

**Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera), связанные
с ксилотрофным грибом *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst.
(Agaricomycetes: Polyporales) в Челябинской области
(Южный Урал)**

**Coleoptera (Insecta, Coleoptera) associated with the xylotrophic
fungus *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst.
(Agaricomycetes: Polyporales) in Chelyabinskaya Oblast,
the Southern Urals, Russia**

**Б.В. Красуцкий
B.V. Krasutskii**

Лаборатория лесовосстановления, защиты леса и лесопользования, Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта 202а, Екатеринбург 620130 Россия; Челябинский государственный университет, ул. Василевского 75, Челябинск 454001 Россия. E-mail: boris_k.63@mail.ru.
Laboratory of Reforestation, Forest Protection and Forest Management, Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str. 202a, Yekaterinburg 620130 Russia; Chelyabinsk State University, Vasilevskogo Str. 75, Chelyabinsk 454001 Russia.

Ключевые слова: ксилотрофные базидиомицеты, *Bjerkandera adusta*, Coleoptera, микросукцессии, мицетофильное сообщество.

Key words: Xylotrophic basidiomycetes, *Bjerkandera adusta*, 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 трутовиком *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (Meruliaceae). Выявлено 26 видов жуков из 12 семейств; показано, что основными его обитателями являются *Cis boleti* (Scopoli, 1763), *C. comptus* Gyllenhal, 1827, *Octothemnus glabriculus* (Gyllenhal, 1827), *Sulcacis nitidus* (Fabricius, 1792) (Ciidae) и *Dacne bipustulata* (Thunberg, 1781) (Erotylidae), играющие основную роль в разрушении мёртвых плодовых тел. Реже отмечаются личинки скрытноживущих мицетофагов *Lordithon lunulatus* (Linnaeus, 1761) (Staphylinidae), *Mycetophagus piceus* (Fabricius, 1777) и *M. quadripustulatus* (Linnaeus, 1761) (Mycetophagidae). На живых грибах встречаются неспециализированные в отношении этого вида открытоживущие мицетофаги, питающиеся, преимущественно, спорами: *Scaphisoma agaricinum* (Linnaeus, 1758), *S. subalpinum* Reitter, 1881, *Gyrophaena bihamata* Thomson, 1867 (Staphylinidae), *Latridius consimilis* Mannerheim, 1844 (Latridiidae). Мицелиальный слой, главным образом под корой берёзы, заселяют *Cerylon deplanatum* Gyllenhal, 1827, *C. ferrugineum* Stephens, 1830 (Cerylonidae), *Rhizophagus parvulus* (Paykull, 1800) (Monotomidae), *Bitoma crenata* (Fabricius, 1755) (Colydiidae), *Melandrya dubia* (Schaller, 1783) (Melandryidae) и *Upis ceramboides* (Linnaeus, 1758) (Tenebrionidae), иногда встречающиеся на плодовых телах в фазе имаго. Специфических обитателей базидиом *B. adusta* не выявлено.

Abstract. As a result of many years of research on the territory of the Chelyabinskaya Oblast (Southern Urals), the species composition, ecological and trophic structure and dynamics of the coleoptera community associated with the tinder *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (Meruliaceae) have been studied.

26 species of beetles from 12 families were identified; it was shown that its main inhabitants are *Cis boleti* (Scopoli, 1763), *C. comptus* Gyllenhal, 1827, *Octothemnus glabriculus* (Gyllenhal, 1827), *Sulcacis nitidus* (Fabricius, 1792) (Ciidae) and *Dacne bipustulata* (Thunberg, 1781) (Erotylidae), which play a major role in the destruction of dead fruit bodies. Larvae of secretive–living mycetophages *Lordithon lunulatus* (Linnaeus, 1761) (Staphylinidae), *Mycetophagus piceus* (Fabricius, 1777) and *M. quadripustulatus* (Linnaeus, 1761) (Mycetophagidae) are less frequently observed. On live fungi, non-specialized open-living mycetophages are found with respect to this species, feeding mainly on spores — *Scaphisoma agaricinum* (Linnaeus, 1758), *S. subalpinum* Reitter, 1881, *Gyrophaena bihamata* Thomson, 1867 (Staphylinidae), *Latridius consimilis* Mannerheim, 1844 (Latridiidae). The mycelial layer, mainly under the bark of birch, is inhabited by *Cerylon deplanatum* Gyllenhal, 1827, *C. ferrugineum* Stephens, 1830 (Cerylonidae), *Rhizophagus parvulus* (Paykull, 1800) (Monotomidae), *Bitoma crenata* (Fabricius, 1755) (Colydiidae), *Melandrya dubia* (Schaller, 1783) (Melandryidae) and *Upis ceramboides* (Linnaeus, 1758) (Tenebrionidae), sometimes found on fruit bodies in the imago phase. No specific inhabitants of the basidiomas of *B. adusta* have been identified.

Введение

В конце прошлого и в начале нынешнего столетия существенно возрос интерес к изучению сообществ насекомых, связанных с грибами и грибоподобными организмами. Это нашло своё отражение в многочисленных публикациях, посвящённых характеристике группировок обитателей напочвенных и древесных грибов [Nikitsky, 1993, 2016, 2019; Nikitsky, Kompantsev, 1995; Yakovlev, 1995; Nikitsky et al., 1996;

Andersen, Fossli, 1998; Reibnitz, 1999; Komonen, 2001, 2005; Schigel, 2002, 2005, 2009, 2011a,b; Kompantsev, 1984, 2004, 2009; Nikitsky, Schigel, 2004; Tsinkevich, 2004; Krasutskii, 2005; Vlasov, Nikitsky, 2015, 2017; Chachula et al., 2019], а также энтомокомплексов ксило-мицетофильных видов, зависимых в своем развитии от грибов и миксомицетов на (в) древесине [Nikitsky et al., 1996; Alexander, 2002; Nikitsky, Tatarinova, 2003; Nikitsky, 2016, 2019].

Данная работа является фрагментом многолетних исследований сообществ мицетофильных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Урала и Западной Сибири, некоторые результаты которых содержатся в ряде публикаций [Krasutskii, 1989, 1990, 1994–1997, 2001, 2005–2007, 2010, 2016, 2018, 2020, 2021a,b]. В цикле исследований на Южном Урале на фоне более углублённого изучения видового состава жуков особое внимание уделялось изучению закономерностей заселения грибов на различных стадиях существования их плодовых тел, детальному анализу пищевых связей насекомых, в том числе обитающих в мицелиальном слое грибов, и экологической структуры мицетофильных энтомокомплексов.

На территории Челябинской области эти исследования выполняются с 1990 г. по настоящее время в Ильменском государственном заповеднике, Аршинском, Ашинском, Карагайском, Нязепетровском, Серпиевском, Троицком, Уйском, Черноборском заказниках, в окрестностях г. Челябинска (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 дана характеристика видового состава, динамики и структуры мицетофильного сообщества агарикомицета *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (бьеркандера опалённая), относящегося к небольшому роду *Bjerkandera* P. Karst. (Polyporales: Meruliaceae). Этот род грибов представлен в микобиоте России двумя видами [Bondartseva, 1998].

Бьеркандера опалённая — один из широко распространённых на Земном шаре видов и, как указывает М.А. Бондарцева, является показателем антропогенного воздействия на лесные экосистемы [Bondartseva, 1998]. В Челябинской области спорадически встречается, главным образом в лиственных и смешанных лесах, на вырубках, в искусственных насаждениях (лесополосы, парки, скверы, сады, городские зоны озеленения) на пнях, сухостое, валежнике, изредка на ослабленных живых деревьях многих лиственных пород, особенно часто на *Betula*, а также на *Acer*, *Alnus*, *Malus*, *Populus*, *Prunus*, *Quercus*, *Salix*, *Sorbus*, *Tilia*, *Ulmus* и некоторых других [Krasutskii, 2021c]. Вызывает белую гниль.

