



DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-240420>

EDN: <https://elibrary.ru/sxfmuh>

УДК 595.7(021)

Научная статья

Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами рода *Fomitopsis* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) на Южном Урале

Б.В. Красуцкий^{1, 2} 

¹ Ботанический сад УрО РАН, 620130, Россия, Свердловская обл., г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202а

² Челябинский государственный университет, 454001, Россия, Челябинская обл., г. Челябинск, ул. Братьев Кашириных, д. 129

boris_k.63@mail.ru

Аннотация. Исследования проводились на территориях 22 муниципальных районов Челябинской области, в том числе и на 11 ООПТ, в разное время с 1990 по 2024 гг. Установлено, что на Южном Урале с 4 видами ксилотрофных базидиальных грибов рода *Fomitopsis* (Fr.) P. Kumm. (*F. betulina*, *F. cajanderi*, *F. pinicola*, *F. rosea*) связано 48 видов жуков из 17 семейств. Максимальное число видов (38) выявлено для *F. betulina*, однако развитие в их плодовых телах проходят только 18 видов из 7 семейств. С грибами *F. pinicola* связано 34 вида жесткокрылых, 20 из которых развиваются в (на) базидиомах. В грибах *F. cajanderi* обнаружено 6 видов из 4 семейств (в плодовых телах развиваются 5 видов), в грибах *F. rosea* – 5 видов из 3 семейств (в плодовых телах развиваются 4 вида). По показателям встречаемости в грибах *F. betulina* и *F. pinicola* преобладают скрытноживущие мицетосапрофаги *Dacne bipustulata* (Erotylidae) и *Diaperis boleti* (Tenebrionidae), несколько меньшее удельное значение имеют *Cis jacquemarti*, *Dolichocis laricinus*, *Ennearthron cornutum*, *Rhopalodontus strandi* (Ciidae), *Thymalus oblongus* (Trogossitidae) и открытоживущий мицетофаг *Scaphisoma agaricinum* (Staphylinidae). В грибах *F. rosea* и *F. cajanderi* доминируют *C. jacquemarti*, *D. laricinus* и *E. cornutum*, характерные для всех изученных нами видов рода *Fomitopsis*. 23 вида из 15 семейств обнаружены на (в) грибах только на стадии имаго. Среди них особое место занимают ксило-мицетофильные жуки, развивающиеся в мицелиальном слое грибов рода *Fomitopsis* и некоторых других древесных грибов. Это 13 видов из семейств Carabidae, Staphylinidae, Trogossitidae, Cerylonidae, Cucujidae, Nitidulidae, Monotomidae, Colydiidae, Melandryidae и Tenebrionidae. Основные пищевые режимы в этой группе – облигатная мицетофагия и миксомицетофагия, миксофагия (мицетофагия и хищничество, сапро-ксило-мицетофагия, сапро-ксило-мицетофагия и некрофагия), хищничество, детритофагия и факультативная сапро-мицетофагия. Остальные 10 видов из семейств Staphylinidae, Geotrupidae, Scirtidae, Nitidulidae, Latridiidae, Ciidae, Mycetophagidae являются либо облигатными мицетофагами других видов грибов, либо факультативными мицетофагами, иногда использующими грибы рода *Fomitopsis* как дополнительный пищевой ресурс.

Ключевые слова: насекомые, базидиальные грибы, микросукцессии, взаимоотношения, эколого-трофические группировки

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН № 123112700125-1 по теме «Изучение закономерностей структуры, функций и динамики лесных экосистем Северной Евразии и обоснование системы мер по оптимизации их сохранения и воспроизводства».

Благодарности. За помощь в организации экспедиционных исследований выражаю благодарность сотрудникам ОГУ «ООПТ Челябинской области» и некоторых других организаций: Д.В. Ахремову, М.В. Балашову, Б.В. Бенешеву, А.Н. Бурову, С.В. Гагаре, А.И. Гладкову, А.В. Гусеву, Р.Р. Загирову, А.В. Заикину, В.П. Зарицкому, В.И. Истомину, Н.И. Колтакову, С.П. Коваленко, А.Н. Лаврову, А.Н. Лугинину, П.В. Лукьянову, О.П. Малых, Н.Н. Павлову, С.В. Самарину, Б.Ю. Саратовцеву, В.Г. Сергееву, И.П. Худякову, А.С. Чайкину и Д.А. Яско.

ORCID:

Б.В. Красуцкий, <https://orcid.org/0000-0002-1676-1889>

Для цитирования: Красуцкий, Б.В., 2025. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами рода *Fomitopsis* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) на Южном Урале. *Трансформация экосистем* 8 (4), 3–42. <https://doi.org/10.23859/estr-240420>

Поступила в редакцию: 20.04.2024

Принята к печати: 15.10.2024

Опубликована онлайн: 15.11.2025

DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-240420>

EDN: <https://elibrary.ru/sxfmuh>

UDC 595.7(021)

Article

Coleoptera related to xylotrophic fungi of the genus *Fomitopsis* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) in the South Urals

B.V. Krasutsky^{1, 2} 

¹ Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 March st. 202a, Ekaterinburg, Sverdlovsk Oblast, 620130 Russia

² Chelyabinsk State University, Brothers Kashirinykh st. 129, Chelyabinsk, Chelyabinsk Oblast, 454001 Russia

boris_k.63@mail.ru

Abstract. The research was conducted in the territories of 22 municipal districts of the Chelyabinsk region, including 11 protected natural areas at different times from 1990 to 2024. It has been established that in the South Urals 48 species of beetles from 17 families are associated with 4 species of xylotrophic basidial fungi of the genus *Fomitopsis* (Fr.) P. Kumm. (*F. betulina*, *F. cajanderi*, *F. pinicola*, *F. rosea*). The maximum number of species (38) has been identified for *F. betulina*, but 18 species from 7 families are developing in them. There are 34 species of Coleoptera associated with *F. pinicola* fungi, 20 of which develop in (on) basidiomas. In *F. cajanderi* fungi, 6 species from 4 families were found (5 species develop in fruit bodies), in *F. rosea* fungi – 5 species from 3 families (4 species develop in fruit bodies). In terms of occurrence rates, the hidden-living mycetosaprophages *Dacne bipustulata* (Erotylidae) and *Diaperis boleti* (Tenebrionidae) predominate in the fungi *F. betulina* and *F. pinicola*; *Cis jacquemarti*, *Dolichocis laricinus*, *Ennearthron cornutum*, *Rhopalodontus strandi* (Ciidae), *Thymalus oblongus* (Trogossitidae) and the open-living mycetophage *Scaphisoma agaricinum* (Staphylinidae) have a slightly lower specific significance. The fungi *F. rosea* and *F. cajanderi* are dominated by *C. jacquemarti*, *D. laricinus* and *E. cornutum*, characteristic of all the species of the genus *Fomitopsis* studied by us. Only at the imago stage 23 species from 15 families were found on (in) fungi. Among them, a special place is occupied by xylomycetophilic beetles developing in the mycelial layer of fungi of the genus *Fomitopsis* and some other woody fungi. These are 13 species from the families Carabidae, Staphylinidae, Trogossitidae, Cerylonidae, Cucujidae, Nitidulidae, Monotomidae, Colydiidae, Melandryidae and tenebrionidae). The main dietary regimes in this group are obligate mycetophagy and myxomycetophagy, myxophagy (mycetophagy and predation, sapro-xylo-mycetophagy, sapro-xylo-mycetophagy and necrophagy), predation, detritophagy and facultative sapro-mycetophagy. The remaining 10 species from the families Staphylinidae, Geotrupidae, Scirtidae, Nitidulidae, Latridiidae, Ciidae, Mycetophagidae are either obligate mycetophages of other fungal species, or facultative mycetophages, sometimes using fungi of the genus *Fomitopsis* as an additional food resource.

Keywords: insects, basidial fungi, microsuccessions, relationships, ecological and trophic groupings

Funding. The work was performed within the framework of the state assignment of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences No. 123112700125-1 on the topic "Studying the patterns of structure, functions and dynamics of forest ecosystems in Northern Eurasia and substantiating a system of measures to optimize their conservation and reproduction".

Acknowledgements. For the help in organizing the expedition research, I would like to express my gratitude to the staff of the OSU "Protected Areas of the Chelyabinsk Region" and some other organizations: D.V. Akhremov, M.V. Balashov, B.V. Beneshev, A.N. Burov, S.V. Gagara, A.I. Gladkov, A.V. Gusev, R.R. Zagirov, A.V. Zaikin, V.P. Zaritsky, V.I. Istomin, N.I. Koltakov, S.P. Kovalenko, A.N. Lavrov, A.N. Luginin, P.V. Lukyanov, O.P. Malykh, N.N. Pavlov, S.V. Samarin, B.Y. Sarattsev, V.G. Sergeev, I.P. Khudyakov, A.S. Chaikin, and D.A. Yasko.

ORCID:

B.V. Krasutsky, <https://orcid.org/0000-0002-1676-1889>

To cite this article: Krasutsky, B.V., 2025. Coleoptera related to xylotrophic fungi of the genus *Fomitopsis* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) in the South Urals. *Ecosystem Transformation* 8 (4), 3–42. <https://doi.org/10.23859/estr-240420>

Received: 20.04.2024

Accepted: 15.10.2024

Published online: 15.11.2025

Введение

Актуальность работы и объекты исследования

Статья освещает результаты многолетних исследований (1985–2023 гг.) комплексов жесткокрылых (Coleoptera), связанных с ксилотрофными базидиальными грибами (Basidiomycetes, Hymenomycetidae) Урала и Западной Сибири.

На Южном Урале исследования были начаты в 1990 г. и к настоящему времени выполнены в Ильменском заповеднике, Аршинском, Ашинском, Карагайском, Нязепетровском, Серпиевском, Троицком, Уйском, Черноборском заказниках, в окрестностях г. Челябинска (памятники природы «Челябинский бор», «Каштакский бор»), на территориях Аргазинского, Аргаяшского, Брединского, Варненского, Верхнеуральского, Каслинского, Катав-Ивановского, Кизильского, Красноармейского, Кунашакского, Кусинского, Нагайбакского, Октябрьского, Саткинского, Сосновского и Чебаркульского районов (Рис. 1). Основные итоги изложены в серии публикаций (Красуцкий, 1990, 1994, 1995, 1996a, b, 1997a, b, 2000, 2001, 2005, 2007a, b, 2010, 2013a, b, 2014, 2018, 2020, 2021a, b, 2022a, b, 2023a, b).

Цель данной работы – детальный анализ состава и особенностей структуры сообщества мицетофильных жесткокрылых грибов рода *Fomitopsis* (Fr.) (Basidiomycota, Agaricomycetes, Polyporales, Fomitopsidaceae).

Актуальность исследования на данном этапе заключается не только в существенном дополнении сведений о видовом составе и биоэкологических особенностях жуков, связанных с этими грибами на Южном Урале, но и в более полном изучении динамики энтомокомплексов в плодовых телах грибов и уточнении направлений пищевой специализации жесткокрылых. Кроме того, одной из новых задач работы в последние годы стало изучение взаимоотношений с ксилотрофными грибами насекомых, заселяющих пронизанное грибным мицелием пространство древесины основных лесобразующих пород.

На Южном Урале встречаются 6 видов грибов рода: *F. betulina* (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han et Y.C. Dai (фомитопсис березовый), *F. pinicola* (Sw.) P. Karst. (фомитопсис окаймленный), *F. cajanderi* (P. Karst.) Kotl. et Pouzar (фомитопсис Каяндепа), *F. rosea* (Alb. et Schwein.) P. Karst. (фомитопсис розовый), *F. officinalis* (Vill.) Bondartsev et Singer (фомитопсис лекарственный) и *F. epileucina* (Pilát) Gilbertson et Ryvarden (фомитопсис белейший) (Бондарцева, 1998), но последний за все время исследований мы не находили.

Fomitopsis betulina (ранее известный как *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst.) – обычный и широко распространенный на Южном Урале гриб с однолетними плодовыми телами кожисто-мясистой (мономитическая гифальная система), а при отмирании – пробковой (димитическая гифальная система) консистенции. Заселяет исключительно деревья рода *Betula*, вызывает бурую гниль.

