

Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera), связанные
с ксилотрофными грибами *Lenzites betulinus* (L.) Fr.
(Agaricomycetes: Polyporales) в Челябинской области
(Южный Урал)

Coleoptera (Insecta, Coleoptera) associated with the xylophilic
fungus *Lenzites betulinus* (L.) Fr. (Agaricomycetes: Polyporales)
in Chelyabinskaya Oblast, the Southern Urals, Russia

Б.В. Красуцкий
B.V. Krasutskii

Челябинский государственный университет, ул. Василевского 75, Челябинск 454001 Россия. E-mail: boris_k.63@mail.ru.
Chelyabinsk State University, Vasilevskogo Str. 75, Chelyabinsk 454001 Russia.

Ключевые слова: ксилотрофные базидиомицеты, *Lenzites betulinus*, Coleoptera, микросукцессии, мицетофильное сообщество.

Key words: xylophilic basidiomycetes, *Lenzites betulinus*, Coleoptera, microsuccessions, mycetophilic community.

Резюме. В результате многолетних исследований на территории Челябинской области (Южный Урал) изучены видовой состав, эколого-трофическая структура и динамика сообщества жесткокрылых, связанных с трютовиком *Lenzites betulinus* (Polyporaceae). Выявлено 37 видов жуков из 14 семейств; показано, что основными его обитателями являются *Cis setiger*, *C. hispidus*, *Sulcacis fronticornis*, *S. nitidus* (Ciiidae), *Tritoma subbasalis* (Erotylidae), *Orchesia fusiformis* (Melandryidae), играющие главную роль в разрушении мертвых плодовых тел. На живых грибах встречаются неспециализированные в отношении этого вида открытоживущие мицетофаги — *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *Atheta boleticola*, *Gyrophana bihamata* (Staphylinidae), *Enicmus fungicola*, *E. rugosus*, *Latridius consimilis*, *L. hirtus* (Latridiidae). Для *Thymalus oblongus* (Trogossitidae) впервые установлена связь с *L. betulinus* на Южном Урале. Мицелиальный слой заселяют *Cerylon deplanatum*, *C. fagi* (Cerylonidae), *Rhizophagus bipustulatus*, *Rh. dispar*, *Rh. parvulus* (Monotomidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Melandrya dubia* (Melandryidae) и *Upis ceramboides* (Tenebrionidae), иногда встречающиеся на плодовых телах в фазе имаго. Специфических обитателей базидиом *L. betulinus* не выявлено.

Abstract. As a result of many years of research in the Chelyabinskaya Oblast of Russia, the Southern Urals, the species composition, ecological and trophic structure, and dynamics of the Coleoptera community, associated with the tinder *Lenzites betulinus* (Polyporaceae) were studied. 37 beetle species from 14 families, *Cis setiger*, *C. hispidus*, *Sulcacis fronticornis*, *S. nitidus* (Ciiidae), *Tritoma subbasalis* (Erotylidae) and *Orchesia fusiformis* (Melandryidae), are registered as inhabitants of the dead fruit bodies of the fungus, playing significant role in their decomposition. Eight nonspecialized mycetophilous beetle species, *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *Atheta boleticola*, *Gyrophana bihamata* (Staphylinidae), *Enicmus fungicola*, *E. rugosus*, *Latridius con-*

similis and *L. hirtus* (Latridiidae) are recorded from living fungus bodies. Association of *Thymalus oblongus* (Trogossitidae) with *L. betulinus* is registered for the Southern Urals for the first time. It is shown, that mycelial layer is invaded by beetle larvae of *Cerylon deplanatum*, *C. fagi* (Cerylonidae), *Rhizophagus bipustulatus*, *Rh. dispar*, *Rh. parvulus* (Monotomidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Melandrya dubia* (Melandryidae), and *Upis ceramboides* (Tenebrionidae), their adult sometimes occurring on fungus fruit bodies. No specific residents of the *L. betulinus* basidioms have been revealed.

Введение

Данная работа является частью многолетних исследований комплексов жесткокрылых (Coleoptera), связанных с ксилотрофными базидиальными грибами (Basidiomycota, Agaricomycetes) Урала и Западной Сибири, о некоторых результатах которых мы сообщали в ряде статей и монографий [Krasutskii, 1989, 1990, 1994–1997, 2001, 2005–2007, 2010, 2016, 2018, 2020, 2021].

На территории Южного Урала эти исследования выполняли с 1990 г. по настоящее время в Ильменском государственном заповеднике, Аршинском, Ашинском, Карагайском, Нязепетровском, Серпиевском, Троицком, Уйском, Черноборском заказниках, в окрестностях г. Челябинск (Городской и Каштакский боры), в Аргаяшском, Аргазинском, Брединском, Верхнеуральском, Каслинском, Кизильском, Красноармейском, Кунашакском, Нагайбакском, Нязепетровском, Сосновском, Катав-Ивановском и Чебаркульском районах (рис. 1).

В настоящей статье мы обсуждаем состав и структуру мицетофильного сообщества агарикомицета *Lenzites betulinus* (L.) Fr. (лензитес берёзовый), отно-

сящегося к небольшому роду *Lenzites* Fr. (Polyporales: Polyporaceae). Этот род грибов представлен в микобиоте России тремя видами [Bondartseva, 1998].

Лензитес берёзовый — один из широко распространённых на Земном шаре видов и, как указывает М.А. Бондарцева, — хороший индикатор антропогенного влияния на природную среду [Bondartseva, 1998]. В Челябинской области встречается не часто и локально, главным образом в лиственных, смешанных лесах и искусственных насаждениях на пнях, сухостое и валежнике *Betula* и *Populus*. Вызывает белую гниль. Базидиомы однолетние, сидячие, одиночные, черепитчатые, иногда срастающиеся боками вдоль субстрата, на торцах распротёртые или розетковидные, круглые, прикрепляющиеся в центре, половинчатые, с широким или несколько суженным основанием и диаметром до 10,0–12,0 см. Консистенция плодовых тел с возрастом изменяется от кожисто-пробковой до пробково-деревянистой вследствие доминирования скелетных гиф в тримитической гифальной системе, а поверхность шляпок обычно покрывается налетом водорослей. С возрастом может изменяться и тип гименофора — от лабиринтовидного у молодых базидиом до лензитесовидного («пластинчатого») у зрелых.

Состояние изученности комплексов жесткокрылых, связанных с *Lenzites betulinus*

Первые наиболее полные сведения о жесткокрылых, связанных с грибами, мы находим в работе Бенника «Pilzkafer und Kaferpilz. Okologische und statistische Untersuchungen» [Benick, 1952], в которой для Средней Европы названо более 1100 мицетофильных видов жуков, проанализированы направления их пищевой специализации и дана полная характеристика энтомокомплексов отдельных видов грибов. Для *Lenzites betulinus* приведено 11 видов из 6 семейств, а в качестве мицетобионтов — один вид семейства Erotylidae и пять видов семейства Ciidae.

В 1975 году Яблоков-Хнзорян, проводя ревизию жуков-грибовиков (Erotylidae) Палеарктики, указал на развитие *Aulacochilus sibiricus* Rtt. в плодовых телах *L. betulinus* [Jablokoff-Khnzorian, 1975].