Традиционно в представленном изложении присутствует сравнительный аспект, позволяющий раскрыть, в том числе, некоторые общие закономерности формирования сообществ обитателей и других полипоровых грибов.

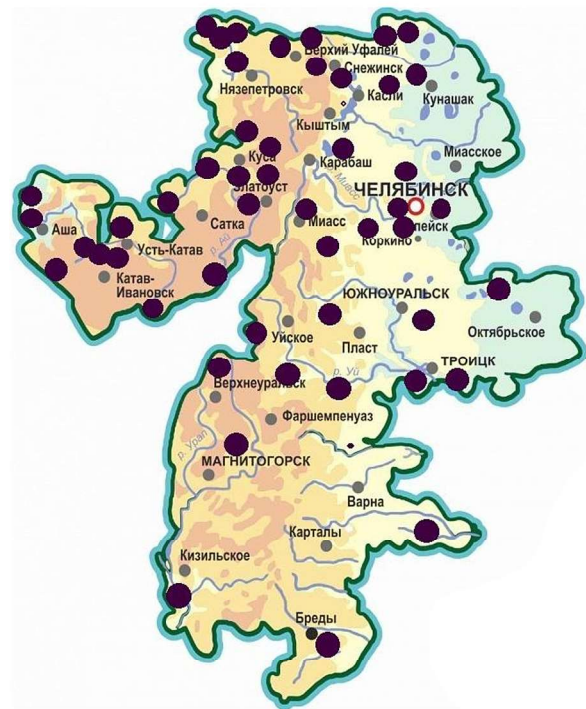


Рис. 1. Места проведения исследований на территории Челябинской области.

Fig. 1. Research plots in the Chelyabinskaya Oblast of Russia.

Материал и краткая методика работы

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 *B. adusta* и прилежащих к ним участков субстрата. Исследовано 138 образцов базидиум грибов (одним образцом при групповом расположении считалась вся изолированная от других совокупность плодовых тел на единице субстрата — сухостойном дереве, пне, валежнике) и 29 заселённых грибами субстратов (фрагменты коры и древесины *Betula pendula*, *Populus tremula*). Заселёнными оказались 60 образцов базидиум.

Во время маршрутных учётов проводили изучение заселённости грибов жуками, насекомых собирали с поверхности плодовых тел следующим образом: грибы срезали, затем помещали в индивидуальные бумажные пакеты, прилежащие к плодовым телам участки коры и древесины отбирали в тряпичный мешочек или контейнер для последующего изучения в лаборатории.

Заселённость грибов определяли отношением числа заселённых образцов плодовых тел к общему числу исследованных. С учётом этого показателя выделены группы не заселяемых, слабо заселяемых (до 25 % заселённых плодовых тел), умеренно заселяемых (от 25 до 50 %), активно заселяемых (от 50 до 75 %) и чрезвычайно активно заселяемых (более

75 %) грибов. Долю представителей конкретных семейств (видов) в энтомокомплексе определяли отношением числа образцов базидиом, заселённых представителями семейства (вида), к общему числу заселённых и выражали в %.

Для удобства изучения сообществ обитателей грибов в зависимости от физиологического состояния плодовых тел и степени разрушения насекомыми и другими беспозвоночными животными разработана классификация стадий их существования: 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 мёртвые, средней степени разрушенности до 50 % объёма, но ещё сохраняют структурные свойства; IV стадия — плодовые тела мёртвые, сильной или почти полной степени разрушенности более 75 % объёма.

Пищевые связи имаго и личинок жуков изучали в природе и в лабораторных условиях с использованием стандартных садковых методик (садками послужили завязанные сверху марлей стеклянные стаканы на $\frac{2}{3}$ заполненные древесными опилками). Наблюдали особенности питания личинок, отмечали их локализацию в определённых частях базидиом (трама, гимениальный слой) и успешность развития, т.е. достижение имагинальной стадии. Поскольку в грибы могли быть отложены яйца насекомых, небольшие фрагменты плодовых тел без видимых повреждений помещали в пронумерованные алюминиевые стаканчики, которые ставили в тёмное место и в течение 3–4 месяцев периодически проверяли с выборкой появившихся жуков. Благодаря выведению имаго в садках из личинок стало возможным соотнести личиночные и имагинальные стадии, т.е. установить их принадлежность к одному виду.

Для общей количественной оценки трофических связей жуков использовали коэффициент предпочтения (K_n), отражающий долю конкретного вида грибов (в данном случае *B. adusta*) в общем пищевом рационе насекомых. Так, если жук N развивается за счёт питания 5 видами грибов: A, B, C, D, E , то коэффициент предпочтения им гриба A будет:

$$K_n = N(A) = A / (A + B + C + D + E)$$
, где значения A, B, C, D, E соответствуют количеству плодовых тел, заселяемых жуком N . При этом выборки плодовых тел разных видов грибов равноценны.

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

The present work is registered in ZooBank (www.zoobank.org) under LSID urn:lsid:zoobank.org:pub:3086AE45-8171-4084-96A9-2102AB3AD698.

Результаты и обсуждение

Состояние изученности комплексов жесткокрылых, связанных с *Bjerkandera adusta*, в России

и Зарубежной Европе. Первые наиболее полные сведения о жуках, связанных с грибами, изложены в работе Беника «Pilzkafer und Kaferpilz. Okologische und statistische Untersuchungen» [Benick, 1952], в которой для Средней Европы названо 1116 видов мицетофильных жесткокрылых, проанализированы направления их пищевой специализации и дана характеристика энтомокомплексов отдельных видов грибов. Для *Bjerkandera adusta* указан 21 вид из 7 семейств; наибольшим числом видов (10) представлено семейство Staphylinidae.

В 80-х годах прошлого века на территории Западной Сибири начал исследование мицетофильных сообществ автор настоящей статьи, что нашло отражение в некоторых публикациях [Krasutskii, 1989, 1990]. В этот период времени для бьеркандеры опалённой в Западной Сибири был установлен факт развития в её плодовых телах трутовиковых жуков *Cis comptus* Gyll., *Octothemnus glabriculus* (Gyll.), *Sulcacis nitidus* (F.) (Ciidae) и грибовика *Dacne bipustulata* (Thunbg.) (Erotylidae).

Активное изучение мицетофильных жесткокрылых началось в 90-х годах. В монографии по жукам-грибоедам (Mycetophagidae) фауны России и сопредельных стран Н.Б. Никитский [Nikitsky, 1993] отмечает в энтомокомплексе *B. adusta* грибоеда *Mycetophagus quadripustulatus* (L.) (Mycetophagidae), а в совместной с Компанцевым статье, посвящённой жукам-грибовикам (Erotylidae) Дальнего Востока [Nikitsky, Kompantsev, 1995] — обычного во многих древесных грибах *Dacne bipustulata*. В монографии, посвящённой ксило-мицетофильным жукам Приокско-Террасного заповедника, характеризуются связи жесткокрылых с грибами и для бьеркандеры опалённой приводятся 20 видов из 7 семейств [Nikitsky et al., 1996]. Развитие в плодовых телах проходят 8 видов: *D. bipustulata* (Erotylidae), *Cis boleti* (Scop.), *C. comptus*, *Ennearthron cornutum*, *S. nitidus* (Ciidae), *Mycetophagus ater* (Rtt.), *M. piceus* (F.), *M. quadripustulatus* (Mycetophagidae).

В Республике Беларусь специальные исследования жуков-мицетобионтов в эти годы 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 упомянуто 8 видов жуков, заселяющих базидиомы *B. adusta*.