Fomitopsis pinicola – также широко распространенный, обычный на Южном Урале вид с многолетними плодовыми телами пробково-деревянистой консистенции и димитической системой гиф. Нередко поселяется как паразит на поврежденных деревьях, а затем продолжает расти как сапрофит. Встречается на лиственных (*Alnus*, *Betula*, *Padus*, *Populus*, *Tilia*) и на хвойных (*Abies*, *Picea*, *Pinus*) деревьях, вызывает бурую гниль.

Fomitopsis cajanderi – редкий на Южном Урале бореальный вид с многолетними плодовыми телами кожисто-пробковой консистенции и димитической системой гиф. Растет на пнях и мертвых стволах хвойных пород (*Abies*, *Larix*, *Picea*), вызывает бурую кубическую гниль.

Fomitopsis rosea – также довольно редкий на Южном Урале бореальный вид с многолетними плодовыми телами пробково-деревянистой консистенции и димитической системой гиф. Растет на сухостойных и валежных стволах и пнях хвойных пород (*Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*), вызывает бурую гниль.

Fomitopsis officinalis – очень редкий, во многих регионах охраняемый, преимущественно бореальный вид с многолетними плодовыми телами довольно мягкой консистенции в свежем состоянии, с возрастом твердеющими и крошащимися. Гифальная система также димитическая. Поселяется на живых *Larix*, реже – на *Pinus*, вызывает бурую кубическую сердцевинную гниль.

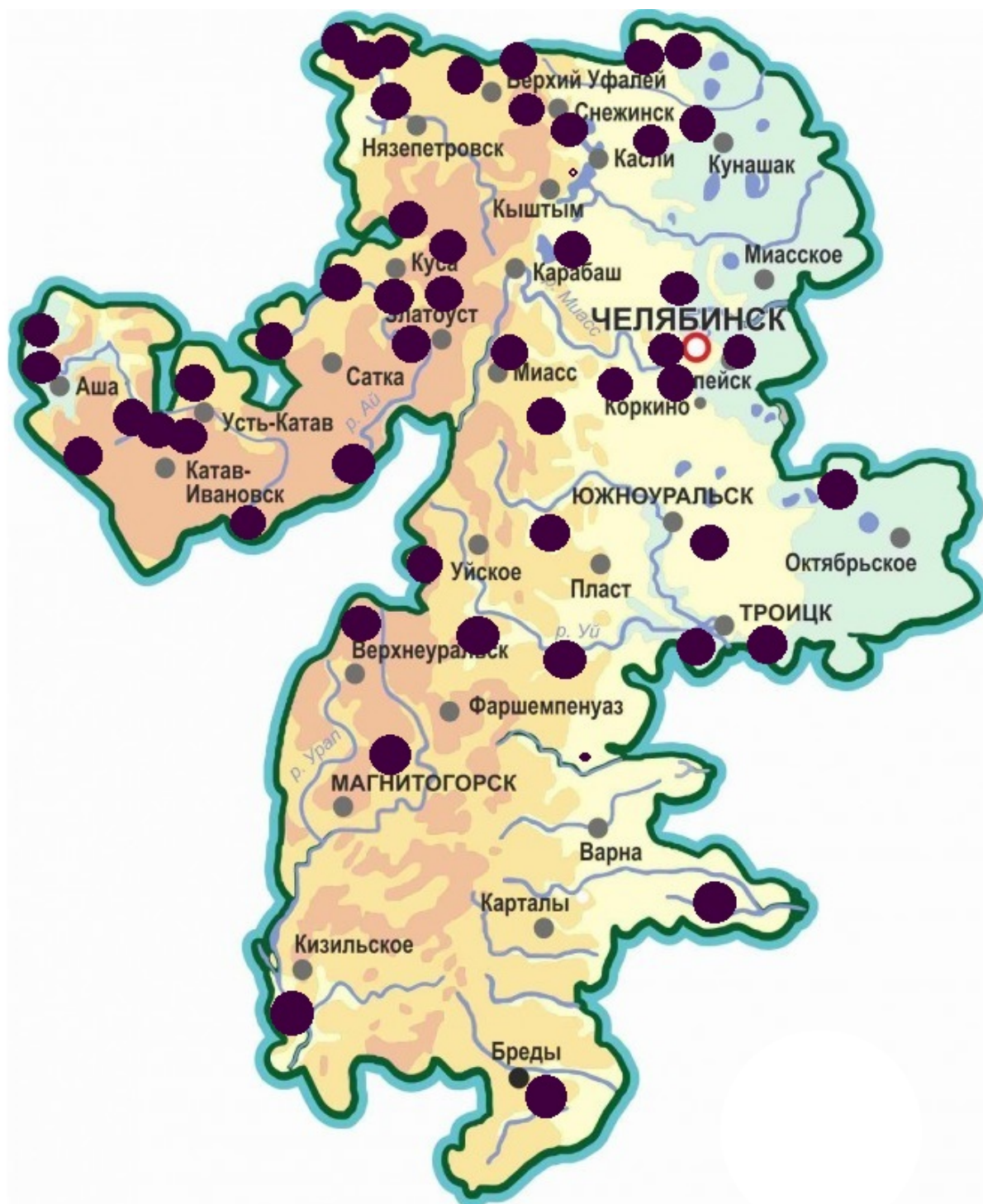


Рис. 1. Места проведения исследований на территории Челябинской области.

Краткий обзор исследований энтомокомплексов грибов рода *Fomitopsis* в России и на некоторых сопредельных территориях

В сводке L. Benick (1952) дана общая характеристика состава жесткокрылых трех видов рода *Fomitopsis* в Средней Европе. По обобщенным им данным, с березовым трутовиком связано 96 видов из 20 семейств, с окаймленным – 6 видов из 6 семейств, с розовым – лишь один. Преобладают Staphylinidae, особенно виды рода *Atheta* Thomson, 1858, отдельные представители семейств Ciidae, Erotylidae, Nitidulidae, Mycetophagidae и Tenebrionidae.

В обзоре по палеарктическим жукам-грибовикам (Erotylidae) S.M. Jablckoff-Khnzorian (1975) сообщает о нахождении *Aulacochilus sibiricus* (Reitter, 1872). в грибах *F. pinicola* и *Dacne japonica* Crotch, 1873 – в *F. officinalis*. Отметим, что для фомитопсиса лекарственного это единственное к настоящему моменту упоминание о его обитателях.

А.В. Компанцев (1982, 1984), изучая мицетофильных жесткокрылых в отдельных районах европейской части России (Костромская область), на Кавказе, в Средней Азии, в Амурской области, в Хабаровском и Приморском краях, на о-ве Кунашир, в качестве характерных обитателей *F. pinicola* называет стафилина *Scaphisoma agaricinum* (L.), (Staphylinidae), точильщиков рода *Dorcotoma* Herbst, 1792 (Anobiidae), трутовикового жука *Cis jacquemarti* Mel. (Ciidae) и чернотелку *Diaperis boleti* (L.) (Tenebrionidae). Для *F. betulina* он приводит щитовидку *Thymalus limbatus* (Fabricius, 1787) (Trogossitidae), грибовиков *Dacne bipustulata* (Thunb.), *D. notata* Gmel. (Erotylidae), трутовикового жука *Ennearthron cornutum* (Gyll.) и чернотелку *D. boleti*. Продолжая специальные исследования в этом направлении на территории Восточной Сибири и Дальнего Востока совместно с А.И. Зайцевым и Н.Б. Никитским, он сообщает о шести видах жуков из 5 семейств, развивающихся в плодовых телах *F. betulina* (Зайцев и Компанцев, 1987; Никитский и Компанцев, 1995). Детально изучая морфо-экологические особенности ксилофильных и мицетофильных жуков-чернотелок, Т.В. Компанцева (1987) характеризует адаптации личинок *Diaperis boleti*, *D. lewisi* Bates, 1873 к обитанию в толще базидиом *F. betulina*; *D. niponensis* Lewis, 1887 – к обитанию в *F. pinicola*.

В Приокско-Террасном заповеднике Н.Б. Никитский с группой других ученых обнаруживают 23 вида жесткокрылых в грибах *F. betulina*, 17 видов – в *F. pinicola* и одного (*Dolichocis laricinus* (Mel.)) – в *F. rosea*. Энтомокомплекс первых двух грибов довольно разнообразен и включает представителей 12 семейств с наибольшим числом видов (10) в семействе Staphylinidae (Никитский и др., 1996).

Значительный материал по мицетофильным жесткокрылым Восточно-Европейской равнины и Крыма получен Д.С. Щигелем в результате многолетних (1995–2000 гг.) исследований. В одной из своих ранних работ он анализирует состав группировок обитателей 49 видов ксилотрофных грибов, различающихся по форме, размерам, консистенции базидиом и продолжительности их существования. В грибах *F. betulina* он обнаруживает 14 видов жуков из 7 семейств, в *F. pinicola* – 10 видов из 5 семейств (Щигель, 2002). Автор также обсуждает направления пищевой специализации насекомых и некоторые закономерности изменения комплексов обитателей грибов по градиенту широтной зональности.

В этот же период времени и позже, совместно с Н.Б. Никитским и самостоятельно, Д.С. Щигель детально изучает энтомокомплексы большого числа видов грибов европейской части России в целом и Московской области в частности. Так, в Московской области для *F. betulina* оба исследователя отмечают 57 видов жуков из 14 семейств, для *F. pinicola* – 29 видов из 9 семейств (Nikitsky and Schigel, 2004). В последующие годы Д.С. Щигель продолжает сбор материалов в Финляндии (Schigel, 2005, 2006, 2009, 2011a, b), а Н.Б. Никитский с другими энтомологами – в республике Коми (Ишкаева и Никитский, 2017; Никитский и Ишкаева, 2022; Никитский и Татаринова, 2002, 2003), в Чувашии (Егоров и др., 2009a, b), в Ярославской (Власов и Никитский, 2014, 2015, 2017, 2018; Власов и др., 2018) и Московской (Никитский, 2016, 2019; Никитский и Семенов, 2001) областях, в южной Карелии (Полевой и Никитский, 2019). В итоге в наиболее изученной Московской области число жуков в энтомокомплексе *F. betulina* достигает 116 видов из 23 семейств, *F. pinicola* – 64 вида из 17 семейств, *F. rosea* – 6 видов из 4 семейств (Никитский, 2016, 2019). Наиболее богато представлены Staphylinidae (свыше 60 видов) и Ciidae (16 видов). В относительно менее изученной Ярославской области в составе обитателей *F. betulina* пока выявлено 15 видов из 6 семейств, *F. pinicola* – 13 видов из 5 семейств (Власов, 2023; Власов и Никитский, 2014, 2015, 2017, 2018; Власов и др., 2018). В государственном природном заповеднике «Присурский» (республика Чувашия) в комплексе мицетобионтов *F. betulina* обнаружено 8 видов из 5 семейств, в энтомокомплексе *F. pinicola* – 7 видов жуков из 5 семейств (Егоров и др., 2009a, b).

В Беларуси В.А. Цинкевич (2004) отмечает 20 видов жесткокрылых из 12 семейств в комплексе обитателей *F. pinicola* и 10 видов из 8 семейств – в составе обитателей *F. betulina*, подчеркивая ведущую роль некоторых Ciidae (*C. jacquemarti*, *E. cornutum*, *Octothemnus glabriculus* (Gyll.), *Rhopalodontus strandi* (Lohse)) и Tenebrionidae (*D. boleti*) в разрушении плодовых тел. Спустя 15 лет М.А. Лукашеня (2019) сообщает о 37 видах жуков из 12 семейств, связанных с *F. betulina* и *F. pinicola* (конкретные виды не приведены), отмечая в качестве специфического обитателя последнего точильщика *Dorcatoma punctulata* Muls. (Anobiidae).

Для территории Украины А.Н. Дрогваленко, используя в том числе и литературные данные, называет 5 видов из 3 семейств в энтомокомплексе *F. betulina* и 9 видов из 2 семейств – для *F. pinicola*. Автор выявляет в составе обитателей этих грибов общие виды жуков – *Cis bidentatus* (Olivier, 1792), *C. castaneus* Herbst, 1793 и *E. cornutum* (Ciidae) (Дрогваленко, 1997а, б, 2002, 2005, 2008).

В Юго-Восточном Казахстане И.И. Темрешев изучает фауну жуков-грибоедов (Mycetophagidae) и отмечает в ее составе 7 видов из 3 родов. В качестве обитателей *F. betulina* он называет *Mycetophagus multipunctatus* F. и *Litargus connexus* (Geoffr.) (Темрешев, 2019).