В 80-х годах прошлого века на территории Западной Сибири начал исследования мицетофильных сообществ автор настоящей статьи, что нашло отражение в некоторых публикациях [Krasutskii, 1989, 1990].

Активное изучение мицетофильных жесткокрылых началось в 90-х годах. Примечательно, что уже в вышедшем в свет «Определителе насекомых Дальнего Востока» (Том III, часть 2, 1992), наряду с диагнозами для отдельных видов, приведены сведения о связях с конкретными грибами. Например, Криволюцкая в качестве пищевых объектов жуков-грибовиков *Aulacochilus sibiricus* Rtt. упоминает и *L. betulinus* [Krivolutskaya, 1992].

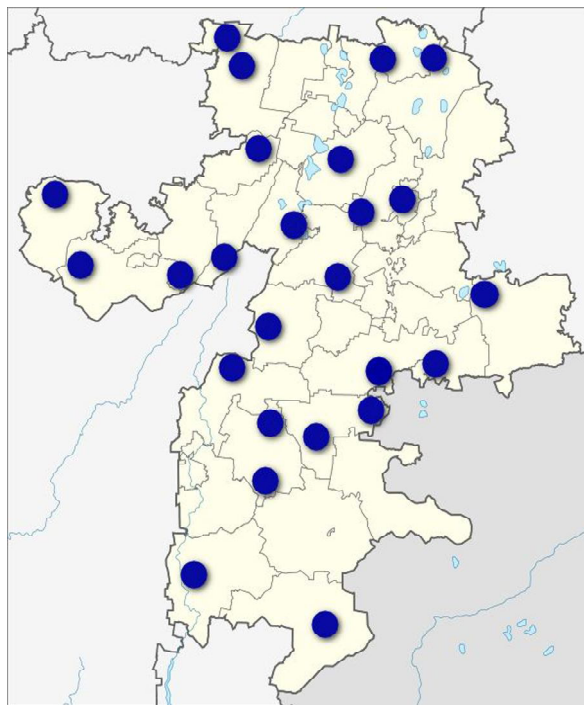


Рис. 1. Места проведения исследований на территории Челябинской области.

Fig. 1. Research sites in the Chelyabinskaya Oblast.

Немногими годами позже Никитский и Компанцев уточнили данные о трофических связях жуков-грибовиков и сообщили о развитии в плодовых телах *L. betulinus* грибовика *Tritoma subbasalis* (Rtt.) [Nikitskii, Kompantsev, 1995].

В 90-х годах Никитский (с коллективом учёных) проводил специальное изучение сообществ ксило-, мицетофильных жесткокрылых лесной зоны европейской части России, Кавказа, Дальнего Востока и публиковал статьи и монографии, содержащие сведения о видовом составе и трофических связях с грибами жуков многих систематических групп [Nikitskii, 1993; Nikitskii et al., 1996]. Общее число видов грибных жуков неуклонно росло.

В Республике Беларусь специальные исследования жуков-мицетобионтов в то же время начал Цинкевич [Tsinkevich, 1995]. Одним из главных результатов стала содержательная статья, в которой были приведены данные о 288 видах жесткокрылых — обитателей плодовых тел базидиальных грибов запада лесной зоны Русской равнины [Tsinkevich, 2004]. Среди них упомянуты три вида трутовиковых жуков (Ciidae), развивающихся в базидиомах *L. betulinus*.

Интересное, полное исследование, посвященное трутовиковым жукам юго-западной Германии, провел Рейбниц. Итогом стала крупная статья, раскрывающая все аспекты систематики, распространения, биологии и экологии 40 видов цидид [Reibnitz, 1999]. В работе детально рассмотрен, в том числе, комплекс обитателей грибов *L. betulinus*, включающий 11 видов, распространённых на территории России.

В период с 2000 по 2008 гг. вышел цикл работ финского учёного Комонена, посвящённых изучению видового состава и структуры сообществ жесткокрылых, связанных с ксилотрофными грибами. Одна из ранних его работ раскрыла подход автора к анализу пищевых отношений жуков с конкретными грибами [Komonen, 2001].

На территории европейской части России, отчасти на Полярном и Приполярном Урале специальные исследования ксило-мицетофильных сообществ вели и во многих районах сегодня продолжают вести Власов, Ишкаева, Компанцев, Никитский, Татаринова [Nikitskii, Tatarinova, 2002; Nikitskii, Schigel, 2004; Kompantsev, 2009; Vlasov, Nikitskii, 2014, 2015; Ishkaeva, Nikitskii, 2017]. Изучены мицетофильные жуки более 160 видов базидиомикот, аскомикот и несовершенных грибов, а также более 30 видов миксомикот. Опубликовано немало статей и несколько монографий. В итоге для грибов *L. betulinus* указано свыше 18 видов жуков из 7 семейств. В качестве типичных их обитателей названы 10 видов трутовиковых жуков (Ciidae), 1 вид грибовиков (Erotylidae), 1 вид тенелюбов (Melandryidae), несколько видов скрытников (Latridiidae) и стафилинид (Staphylinidae).

Начиная с 2000-х годов и по настоящее время большой объём исследований ксило-мицетофильных жесткокрылых выполнен Щигелем не только на территории европейской части России, но и в Финляндии. Им детально изучены энтомокомплексы более чем 200 видов ксилотрофных базидиальных грибов. Выявлены главные направления гостальной специализации жуков, факторы, определяющие состав группировок обитателей конкретных грибов, структуру и динамику мицетофильного сообщества в целом. Для грибов *L. betulinus* указано 11 видов жуков (из семейств Ciidae, Erotylidae, Melandryidae), развивающихся в плодовых телах, и 8 видов (из семейств Cerylonidae, Latridiidae, Leiodidae, Staphylinidae), обнаруженных на стадии имаго. Показано высокое сходство видового состава обитателей *L. betulinus* с таковым для грибов рода *Trametes* Fr. [Schigel, 2004, 2005, 2006, 2009, 2011a, b].

Райбниц и др. [Reibnitz et al., 2013] детально изучили фауну трутовиковых жуков Швейцарии, отме-

тили в её составе 41 вид Ciidae, а для *L. betulinus* в качестве характерных обитателей плодовых тел называли 8 видов.

В ходе ранее проводимых мною исследований на территории Урала и Западной Сибири (в период с 1982 по 2004 гг.), для *L. betulinus* было выявлено 22 вида жесткокрылых из 8 семейств, проанализированы их связи с этим и многими другими ксилотрофными грибами [Krasutskii, 2001, 2005, 2016, 2018]. Дальнейшее изучение мицетофильных сообществ, главным образом на Южном Урале (2005–2020 гг.), дало новые интересные результаты и побудило к написанию настоящей статьи.

Материал и методы

Материалом для работы послужили жуки, собранные при проведении маршрутных учётов и на пробных площадках на различных стадиях онтогенеза с поверхности и из толщи плодовых тел грибов *L. betulinus* и прилежащих к ним участков субстрата. Исследовано 220 объединённых образцов базидиом грибов и 37 заселённых ими субстратов (фрагменты коры и древесины *Betula pendula*, *Populus tremula*).