Полное, интересное эколого-фаунистическое исследование, посвящённое трутовиковым жукам юго-западной Германии, провёл Рейбниц. Итогом стала крупная статья, раскрывающая все аспекты систематики, распространения, биологии и экологии 40 видов циид [Reibnitz, 1999]. Позже детально была изучена фауна трутовиковых жуков Швейцарии, отмечен 41 вид Ciidae [Reibnitz et al., 2013]. В упомянутых работах рассмотрен, в том числе, комплекс обитателей грибов *B. adusta*, включающий 13 видов, распространённых и на территории России.

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

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 Крыму, на Кольском полуострове, в северной Карелии и, особенно, в Финляндии. Им детально изучены энтомокомплексы более чем 200 видов ксилотрофных базидиальных грибов. Выявлены направления пищевой специализации жуков, факторы, определяющие состав группировок обитателей конкретных грибов, структуру и динамику мицетофильного сообщества в целом. Для грибов *B. adusta* указано 18 видов жуков из семейств Staphylinidae, Ciidae, Erotylidae, Mycetophagidae, развивающихся в плодовых телах, и 13 видов из семейств Staphylinidae, Orthoperidae, Trogossitidae, Cerylonidae, Monotomidae, Tetratomidae, обнаруженных на стадии имаго [Schigel, 2002, 2005, 2006, 2009, 2011a,b].

В Польше изучали обитателей *B. adusta* и ещё 59 видов ксилотрофных грибов [Chachula et al., 2019]. Выявлено 18 видов жесткокрылых из 5 семейств, 11 из которых относятся к семейству Staphylinidae.

На территории Европейской части России в Воронежской, Московской, Смоленской, Ярославской областях, республиках Карелия, Коми и Чувашия, отчасти на Полярном и Приполярном Урале специальные исследования ксило-мицетофильных сообществ велись и продолжаются в настоящее время во многих районах [Nikitsky, Tatarinova, 2002; Nikitsky, Schigel, 2004; Egorov et al., 2009; Kompantsev, 2009; Voitenkova, 2012; Vlasov, Nikitsky, 2014, 2015; Nikitsky, 2016; 2019; Ishkaeva, Nikitsky, 2017]. Изучены мицетофильные жесткокрылые более 180 видов базидиомицетов, аскомицетов и несовершенных грибов, а также более 30 видов миксомицетов. Опубликовано немало статей и несколько монографий. В итоге для грибов *B. adusta* указано свыше 44 видов жуков из 14 семейств [Nikitsky, 2016, 2019]. В качестве их обычных обитателей названы 12

видов стафилинид (Staphylinidae), 1 вид грибовиков (Erotylidae), 8 видов трутовиковых жуков (Ciidae), 3 вида грибоедов (Mycetophagidae), несколько видов блестянок (Nitidulidae) и скрытничков (Latridiidae).

Относительно недавно начато исследование мицетофильных жесткокрылых в Оренбургской [Kalabkina, 2015] и Саратовской [Mironova et al., 2018; Sazhnev et al., 2018] областях. К настоящему времени получены первые сведения о видовом составе мицетобионтов 14 видов ксилотрофных грибов. Данные об обитателях *B. adusta* в этих работах не приведены.

В ходе ранее проводимых мною исследований на территории Урала и Западной Сибири (в период с 1982 по 2004 гг.), для *B. adusta* было выявлено 18 видов жесткокрылых из 6 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 (2005–2021 гг.), позволило расширить представления не только о видовом составе обитателей грибов, но и микросукцессиях открыто- и скрытноживущих насекомых в плодовых телах многих базидиомицетов (и бьеркандеры опалённой в частности), пищевых предпочтениях жуков, особенностях взаимоотношений ксилофильных видов с древесными грибами, а также затронуть некоторые вопросы сезонной и многолетней динамики ксило-мицетофильных комплексов.

Видовой состав мицетофильных жесткокрылых и некоторые закономерности заселения ими плодовых тел *Bjerkandera adusta*. Заселённость *B. adusta* составляет в среднем 43,50 %, что позволяет считать этот вид умеренно заселяемым наряду с такими, например, видами полипоровых грибов, как *Cerrena unicolor* (Bull.) Murr., *Daedaleopsis tricolor* (Bull.) Bond. et Sing., *Fomitopsis betulina* (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han, et Y.C. Dai, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. и *Trichaptum bifforme* (Fr.) Ryv. [Krasutskii, 2005].

В энтомокомплексе *B. adusta* обнаружено 26 видов жесткокрылых из 12 семейств (табл. 1). Доля Ciidae составляет 40,0 % (их 7 видов), Staphylinidae — 16,7 % (6 видов), меньшее удельное значение имеют Erotylidae — 10,0 % (1 вид), Nitidulidae — 8,0 % (2 вида), Mycetophagidae — 8,0 % и Cerylonidae —

Таблица 1. Видовой состав и встречаемость жесткокрылых, связанных с агарикомицетом *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., 1879 на различных стадиях существования плодовых тел

Table 1. Species composition and occurrence of Coleoptera associated with agaricomycetes *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., 1879 at various stages of the existence of fruit bodies

Семейства, подсемейства, виды жуков	Встречаемость жуков на разных стадиях существования плодовых тел, % заселённых базидиом от всех исследованных			
	I стадия	II стадия	III стадия	IV стадия
I. Staphylinidae Latreille, 1802				
Scaphidiinae Latreille, 1807				
<i>Scaphisoma agaricinum</i> (Linnaeus, 1758) *	2,90	–	–	–
<i>Scaphisoma subalpinum</i> Reitter, 1881 *	ед.	–	–	–
Tachyporinae MacLeay, 1825				
<i>Acrulia inflata</i> (Gyllenhal, 1813)	2,90	–	–	2,17
<i>Dinaraea aequata</i> (Erichson, 1837) *	1,45	–	–	–

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuations)

Семейства, подсемейства, виды жуков	Встречаемость жуков на разных стадиях существования плодовых тел, % заселённых базидиом от всех исследованных			
	I стадия	II стадия	III стадия	IV стадия
<i>Gyrophaena bihamata</i> Thomson, 1867 *	4,35	–	–	–
<i>Lordithon lunulatus</i> (Linnaeus, 1761)	2,17	–	–	1,45
II. Trogossitidae Latreille, 1802				
Peltinae Latreille, 1807				
<i>Thymalus oblongus</i> Reitter, 1889 **	ед.	–	ед.	–
III. Cerylonidae Billberg, 1820				
Ceryloninae Billberg, 1820				
<i>Cerylon deplanatum</i> Gyllenhal, 1827 **	2,17	–	–	–
<i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens, 1830 **	1,45	–	–	ед.
IV. Erotylidae Latreille, 1802				
Dacninae Gistel, 1856				
<i>Dacne bipustulata</i> (Thunberg, 1781)	ед.	2,17	2,17	2,17
V. Nitidulidae Latreille, 1802				
Carpophilinae Erichson, 1843				
<i>Eपुरaea unicolor</i> (Olivier, 1790) *	ед.	–	–	ед.
<i>Eपुरaea variegata</i> (Herbst, 1793) *	2,90	–	–	1,45
VI. Monotomidae Laport de Castelnau, 1840				
Rhizophaginae Redtenbacher, 1845				
<i>Rhizophagus parvulus</i> (Paykull, 1800) **	ед.	–	–	ед.
VII. Latridiidae Erichson, 1842				
Latridiinae Erichson, 1842				
<i>Latridius consimilis</i> Mannerheim, 1844 *	1,45	–	–	–
VIII. Ciidae Leach, 1819				
Ciinae Leach, 1819				
<i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)	–	4,35	5,07	4,35
<i>Cis comptus</i> Gyllenhal, 1827	–	4,35	6,52	5,07
<i>Cis fissicornis</i> Mellie, 1848	–	2,17	2,90	2,17
<i>Cis micans</i> (Fabricius, 1792) (= <i>hispidus</i> (Payk.))	–	ед.	1,45	1,45
<i>Octothemnus glabriculus</i> (Gyllenhal, 1827)	–	2,17	4,35	2,90
<i>Sulcaxis fronticomis</i> (Panzer, 1809)	–	2,17	3,62	2,90
<i>Sulcaxis nitidus</i> (Fabricius, 1792)	–	4,35	7,24	6,52
IX. Colydiidae Erichson, 1842				
Colydiinae Erichson, 1842				
<i>Bitoma crenata</i> (Fabricius, 1755) **	1,45	–	–	–
X. Mycetophagidae Leach, 1815				
Mycetophaginae Leach, 1815				
<i>Mycetophagus piceus</i> Fabricius, 1798	ед.	ед.	1,45	ед.
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (Linnaeus, 1761)	ед.	ед.	ед.	–
XI. Melandryidae Leach, 1815				
Melandryinae Leach, 1815				
<i>Melandrya dubia</i> (Schaller, 1783) **	1,45	–	–	–
XII. Tenebrionidae Latreille, 1802				
Tenebrioninae Latreille, 1802				
<i>Upis ceramboides</i> (Linnaeus, 1758) **	1,45	–	–	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: см. Материал и методы.