Специальное изучение трутовиковых жуков (Ciidae) как наиболее характерных обитателей многих ксилотрофных грибов проводят в ряде стран Европы. В Норвегии в качестве постоянных обитателей *F. betulina* выявляют 3 вида – *Cis bidentatus*, *C. jacquemarti*, *C. lineatocribratus* Mellie, 1848 (Fossli and Anderson, 1998). В Германии отмечают 11 видов в грибах *F. betulina*, 10 видов – в *F. pinicola* и два вида – в *F. rosea* (Reibnitz, 1999). В Швейцарии для *F. betulina* указывают *Cis fagi* Walth, 1838, *C. glabratus* Mellie, 1848, для *F. pinicola* – *Cis dentatus* Mellie, 1848, *C. quadridens* Mellie, 1848, *C. fagi* и *C. glabratus* (Reibnitz et al., 2013).

Характеризуя комплексы обитателей разрушающейся и гнилой древесины в Великобритании и Ирландии, К. Alexander (2002) упоминает в том числе жесткокрылых, связанных с некоторыми ксилотрофными грибами. По его данным, в грибах *F. betulina* встречается 10 видов жуков из семейств Staphylinidae (*Atheta boletophila* (Thomson, 1856), *A. picipes* (Thomson, 1856), *Bolitochara mulsanti* Sharp, 1875), Nitidulidae (*Epuraea variegata* (Hbst.)), Erotylidae (*D. bipustulata*), Latridiidae (*Latridius consimilis* Mnnh.), Ciidae (*Cis bidentatus*, *C. dentatus*, *C. nitidus* (Fabricius, 1792), Tenebrionidae (*D. boleti*)).

В Финляндии А. Komonen и D. Schigel изучают сообщества ксило-мицетофильных жесткокрылых, связанных со многими ксилотрофными грибами. Характерными обитателями *F. betulina* здесь являются 23 вида жуков из 10 семейств, *F. pinicola* – 14 видов из 5 семейств, *F. rosea* – 18 видов из 7 семейств. Для *F. rosea* это до сих пор наиболее полная характеристика состава его обитателей (Komonen, 2001, 2005). В плодовых телах всех трех видов развивается *C. glabratus* (Ciidae) (Schigel, 2005, 2011а, б).

Норвежские ученые S. Hägvar и R. Steen рассматривают закономерности сукцессии группировок жесткокрылых и панцирных клещей (Acari, Oribatida) в плодовых телах *F. pinicola* (Hägvar and Steen, 2013). Ими обнаружено 15 видов жуков из 5 семейств и установлено, что 14 видов (кроме *Thymalus limbatus*) заселяют уже мертвые базидиомы.

В Польше Р. Chachula с соавторами обнаруживают 3 вида из 3 семейств (Leiodidae, Monotomidae, Ciidae) в грибах *F. betulina*, 16 видов из 10 семейств – в *F. pinicola* и два вида: *C. glabratus* (Ciidae), *Gyrophæna boleti* (L.) (Staphylinidae) – в *F. rosea*. В этой работе авторы подробно рассматривают в общей сложности энтомокомплексы 60 видов грибов (Chachula et al., 2019).

Таким образом, основными обитателями и разрушителями плодовых тел грибов *Fomitopsis betulina*, *F. pinicola*, *F. rosea* большинство исследователей считают трутовиковых жуков *Cis dentatus*, *C. glabratus*, *C. quadridens*, *D. laricinus* и *Rh. strandi*. Энтомокомплекс *F. betulina* и *F. pinicola*, кроме них, включает и таких активных мицетофагов, как *Cis bidentatus*, *C. jacquemarti*, *E. cornutum* (Ciidae), *Th. limbatus* (Trogossitidae), *D. bipustulata* (Erotylidae) и *D. boleti* (Tenebrionidae). Информация о мицетобионтах *F. cajanderi* в литературе отсутствует.

Общий обзор видового состава и экологических группировок жуков в энтомокомплексах трех видов грибов рода *Fomitopsis* в целом для Урала и Зауралья был дан в отдельных работах автора настоящей статьи. Была установлена связь 37 видов жуков из 16 семейств с *F. betulina* (Красуцкий, 2005, 2006), 34 видов из 14 семейств – с *F. pinicola* (Красуцкий, 2005, 2007b) и 4 видов из 3 семейств – с *F. rosea* (Красуцкий, 2005). К настоящему времени получены новые материалы, существенно дополняющие представления не только о видовом составе, но и о закономерностях формирования и динамики группировок обитателей базидиом и мицелиального слоя четырех представителей рода *Fomitopsis* на Южном Урале.

Материал и методика

Подробно методика исследований была освещена в серии ранее опубликованных работ (Красуцкий, 2005, 2020, 2021a, b, 2022a, b, 2023a). Отметим особенности ее применения для изучения энтомокомплексов грибов рода *Fomitopsis*.

Материалом послужили жесткокрылые, собранные на различных стадиях онтогенеза с поверхности и из толщи плодовых тел четырех видов грибов разного возраста, состояния и степени поврежденности насекомыми, а также из прилежащих к базидиомам участков коры и древесины. В некоторых случаях дополнительно проводили сбор насекомых из скоплений спор грибов на окружающих субстратах (крупных листьях травянистых растений, лесной подстилке) и плодовых тел, отпавших со стволов деревьев.

Исследования в полевых условиях выполняли главным образом маршрутным методом в разнотипных естественных лесах и отчасти – в лесных культурах, свойственных конкретным территориям. Оценивали заселенность грибов жуками (отношение числа заселенных базидиом к общему числу исследованных), проводили сбор открытоживущих видов, отбирали образцы плодовых тел, а также фрагменты коры и древесины для последующего анализа состава их обитателей в стационарных условиях. В природе осуществляли наблюдения за поведением жесткокрылых и особенностями их питания. При необходимости выведения имаго часть плодовых тел закладывали в стандартные садки с древесными опилками или фрагментами древесного субстрата. Это позволило более полно изучить трофику жесткокрылых и некоторые особенности их жизненных циклов.

Отмечали специфику энтомокомплексов базидиом на следующих стадиях их существования:

1 стадия – плодовые тела живые, растущие и на стадии спороношения, обычно без повреждений;

2 стадия – плодовые тела полностью закончили рост, спороношение и начинают отмирать. В конце этой стадии нередко уже заметны незначительные повреждения (до 25% объема);

3 стадия – плодовые тела мертвые, средней степени разрушенности (до 50% объема), но еще сохраняют структурные свойства;

4 стадия – плодовые тела мертвые, сильной или почти полной разрушенности (более 75% объема). Повреждены все части базидиом с утратой присущих им структурных свойств. В конце 4 стадии завершается процесс деструкции и начинается минерализация остатков плодовых тел, попавших в подстилку.

При описании характера взаимоотношений насекомых с грибами использовали следующие критерии:

- 1) общий характер связей жуков с грибами (облигатные, факультативные);
- 2) особенности образа жизни личинок и имаго (открытоживущий, скрытноживущий);
- 3) пищевые связи насекомых с грибами и друг с другом в течение всего их жизненного цикла (спектр заселяемых грибов, питание живыми или мертвыми тканями, присутствие других элементов питания наряду с мицетофагией, например сапро-ксилофагии, хищничества, некрофагии и др.).

При анализе пищевых отношений жуков с грибами применяли коэффициенты предпочтения (K_n), отражающие долю конкретных видов грибов в общем пищевом рационе насекомых (Красуцкий, 2005, 2020, 2021a, b, 2022a, b, 2023a).

Изучение пищевых связей ксилофильных жуков нередко осложняется тем, что один древесный субстрат (упавший или сухостойный ствол мертвого дерева, пень) может быть заселен разными видами грибов (базидиомицетами, аскомицетами, анаморфными грибами) и миксомицетами. Поэтому изучение трофики таких насекомых мы по возможности проводили на «чистых», заселенных только грибами рода *Fomitopsis* субстратах и учитывали локализацию жесткокрылых на участках древесины, густо пронизанных мицелием этих грибов (обычно непосредственно под плодовыми телами). Наблюдения осуществляли преимущественно в природных условиях, поскольку в контейнерах с фрагментами древесины имаго отдельных видов жуков, отсутствующие в момент закладки образцов, впоследствии появлялись редко. Необходимо также добавить, что присутствие отдельных ксилофильных видов в мицелиальном слое не всегда означало их питание грибами: причиной могли быть легкая доступность жертв (для хищников) или большое число мертвых насекомых (для некрофагов), а также более благоприятные микроклиматические условия (повышенная температура и более высокая влажность), возникающие при грибном разложении компонентов коры и древесины.

Всего было исследовано 1435 плодовых тел грибов рода *Fomitopsis* и 53 образца заселенных ими субстратов (стволы березы, осины, сосны и ели).

Результаты и обсуждение

Показатели заселенности грибов рода *Fomitopsis*, видовой состав и встречаемость связанных с ними жесткокрылых

Насекомые были обнаружены на поверхности и (или) в толще 685 плодовых тел и в 17 обследованных древесных субстратах (преимущественно в березе и ели), причем многие виды жуков найдены в (на) 131 базидиоме 4 видов грибов только на стадии имаго.

Общие показатели заселенности плодовых тел (с учетом факта любого присутствия жуков) оказались максимальными для *Fomitopsis betulina* – 54.37% и минимальными для *F. cajanderi* – 19.35%; в плодовых телах *F. officinalis* жуки не были обнаружены, что, возможно, объясняется малой выборкой базидиом из-за чрезвычайной редкости этого вида (Табл. 1). Впрочем, выборки плодовых тел *F. rosea* и *F. cajanderi* также были относительно невелики, что обусловлено распространением этих грибов только в лесной зоне Южного Урала и встречаемостью здесь почти исключительно на ели.

Максимальное число видов жуков (38) выявлено для грибов *F. betulina*, но развитие в них проходят лишь 18 видов из 7 семейств. С грибами *F. pinicola* связано 34 вида жесткокрылых, 20 из которых развиваются в (на) базидиомах. В *F. cajanderi* обнаружено 6 видов из 4 семейств (в плодовых телах развиваются 5 видов), в *F. rosea* – 5 видов из 3 семейств (в плодовых телах развиваются 4 вида). 23 вида из 15 семейств обнаружены на (в) грибах только на стадии имаго, но следует заметить, что развитие 13 видов из семейств Carabidae, Staphylinidae, Trogossitidae, Cerylonidae, Cucujidae, Nitidulidae, Monotomidae, Colydiidae, Melandryidae, Tenebrionidae происходит в древесине, подверженной грибному разрушению (Табл. 2).

Оценка сходства (различия) видового состава жуков, чьи личинки проходят развитие в базидиомах грибов рода *Fomitopsis*, с помощью индекса сходства Чекановского–Сьеренсена и метода кластерного анализа позволяет выделить два кластера: в одном из них на высоком уровне сходства 0.89 объединяются *F. cajanderi* и *F. rosea*, в другом – на уровне 0.68 – *F. betulina* и *F. pinicola*. Межкластерное сходство составляет лишь 0.40 и главным образом обусловлено присутствием общих видов трутовиковых жуков (Табл. 2, Рис. 2).

По показателям встречаемости в грибах *F. betulina* и *F. pinicola* преобладают чернотелки (Tenebrionidae) и грибовики (Erotylidae), меньшее удельное значение имеют трутовиковые жуки (Cicidae) и щитовидки (Trogossitidae). На долю этих семейств приходится в общем более 75% всех заселенных плодовых тел названных грибов. Напротив, в грибах *F. rosea* и *F. cajanderi* доминируют трутовиковые жуки *Cis jacquemarti*, *Dolichocis laricinus*, *Ennearthron cornutum*, характерные для всех изученных нами видов рода *Fomitopsis* (Рис. 3).

Табл. 1. Количество исследованных плодовых тел грибов рода *Fomitopsis* и показатели их заселенности на Южном Урале.