Более подробно методика рассмотрена в ранее опубликованных работах [Krasutskii, 2005, 2020], поэтому в данной статье приводится только общая схема (рис. 2.). Особое внимание уделялось изучению закономерностей процессов заселения грибов на различных стадиях существования их плодовых тел (живые, отмершие, с незначительными повреждениями, повреждённые в средней степени, сильно разрушенные) и анализу трофических связей жуков с использованием коэффициентов предпочтения (K_p), отражающих долю конкретного вида грибов в общем пищевом рационе насекомых.

Коллекционные материалы хранятся в Зоологическом музее Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) и у автора статьи.

Результаты и обсуждение

ВИДОВОЙ СОСТАВ МИЦЕТОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ И НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАСЕЛЕНИЯ ИМИ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ *LENZITES BETULINUS*

Заселённость *Lenzites betulinus* составляет 95,0 %, что позволяет считать этот вид чрезвычайно активно заселяемым наряду с такими, например, видами полипоровых грибов, как *Pycnoporus cinnabarinus* (Jacq.: Fr.) P. Karst., *Trametes gibbosa* (Pers.) Fr., *T. hirsuta* (Wulf.) Lloyd, *T. ochracea* (Pers.) Gilb. et Ryv., *T. pubescens* (Schum.) Pil., *Panus lecomtei* (Fr.) Corner [Krasutskii, 2005, 2021].

В энтомокомплексе *L. betulinus* обнаружено 37 видов жесткокрылых из 14 семейств (табл. 1). Как было показано на примере других видов грибов [Kompantsev, 1984, 2009; Krasutskii, 2005], состав их



Рис. 2. Основные фрагменты методики исследований
Fig. 2. The main fragments of the research methodology

Таблица 1. Видовой состав и встречаемость жесткокрылых, связанных с агарикомицетом *Lenzites betulinus* на различных стадиях существования плодовых тел
 Table 1. Species composition and occurrence of Coleoptera associated with agaricomycetes *Lenzites betulinus* at various stages of the existence of fruit bodies

Вид	Встречаемость жуков на разных стадиях существования плодовых тел, % заселенных базидием от всех исследованных			
	I стадия	II стадия	III стадия	IV стадия
I. Carabidae Latreille, 1802				
Harpalinae Bonelli, 1810				
<i>Limodromus assimilis</i> (Paykull, 1790) *	–	–	ед.	–
II. Staphylinidae Latreille, 1802				
Scaphidiinae Latreille, 1807				
<i>Scaphisoma agaricinum</i> (Linnaeus, 1758) *	1,36	–	–	–
<i>Scaphisoma inopinatum</i> (Löbl, 1967) *	1,81	–	–	–
Tachyporinae MacLeay, 1825				
<i>Atheta boleticola</i> J. Sahlberg, 1876 *	2,27	–	–	–
<i>Gyrophaena bihamata</i> Thomson, 1867 *	2,72	–	–	1,81
III. Elateridae Leach, 1815				
Elaterinae Leach, 1815				
<i>Ampedus pomonae</i> (Stephens, 1830) *	–	–	ед.	–
IV. Trogossitidae Latreille, 1802				
Peltinae Latreille, 1807				
<i>Thymalus oblongus</i> Reitter, 1889	–	0,91	0,91	–
V. Cerylonidae Billberg, 1820				
Ceryloninae Billberg, 1820				
<i>Cerylon deplanatum</i> Gyllenhal, 1827 **	ед.	–	–	–
<i>Cerylon fagi</i> Brisout de Barneville, 1867 **	0,91	–	–	–
VI. Erotylidae Latreille, 1802				
Dacninae Gistel, 1856				
<i>Dacne bipustulata</i> (Thunberg, 1781)	ед.	1,36	1,36	–
Tritominae Shuckard, 1840				
<i>Tritoma subbasalis</i> (Reitter, 1896)	1,36 *	3,64	3,64	–
VII. Nitidulidae Latreille, 1802				
Carpophilinae Erichson, 1843				
<i>Eपुरaea biguttata</i> (Thunberg, 1784) *	0,91	–	0,91	–
<i>Eपुरaea unicolor</i> (Olivier, 1790) *	1,81	–	–	1,36
<i>Eपुरaea variegata</i> (Herbst, 1793)	2,27	–	–	1,81
VIII. Monotomidae Laport de Castelnau, 1840				
Rhizophaginae Redtenbacher, 1845				
<i>Rhizophagus bipustulatus</i> (Fabricius, 1792) **	ед.	–	–	–
<i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800) **	ед.	–	ед.	–
<i>Rhizophagus parvulus</i> (Paykull, 1800) **	ед.	–	–	0,91
IX. Latridiidae Erichson, 1842				
Latridiinae Erichson, 1842				
<i>Enicmus fungicola</i> Thomson, 1868 *	0,91	–	–	–
<i>Enicmus rugosus</i> (Herbst, 1793) *	1,36	–	–	–
<i>Latridius consimilis</i> Mannerheim, 1844 *	1,36	–	–	1,36
<i>Latridius hirtus</i> Gyllenhal, 1827 *	ед.	–	–	–
X. Ciidae Leach, 1819				
Ciinae Leach, 1819				
<i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)	–	1,05	3,16	2,62
<i>Cis comptus</i> Gyllenhal, 1827	–	17,28	20,42	9,95
<i>Cis fissicornis</i> Mellié, 1848	–	25,13	27,23	5,76
<i>Cis hispidus</i> (Paykull, 1798)	–	27,23	31,41	13,09
<i>Cis jacquemarti</i> Mellié, 1848	–	2,62	3,16	3,16

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Вид	Встречаемость жуков на разных стадиях существования плодовых тел, % заселенных базидиом от всех исследованных			
	I стадия	II стадия	III стадия	IV стадия
<i>Cis setiger</i> Mellié, 1848	–	15,18	23,04	16,23
<i>Cis striatulus</i> Mellié, 1848	–	1,05	1,57	–
<i>Octothemnus glabriculus</i> (Gyllenhal, 1827)	–	12,56	18,32	11,58
<i>Rhopalodontus strandi</i> (Lonse, 1969)	–	1,05	1,05	–
<i>Sulcaxis fronticornis</i> (Panzer, 1809)	–	32,46	41,88	38,74
<i>Sulcaxis nitidus</i> (Fabricius, 1792)	–	23,03	26,18	25,13
XI. Colyidiidae Erichson, 1842				
Colyidiinae Erichson, 1842				
<i>Bitoma crenata</i> (Fabricius, 1755) **	ед.	–	–	–
XII. Mycetophagidae Leach, 1815				
Mycetophaginae Leach, 1815				
<i>Mycetophagus piceus</i> Fabricius, 1798 *	ед.	ед.	–	ед.
XIII. Melandryidae Leach, 1815				
Melandryinae Leach, 1815				
<i>Melandrya dubia</i> (Schaller, 1783) **	ед.	–	–	–
<i>Orchesia fusiformis</i> Solsky, 1871	0,91 *	5,00	5,00	–
XIV. Tenebrionidae Latreille, 1802				
Tenebrioninae Latreille, 1802				
<i>Upis ceramboides</i> (Linnaeus, 1758) **	ед.	–	–	ед.