Note: * — beetles are found only in the imago phase; ** — beetles whose larvae develop mainly in the mycelial layer of fungi, their imagos are sometimes found on fruit bodies (the occurrence of these species is indicated by imago on mushrooms); units — single finds on (in) fruit bodies. Stages of the existence of fruit bodies, see Material and methods.

5,0% (2 вида) (рис. 2). На остальные семейства приходится 12,3%. Только на стадии имаго на (в) плодовых телах отмечены 14 видов жуков из 9 семейств, из которых 7 видов из 5 семейств предпочитают заселять

мицелиальный слой грибов, главным образом под корой и в древесине берёзы.

Поскольку состав обитателей грибов во многом зависит от положения плодовых тел на субстрате

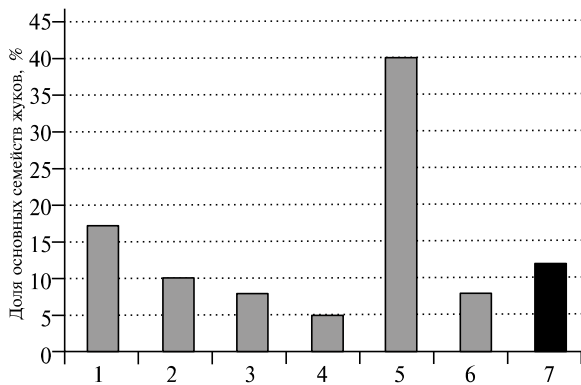


Рис. 2. Доля (%) основных семейств жуков в энтомокомплексе *Bjerkanthera adusta*. Обозначение на графике: 1 — Staphylinidae; 2 — Erotylidae; 3 — Nitidulidae; 4 — Cerylonidae; 5 — Ciidae; 6 — Mucetophagidae; 7 — остальные семейства.

Fig. 2. A share (%) of the main beetle families in entomocoenosis of *Bjerkanthera adusta*. Designation on graph: 1 — Staphylinidae; 2 — Erotylidae; 3 — Nitidulidae; 4 — Cerylonidae; 5 — Ciidae; 6 — Mucetophagidae; 7 — other families.

(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, при изменении состояния базидиом наблюдаются микросукцессии группировок жуков и варьирование показателей встречаемости отдельных видов [Компантсев, 1984, 2009; Красуцкий, 2005, 2021a,b].

На I стадии встречаются, но не часто и, главным образом, на стадии имаго, 19 видов из 11 семейств (рис. 3). Это стафилиниды рода *Scaphisoma* Leach., *Acrulia inflata*, *Dinaraea aequata*, *Gyrophaena biha-*

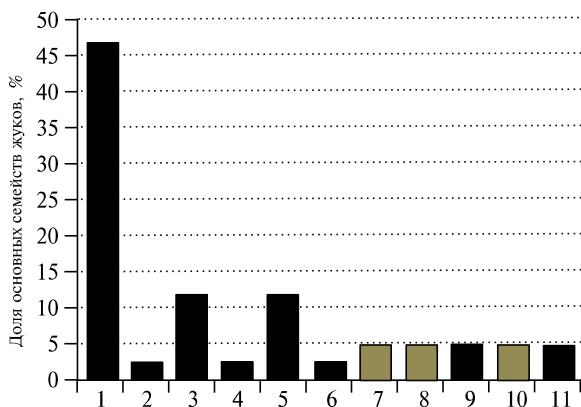


Рис. 3. Доля (%) семейств жуков в энтомокомплексе *Bjerkanthera adusta* на I стадии существования плодовых тел. Обозначение на графике: 1 — Staphylinidae; 2 — Trogossitidae; 3 — Cerylonidae; 4 — Erotylidae; 5 — Nitidulidae; 6 — Monotomidae; 7 — Latridiidae; 8 — Colydiidae; 9 — Mucetophagidae; 10 — Melandryidae; 11 — Tenebrionidae.

Fig. 3. A share (%) of beetle families in the entomocoenosis of *Bjerkanthera adusta* during the I stage of the existence of fruit bodies. Designation on graph: 1 — Staphylinidae; 2 — Trogossitidae; 3 — Cerylonidae; 4 — Erotylidae; 5 — Nitidulidae; 6 — Monotomidae; 7 — Latridiidae; 8 — Colydiidae; 9 — Mucetophagidae; 10 — Melandryidae; 11 — Tenebrionidae.

mata, *Lordithon lunulatus* (Staphylinidae), щитовидка *Thymalus oblongus* (Trogossitidae), церилониды *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum* (Cerylonidae), грибовики *Dacne bipustulata* (Erotylidae), блестянки *Epuraea unicolor*, *E. variegata* (Nitidulidae), монотомиды *Rhizophagus parvulus* (Monotomidae), скрытник *Latridius consimilis* (Latridiidae), узкотелка *Bitoma crenata* (Colydiidae), грибоеды *Mucetophagus piceus*, *M. quadripustulatus* (Mucetophagidae), тенелюб *Melandrya dubia* (Melandryidae) и чернотелка *Upis ceramboides* (Tenebrionidae) (табл. 1). Для многих из них характерно питание спорами и компонентами гимения грибов, а *D. bipustulata* и грибоеды рода *Mucetophagus* Hellw. в это время откладывают яйца.

На II стадии (рис. 4) отмечено 10 видов из трёх семейств. Доминирующими обитателями грибов становятся Ciidae (84,84%) — трутовиковые жуки (всего 7 видов), наиболее обычными из которых являются *Cis boleti*, *C. comptus* и *Sulcacis nitidus*. Значительно ниже доля Erotylidae (9,09 %) и Mucetophagidae (6,07 %) и, как показали наблюдения, эти жуки предпочитают базидиомы, не заселённые видами семейства Ciidae.

В сухих грибах на III (рис. 5) и на IV стадиях (рис. 6) доминирование сохраняется за видами семейства Ciidae, особенно *C. boleti*, *C. comptus* и *S. nitidus*, которые могут существенно разрушить базидиомы. Иногда им сопутствуют заканчивающие развитие личинки *D. bipustulata*, *M. piceus* и дополнительно питающиеся рыхлым грибным субстратом имаго *U. ceramboides*.

Особая ситуация возникает, когда мёртвые плодовые тела располагаются, главным образом, на валежнике, пнях, пропитаны влагой и покрыты налётами плесени. Лишь немногие трутовиковые жуки (*O. glabriculus*, *S. nitidus*) способны завершить развитие в таких грибах. Базидиомы в этом состоянии иногда заселяют стафилины *Acrulia inflata*, *Lordithon lunulatus*, блестянки *E. unicolor* и *E. variegata*. Вероятно имаго *C. ferrugineum* и *Rhizophagus parvulus* (Monotomidae), как и жуки-блестянки, тоже используют плесневые грибы в дополнение к своему основному пищевому рациону: грибам-аскомицетам [Nikitsky et al., 1996].

