusoninidae) from *Malaleuca* (Myrtaceae). *Invertebrate Systematics* **18**: 251-290.
- Tepedino K.P. 2016. Family Sphaeroceridae. *Zootaxa* **4122**(1): 685-695.
- Ter Hofstede H.M., Fenton M.B., Whitaker J.O. 2004. Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on neotropical bats (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology* **82**: 616-626.
- Tokeshi M. 1993. On the evolution of commensalism in the Chironomidae. *Freshwater Biology* **29**: 481-489.
- Tokuda M. 2012. Biology of *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae). *Entomological Science* **15**: 361-383.
- Tschorsnig H.-P. 2017. Preliminary host catalogue of Palearctic Tachinidae (Diptera). First version, provided online on <http://www.nadsdiptera.org/Tach/WorldTachs/CatPalHosts/Home.html>, 28 April 2017. 480 ss.
- Yeates D.K., Greathead D. 2008. The evolutionary pattern of host use in Bombyliidae (Diptera): a diverse family of parasitoid flies. *Biological Journal of the Linnean Society* **60**: 149-185.
- Yeates D.K., Wiegmann B.M., Courtney G.W., Meier R., Lambkin C., Pape T. 2007. Phylogeny and systematics of Diptera: Two decades of progress and prospects. *Zootaxa* **1668**: 565-590.
- Väisänen R. 1981. Is there more than one successional phase in the mycetophilid (Diptera) community feeding on a mushroom? *Annales Zoologici Fennici* **18**: 199-201.
- Valera F., Martín-Vivaldi M., Carles-Torlá M. 2006. Life-history variation in three coexisting species of carnid flies (Diptera: Carnidae), *Carnus hemapterus*, *Hemeromyia anthracina* and *Hemeromyia longirostris*. *European Journal of Entomology* **103**: 347-353.
- Ulyshen M.D. 2018. Saproxylic diptera. [In:] Ulyshen M.D. (Ed.) *Saproxylic Insects*. *Zoological Monographs* **1**: 167-191.
- Wallace J.B., Neff S.E. 1971. Biology of immature stages of the genus *Cordilura* (Diptera: Scatophagidae) in the Eastern United States. *Annals of the Entomological Society of America* **66**(6): 1310-1330.

- Wang Y., White M.W., Kvist S., Moncalvo J.-M. 2016. Genome-Wide Survey of Gut Fungi (Harpellales) Reveals the First Horizontally Transferred Ubiquitin Gene from a Mosquito Host. *Molecular Biology and Evolution* **33**(10): 2544-2554.
- Wang Y, Sata M., Wang W., Stajich J.E., White M.M., Moncalvo J.-M. 2018. Comparative genomics reveals the core gene toolbox for the fungus-insect symbiosis. *MBio* **9**(3): 1-17.
- Wiegmann B.M., Trautwein M.D., Winkler I.S., Barr N.B., Kim J-W., Lambkin Ch., Bertone M.A., Cassel B.K., Bayless K.M., Heimberg A.M, Wheeler B.M., Peterson K.J., Pape T., Sinclair B.J., Skevington J.H., Blagoderov V., Caravas J., Kutty S.N., Schmidt-Ott U., Kampmeier G.E., Thompson F.Ch., Grimaldi D.A., Beckenbach A.T., Courtney G.W., Friedrich M., Meier R., Yeates D. 2010. Episodic radiation in the fly tree of life. *PNAS*. **108**(14): 5690-5695.
- Wiegmann B.M., Yeates D.K. 2017. Phylogeny of Diptera. Pp. 253-265. [In:] Kirk-Spriggs A.H. & Sinclair B.J. (Eds.). *Manual of Afrotropical Diptera. Volume 1. Introductory chapters and keys to Diptera families. Suricata* **4**.
- Wihlm M.W., Sam R.B., Courtney G.W. 2012. Morphology of *Axymyia furcata* (Diptera: Axymyiidae), including scanning electron microscopy of all life stages. *The Canadian Entomologist* **144**: 273-290.
- Wild A.L., Brake I. 2009. Field observations on *Milicha patrizii* ant-mugging flies (Diptera: Milichidae: Milichinae) in KwaZulu-Natal, South Africa. *African Invertebrates* **50**(1): 205-212.
- Wilkinson G.S., Jones P.M. 2014. Sexual selection and the evolution of mating system in flies. Pp. 312-339. [In:] *The Biology of Diptera.* (Yeates D.K and Wiegmann B.M. (Eds.) Columbia University Press.
- Winkler I.S., Labandeira C.C., Wappler T., Wilf P. 2010. Distinguishing Agromyzidae (Diptera) leaf mines in the fossil record: new taxa from the paleogene of North America and Germany and their evolutionary implications. *Journal of Paleontology* **84**(5): 935-954.
- Winterton, S.L. & Gaimari, S.D. 2017. 50. Scenopinidae (window flies). Pp. 1209-1218. [In:] Kirk-Spriggs, A.H. & Sinclair, B.J. (Eds.). *Manual of Afrotropical Diptera. Volume 2. Nematocerous Diptera and lower Brachycera. Suricata* **5**. Pretoria: SANBI Graphics & Editing.
- Witek M., Patricelli D., Casacci L.P., Barbero F., Balletto E., Bonelli S. 2011. Notes on a biology and host ant specificity of the myrmecophilous syrphid fly *Microdom major* (Diptera:Syrphidae), a social parasite of *Formica* ants (Hymenoptera:Formicidae). *Sociobiology* **57**(2): 1-9.
- Worland, M. & Block, William & Grubor-Lajsic, Gordana. (2001). Survival of *Heleomyza borealis* (Diptera, Heleomyzidae) larvae down to - 60°C. *Physiological Entomology* **25**: 1 - 5. 10.1046/j.1365-3032.2000.00159.x
- Zhang Q., Wang B. 2017. Evolution of Lower Brachyceran Flies (Diptera) and their adaptive radiation with Angiosperms. *Frontiers in Plant Science* **8**(631): 1-6.
- Zimmer M., Diestelhorst O., Lanau K. 2002. Courtship in long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae): function and evolution of signals. *Behavioral Ecology* **14**(4): 526-530.



<http://pte.au.poznan.pl/dipteron/redakcja.htm>

© POLSKIE TOWARZYSTWO ENTOMOLOGICZNE 2021

Licensed under a Creative Commons Attribution License <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>