Примечание: * — жуки найдены только в фазе имаго; ** — жуки, личинки которых развиваются, преимущественно, в мицелиальном слое грибов, их имаго иногда встречаются на плодовых телах (встречаемость этих видов указана по имаго на грибах); ед. — единичные находки на (в) плодовых телах.

Стадии существования плодовых тел: I стадия — плодовые тела живые, растущие и на стадии спороношения, без повреждений; II стадия — плодовые тела закончили рост, спороношение и начинают отмирать (в конце этой стадии бывают заметны повреждения — до 25 % объёма); III стадия — плодовые тела мертвые, средней степени разрушенности (до 50 % объёма), но еще сохраняют структурные свойства; IV стадия — плодовые тела мертвые, сильной или почти полной степени разрушенности (более 75 % объёма).

Notes: * — beetle adults only; ** — beetle larvae residents of mycelial layer, their adult sometimes occurring on fungus fruit bodies (frequency of beetle occurrence is given by adult registration on fungi); ед. — sporadic registrations from fruit bodies.

Stages of fungus fruit bodies being: I stage — fruit bodies alive, growing and sporiferous, lacking damages; II stage — fruit bodies stopped growing and not sporiferous, decay process started, reveals damages up to 25 %; III stage — fruit bodies dead, damaged up to 50 %, but keep the structure; IV stage — fruit bodies dead and strongly damaged up to 75 %.

обитателей существенно зависит от положения плодовых тел на субстрате (сухостойные деревья, валежник), их состояния (спороносящие или завершившие спороношение, живые или мёртвые, сухие или влажные, покрытые налётами плесневых грибов или без них) и степени разрушенности насекомыми. Поэтому наблюдаются микросуццесии группировок жесткокрылых, обусловленные изменениями в состоянии базидиом.

На живых, спороносящих грибах (I стадия) встречаются, но не часто и, главным образом, на стадии имаго, стафилиниды рода *Scaphisoma* Leach., *Atheta boleticola*, *Gyrophaena bihamata* (Staphylinidae), церилоныды *Cerylon fagi* (Cerylonidae), грибовики *Tritoma subbasalis*, *Dacne bipustulata* (Erotylidae), блестянки *Epuraea biguttata*, *E. unicolor*, *E. variegata* (Nitidulidae), скрытники *Enicmus fungicola*, *E. rugosus*, *Latridius consimilis* (Latridiidae), грибоеды *Mycetophagus piceus* (Mycetophagidae) и тенелюбы *Orchesia fusiformis* (Melandryidae) (табл. 1). Для многих из них характерно питание спорами и компонен-

тами тканей грибов, а *T. subbasalis*, *D. bipustulata* и *O. fusiformis* в это время откладывают яйца. Лишь *E. variegata* может развиваться на гименофоре грибов за счёт спор и элементов гимения.

На II стадии (отмершие, с незначительными повреждениями плодовые тела) доминирующими их обитателями становятся Ciidae — трутовиковые жуки (всего 11 видов, доля семейства в энтомокомплексе — 87,3 %), наиболее обычными и многочисленными (по числу особей) из которых являются *Sulcaxis nitidus*, *S. fronticornis*, *Cis setiger*, *C. hispidus*, *C. fissicornis* и ряд других видов рода *Cis* (Latr.). Заселение грибов, особенно сухих плодовых тел, идёт очень быстро и сразу всем комплексом циид, характерных для *L. betulinus*.

В это время в треме плодовых тел могут развиваться личинки *T. subbasalis* (чаще в грибах на осине), *D. bipustulata* и *O. fusiformis* (чаще в грибах на берёзе), но, как показали наблюдения, эти жуки предпочитают базидиомы, не заселённые видами семейства Ciidae, или заканчивают своё развитие, пока чис-

ленность циид относительно невелика. Впервые установлен факт развития в мёртвых плодовых телах щитовидки *Thymalus oblongus* (Trogossitidae).

В сухих грибах на III (мёртвые, средней степени разрушенности) и на IV (мёртвые, сильно разрушенные) стадиях доминирование сохраняется за видами семейства Ciidae, особенно *Sulcacis nitidus* и *S. fronticornis*, которые обычно полностью разрушают базидиомы.

Особая ситуация возникает, когда мёртвые плодовые тела располагаются, главным образом, на валежнике, пропитаны влагой и покрыты налётами плесневых грибов. Лишь немногие трутовиковые жуки (*C. fissicornis*, *O. glabriculus*, *S. fronticornis*) способны завершить развитие в таких грибах. Базидиомы в этом состоянии иногда заселяют и развиваются на них за счёт дейтеромицетов блестянки *Eपुरaea unicolor*, *E. variegata* и скрытник *Latridius consimilis*. Возможно, что и *Rhizophagus parvulus* (Monotomidae) использует плесневые грибы в дополнение к своему основному пищевому рациону — грибам-аскомицетам [Nikitskii et al., 1996].

В мицелиальном слое грибов под корой берёзы, режы, осины иногда развиваются гладкотелы рода *Cerylon* Latr., монотомиды рода *Rhizophagus* Redtenbacher, узкотелка *Bitoma crenata* (Colydiidae), телелюк *Melandrya dubia* и чернотелка *Upis ceramboides* (Tenebrionidae).

Очень редки и обнаружены на грибах только в фазе имаго *Limodromus assimilis* (Carabidae) и *Ampedus pomonae* (Elateridae).

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВЫХ СВЯЗЕЙ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ И СТРУКТУРА МИЦЕТОФИЛЬНОГО СООБЩЕСТВА ГРИБОВ *LENZITES BETULINUS*

Несмотря на довольно большое число жуков, связанных с *L. betulinus*, непосредственные пищевые отношения с плодовыми телами обнаруживают 27 видов из 9 семейств, из которых развиваются в (на) грибах только 16 видов из 5 семейств (Trogossitidae, Erotylidae, Nitidulidae, Ciidae, Melandryidae). Рассмотрим подробнее пищевые связи этих мицетобионтных видов.

Trogossitidae — Щитовидки *Thymalus oblongus* Reitter, 1889

Иногда развивается в мёртвых плодовых телах на берёзе. Особенно предпочитает *Fomitopsis betulinus* (Bull.) В.К. Cui, M.L. Han et Y.C. Dai и грибы рода *Daedaleopsis*, на что указывают и некоторые другие авторы [Nikitskii et al., 1996; Nikitskii, Schigel, 2004; Schigel, 2004, 2011a]. Известно также, что развитие этого вида может полностью происходить в древесине лиственных деревьев, заселенных ксилотрофными грибами [Nikitskii et al., 1996; Krasutskii, 2005].

Erotylidae — Грибовики *Dacne bipustulata* (Thunberg, 1781)

Один из доминирующих обитателей самых разнообразных ксилотрофных грибов. Может развиваться в мёртвых

плодовых телах *L. betulinus*, но более характерен для энтомокомплекса таких видов, как *Fomitopsis betulinus* ($K_n = 0,40$), *Daedaleopsis tricolor* (Bull.) Bond. et Sing. ($K_n = 0,13$), *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murr., грибов родов *Inonotus*, *Inocutis*, *Lentinus* ($K_n = 0,18$), *Pleurotus* ($K_n = 0,22$), *Polyporus* ($K_n = 0,10$) и др. [Nikitskii et al., 1996; Nikitskii, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2006, 2016].