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

Особенности пищевых связей жесткокрылых и структура мицетофильного сообщества грибов *Bjerkanthera adusta*

Пищевые отношения с *B. adusta* (плодовыми телами, спорами или мицелием) в той или иной форме (кратковременные трофические контакты или более

устойчивые, постоянные пищевые связи) обнаруживают все найденные виды жуков, но развиваются в этих грибах только 12 видов из 4 семейств (Staphylinidae, Erotylidae, Ciidae, Mycetophagidae). Ниже их эколого-трофическая специализация рассмотрена более подробно, с учётом, по возможности, всего многообразия пищевых объектов.

Staphylinidae — стафилиниды *Acrulia inflata* (Gyllenhal, 1813)

Комментарии. Евро-кавказско-сибирский вид [Nikitsky, 2016], обитатель субстратов, пронизанных гифами грибов (лесная подстилка, древесина), а также вытекающего сока деревьев и плодовых тел, главным образом, древесных грибов [Schigel et al, 2004; Krasutskii, 2005; Nikitsky, 2016]. Питается массой бродящих спор и подгнившими плодовыми телами *B. adusta*, а также *Onnia tomentosa* (Fr.) P. Karst., встречается на грибах *Trametes versicolor* (L.) Lloyd., *Trichaptum bifforme*, *T. laricinum* (P. Karst.) Ryv. [Krasutskii, 2005].

Lordithon lunulatus (Linnaeus, 1761)

Комментарии. Евро-кавказско-сибирский вид [Nikitsky, 2016], обитатель очень многих напочвенных и древесных грибов (Agaricales, Boletales, Tricholomatales, Polyporales), в основном, с мяскомясистыми и кожистыми плодовыми телами [Benick, 1952; Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Tsinkevich, 2004; Schigel, 2011a; Krasutskii, 2005, 2016; Nikitsky, 2016]. Наиболее предпочитаемыми древесными грибами являются виды родов *Pholiotia* Fr. [Benick, 1952], *Lentinus* Fr. *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. [Krasutskii, 2005, 2016], *Hypholoma fasciculare* (Huds.) P. Kumm., *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Sing. et A.H. Sm. [Benick, 1952; Nikitsky, 2016] и некоторые другие. На *B. adusta* питается массой её бродящих спор и подгнившими плодовыми телами.

Erotylidae — грибовики

Dacne bipustulata (Thunberg, 1781)

Комментарии. Евро-кавказско-сибирско-дальневосточный вид [Nikitsky, 2019], один из доминирующих обитателей самых разнообразных ксилотрофных грибов. Иногда может развиваться в мёртвых плодовых телах *B. adusta*, но более характерен для энтомокомплекса таких видов, как *F. betulina* ($K_n = 0,40$), *D. tricolor* ($K_n = 0,13$), *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murr., *Lenzites betulinus* (L.) Fr., грибов родов *Inocutis* Fiasson & Niemelä, *Inonotus* P. Karst., *Lentinus* ($K_n = 0,18$), *Pleurotus* ($K_n = 0,22$), *Polyporus* P. Micheli ex Adans ($K_n = 0,10$) и др. [Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2006, 2016, 2021a,b; Nikitsky, 2019].

Ciidae — трутовиковые жуки

Cis boleti (Scopoli, 1763)

Рис. 7: 1.

Комментарии. Транспалеарктический вид [Nikitsky, 2019]. В грибах *B. adusta* встречается нечасто ($K_n = 0,04$), более предпочитает грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,96$) (рис. 7, 1). В отдельных регионах довольно активно заселяет *C. unicolor*, иногда *L. betulinus*, грибы рода *Daedaleopsis* (J. Schrot.) [Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2007, 2021a,b; Vlasov, Nikitsky, 2015; Nikitsky, 2019] и некоторые другие.

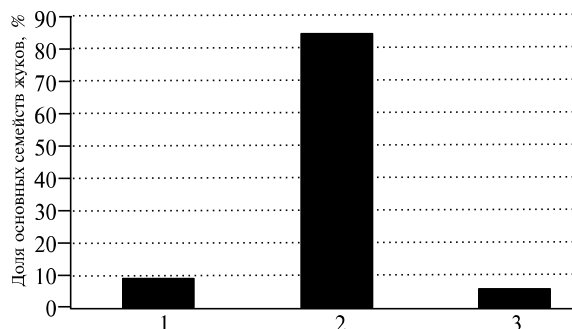


Рис. 4. Доля (%) семейств жуков в энтомокомплексе *Bjerkandera adusta* на II стадии существования плодовых тел. Обозначение на графике: 1 — Erotylidae; 2 — Ciidae; 3 — Mycetophagidae.

Fig. 4. A share (%) of beetle families in the entomocomplex *Bjerkandera adusta* during the II stage of the existence of fruit bodies. Designation on graph: 1 — Erotylidae; 2 — Ciidae; 3 — Mycetophagidae.

Cis comptus Gyllenhal, 1827

Рис. 7: 2.

Комментарии. Транспалеарктический вид [Nikitsky, 2019] с широкой полифагией. Наряду с грибами *B. adusta* ($K_n = 0,06$) заселяет грибы рода *Trametes* Fr. ($K_n = 0,46$), реже *C. unicolor* ($K_n = 0,17$), *T. bifforme* ($K_n = 0,12$), *D. tricolor* ($K_n = 0,10$), *L. betulinus* ($K_n = 0,05$), иногда *Funalia trogii* (Berk.) Bond. et Sing. ($K_n = 0,02$) (рис. 7: 2). На территории европейской части России развивается также в грибах *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouz., *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouz., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Gloeophyllum sepiarium* (Wulf.) P. Karst., *Phellinus ferruginosus* (Schrad.) Murr., *Pyrenopeziza cinnabarinus* (Jack.: Fr.) P. Karst., *Schizopora flavipora* (Berk. et M.A. Curtis ex Cooke), *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Fr., *Xanthoporia radiata* (Sowerby) Tura и многих других [Kompantsev, 1984, 2009; Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Vlasov, Nikitsky, 2015, 2019].

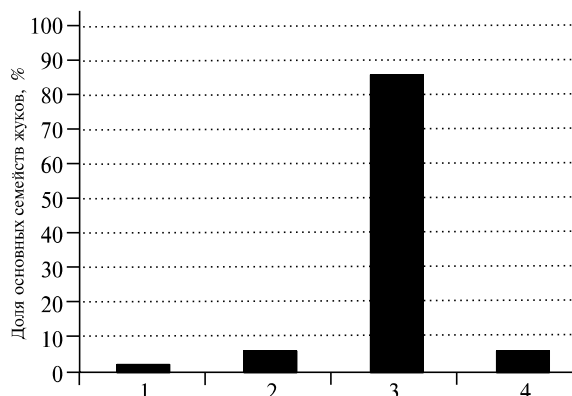


Рис. 5. Доля (%) семейств жуков в энтомокомплексе *Bjerkandera adusta* на III стадии существования плодовых тел. Обозначение на графике: 1 — Trogossitidae; 3 — Erotylidae; 3 — Ciidae; 4 — Mycetophagidae.

Fig. 5. The share (%) of beetle families in the entomocomplex *Bjerkandera adusta* during the III stage of the existence of fruit bodies. Designation on graph: 1 — Trogossitidae; 3 — Erotylidae; 3 — Ciidae; 4 — Mycetophagidae.