Вид грибов	Число исследованных плодовых тел	Число плодовых тел, заселенных только имаго жуков	Общее число плодовых тел, заселенных жуками	Общая заселенность (%)
<i>Fomitopsis betulina</i>	710	53	386	54.37
<i>Fomitopsis pinicola</i>	624	70	222	35.58
<i>Fomitopsis rosea</i>	64	4	13	20.31
<i>Fomitopsis cajanderi</i>	31	4	6	19.35
<i>Fomitopsis officinalis</i>	6	–	–	0.00

Табл. 2. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с грибами рода *Fomitopsis* на Южном Урале. * – жуки найдены только в фазе имаго; ** – жуки, личинки которых развиваются под корой и в древесине, нередко в мицелиальном слое грибов, их имаго иногда встречаются на плодовых телах (встречаемость этих видов указана по имаго на грибах); «+» – встречаемость менее 0.50. Систематика жуков приведена по Н.Б. Никитскому (2016, 2019).

Семейства и виды жуков	Встречаемость жуков в (на) грибах рода <i>Fomitopsis</i> (% заселенных базидиом от всех исследованных)			
	<i>F. betulina</i>	<i>F. pinicola</i>	<i>F. rosea</i>	<i>F. cajanderi</i>
Carabidae Latreille, 1802				
1. <i>Tachyta nana</i> (Gyllenhal, 1810)**	+	–	–	–
Staphylinidae Latreille, 1802				
2. <i>Atheta crassicornis</i> (Fabricius, 1792)	+	–	–	–
3. <i>Atheta gagatina</i> (Baudi, 1848)	0.56	–	–	–
4. <i>Bolitochara obliqua</i> Erichson, 1837	+	+	–	–
5. <i>Dinaraea aequata</i> (Erichson, 1837)	–	+	–	–
6. <i>Gyrophaena boleti</i> (L., 1758)	–	4.01	–	6.90
7. <i>Lordithon lunulatus</i> (L., 1762)*	–	1.28	–	–
8. <i>Megarthus hemipterus</i> (Illiger, 1794)**	–	+	–	–
9. <i>Scaphisoma agaricinum</i> (L., 1758)	1.69	2.24	–	–
10. <i>Scaphisoma inopinatum</i> (Löbl, 1967)	+	3.53	–	–
11. <i>Scaphisoma subalpinum</i> Reitter, 1881	–	+	–	–
12. <i>Sepedophilus bipustulatus</i> (Gravenhorst, 1802)	–	3.04	–	–
Geotrupidae Latreille, 1802				
13. <i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)*	+	–	–	–
Scirtidae Fleming, 1821				
14. <i>Cyphon pubescens</i> (Fabricius, 1792)*	+	–	–	–
Anobiidae Kirby, 1837				
15. <i>Dorcatoma dresdensis</i> Herbst, 1792	–	0.97	–	–
16. <i>Dorcatoma lomnickii</i> Reitter, 1903	–	2.88	–	–
Trogossitidae Latreille, 1802				
17. <i>Ostoma ferruginea</i> (L., 1758)**	–	0.64	1.56	3.45
18. <i>Peltis grossa</i> (L., 1758)**	2.39	3.04	–	–
19. <i>Thymalus oblongus</i> Reitter, 1889	9.15	0.80	–	–
Cerylonidae Billberg, 1820				
20. <i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens, 1830**	–	0.64	–	–
21. <i>Cerylon histeroides</i> (Fabricius, 1792)**	+	+	–	–
Cucujidae Latreille, 1802				
22. <i>Cucujus haematodes</i> (Erichson,)**	0.56	–	–	–
Erotylidae Latreille, 1802				
23. <i>Dacne bipustulata</i> (Thunberg, 1781)	26.06	7.70	–	–
24. <i>Dacne notata</i> (Gmelin, 1790)	+	–	–	–

Семейства и виды жуков	Встречаемость жуков в (на) грибах рода <i>Fomitopsis</i> (% заселенных базидиом от всех исследованных)			
	<i>F. betulina</i>	<i>F. pinicola</i>	<i>F. rosea</i>	<i>F. cajanderi</i>
Nitidulidae Latreille, 1802				
25. <i>Cyllodes ater</i> (Herbst, 1792)*	+	+	–	–
26. <i>Epuraea variegata</i> (Herbst, 1793)	1.27	1.92	1.56	3.45
27. <i>Glischrochilus hortensis</i> (Geoffroy, 1785)**	+	+	–	–
28. <i>Glischrochilus quadripunctatus</i> (L., 1758)**	+	+	–	–
Monotomidae Laporte, 1840				
29. <i>Rhizophagus bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)**	+	+	–	–
Latridiidae Erichson, 1842				
30. <i>Corticarina similata</i> (Gyllenhal, 1827)*	+	–	–	–
31. <i>Stephostethus pandellei</i> (Brisout de Barneville, 1863)*	0.99	–	–	–
Ciidae Leach, 1815				
32. <i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)*	+	+	–	–
33. <i>Cis comptus</i> Gyllenhal, 1827*	+	–	–	–
34. <i>Cis jacquemarti</i> Mellie, 1848	1.86	4.17	4.92	3.45
35. <i>Dolichocis laricinus</i> (Mellie, 1848)	0.85	1.28	11.47	13.80
36. <i>Ennearthron cornutum</i> (Gyllenhal, 1827)	1.83	1.76	10.93	13.80
37. <i>Octotemnus glabriculus</i> (Gyllenhal, 1827)	+	1.44	–	–
38. <i>Rhopalodontus strandi</i> (Lohse, 1969)	1.69	1.12	–	–
39. <i>Sulcacis nitidus</i> (Gyllenhal, 1827)	0.56	–	–	–
Colydiidae Erichson, 1845				
40. <i>Bitoma crenata</i> (Fabricius, 1755)**	1.13	0.64	–	–
Melandryidae Leach, 1815				
41. <i>Melandrya dubia</i> (Schaller, 1783)**	1.13	0.80	–	–
Mycetophagidae Leach, 1815				
42. <i>Litargus connexus</i> (Geoffroy,)	1.97	1.92	–	–
43. <i>Mycetophagus decempunctatus</i> Fabricius, 1801*	0.96	–	–	–
44. <i>Mycetophagus multipunctatus</i> Fabricius, 1792	1.83	–	–	–
45. <i>Mycetophagus piceus</i> (Fabricius, 1777)	3.94	1.12	–	–
46. <i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (L., 1761)*	1.13	–	–	–
Tenebrionidae Latreille, 1802				
47. <i>Diaperis boleti</i> (L., 1758)	25.35	7.37	–	–
48. <i>Upis ceramboides</i> (L., 1758)**	1.70	0.96	–	–
Всего семейств/видов				
17/48	16/38	12/34	3/5	4/6

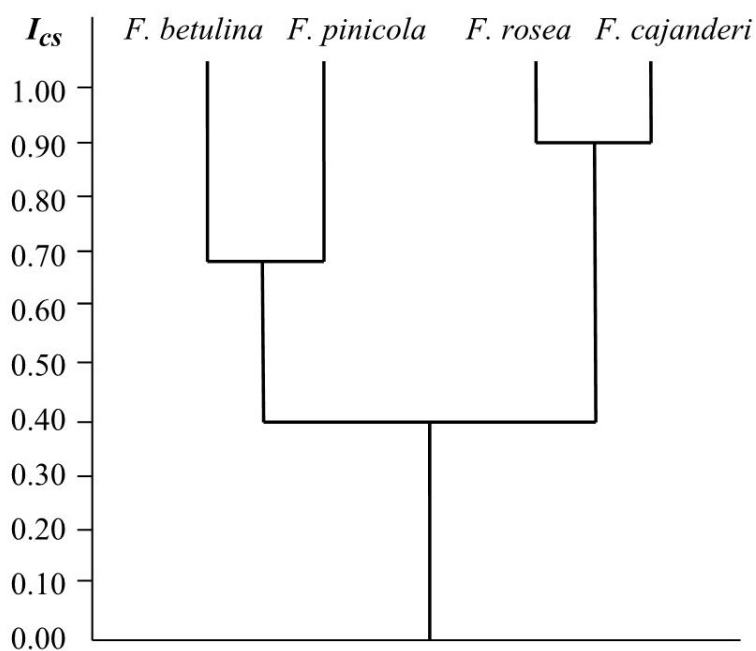


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава жуков, развивающихся в грибах рода *Fomitopsis* (Fr.) P. Kumm.

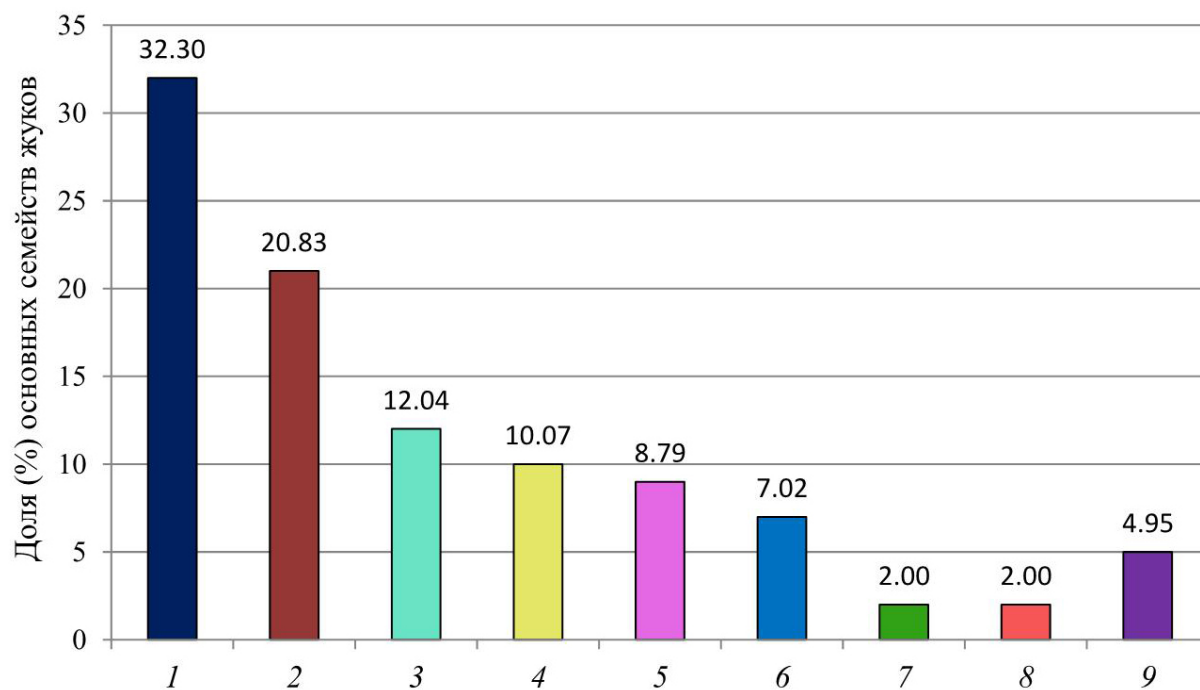


Рис. 3. Доля основных семейств жуков в энтомокомплексе грибов рода *Fomitopsis*: 1 – Tenebrionidae, 2 – Erotylidae, 3 – Ciidae, 4 – Trogossitidae, 5 – Staphylinidae, 6 – Mycetophagidae, 7 – Nitidulidae, 8 – Anobiidae, 9 – остальные семейства, все обнаруженные виды жуков которых найдены только на стадии имаго.

Закономерности формирования комплексов обитателей грибов рода *Fomitopsis* на различных стадиях существования их плодовых тел

Биохимические, анатомо-морфологические особенности плодовых тел грибов, время их жизни и некоторые другие факторы определяют количественный и качественный состав связанных с ними энтомокомплексов. Их совместное влияние приводит к тому, что одни виды грибов довольно активно заселяются богатыми в видовом отношении сообществами жуков, как, например, *Daedaleopsis confragosa* (Bolt.: Fr.) Schroet, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Lenzites betulinus* (L.: Fr.) Fr., виды родов *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm., *Trametes* Fr. (Красуцкий, 2007а, b, 2021а, b, 2022а); другие – в умеренной и слабой степени, а комплексы их обитателей бедны по числу видов: *Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) Karst., *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murr., *Ganoderma applanatum* (Wallr.) Pat., виды рода *Gloeophyllum* P. Karst., *Trichaptum abietinum* (Pers.: Fr.) Ryv., *T. laricinum* (P. Karst.) Ryv., *Gloeoporus dichrous* (Fr.: Fr.) Bres., *Schizophyllum commune* (Fr.) Fr., *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Fr. (Красуцкий, 2005, 2020, 2023а, b); третьи практически не заселяются жуками: *Ganoderma lucidum* (Leyss.: Fr.) Karst., *Hymenochaete tabacina* (Sow.: Fr.) Lev., *Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourd. et Galz., *Punctularia strigosozonata* (Sch.) Talbot (Красуцкий, 2005). Кроме перечисленных факторов важную роль играет состояние базидиом, зависящее от их возраста, положения на субстрате, погодных и микроклиматических условий и степени разрушения. Изменения в состоянии плодовых тел сопровождаются сменой состава группировок их обитателей (т.н. микросукцессии). Они обусловлены прежде всего различиями в пищевых потребностях насекомых, их способностью развиваться в (на) живых или же в отмирающих и мертвых базидиомах.