Tritoma subbasalis (Reitter, 1896)

В развитии связан исключительно с грибами семейства Polyporaceae, кроме *Lenzites betulinus* ($K_n = 0,12$) заселяет грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,72$) и грибы рода *Daedaleopsis* ($K_n = 0,16$).

Nitidulidae — Блестянки *Eपुरaea variegata* (Herbst, 1793)

Развивается на спороносящих и заплесневелых плодовых телах *L. betulinus* и многих других грибах, в том числе напочвенных, на гниющих органических субстратах, поросших плесневыми грибами, на забродившем соке лиственных деревьев, заселённом грибами родов *Saccharomyces* и *Endomyces* [Nikitskii et al., 1996; Alexander, 2002; Nikitskii, Tatarinova, 2003].

Ciidae — Трутовиковые жуки *Cis boleti* (Scopoli, 1763)

Развивается в грибах *L. betulina*; встречается не так часто ($K_n = 0,04$), предпочитает грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,96$) (рис. 3, 1). Довольно активно заселяет *Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst., *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murr., иногда грибы рода *Daedaleopsis* [Nikitskii et al., 1996; Nikitskii, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2007; Vlasov, Nikitskii, 2015].

Cis comptus Gyllenhal, 1827

Вид с широкой полифагией. Наряду с грибами *L. betulinus* ($K_n = 0,05$) заселяет грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,50$), режы *C. unicolor* ($K_n = 0,18$), *D. tricolor* ($K_n = 0,10$), *T. biforme* ($K_n = 0,12$), иногда *Coriolopsis trogii* (Berk.) Domanski ($K_n = 0,02$) и *B. adusta* ($K_n = 0,03$) (рис. 3, 2). На территории европейской части России развивается также в грибах *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouz., *Pycnoporus cinnabarinus* (Jack.: Fr.) Karst., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Inonotus radiatus* (Sow.: Fr.) Karst., *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Fr., *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar, *Schizopora flavipora* (Berk. et M.A. Curtis ex Cooke), *Phellinus ferruginosus* (Schrad.) Murrill. [Kompantsev, 1984, 2009; Nikitskii et al., 1996; Nikitskii, Schigel, 2004; Vlasov, Nikitskii, 2015], а в Западной Сибири — в грибах *Gloeoporus dichrous* (Fr.: Fr.) Bres. и *Lentinus strigosus* (Schw.) Fr. [Krasutskii, 2005].

Cis fissicornis Mellie, 1848

Кроме *L. betulinus* ($K_n = 0,22$), заселяет виды рода *Trametes* ($K_n = 0,78$) (рис. 3, 3), а на территории европейской части России и в Западной Сибири развивается также в других грибах семейства Polyporaceae: *C. unicolor*, *P. cinnabarinus* и *D. confragosa* [Kompantsev, 1984; Nikitskii et al., 1996; Nikitskii, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005; Vlasov, Nikitskii, 2015].

Cis hispidus (Paykull, 1798)

Специализирован на грибах семейства Polyporaceae; кроме *L. betulinus* ($K_n = 0,22$) чаще развивается в пло-

вых телах грибов рода *Trametes* ($K_n = 0,67$), а также в грибах *C. unicolor* ($K_n = 0,09$) (рис. 3, 4). В других регионах России кроме этих грибов заселяет *D. confragosa* и *P. cinnabarinus* [Kompantsev, 1984; Nikitskii et al., 1996; Nikitskii, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005].

Cis jacquemarti Mellié, 1848

Развивается в плодовых телах *L. betulinus* редок (рис. 3, 5), предпочитает грибы рода *Daedaleopsis*, особенно *D. tricolor* ($K_n = 0,32$), многолетние базидиомы *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) ($K_n = 0,28$), *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. ($K_n = 0,21$), реже заселяет некоторые виды рода *Trametes* (0,19), а в других регионах — *G. applanatum*, виды семейства Нупеночаецетасеае и однолетние плодовые тела *F. betulinus*, *T. biforme*, *I. radiatus*, *Polyporus varius* (Pers.) Fr. [Kompantsev, 1984; Nikitskii et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2006; Vlasov, Nikitskii, 2015].

Cis setiger Mellié, 1848

Кроме *L. betulinus* ($K_n = 0,21$), заселяет грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,71$), а также *C. unicolor* ($K_n = 0,08$) (рис. 3, 6).

Cis striatulus Mellié, 1848

Редкий, малоизученный вид. Развивается главным образом в грибах *D. tricolor*. Находки в плодовых телах *L. betulinus* спорадичны.

Sulcacis nitidus (Fabricius, 1792)

Достигает очень высокой численности в плодовых телах *L. betulinus* ($K_n = 0,19$) и в других грибах (рис. 4, 1). Заселяет все виды рода *Trametes* ($K_n = 0,68$), а кроме них — *C. unicolor* ($K_n = 0,10$), *D. tricolor* ($K_n = 0,03$). Встречается в грибах *P. cinnabarinus*. На территории европейской части России и в Западной Сибири проходит развитие также в грибах *B. adusta*, *C. trogii*, *L. sulphureus*, *F. betulinus*, *Hapalopilus rutilans* (Pers.) Murr [Nikitskii et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2016; Vlasov, Nikitskii, 2015].

Sulcacis fronticornis (Panzer, 1805)

Наряду с *L. betulinus* ($K_n = 0,20$) связан с грибами рода *Trametes* ($K_n = 0,76$), реже *C. trogii* ($K_n = 0,04$) (рис. 4, 2), а на территории европейской части России и в Западной Сибири также *B. adusta* и *I. radiatus* [Nikitskii et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2016; Vlasov, Nikitskii, 2015].

Octothemnus glabriculus (Gyllenhal, 1827)

Кроме *L. betulinus* ($K_n = 0,15$), развивается, вероятно, в плодовых телах всех видов рода *Trametes* ($K_n = 0,79$) и некоторых других представителей семейства Ролурогаецетасеае, заселяет многолетние базидиомы *F. pinicola* ($K_n = 0,06$) (рис. 4, 3), а в Западной Сибири — *G. applanatum*, однолетние плодовые тела *B. adusta* и *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., на территории европейской части — *C. trogii* [Nikitsky, Schigel, 2004; Vlasov, Nikitskii, 2015].

Rhopalodontus strandi (Lonse, 1969)

В грибах *L. betulinus* редок; развивается чаще в грибах *F. fomentarius* ($K_n = 0,91$), реже — *T. biforme* ($K_n = 0,09$) (рис. 4, 4), на территории европейской части России заселяет также *C. trogii*, *L. sulphureus*, *F. betulinus*,

G. applanatum, *I. rheades* [Kompantsev, 1984; Nikitskii et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Tsinkevich, 2004; Krasutskii, 2005, 2006; Vlasov, Nikitskii, 2015], а в Западной Сибири, помимо перечисленных, виды рода *Daedaleopsis* (Krasutskii, 2005, 2006).