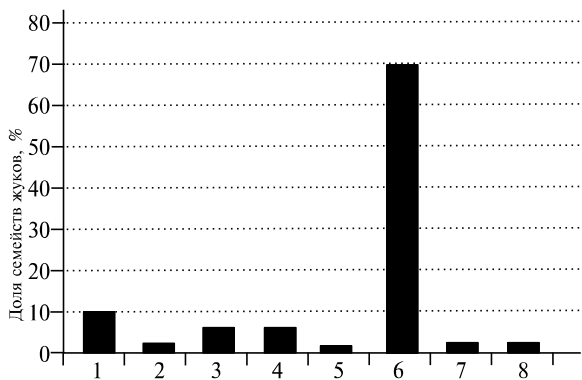


Рис. 6. Доля (%) семейств жуков в энтомокомплексе *Bjerkandera adusta* P. Karst на IV стадии существования плодовых тел. Обозначение на графике: 1 — Staphylinidae; 2 — Cerylonidae; 3 — Erotylidae; 4 — Nitidulidae; 5 — Monotomidae; 6 — Ciidae; 7 — Mycetophagidae; 8 — Tenebrionidae.

Fig. 6. The share (%) of beetle families in the entomocomplex *Bjerkandera adusta* P. Karst during the IV stage of the existence of fruit bodies. Designation on graph: 1 — Staphylinidae; 2 — Cerylonidae; 3 — Erotylidae; 4 — Nitidulidae; 5 — Monotomidae; 6 — Ciidae; 7 — Mycetophagidae; 8 — Tenebrionidae.

а в Западной Сибири в грибах *Gloeoporus dichrous* (Fr.: Fr.) Bres. и *Lentinus strigosus* (Schw.) Fr. [Krasutskii, 2005].

Cis fissicornis Mellie, 1848

Рис. 7: 3.

Комментарии. Евро-сибирско-дальневосточный вид [Nikitsky, 2019], кроме *B. adusta* ($K_n = 0,02$) заселяющий *L. betulinus* ($K_n = 0,21$), виды рода *Trametes* ($K_n = 0,77$) (рис. 7: 3). На территории европейской части России и в Западной Сибири развивается и в других грибах семейства Polyporaceae: *C. unicolor*, *P. cinnabarinus* и *D. confragosa*

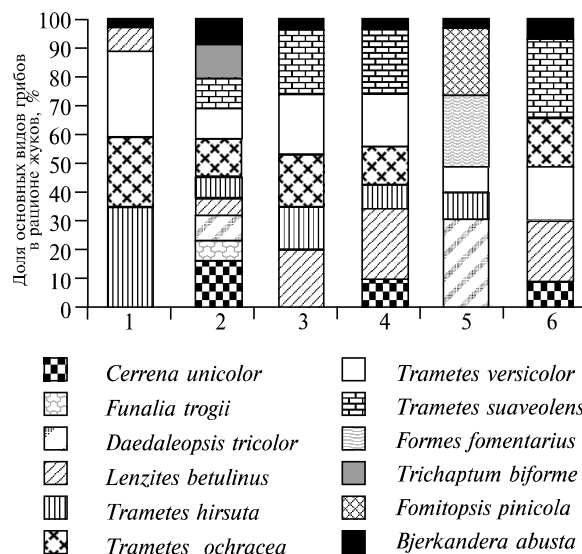


Рис. 7. Основные пищевые предпочтения личинок жуков-мицетобионтов семейства Ciidae. Обозначение на графике: 1 — *C. boleti*; 2 — *C. comptus*; 3 — *C. fissicornis*; 4 — *Octothemnus glabriculus*; 5 — *Sulcaxis fronticornis*; 6 — *Sulcaxis nitidus*.

Fig. 7. Main food preferences of larvae of mycetobiont beetles of the family Ciidae. Designation on graph: 1 — *C. boleti*; 2 — *C. comptus*; 3 — *C. fissicornis*; 4 — *Octothemnus glabriculus*; 5 — *Sulcaxis fronticornis*; 6 — *Sulcaxis nitidus*.

(Bolt.) J.Schrot. [Kompantsev, 1984; Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2021b; Vlasov, Nikitsky, 2015, 2019].

Cis micans (Fabricius, 1792)

Комментарии. Трансевразийский вид [Nikitsky, 2019], также связанный с грибами семейства Polyporaceae. Кроме *B. adusta*, в которых довольно редок, развивается в плодовых телах грибов рода *Trametes* ($K_n = 0,66$), а также в грибах *L. betulinus* ($K_n = 0,22$) и *C. unicolor* ($K_n = 0,09$). В других регионах России кроме этих грибов заселяет *D. confragosa*, *P. cinnabarinus* и ряд других [Kompantsev, 1984; Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005; Nikitsky, 2019].

Octothemnus glabriculus (Gyllenhal, 1827)

Рис. 7: 4.

Комментарии. Голарктический вид [Nikitsky, 2019]. Кроме *B. adusta* ($K_n = 0,04$) развивается, вероятно, в плодовых телах всех видов рода *Trametes* ($K_n = 0,78$) и некоторых других представителей семейства Polyporaceae, например, *L. betulinus* ($K_n = 0,11$) [Krasutskii, 2021a,b]. Также заселяет многолетние базидиомы *F. pinicola* ($K_n = 0,07$) (рис. 7, 4), а в Западной Сибири: *G. applanatum* и *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. [Krasutskii, 2005], на территории европейской части: *F. trogii* [Nikitsky, Schigel, 2004; Vlasov, Nikitsky, 2015, 2019].

Sulcaxis fronticornis (Panzer, 1809)

Рис. 7: 5.

Комментарии. Трансевразийский вид [Nikitsky, 2019]. Наряду с *B. adusta* ($K_n = 0,03$), связан с грибами рода *Trametes* ($K_n = 0,75$), *L. betulinus* ($K_n = 0,18$), *F. trogii* ($K_n = 0,04$) (рис. 7: 5), а на территории европейской части России и в Западной Сибири также *C. unicolor*, грибами рода *Daedaleopsis*, *T. biforme*, *X. radiata* и др. [Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Vlasov, Nikitsky, 2015, 2019; Nikitsky, 2019; Krasutskii, 2005].

Sulcaxis nitidus (Fabricius, 1792)

Рис. 7: 6.

Комментарии. Евро-кавказско-сибирско-дальневосточный вид [Nikitsky, 2019], иногда развивающийся в *B. adusta* ($K_n = 0,07$) (рис. 7: 6). Заселяет все виды рода *Trametes* ($K_n = 0,65$), а кроме них: *L. betulinus* ($K_n = 0,15$), *C. unicolor* ($K_n = 0,10$), *D. tricolor* ($K_n = 0,03$). Встречается в грибах *P. cinnabarinus* [Krasutskii, 2005; 2021b]. На территории Европейской части России и в Западной Сибири происходит развитие также в грибах *F. betulina*, *F. trogii*, *Haralopilus rutilans* (Pers.) Murr., *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murr. [Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2016, 2021a,b; Vlasov, Nikitsky, 2015; Nikitsky, 2019].

Mycetophagidae – грибоеды

Mycetophagus piceus (Fabricius, 1777)

Комментарии. Западно-центрально-палеарктический вид [Nikitsky, 2019], нечасто встречающийся в *B. adusta* ($K_n = 0,04$) и обычно развивающийся в *Pleurotus calyptratus* (Lindbl. ex Fr.) Sacc. ($K_n = 0,22$), *P. pulmonarius* (Fr.) Quel. ($K_n = 0,17$), реже — в *P. ostreatus* (Jacq. ex Fr.) P. Kumm. ($K_n = 0,07$). Также связан в своём развитии с *D. tricolor* ($K_n = 0,18$), *F. betulina* ($K_n = 0,18$), *Neolentinus lepideus* ($K_n = 0,08$), *Inocutis rheades* (Pers.) Bond. et Sing. ($K_n = 0,06$), и некоторыми другими древесными грибами. В других регионах

России может развиваться в грибах рода *Inonotus* P. Karst., *Cerioporus squamosus* (Huds.) Quel., *L. sulphureus*, *Lentinus tigrinus* (Bull.) Fr., *Neolentinus cyathiformis* (Schaeff.) Bres., *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk. [Nikitsky, 1993, 2019; Nikitsky, Schigel, 2004; Tsinkevich, 2004; Krasutskii, 2005].