Достаточно подробно такие микросукцессии описаны для некоторых наиболее распространенных грибов главным образом подтайги Западной Сибири (Припышминские боры): *D. confragosa*, *F. fomentarius*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *Trichaptum bifforme* (Fr.) Ryv., виды родов *Pleurotus* и *Trametes* (Красуцкий, 2005, 2006, 2007а, b, 2010). Сегодня мы располагаем значительным материалом по Южному Уралу, позволяющим не только существенно уточнить динамику энтомокомплексов в некоторых грибах (в том числе и видах родов *Fomitopsis*, *Pleurotus*, *Trametes*), но и дать характеристику микросукцессий для малоизученных в этом отношении ксилотрофных грибов – *G. applanatum*, *L. betulinus*, *B. adusta* (Красуцкий, 2020, 2021а, b, 2022а, 2023а).

Микросукцессии группировок жуков в (на) грибах *Fomitopsis betulina*

В отличие от остальных видов рода *Fomitopsis*, имеющих многолетние, деревянистой консистенции плодовые тела, у березового трутовика базидиомы однолетние, в живом состоянии кожисто-мясистые, а после отмирания – пробковой консистенции.

Молодые, растущие базидиомы (1 стадия) очень редко бывают заселены жуками, встречаемость которых при этом низка. В ходе данной стадии на гименофоре грибов в фазе имаго встречаются стафилины *Atheta crassicornis* (доля в энтомокомплексе на этой стадии 1.31%), *A. gagatina* (4.68%), скрытники *Corticarina similata* (0.52%) и *Stephostethus pandellei* (0.52%). С началом спороношения грибов (конец 1 стадии) число их посетителей увеличивается за счет появления стафилинид *Scaphisoma agaricinum* (15.91%), *S. inopinatum* (1.31%), трясинок *Cyphon pubescens* (0.52%), церилонид *Cerylon histeroides* (1.04%), узкотелок *Bitoma crenata* (8.78%), плоскотелок *Cucujus haematodes* (0.52%), блестянок *Cyllodes ater* (1.04%), *Epuraea variegata* (1.31%), *Glischrochilus hortensis* (1.04%), *Gl. quadripunctatus* (0.52%), грибоедов *Litargus connexus* (16.74%), *Mycetophagus decempunctatus* (5.34%), *M. multipunctatus* (14.32%), *M. quadripustulatus* (8.66%). Перечисленные жуки дополнительно питаются спорами (и даже бродящими скоплениями спор, что мы наблюдали у *Cyphon pubescens*, *L. connexus* и *E. variegata*) на поверхности плодовых тел и на различных субстратах в непосредственной близости от них (Рис. 4). Привлекательность грибов на стадии спороношения обусловлена, прежде всего, высоким содержанием в спорах необходимого для насекомых азота. М. Мартин (1979) приводит, в частности, такие сведения: содержание азота в первичном мицелии составляет около 0.23%, во вторичном повышается до 3.27–7.00%, в плодовых телах – 0.72–1.13%, в спорах – 3.00%.

Закончившие рост и спороношение плодовые тела отмирают, становятся более сухими и плотными по консистенции за счет формирования димитической системы гиф (2 стадия). На гименофоре появляются щитовидки *Thymalus oblongus* (9.01%), трутовиковые жуки *Cis boleti* (единично), *C. comptus* (единично), *C. jacquemarti* (2.21%), *Dolichocis laricinus* (2.21%), *Ennearthron cornutum* (0.52%), *Rhopalodontus strandi* (0.52%), грибовики *Dacne bipustulata* (12.96%), *D. notata*

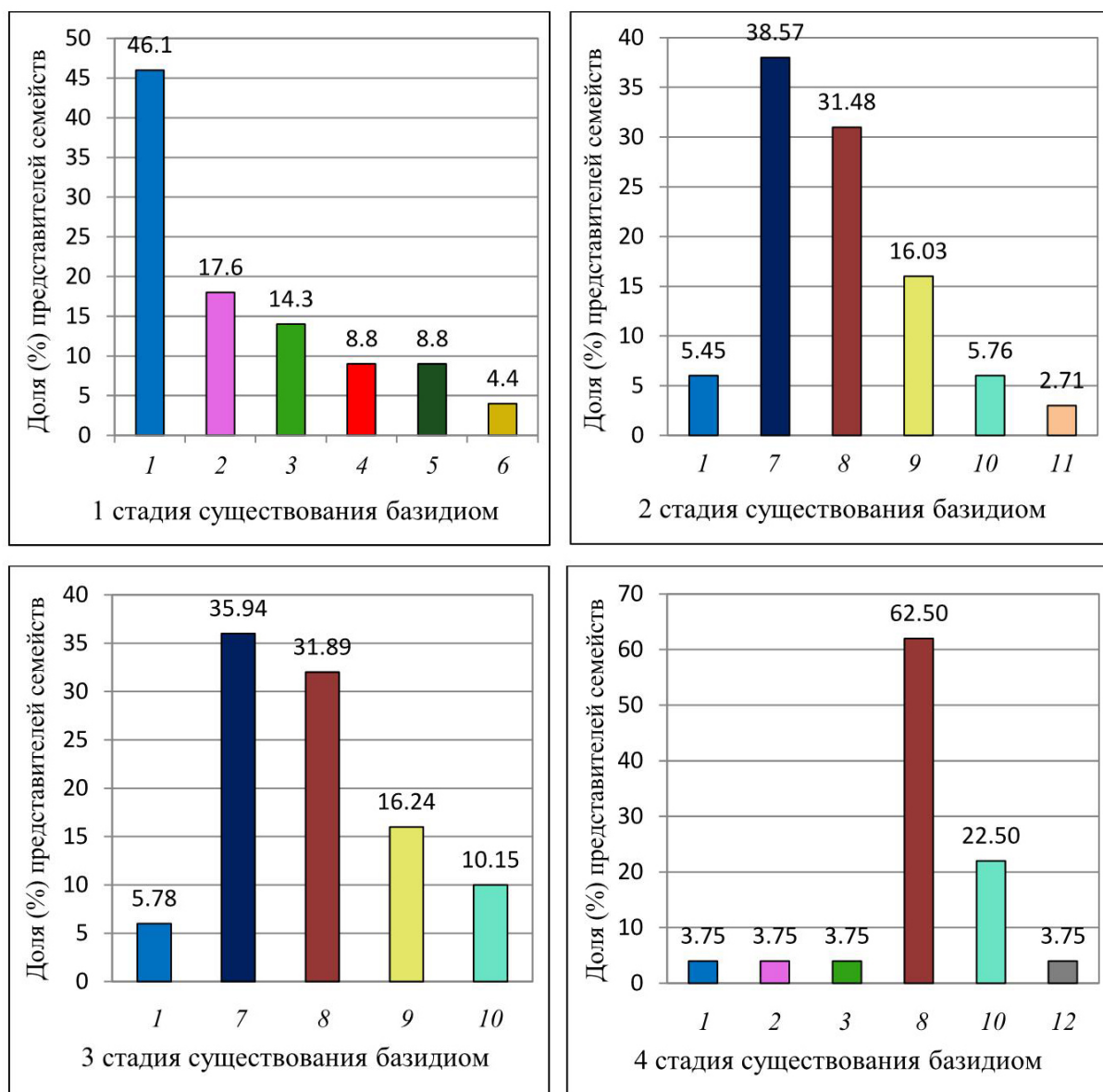


Рис. 4. Микросукцессия основных семейств жуков в энтомокомплексе грибов *Fomitopsis betulina*: 1 – Mycetophagidae, 2 – Staphylinidae, 3 – Nitidulidae, 4 – Latridiidae, 5 – Colydiidae, 6 – Scirtidae, Cerylonidae, Cucujidae, 7 – Tenebrionidae, 8 – Erotylidae, 9 – Trogossitidae, 10 – Ciidae, 11 – Melandryidae, 12 – Geotrupidae.

(1.04%), грибоеды *Mycetophagus piceus* (4.42%), *M. multipunctatus* (1.03%) и чернотелки *Diaperis boleti* (36.92%), проникающие в плодовые тела для откладки яиц. Этим видам могут сопутствовать щитовидки *Peltis grossa* (7.02%), выедающие на стадии имаго гименофор грибов, а также тенелюбы *Melandrya dubia* (2.71%) и чернотелки *Upis ceramboides* (1.65%), проходящие дополнительное питание на грибах.

3 стадия существования плодовых тел характеризуется преобладанием как личинок, так и имаго чернотелок *D. boleti* (35.94%) и грибовиков *D. bipustulata* (31.89%). Обычно не заселенные *D. boleti* базидиомы активно поедают трутовиковые жуки *C. jacquemarti*, *D. laricinus*, *E. cornutum* и *Rh. strandi* (16.24%), а также щитовидки *Th. oblongus* (10.15%). Эти виды формируют комплекс основных деструкторов грибов, доводя их плодовые тела практически до полного разрушения (остаются неповрежденными лишь фрагменты корковой части). Иногда единично встречаются имаго трутовиковых жуков *S. nitidus*.

На 4 стадии плодовые тела утрачивают все структурные свойства. В их сухих фрагментах чаще других встречаются личинки и имаго грибовиков *D. bipustulata* (62.50%); реже, в фазе имаго, трутовиковые жуки *C. boleti*, *C. jacquemarti*, *O. glabriculus* и *Rh. strandi* (общая встречаемость (22.50%), а также грибоеды *M. piceus* (3.75%). В увлажненных, заплесневелых остатках базидиом на стволах деревьев иногда поселяются стафилины *A. gagatina* (3.75%) и блестянки *E. variegata* (3.75%), а насыщенные влагой фрагменты плодовых тел, соприкасающиеся с подстилкой или упавшие на нее, могут поедаться навозником *Anoplotrupes stercorosus* (3.75%).

Таким образом, на всех стадиях микросукцессии присутствуют жуки-грибоеды (Mycetophagidae), но видовой состав их не постоянен, а на первой стадии они встречаются только на стадии имаго. На спороносящих грибах им сопутствуют специализированные открытоживущие мицетофаги и некоторые эвритопные, главным образом ксилофильные, виды. Основной комплекс разрушителей формируется после отмирания базидиом, когда грибы активно заселяются жуками семейств Tenebrionidae (*D. boleti*), Erotylidae (*D. bipustulata*), Trogossitidae (*Th. oblongus*), а также некоторыми Ciidae (в основном, *Rh. strandi*), проходящими весь жизненный цикл в толще плодовых тел. На этапе утилизации заплесневелых плодовых тел появляются некоторые характерные для первой стадии Staphylinidae (*A. gagatina*) и Nitidulidae (*E. variegata*).

Микросукцессии группировок жуков в (на) грибах *Fomitopsis pinicola*

На молодых, растущих плодовых телах (1 стадия) жуки редки и встречаются на стадии имаго. В это время на некоторых грибах может быть высока лишь численность стафилинов *Gyrophæna boleti*.

В период спороношения грибов (конец 1 стадии) число и встречаемость их обитателей резко возрастает. Доминируют отдельные стафилины рода *Scaphisoma* Leach, 1815 (28.15%), *G. boleti* (18.52%), несколько реже встречаются *Sepedophilus bipustulatus* (14.07%) и *L. lunulatus* (5.93%). Бывают многочисленными грибоеды *L. connexus* (11.85%) и блестянки *E. variegata* (5.93%). Обильно спороносящие грибы иногда посещают гладкотелы рода *Cerylon* Latreille, 1802 (3.70%), блестянки *C. ater* (1.48%), *Gl. hortensis* (1.48%), *Gl. quadripunctatus* (1.48%) и монотомиды *Rhizophagus bipustulatus* (1.48%), вероятно, питающиеся спорами на поверхности плодовых тел и других субстратах (Рис. 5).