Melandryidae — Тенелюбы

Orchesia fusiformis Solsky, 1871

Впервые на Южном Урале обнаружен в грибах *L. betulinus* (ранее факт развития вида в этих грибах был установлен только для Западной Сибири). Предпочитает развиваться в мертвых плодовых телах *T. ochracea*, *T. versicolor*, иногда *C. unicolor* [Krasutskii, 2005, 2021]. В европейской части России заселяет также *I. radiatus*, *T. hirsuta*, *T. pubescens* [Nikitskii et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004].

Staphylinidae

Представители данного семейства (*Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *Atheta boleticola*, *Gyrophana bihamata*), а также *Eपुरaea biguttata*, *E. unicolor*, *Enicmus fungicola*, *E. rugosus*, *Latridius consimilis*, *L. hirtus*, *M. piceus* обнаружены только на стадии имаго и в развитии связаны с другими грибами. Тем не менее, следует отметить, что эти жесткокрылые посещают грибы в период их спороношения, питаются спорами, элементами гимения и могут принимать участие в распространении грибных спор.

Кроме вышеперечисленных, в мицелиальном слое грибов под корой и в древесине могут развиваться 8 видов из 5 семейств — Cerylonidae, Monotomidae, Colydiidae, Melandryidae и Tenebrionidae (табл. 1). Многие представители первых трёх семейств являются облигатными мицетофагами.

Гладкотелы *Cerylon deplanatum*, *C. fagi* обычно встречаются под гнилой корой деревьев в мицелиальном слое многих грибов, вызывающих белую гниль. В развитии связаны с миксомицетами *Physarum polycephalum*, *Trichia varia*, а также с некоторыми аскомицетами и дейтеромицетами [Nikitskii et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004], на стадии имаго могут использовать в пищу споры некоторых ксилотрофных грибов [Krasutskii, 2005].

Монотомиды *Rhizophagus parvulus* и *Rh. bipustulatus* встречаются под корой лиственных, где питаются мицелием многих базидиальных грибов, а также некоторыми аскомицетами и дейтеромицетами. Могут быть обнаружены на вытекающем соке берёз и дубов. Являются облигатными мицетофагами и миксомицетофагами, для *Rh. bipustulatus* Alexander указывает некрофагию [Benick, 1952; Nikitskii et al., 1996; Alexander, 2002; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005]. *Rh. dispar* заселяет подобные субстраты, но под корой ели хищничает на Scolytidae [Nikitskii et al., 1996; Alexander, 2002].

Узкотелка *Bitoma crenata* обычно развиваются под отмершей корой деревьев за счёт аскомицетов рода *Hypoxylon*, дейтеромицетов родов *Penicillium*, *Trichoderma* и мицелия некоторых ксилотрофных базидиомицетов [Benick, 1952; Nikitskii et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005]. Имаго посе-

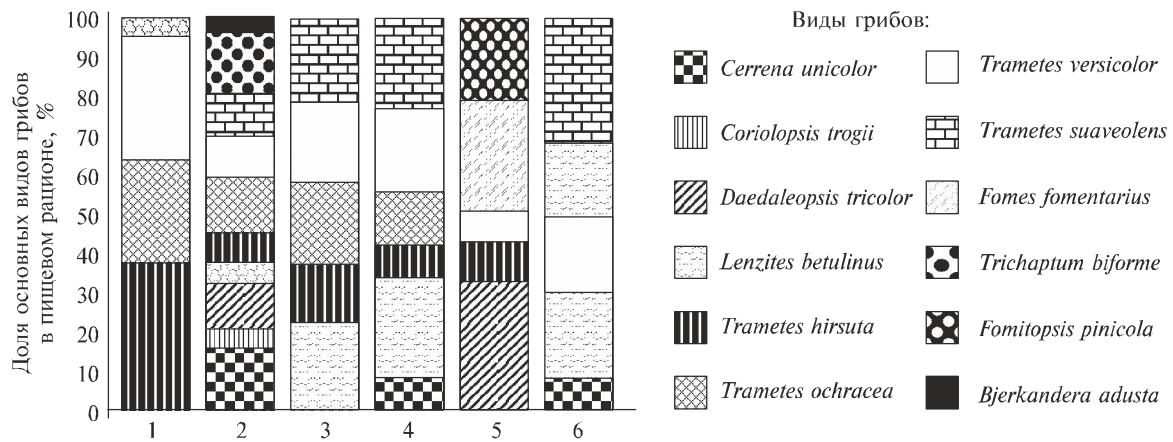


Рис. 3. Пищевые предпочтения личинок жуков-мицетобионтов рода *Cis*: 1 — *C. boleti*, 2 — *C. comptus*, 3 — *C. fissicornis*, 4 — *C. hispidus*, 5 — *C. jacquemarti*, 6 — *C. setiger*.

Fig. 3. Food preferences of larvae of mycetobiont beetles of the genus *Cis*: 1 — *C. boleti*, 2 — *C. comptus*, 3 — *C. fissicornis*, 4 — *C. hispidus*, 5 — *C. jacquemarti*, 6 — *C. setiger*.

щают спороносящие или загнивающие плодовые тела различных грибов на лиственных деревьях.

Тенелюб *Melandrya dubia* и чернотелка *Upis ceramboides* развиваются в белых гнилях лиственных, проходя на стадии имаго дополнительное питание на некоторых древесных грибах [Nikitskii et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005].

Единично найденные жужелица *Limodromus assimilis* и щелкун *Ampedus pomonae* каких-либо пищевых отношений с *L. betulinus* не проявили; они могут быть отнесены к случайным посетителям.

Общую структуру сообщества мицетофильных жесткокрылых *L. betulinus* можно представить следующим образом.

Облигатными мицетобионтами-мицетофагами являются 15 видов из 4 семейств, развитие которых

приурочено непосредственно к плодовым телам этого гриба: два вида жуков-грибовиков (*D. bipustulata*, *T. subbasalis*), блестянка *E. variegata*, все 11 видов трутовиковых жуков и тенелюб *O. fusiformis*.

Найденные на стадии имаго стафилиниды *S. agaricinum*, *S. inopinatum*, *A. boleticola*, *G. bihamata* и грибоед *M. piceus*, будучи облигатными мицетофагами других грибов, в энтомокомплексе *L. betulinus* существенного значения как деструкторы базидиом не имеют, но могут распространять споры.