Mycetophagus quadripustulatus (Linnaeus, 1761)

Комментарии. Космополитный вид, более редкий в *B. adusta* ($K_n = 0,02$). Отдаёт предпочтение *P. pulmonarius* ($K_n = 0,18$), несколько реже развивается в *P. ostreatus* ($K_n = 0,13$) и *P. calyptratus* ($K_n = 0,12$). На Южном Урале встречается в тех же грибах, что и *M. piceus*, особенно предпочитая *D. tricolor* ($K_n = 0,23$), несколько реже *F. betulina* ($K_n = 0,15$), *N. lepideus* ($K_n = 0,10$), *I. rhoades* ($K_n = 0,07$). В других регионах России проходит развитие в грибах *C. squamosus*, *I. obliquus*, многих видах рода *Lentinus*, *Pholiota adiposa* (Batsch.) P. Kumm., *Volvariella bombycina* (Schaeff.) Sing. [Nikitsky, 1993, 2019; Tsinkevich, 2004; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005].

Представители семейства Staphylinidae (*Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *D. aequata*, *G. bihamata*), а также *Thymalus oblongus*, *E. unicolor*, *E. variegata*, *L. consimilis* обнаружены только на стадии имаго и в своём развитии связаны с другими грибами (*T. oblongus* успешно развивается в белых гнилях лиственных пород). Но следует отметить, что эти жесткокрылые посещают грибы в период их спороношения, питаются спорами, элементами гимения и могут принимать участие в распространении спор.

В мицелиальном слое грибов под корой и в древесине могут развиваться 7 видов из 6 семейств: Cerylonidae, Monotomidae, Colydiidae, Trogossitidae, Melandryidae и Tenebrionidae (табл. 1). Многие представители первых трёх семейств являются облигатными мицетофагами [Nikitsky, 2019].

Гладкотелы *C. deplanatum*, *C. ferrugineum* обычно встречаются под гнилой корой в основном лиственных деревьев в мицелиальном слое многих грибов, вызывающих белую гниль. В своём развитии связаны с миксомицетами *Physarum polycephalum*, *Trichia varia*, а также с некоторыми аскомицетами и дейтеромицетами [Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Nikitsky, 2019], на стадии имаго могут использовать в пищу споры некоторых ксилотрофных грибов [Krasutskii, 2005, 2021b].

Монотомида *R. parvulus* встречается под корой лиственных, где питается мицелием многих базидиальных грибов, а также некоторыми аскомицетами и дейтеромицетами. На плодовых телах ксилофильных грибов проходит дополнительное питание. Может быть обнаружен на вытекающем соке берёз и дубов. Является облигатным мицетофагом и миксомицетофагом [Benick, 1952; Nikitsky et al., 1996; Alexander, 2002; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2021b; Nikitsky, 2019].

Узкотелка *B. crenata* обычно развивается под отмершей корой деревьев за счёт аскомицетов рода *Hypoxylon*, дейтеромицетов родов *Penicillium*, *Trichoderma* и мицелия некоторых ксилотрофных базидиомицетов [Benick, 1952; Nikitsky et al., 1996;

Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2021b; Nikitsky, 2019]. Имаго посещают спороносящие или загнивающие плодовые тела различных грибов на лиственных деревьях.

Тенелюб *M. dubia* и чернотелка *U. ceramboides* развиваются в белых гнилях лиственных, проходя на стадии имаго дополнительное питание на некоторых древесных грибах [Nikitsky et al., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Krasutskii, 2005, 2021b; Nikitsky, 2019].

Общую структуру сообщества мицетофильных жесткокрылых *B. adusta* можно представить следующим образом.

Облигатными мицетобионтами-мицетофагами, развитие которых приурочено непосредственно к плодовым телам этого гриба, являются 11 видов из 4 семейств: *L. lunulatus*, *D. bipustulata*, все семь видов Ciidae, *M. piceus* и *M. quadripustulatus*.

Найденные на стадии имаго стафилиниды *S. agaricinum*, *S. subalpinum*, *G. bihamata* и блестянка *E. variegata*, будучи облигатными мицетофагами других грибов, в энтомокомплексе *B. adusta* не являются деструкторами плодовых тел, но могут распространять споры в период питания на спороносящих грибах.

И ещё 11 видов жуков в энтомокомплексе *B. adusta* 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: *A. inflata*, *T. oblongus*, *C. deplanatum*, *C. ferrugineum*, *E. unicolor*, *L. consimilis*, *R. parvulus* [Krasutskii, 2005, 2021b, Nikitsky, 2016, 2019]. А такие виды как *D. aequata*, *B. crenata*, *M. dubia* и *U. ceramboides* — миксофаги, совмещающие мицетофагию с сапрофагией и детритофагией (первый вид), хищничеством (второй вид) или сапроксилофагией (последние два вида) [Krasutskii, 2005, 2021b, Nikitsky, 2016, 2019].

Заключение

В Челябинской области в мицетофильном сообществе *B. adusta* выявлено 26 видов жесткокрылых, представителей 12 семейств, из которых развиваются в этих грибах 12 видов из 4 семейств. По числу видов и встречаемости доминируют Ciidae и Staphylinidae, на долю которых приходится более 55 % заселённых базидиом. Видовой состав обитателей определяется состоянием плодовых тел: комплекс группировок мицетобионтов живых, особенно, спороносящих грибов, в котором насекомые представлены на имагинальной стадии и не специализированными в отношении этого гриба видами, существенно отличается от энтомокомплекса мёртвых плодовых тел, где доминируют облигатные мицетосапрофаги, главным образом жуки семейства Ciidae (*C. boleti*, *C. comptus*, *O. glabriculus*, *S. nitidus*), полностью проходящие жизненный цикл в грибах. Нередко комплекс обитателей мёртвых базидиом включает грибовиков *D. bipustulata*, грибоедов *M. piceus* и *M. quadripustu-*

latus. В общей структуре комплекса мицетофильных жесткокрылых 15 видов из 5 семейств являются специализированными мицетобионтами-мицетофагами, 11 видов из 9 семейств эврибионтными облигатными мицетофагами (7 видов) и миксофагами (4 вида).