Закончившие рост и прошедшие все спороношения плодовые тела отмирают, утрачивают характерный резкий запах и становятся более твердыми, деревянистыми по консистенции (2 стадия). Число видов их посетителей и обитателей увеличивается. На поверхности плодовых тел появляются точильщики *Dorcatoma dresdensis* (1.27%) и *D. lomnickii* (2.53%), щитовидки *Th. oblongus* (1.26%), грибовики *D. bipustulata* (10.13%), трутовиковые жуки *C. jacquemarti* (2.53%), *D. laricinus* (3.80%), *E. cornutum* (5.06%), *Octotemnus glabriculus* (1.48%), *Rh. strandi* (1.48%) и чернотелки *D. boleti* (24.05%), проникающие в плодовые тела для откладки яиц. Иногда встречаются имаго грибоедов *M. piceus* (2.53%). Им сопутствуют имаго жуков-щитовидок *Ostoma ferrugineum* (5.06%), *P. grossa* (24.05%), выедающие гименофор грибов, а также монотомиды *Rh. bipustulatus* (1.48%), больше известные как обитатели бурых гнилей древесины.

На 3 стадии существования плодовых тел преобладают как личинки, так и имаго грибовиков *D. bipustulata* (40.87%), трутовиковых жуков *C. jacquemarti* (8.65%), *D. laricinus* (2.88%), *E. cornutum* (3.85%), *O. glabriculus* (2.88%), *Rh. strandi* (2.88%) и чернотелок *D. boleti* (24.04%), играющих основную роль в деструкции грибов вплоть до полного их разрушения. В сухих базидиомах развиваются также точильщики рода *Dorcatoma* (4.86%), реже – щитовидки *Th. oblongus* (0.96%), грибоеды *L. connexus* (1.92%) и *M. piceus* (0.96%).

Плодовые тела на 4 стадии сильно разрушены, но обычно еще удерживаются на древесном субстрате. В них могут встречаться грибовики *D. bipustulata* (16.13%), трутовиковые жуки *C. jacquemarti* (19.35%), *D. laricinus* (3.22%), *E. cornutum* (6.45%), *O. glabriculus* (6.45%), грибоеды *M. piceus* (6.45%) и чернотелки *D. boleti* (22.58%). В увлажненных остатках базидиом на стволах деревьев поселяются стафилины *Megarthus hemipterus* (6.45%) и блестянки *E. variegata* (12.90%). Эти виды жуков (особенно *E. variegata*) иногда встречаются и на мертвых, старых, увлажненных, заплесневелых, но никем не разрушенных плодовых телах не только видов рода *Fomitopsis*, но и других ксилотрофных грибов.

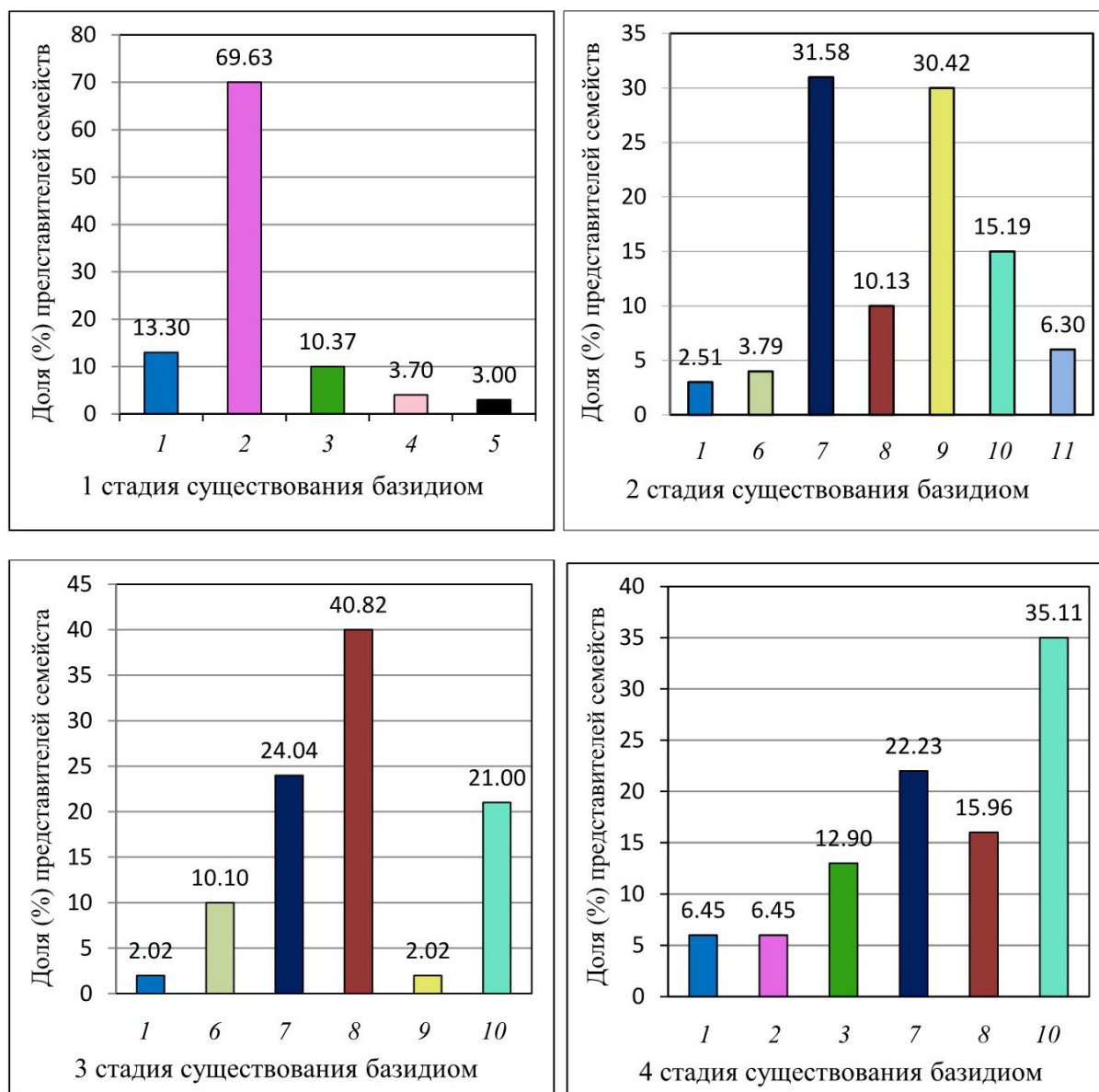


Рис. 5. Микросукцессия основных семейств жуков в энтомокомплексе грибов *Fomitopsis pinicola*: 1 – Mycetophagidae, 2 – Staphylinidae, 3 – Nitidulidae, 4 – Cerylonidae, 5 – Colydiidae, Monotomidae, 6 – Anobiidae, 7 – Tenebrionidae, 8 – Erotylidae, 9 – Trogossitidae, 10 – Ciidae, 11 – Melandryidae.

Таким образом, комплексы обитателей живых и мертвых базидиом существенно различаются, хотя отдельные представители семейства Mycetophagidae (*L. connexus*) присутствуют на всех стадиях микросукцессии. Как и в грибах *F. betulina*, в мертвых базидиомах *F. pinicola* развиваются *D. bipustulata* (Erotylidae), *D. boleti* (Tenebrionidae) и близкий по составу комплекс Ciidae. Принципиальное отличие обусловлено участием в разрушении плодовых тел *D. dresdensis*, *D. lomnickii* (Anobiidae) и существенно меньшей ролью в этом процессе *Th. oblongus* (Trogossitidae). В старых, заплесневелых грибах также встречаются отдельные виды Staphylinidae (*M. hemipterus*) и Nitidulidae (*E. variegata*).

Что касается грибов *Fomitopsis rosea* и *F. cajanderi*, то основной комплекс их обитателей формируется в уже отмерших плодовых телах. В них проходит весь жизненный цикл трутовиковых жуков *C. jacquemarti*, *D. laricinus* и *E. cornutum* (последние два вида преобладают). На гименофоре живых базидиом могут иногда встречаться блестянки *E. variegata* и щитовидки *Ostoma ferrugineum*, а на *F. cajanderi* – стафилин *G. boleti*.

Особенности пищевых связей жесткокрылых и структура мицетофильного сообщества грибов рода *Fomitopsis* на Южном Урале

За исключением *Tachyta nana* (Carabidae), пищевые отношения с грибами рода *Fomitopsis* (плодовыми телами, спорами или мицелием) в той или иной форме (кратковременные трофические контакты или более устойчивые, постоянные пищевые связи) обнаруживают все связанные с ними виды жуков, но развиваются в (на) этих грибах лишь 25 видов из 8 семейств (Staphylinidae, Anobiidae, Trogossitidae, Erotylidae, Nitidulidae, Ciidae, Mycetophagidae, Tenebrionidae). Большинство из них – специализированные мицетобионты, облигатные мицетофаги, предпочитающие развиваться в плодовых телах грибов, а некоторые – также в плазмодиях миксомицетов. Ниже на основе собственных и литературных данных рассматривается их эколого-трофическая специализация.

Жесткокрылые, развивающиеся в (на) плодовых телах грибов рода *Fomitopsis*

В этой группе 25 видов из 8 семейств. Необходимо заметить, что некоторые жуки, входящие в данную группу, могут заселять и другие субстраты, освоенные различными грибами. Таким образом, они, будучи мицетофагами, не всегда являются *облигатными карпофорофагами*. Более подробную характеристику пищевых отношений с использованием коэффициентов предпочтения (K_p) мы здесь даем именно для потребителей плодовых тел.

Семейство Staphylinidae Latreille, 1802

Atheta crassicornis – западно-центрально-палеарктический, преимущественно лесной, мицетофильный вид (Никитский, 2016). Заселяет не только самые разнообразные древесные грибы (Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004), в том числе иногда *F. betulina*, но и различные субстраты, подверженные грибному разложению (Никитский, 2016).

A. gagatina – евро-кавказско-западно-центральноазиатский вид-мицетофаг (Никитский, 2016). На Южном Урале иногда развивается на гименофоре *F. betulina*. Заселяет самые разнообразные грибы, как напочвенные, так и древесные, встречается также в разлагающихся растительных и животных остатках (Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004).

Bolitochara obliqua – евро-кавказско-переднеазиатский лесной мицетофильный вид (Никитский, 2016). На грибах *F. betulina* и *F. pinicola* редок, встречается на некоторых напочвенных (род *Amanita* Pers.), ксилофильных грибах (*Cerioporus squamosus* (Huds.) Quel., *Daedalea quercina* (L.) Fr., *F. fomentarius*, *Phellinus igniarius* (L.) Quel., *Pl. pulmonarius*) и миксомицетах *Lycogala epidendrum* (L.) Fr. (Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004). Нередко развивается под корой мертвых деревьев (Никитский и др., 1996; Никитский, 2016).

Dinaraea aequata – трансевразийский лесной вид (Никитский, 2016). Очень редко заселяет грибы *F. pinicola*. Обитает в основном под корой деревьев и во многих древесных грибах: *Armillaria mellea* (Vahl.) P. Kumm., *B. adusta*, *C. unicolor*, *Cerioporus purpurea* (Fr.) Donk, *C. squamosus*, видах рода *Daedaleopsis* J. Schröt., *Datronia mollis* (Sommerf.) Donk, *Exidia glandulosa* (Bull.) Fr., *F. fomentarius*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, *Hymenochaete rubiginosa* (Dicks.) Lev., *L. betulinus*, *Megacollybia platyphylla* (Pers.) Kotl. et Pouz., *Phaeolepiota aurea* (Matt.) Maire, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., *Polyporus tuberaster* (Jacquin ex Persoon) Fries., *Postia lateritia* Renvall, *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *T. ochracea* (Pers.) Gilb. et Ryvarden, *Coriolopsis trogii* (Berk.) Domański, *Trichaptum biforme* (Fr.) Kunn., *Tyromyces chioneus* (Fr.) P. Karst., *T. lacteus* (Fr.) Murr., *Xanthoporia radiata* (Sowerby) Tura, Zmitr., Wasser, Raats & Nevo (Никитский, 2016; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004; Schigel, 2009; Schigel et al., 2004).