Щитовидка *Th. oblongus*, несмотря на то, что иногда развивается в базидиомах *L. betulinus* (и в плодовых телах некоторых других видов), способна полностью проходить жизненный цикл в белых гнилях древесины лиственных, совмещая сапроксило-

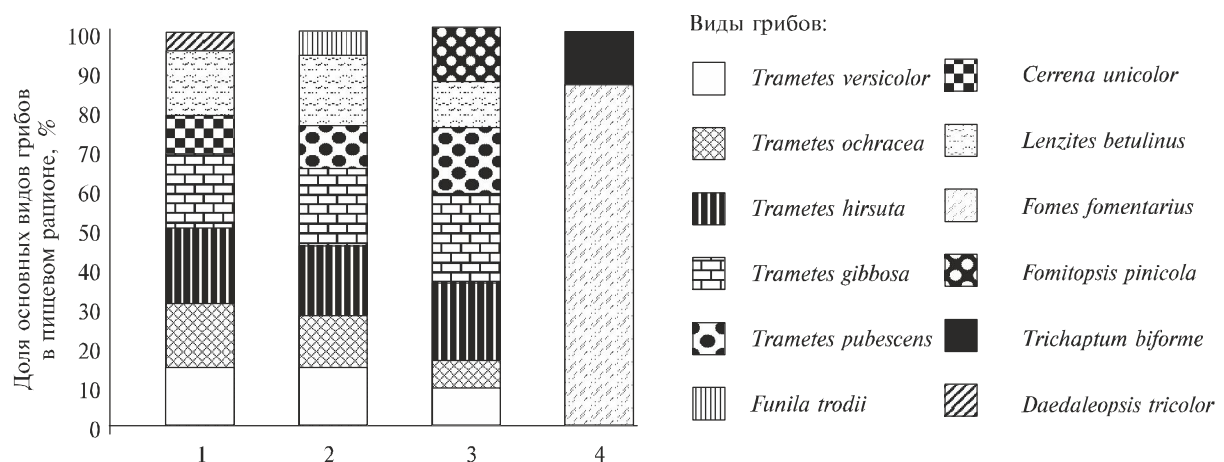


Рис. 4. Пищевые предпочтения личинок жуков-мицетобионтов родов *Sulcasis*, *Octothemnus*, *Rhopalodontus*: 1 — *S. nitidus*, 2 — *S. fronticornis*, 3 — *O. glabriculus*, 4 — *Rh. strandi*.

Fig. 4. Food preferences of larvae of mycetobiont beetles of the genera *Sulcasis*, *Octothemnus*, *Rhopalodontus*: 1 — *S. nitidus*, 2 — *S. fronticornis*, 3 — *O. glabriculus*, 4 — *Rh. strandi*.

фагию с мицетофагией, т.е. является эврибионтным видом.

Помимо перечисленных, ещё 14 видов жуков в энтомокомплексе *L. betulinus* могут быть отнесены к группе *эврибионтов* с различными пищевыми режимами. Многие из них, не будучи обитателями грибов, являются *облигатными мицетофагами* и живут за счёт грибов и, нередко, миксомицетов (церилониды, жуки-скрытники, блестянки *E. biguttata*, *E. unicolor*, монотомиды *Rh. bipustulatus*, *Rh. parvulus* и узкотелка *B. crenata*). Монотомида *Rh. dispar*, телелюб *M. dubia* и чернотелка *U. ceramboides* — *миксофаги*, совмещающие мицетофагию с хищничеством (первый вид) или сапроксилофагией (последние два вида).

Заключение

В Челябинской области в мицетофильном сообществе *L. betulinus* выявлено 37 видов жесткокрылых, представителей 14 семейств, из которых так или иначе связаны с этим грибом 35 видов из 12 семейств. Видовой состав обитателей определяется состоянием плодовых тел: комплекс группировок мицетобионтов живых, особенно, спороносящих грибов, в котором насекомые представлены не специализированными в отношении этого гриба видами и почти исключительно на имагинальной стадии, существенно отличается от энтомокомплекса мёртвых плодовых тел, где доминируют облигатные мицетосапрофаги, главным образом жуки семейства Ciidae, полностью проходящие жизненный цикл в плодовых телах. В ряде случаев комплекс обитателей мёртвых базидиом включает грибовиков *T. subbasalis*, реже *D. bipustulata*, а также телелюба *O. fusiformis*. В целом сообщество мицетофильных жесткокрылых *L. betulinus* не имеет в своём составе специфичных только для этого гриба видов и обнаруживает высокое сходство с энтомокомплексом грибов рода *Trametes* и, несколько меньшее, — грибов рода *Daedaleopsis*.

References

- Alexander N.A. 2002. The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland. A provisional annotated checklist // English Nature Research Reports. No.467. P.1–142.
- Benick L. 1952. Pilzkafer und Kaferpilz. Okologiske und statistische Untersuchungen // Acta Zoologica Fennica. Bd.70, S.1–250.
- Bondartseva M.A. 1998. [Determinant of mushrooms in Russia. The order is Aphyllophorous. Vol.2. The families Albatrellaceae, Aporiaceae, Boletopsiaceae, Bondarceviaceae, Ganodermataceae, Corticiaceae (species with a pore-like hymenophore), Lachnocladiaceae (species with a tubular hymenophore), Polyporaceae (genera with a tubular hymenophore), Poriaceae, Rigidoporaceae, Phaeolaceae, Fistulinaceae)]. St.-Petersburg: Nauka. 391 p. [In Russian].
- Ishkaeva A.F., Nikitsky N.B. 2017. Ecological and faunistic characteristics of leiodid beetles (Coleoptera, Leiodidae) of the Komi Republic // Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology. Vol.122. Iss.5. P.32–36. [In Russian].
- Jablokoff-Khnzorian S.M. 1975. Etude sur les Erotylidae (Coleoptera) Palaearctiques // Acta zoologica Cracovena. Vol.20, No.8. P.201–249.
- Komonen A. 2001. Structure of insect communities inhabiting old-forest specialist bracket fungi // Ecological Entomology. Vol.26. P.63–75.
- Komonen A. 2005. Occurrence and abundance of fungus-dwelling beetles (Ciidae) in boreal forests and clearcuts: habitat associations at two spatial scales // Animal Biodiversity and Conservation. Vol.28. P.137–147.
- Kompantsev A.V. 1984. [Complexes of coleoptera associated with the main wood-destroying fungi in the forests of the Kostroma region] // Zhivotnii mir Juzhnoi taigi. Moskva: Nauka. P.191–196. [In Russian].
- Kompantsev A.V. 2009. [Coleoptera-mycetophages (Insecta, Coleoptera), associated with tinder fungi of the genus Inonotus P. Karst. in the forest zone of Russia] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Eurasian Entomological Journal). Vol.8. No.1. P.52–54. [In Russian].
- Kotiranta H., Mukhin V.A., Ushakova N., Dai Y.-C. 2005. Polypore (Aphyllophorales, Basidiomycetes) studies in Russia. 1. South Ural. // Annales Botanici Fennici. Vol.42. P.427–451.
- Krasutskii B.V. 1989. [Mycetobiont coleoptera of some areas of the Plain Trans-Urals] // Fauna i ecologia nasekomykh Urala (Informacionnye materialy). Sverdlovsk: UNTS AN SSSR. P.23–25. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 1990. [Coleoptera communities associated with the main wood-destroying fungi of the Pripyshminsky forests of Western Siberia] // Ecologicheskie i floristicheskie issledovaniya po sporovym rasteniam Urala. Sverdlovsk: UrO AN SSSR. P.57–67. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 1994. [Ecological classification of Coleoptera — mycetobionts of wood-destroying basidial fungi] // Ecology. No.1. P.71–79. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 1995. Coleoptera-mycetobionts of wood-destroying basidial fungi in the subtaiga forests of Western Siberia // Entomological Review. Vol.LXXIV. Iss.3. P.542–550. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 1996a. Micetofil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya. T. I: Kratkoe illyustrirovannoe rukovodstvo k opredeleniyu po imago naibolee obychnykh v entomokompleksakh derevorazrushayushchih bazidial'nykh gribov vidov zhestkokrylych. Ekaterinburg: izd-vo «Ekaterinburg». 146 p. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 1996b. Coleoptera-mycetobionts (Coleoptera) of the main wood-destroying fungi of the forest-steppe Trans-Urals // Entomological Review. Vol.LXXV. Iss.2. P.274–277. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 1997a. Coleoptera-mycetobionts of the main wood-destroying fungi of the southern subzone of the West Siberian taiga // Entomological Review. Vol.LXXVI. Iss.2. P.302–308. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 1997b. Coleoptera-mycetobionts (Coleoptera) of the main wood-destroying fungi of the Middle taiga subzone of Western Siberia // Entomological Review. Vol.LXXVI. Iss.4. P.720–775. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2001. [Mycetophilic coleoptera (Insecta, Coleoptera) Ilmen Nature Reserve. System “Fungi-insects”] // Isuchenie bespozvonochnykh v zapovednikah. Problemy zapovednogo dela. Vol.10, P.126–150, [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2005. Mycetophil'nye zhestkokrylye Urala I Zaural'ya. T.II: Sistema «Griby–Nasekomye». Chelyabinsk: OAO «Chelyabinskyy dom pechatii». 213 p. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2006. Coleoptera (Coleoptera) associated with the birch tinder Piptoporus betulinus (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Trans-Urals // Entomological Review. Vol.LXXXV. Iss.4. P.758–773. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2007a. Coleoptera (Coleoptera) associated with the tinder Daedaleopsis confragosa (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the