References

- Alexander N.A. 2002. The invertebrates of living and decaying timber in Britain & Ireland. A provisional annotated checklist // English Nature Research Reports. No.467. P.1–142.
- Andersen J., Fossli T.-E. 1998. Host preference of Cisidae (Coleoptera) on tree-inhabiting fungi in northern Norway // Entomologica Fennica. Vol.9. P.66–78. <https://doi.org/10.33338/ef.83967>.
- 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 Aphyllophorales. Vol. 2. The families Albatrellaceae, Aporpiciaceae, Boletopsiaceae, Bondarceviaceae, Ganodermataceae, Corticiaceae (species with a pore-like hymenophore), Lachnocladiaceae (species with a tubular hymenophore), Polyporaceae (genera with a tubular hymenophore), Poriaceae, Rigidoporaaceae, Phaeolaceae, Fistulinaceae]. St. Petersburg: Nauka. 391 p. [In Russian].
- Chachula P., Melke A., Ruta R., Szoltys H. 2019. Beetles (Coleoptera) collected from polyporoid fungi in the Pieniny National Park // Wiadomości Entomologiczne. Vol.38. No.1. P.5–46.
- Egorov L.V., Vinogradova E.Yu., Semenov V.B. 2009. [Materials for the fauna and ecology of mycetobiont Staphylinidae (Insecta, Coleoptera) Chuvashia] // Nauchnye trudy gosudarstvennogo zapovednika «Prisurskiy». Vol.21. P.7–12. [In Russian].
- Egorov L.V., Nikitsky N.B., Vinogradova E.Yu. 2009. [Materials on the fauna and ecology of ciid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae, Ciidae) of Chuvashia] // Nauchnye trudy gosudarstvennogo zapovednika «Prisurskiy». Vol.21. P.3–7. [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. No.5. P.32–36. [In Russian].
- Kalabkina A.I. 2015. [Analysis of the species composition of mycetophilic insects in the forests of the Tyulgansky district of the Orenburg region] // Evrazijskiy Soyuz Uchenykh. Vol.4. No.13. P.33–35. [In Russian].
- Komonen A. 2001. Structure of insect communities inhabiting old-forest specialist bracket fungi // Ecological Entomology. Vol.26. No.1. P.63–75. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00295.x>
- 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. No.2. 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] // Evrazijskiy Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian 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 (Informacionnyye 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 Noledovaniya po sporovym rasteniyam Urala. Sverdlovsk: UrOAN 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. No.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 entomokompleksah derevozrushayushchih bazidial'nykh gribov vidov zhestkokrylykh. Ekaterinburg: 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. No.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. No.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. No.4. P.758–773. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2001. [Mycetophilic coleoptera (Insecta, Coleoptera) Ilmen Nature Reserve. System «Fungi–insects»] // Issucheniye bespozvonochnykh v zapovednikakh. Problemy zapovednogo dela. Vol.10. P.126–150. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2005. Mycetophil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya. T.II: Systema «Griby–Nasekomye». Chelyabinsk: OAO «Chelyabinskyy dom pechati». Chelyabinsk. 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. No.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. No.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. No.3. P.532–545. [In Russian].
- Krasutskii B.V. 2010. Coleoptera (Coleoptera) associated with the tinder *Trichaptum bifforme* (Fr. in Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Trans-Urals // Entomological Review. Vol.LXXXIX. No.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 for the fauna of beetles of the Chelyabinsk urban forest associated with xylophilic basidial fungi // Fauna Urala i Sibiri. No.1. Yekaterinburg: IERIZH UrO RAS. 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 Chelyabinskaya Oblast // Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University. Electronic scientific journal. No.4(36). P.150–168. [In Russian]. <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2020.36.7>.
- Krasutskii B.V. 2021a. Coleoptera, related to xylophilic fungi of the genus *Trametes* Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) in the Southern Urals // Zoological Journal. Vol.100. No.7. P.756–769. [In Russian]. <https://doi.org/10.31857/S0044513421070060>.
- Krasutskii B.V. 2021b. Coleoptera (Insecta, Coleoptera) associated with the xylophilic fungi *Lenzites betulinus* (L.) Fr. (Agaricomycetes: Polyporales) in the Chelyabinsk region (Southern Urals) // Euroazijskiy Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.20. No.6. C.320–329. [In Russian]. <https://doi.org/10.15298/euroasentj.20.6.03>.
- Krasutskii B.V. 2021c. [Kratkij atlas nekotorykh ksilofil'nykh gribov Chelyabinskoy oblasti: uchebnoe posobie]. Chelyabinsk. Izdatel'stvo ChelGU. 192 p. [In Russian].

- Mironova A.A., Sazhnev A.S., Kostetskii O.V. 2018. [Information of the xylophilic basidial mushrooms (Basidiomycota) of the Saratov province and fungivorous beetles (Insecta: Coleoptera associated with Basidiomycetes) // *Bulleten' Botanicheskogo sada Saratovskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. Vol.16. No.4. P.18–29. [In Russian]. <https://doi.org/18500/1682-1637-2018-4-18-29>.
- Nikitsky N.B. 1993. [Fungi-beetles (Coleoptera, Mycetophagidae) of the fauna of Russia and neighboring countries]. M.: Izdatel'stvo Moskovskogo Universiteta. 184 p. [In Russian].
- Nikitsky N.B. 2016. [Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Moskovskoy oblasti. Chast 1] // Nikitsky N.B., Striganov B.R. (Eds). M., Berlin: Direkt-Media. 712 p. [In Russian].
- Nikitsky N.B. 2019. [Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Moskovskoy oblasti. Chast 2] // Nikitsky N.B., Striganov B.R. (Eds). M., Berlin: Direkt-Media. 808 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 // *Zoological Journal*. Vol.74. No.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 Biosfemogo zapovednika (s obsorom fauny etih grup v Moskovskoy oblasti // *Sbornik trudov Zoologicheskogo Museya MGU*. XXXVI. M.: Izdatel'stvo 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] // *Bulleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya*. Vol.108. No.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. <https://doi.org/10.33338/ef.84202>.
- Reibnitz J. 1999. Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera, Cisidae) // *Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart*. Bd.34. S.1–76.
- Reibnitz J., Graf R., Coray A. 2013. Verzeichis der Ciidae (Coleoptera) der Schweiz mit Angaben zur Nomenklatur und Ökologie // *Billetin de la Société Entomologique Suisse*. T.86. P.63–88.
- Sazhnev A.S., Mironova A.A., Anikin V.V. 2018. [Preliminary ecological and faunal data on mycetophilic coleoptera (Insecta: Coleoptera) Saratov region] // *Izvestiya Saratovskogo Universiteta. Novaya Seria. Chimiya. Biologiya*. Vol.18. No.5. P.336–340.
- Schigel D.S. 2002. [Complexes of coleoptera-inhabitants of the tinder mushrooms of the East European plain and the Crimea] // *Bulleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya*. Vol.107. No.1. P.8–21. [In Russian].
- Schigel D.S. 2005. Polypore-inhabiting beetles of four protected forests in South Häme, Central Finland // *Sahlbergia*. Vol.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 associated Coleoptera. PhD thesis. // *Publications in Botany from the University of Helsinki*. Vol.39. P.1–44. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-10-5825-7>.
- 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.
- Schigel D.S., Niemelä T., Similä M., Kinnunen J., Manninen O. 2004. Polyporus and associated beetles of the North Karelian Biosphere Reserve, eastern Finland // *Karstenia*. Vol.44. P.35–56. <https://doi.org/10.29203/ka.2004.397>
- Stepanova-Kartavenko N.T. 1967. [Afilloforovye griby Urala]. *Trudy Instituta ecologii rastenii i zhiivotnyh Uralskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Sverdlovsk*. Vol.50. 295 p. [In Russian].
- Tsinkevich V.A. 1995. [Materials for the study of the fauna of 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) // *Bulleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya*. Vol.109. No.4. P.17–25. [In Russian].
- Vlasov D.V., Nikitsky N.B. 2015. [Fauna of ciid beetles (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) of the Yaroslavl region] // *Bulleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya*. Vol.120. No.3. P.34–39. [In Russian].
- Vlasov D.V., Nikitsky N.B. 2017. [Fauna of scaphidiid beetles (Coleoptera, Staphylinidae, Scaphidiidae) Yaroslavl region with indications of new and little-known coleoptera from some families] // *Bulleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya*. Vol.122. No.3. P.3–11. [In Russian].
- Vlasov L.V., Nikitsky N.B., Saluk S.V. 2018. [Fauna of latridiid beetles (Coleoptera, Latridiidae) of the Yaroslavl region] // *Bulleten' Moskovskogo obsschestva ispytatelei prirody. Seria Biologicheskaya*. Vol.123. No.4. P.8–18. [In Russian].
- Voitenkova N.N. 2012. *Micetobiontnye zhuki-stafilinidy v lesnyh ekosistemah Smolenskoj oblasti*. Avtoref. diss...kand. biol.nauk. M. 22 s.

Поступила в редакцию 25.3.2023