Gyrophana boleti – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-дальневосточный лесной вид-мицетофаг (Никитский, 1996). Жуки бывают очень многочисленны на живых плодовых телах *F. pinicola* (Рис. 6). В других регионах встречается на грибах *F. fomentarius*, видах родов *Polyporus* (P. Micheli ex Adans.), *Trametes* Fr. (Никитский и др., 1996; Никитский, 2016; Nikitsky and Schigel, 2004), а также на *Schizophyllum commune* (Fr.) Fr. (Егоров и др., 2009b).

Scaphisoma agaricinum – евро-кавказско-сибирско-дальневосточный вид (Никитский, 2016). Этот лесной вид известен как специализированный мицетофаг, связанный в своем основном и дополнительном питании с очень многими ксилофильными, реже напочвенными грибами (Власов и Никитский, 2017; Компанцев, 1984; Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Щигель, 2002; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004; Schigel, 2009). На *F. betulina* и *F. pinicola* встречается нечасто; развивается обычно на *F. fomentarius* и *G. applanatum*, очень редко – на *Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson & Niemela (Рис. 6) и единично на *Lentinus cyathiformis* (Schuff.).

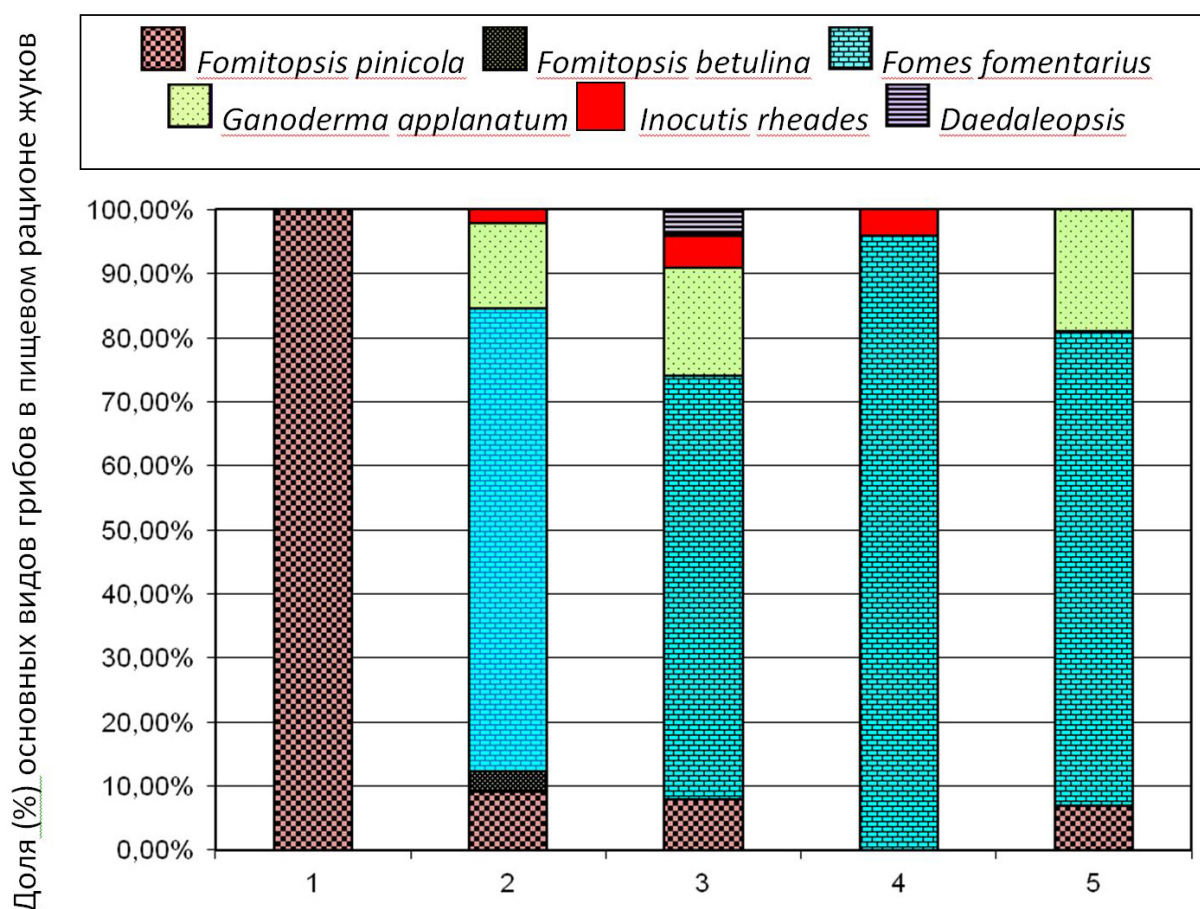


Рис. 6. Пищевые предпочтения ($K_n \times 100$) жуков семейства Staphylinidae – основных обитателей грибов рода *Fomitopsis*: 1 – *Gyrophæna boleti*, 2 – *Scaphisoma agaricinum*, 3 – *S. inopinatum*, 4 – *S. subalpinum*, 5 – *Sepedophilus bipustulatus*.

Fr.) Bres. (Красуцкий, 2005, 2020, 2022a). Питается, как и другие представители рода *Scaphisoma* Leach., спорами и, возможно, элементами гимения.

S. inopinatum – евро-сибирско-дальневосточный вид (Никитский, 2016). Лесной вид-мицетофаг, отмеченный на многих ксилофильных грибах (Власов и Никитский, 2017; Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Щигель, 2002; Nikitsky and Schigel, 2004; Schigel, 2006, 2009; Schigel et al., 2004). Развивается на *F. pinicola*, но чаще на *F. fomentarius*, *G. applanatum*, иногда на грибах *I. rheades* и видах рода *Daedaleopsis* (Рис.6).

S. subalpinum – трансевразийский лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2016). На территории Южного Урала на грибах *F. pinicola* очень редок; развивается обычно на *F. fomentarius* и *I. rheades*. Может встречаться не только на многих ксилофильных грибах (Власов и Никитский, 2017; Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Щигель, 2002; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004; Schigel, 2006, 2009; Schigel et al., 2004), но и под пораженной грибами корой или на древесине (Никитский, 2016).

Sepedophilus bipustulatus – трансевразийский лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2016). Предпочитает спороносящие грибы, главным образом такие виды, как *F. fomentarius*, *G. applanatum* и *F. pinicola* (Рис. 6). Отмечался также на грибах *A. mellea* (Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Benick, 1952).

Семейство Anobiidae Kirby, 1837

Dorcatoma dresdensis – евро-кавказско-сибирско-дальневосточный лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2016). На Южном Урале заселяет в основном *F. fomentarius*, *F. pinicola*, *G. applanatum* (Рис. 7). Развивается и в других древесных грибах на лиственных породах: *C. squamosus*, *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouz., видах рода *Inonotus* (P. Karst.), *Phellinus lindellii* Niemela,

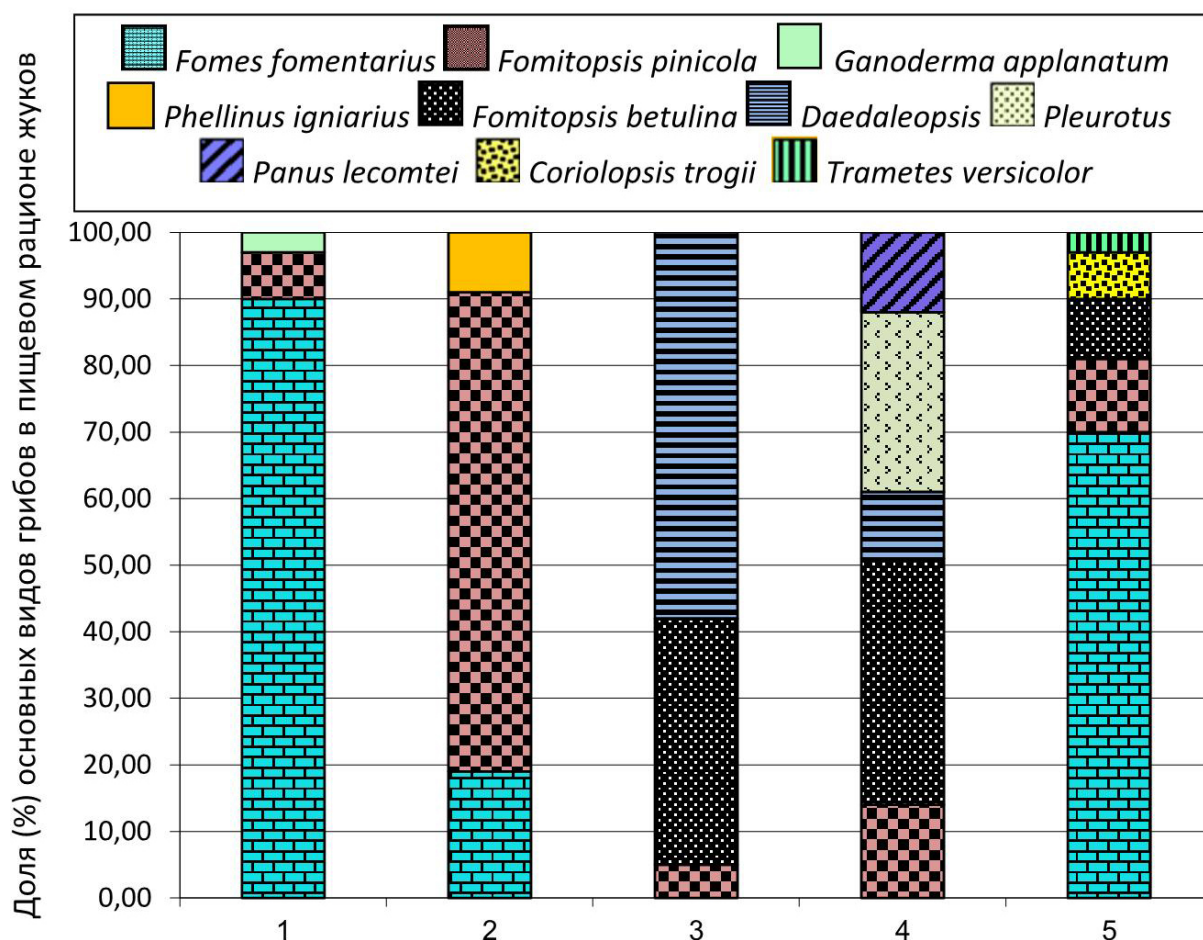


Рис. 7. Пищевые предпочтения ($K_n \times 100$) жуков семейств Anobiidae, Trogossitidae, Erotylidae, Nitidulidae – основных обитателей грибов рода *Fomitopsis*: 1 – *Dorcatoma dresdensis*, 2 – *D. lomnickii*, 3 – *Thymalus oblongus*, 4 – *Dacne bipustulata*, 5 – *Epuraea variegata*.

Ph. populicola Niemela, *X. radiata* (Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Щигель, 2002; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004; Schigel, 2006, 2009; Schigel et al., 2004).

D. lomnickii – северо-восточно-евро-сибирско-дальневосточный лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2016). Развивается в грибах *F. pinicola*, реже – *F. fomentarius* и *Ph. igniarius* (Рис. 7), а на территории европейской части России также в *G. applanatum* (Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Щигель, 2002; Nikitsky and Schigel, 2004).

Семейство Trogossitidae Latreille, 1802

Thymalus oblongus – северо-восточно-евро-сибирско-дальневосточный лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Предпочитает для своего развития грибы *F. betulina* и виды рода *Daedaleopsis*, реже – *F. pinicola* (Рис. 7). Встречается на других древесных грибах – *B. adusta*, *C. unicolor*, *Daedalea quercina* (L.) Pers., *F. fomentarius*, *Hapalopilus rutilans* (Pers.) Murr., *Hymenochaetopsis tabacina* (Sow-erby) S.H. He & Jiao Yang, *Panellus stipticus* (Bull.) P. Karst., грибах рода *Pleurotus*, *T. biforme*, грибах рода *Trametes* (Красуцкий, 2005; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Щигель, 2002; Nikitsky and Schigel, 2004). Характеризуя пищевые связи этого жука, следует отметить, что его личинки могут успешно развиваться в гнилой древесине лиственных пород деревьев за счет мицелия различных ксилотрофных грибов. Вероятно, на примере этого вида мы наблюдаем фрагмент процесса адап-тациогенеза: переход из обитания в древесине к обитанию в базидиомах грибов.