- Urals and Trans-Urals // Entomological Review. Vol.LXXXVI. Iss.2. P.289–305. [In Russian].
- Krasutskii B. V. 2007b. Coleoptera (Coleoptera) associated with the bordered tinder *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Trans-Urals // Entomological Review. Vol.LXXXVI. Iss.3. P.532–545. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2010. Coleoptera (Coleoptera) associated with the tinder *Trichaptum biforme* (Fr. in Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Trans-Urals // Entomological Review. Vol.LXXXIX. Iss.2. P.367–379. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2016. [Mycetophilic coleoptera of the Southern Urals] // Aktual'nye voprosy sovremennogo estestvoznaniya Yuzhnogo Urala. Chelyabinsk: Izdatelstvo Chelyabinskogo gosudarstvennogo universiteta. P.40–56. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2018. Materials on the fauna of beetles of the Chelyabinsk city forest associated with xylotrophic basidial fungi // Fauna Urala i Sibiri. Yekaterinburg: IERIZH UrO RAS. No.1. P.97–103. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2020. Coleoptera (Insecta, Coleoptera) in the entomocomplex of the flat tinder (*Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., 1887) in the Chelyabinsk region // Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University. No.4(36). P.150–168. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2021. Coleoptera associated with xylotrophic fungi of the genus *Trametes* Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) in the Southern Urals // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.100. No.7. P.756–769. [In Russian].
- Krivolutskaya G.O. 1992. [Family Erotylidae] // Opredelitel nasekomyh Dalnego Vostoka SSSR. Tom. III: Coleoptera, ili zhuki. Ch.2. St. Petersburg: Nauka. P.285–303. [In Russian].
- Nikitskii N.B. 1993. [Fungi-beetles (Coleoptera, Mycetophagidae) of the fauna of Russia and neighboring countries. Izdatelstvo Moskovskogo Universiteta]. 184 p. [In Russian].
- Nikitsky N.B., Kompantsev A.V. 1995. New species of fungal beetles (Coleoptera, Erotylidae) from the Russian Far East with observations on the distribution and biology of other species // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.74. Issue.6. P.83–92. [In Russian].
- Nikitsky N.B., Osipov I.N., Chemeris M.V., Semenov V.B., Gusakov A.A. 1996. Zhestkokrylye — xylobionty, mycetobionty i plastinchatousye Prioksko-Terrasnogo Biosfernogo zapovednika (s obsorom fauny etih grup v Moskovskoy oblasti // Sbornik trudov Zoologicheskogo Museya MGU. XXXVI. M.: Izdatelstvo Moskovskogo Universiteta. 198 p. [In Russian].
- Nikitsky N.B., Tatarinova A.F. 2003. Fauna and ecology of xylophilic beetles (Coleoptera, Nitidulidae) of the European North-East of Russia // Buylleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya. Vol.108. Iss.5. P.28–32. [In Russian].
- Nikitsky N.B., Schigel D.S. 2004. Beetles in Polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes // Entomologica Fennica. No.15. P.6–22.
- Reibnitz J. 1999. Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera, Cisidae) // Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart. Vol.34. S.1–76.
- Reibnitz J., Graf R., Coray A. 2013. Verzeichnis der Ciidae (Coleoptera) der Schweiz mit Angaben zur Nomenklatur und Ökologie // Billeten de la Socièté entomologique suisse. Vol.86. P.63–88.
- Schigel D. S. 2002. Complexes of coleoptera-inhabitants of the tinder mushrooms of the East European plain and the Crimea // Buylleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya. Vol.107. Iss.1. P.8–21. [In Russian].
- Schigel D.S. 2004. Polyporus and associated beetles of the North Karelian Biosphere Reserve, eastern Finland // Karstenia. Vol.44. P.35–56.
- Schigel D.S. 2005. Polypore-inhabiting beetles of four protected forests in South Häme, Central Finland // Sahlbergia. No.10. P.59–62.
- Schigel D.S. 2006. Polyporus of western Finnish Lapland and seasonal dynamics of polypore beetles // Karstenia. Vol.46. P.37–64.
- Schigel D.S. 2009. Polypore assemblages in boreal old-growth forests, and notes on associated beetles in Finland // Polypore assemblages in boreal old-growth forests, and associated beetles (Academic dissertation). Helsinki. P.1–48.
- Schigel D.S. 2011a. Polypore-beetle associated in Finland // Annales Zoologici Fennici. Vol.48. No.6. P.319–348.
- Schigel D.S. 2011b. Fungus-beetle food web pattern in boreal forests // Russian Entomological Journal. Vol.20. No.2. P.141–150.
- Stepanova-Kartavenko N.T. 1967. Afilloforovye griby Urala. Trudy Instituta ekologii rastenii i zhivotnyh Uralskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Sverdlovsk. Vol.50, 295 p. [In Russian].
- Tsinkevich V.A. 1995. [Materials for the study of the fauna Ciidae of Belarus] // Fauna i sistematica: Trudy Zoologicheskogo Museya Belorusskogo universiteta. Minsk. Vol.1. P.150–154. [In Russian].
- Tsinkevich V.A. 2004. Coleoptera-inhabitants of fruit bodies of basidial fungi (Basidiomycetes) of the west of the forest zone of the Russian plain (Belarus) // Buylleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya. Vol.109. Iss.4. P.17–25. [In Russian].
- Vlasov D.V., Nikitsky N.B. 2014. Fauna of beetles (Coleoptera, Cucujoidea, Nitidulidae) // Buylleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya. Vol.119. Iss.6. P.29–35. [In Russian].
- Vlasov D.V., Nikitsky N.B. 2015. Fauna of tinder beetles (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) // Buylleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya. Vol.120. Iss.3. P.3–11. [In Russian].