Семейство Erotylidae Latreille, 1802

Dacne bipustulata – евро-кавказско-сибирско-дальневосточный лесной вид-мицетофаг (Никит-ский, 2019). Обладает широкой полифагией и заселяет многие древесные грибы, среди которых преобладают *F. betulina*, виды рода *Pleurotus*, *F. pinicola*, *Panus lecomtei* (Fr.) Corner и грибы рода

Daedaleopsis (Рис. 7). В других регионах этот вид найден на *B. adusta*, *C. squamosus*, на грибах родов *Inonotus*, *Lentinus* (Fr.), *Trametes*, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murr., *Spongipellis litschaueri* Lohwag, *T. biforme* (Компанцев, 1982; Красуцкий, 2005; Никитский, 2019; Никитский и Компанцев, 1995; Халидов, 1984; Цинкевич, 2004; Jablokov-Khnzorian, 1975; Nikitsky and Schigel, 2004).

D. notata – трансевразийский, преимущественно лесной вид-мицетофаг. На Южном Урале заселяет *F. betulina*, иногда виды рода *Pleurotus*. На Дальнем Востоке может развиваться в *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil., *Pleurotus citrinopileatus* Sing, *Pl. ostreatus*, *Pl. pulmonarius*, встречается также на *Ischnoderma benzoinum* (Wahlenb.) P. Karst. и грибах рода *Trametes* (Зайцев и Компанцев, 1987; Никитский и Компанцев, 1995), а в Западной Сибири – на *F. fomentarius* (Красуцкий, 2005).

Семейство Nitidulidae Latreille, 1802

Epuraea variegata – евро-кавказско-сибирский лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Связан со многими древесными грибами, но развивается обычно на *F. fomentarius*, *F. pinicola*, *F. betulina*, *C. trogii*, *T. versicolor* (Рис. 7), а в других регионах также на *Antrodia serialis* (Fr.) Donk и *L. sulphureus* (Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Nikitsky and Schigel, 2004). Нередко развивается на забродившем соке лиственных деревьев за счет грибов родов *Saccharomyces* (Meyen) и *Endomyces* Reess (Никитский, 2019; Никитский и Татаринова, 2003; Никитский и др., 1996; Alexander, 2002).

Семейство Ciidae Leach, 1819

Cis jacquemarti – трансевразийский лесной вид (Никитский, 2019). Типичный обитатель деструктивных базидиальных грибов с широким кругом пищевых объектов. На Южном Урале развивается в грибах *F. fomentarius*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, грибах рода *Daedaleopsis*, иногда – *L. betulinus* и видах рода *Trametes* (Рис. 8). На территории европейской части России также заселяет *B. adusta*, *Cerioporus varius* (Pers.) Zmitr. & Kovalenko, *Phellinus igniarius* (L.) Quel., *Ph. tremulae* (Bond.) Bond. et Boris., *S. hirsutum*, *T. biforme*, *X. radiata* (Власов и Никитский, 2015; Егоров и др., 2009а; Компанцев, 1984; Красуцкий, 2005, 2006; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Nikitsky and Schigel, 2004), а в Западной Сибири – *Schizophyllum commune* Fr. (Красуцкий, 2005). В Европе связан и с такими грибами, как *Amylocystis lapponica* (Romell) Bond. et Sing., *A. pallescens*, *C. borealis*, *Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson et Niemela, *I. benzoinum*, *Porodaedalea pini* (Brot.) Murrill (Никитский, 2019; Benick, 1952; Komonen, 2005; Schigel, 2006, 2009).

Dolichocis laricinus – голарктический лесной вид (Никитский, 2019). Развивается в грибах рода *Fomitopsis* (*F. betulina*, *F. pinicola*, *F. rosea*, *F. cajanderi*), а также иногда в *C. trogii* (Рис. 8). Кроме того, отмечено развитие личинок в грибах *Antrodia pulvinascens* (Pilát) Niemela, *A. serialis*, *Anthoporia albobrunnea* Karasiński & Niemelä, *Amyloporia sinuosa* (Fr.) Rajchenb., Gorjón & Pildain, *A. lapponica*, *B. adusta*, *Cerioporus leptoccephalus* (Jacq.) Zmitr., *C. borealis*, *F. fomentarius*, *Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Bourdot et Galzin, *Haploporus odoratus* (Sommerf.: Fr.) Bond. et Sing., *I. obliquus*, *L. sulphureus*, *Leptoporus mollis* (Pers.) Qué., *P. pini*, *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk, отдельных видах рода *Trametes* (Никитский, 2019; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004).

Ennearthron cornutum – трансевразийский лесной вид (Никитский, 2019). Заселяет самые разнообразные ксилофильные грибы. На Южном Урале развивается в плодовых телах *F. betulina*, *F. pinicola*, *F. rosea*, *F. cajanderi*, в грибах рода *Daedaleopsis*, иногда *Ph. igniarius* и *T. biforme* (Рис. 8). В других регионах (Московская, Костромская, Ярославская области, Крым, республика Беларусь) помимо названных видов заселяет *A. sinuosa*, *A. serialis*, *B. adusta*, *C. squamosus*, *C. borealis*, *D. mollis*, *F. fomentarius*, *F. robusta*, *Fuscoporia ferruginosa* (Schrad.) Murrill, *G. applanatum*, *Chondrostereum purpureum* (Fr.) Pouz., *C. trogii*, *Gl. sepiarium*, *H. rutilans*, *H. rubiginosa*, *H. tabacina*, *I. hispidus*, *I. obliquus*, *I. rheades*, *L. sulphureus*, *Ph. schweinitzii*, *Phellinus alni* (Bond.) Parmasto, *Ph. tremulae*, *P. fulgens*, *T. gibbosa*, *S. commune*, *X. radiata* (Власов и Никитский, 2015; Компанцев, 1984; Никитский, 2019; Цинкевич, 2004; Щигель, 2002). Известен из грибов *A. lapponica*, *A. albobrunnea*, *Coriopsis gallica* (Fr.) Ryv., *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., *Fuscoporia torulosa* (Pers.) T. Wagner & M. Fisch, *Haploporus odoratus* (Sommerf.: Fr.) Bond. et Sing., *Hypsizygus ulmarius* (Bull.) Redhead, *Perenniporia fraxinea* (Bull.) Ryv., *Phellinus lindellii* Niemelä, *Phellinus viticola* (Schwein. in Fr.) Donk, *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, *Phellinus pomaceus* (Pers.) Maire, *P. pini*, *Postia balsamea* (Peck) Jülich, *S. odora* (Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Щигель, 2002; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004).

Octothemnus glabriculus – голарктический лесной вид (Никитский, 2019). Очень часто развивается в плодовых телах грибов рода *Trametes* и некоторых других представителей семейства

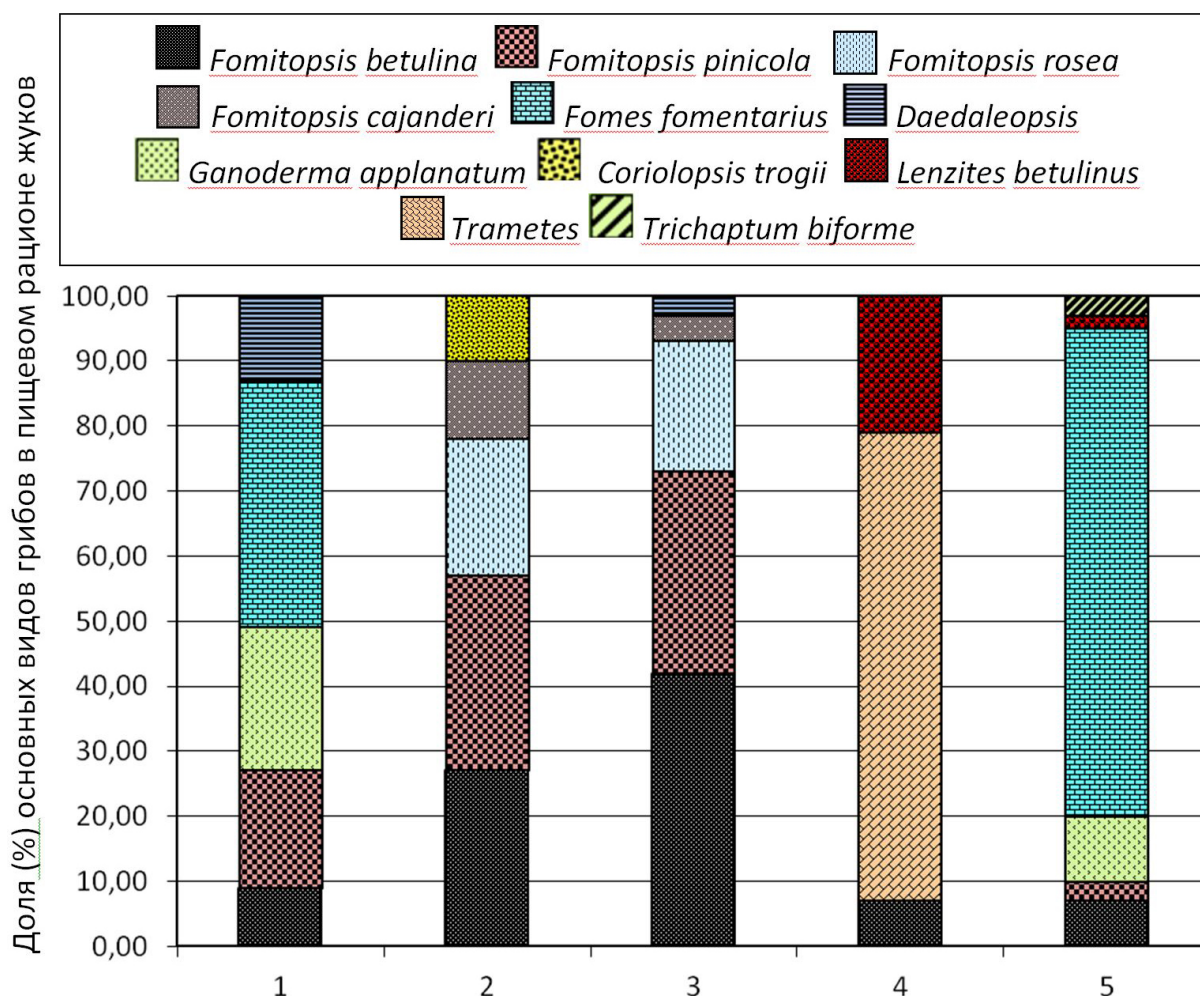


Рис. 8. Пищевые предпочтения ($K_n \times 100$) жуков семейства Ciidae – основных обитателей грибов рода *Fomitopsis*: 1 – *Cis jacquemarti*, 2 – *Dolichocis laricinus*, 3 – *Ennearthron cornutum*, 4 – *Octothemnus glabriculus*, 5 – *Rhopalodontus strandi*.

Polyporaceae, особенно *L. betulinus* (L.) Fr. (Рис. 8). Иногда заселяет базидиомы *F. pinicola*, значительно реже – *F. betulina*, а также (в Западной Сибири) – грибы рода *Daedaleopsis*, *G. applanatum*, *B. adusta* и *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Fr. (Красуцкий, 2005). На территории европейской части России может развиваться в *C. trogii* (Власов и Никитский, 2015; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Nikitsky and Schigel, 2004). Также был отмечен в грибах *Antrodia juniperina* (Murrill) Niemelä & Ryv., *A. serialis*, *Antrodiella pallescens* (Pil.) Niemelä & Miettinen, *C. unicolor*, *Ceriporiopsis resinascens* (Romell) Domański, *D. quercina*, *Ph. viticola*, *S. commune*, *T. laricinum* (Красуцкий, 2005; Цинкевич, 2004; Щигель, 2002; Benick, 1952; Schigel, 2009).

Rhopalodontus strandi – северо-восточно-евро-сибирско-дальневосточный лесной вид (Никитский, 2019). Развивается чаще в грибах *F. fomentarius*, реже – *G. applanatum*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *L. betulinus*, *T. biforme* (Рис. 8); на территории европейской части России заселяет также *L. sulphureus*, *I. rheades*, грибы рода *Trametes* (Власов, 2023; Власов и Никитский, 2015; Компанцев, 1984; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Nikitsky and Schigel, 2004), а в Западной Сибири кроме них – грибы рода *Daedaleopsis* и *Trichaptum fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryv. (Красуцкий, 2005).

Sulcacis nitidus – евро-кавказско-сибирско-дальневосточный лесной вид (Никитский, 2019). Массовый вид, развивающийся в различных древесных грибах, но очень редкий в энтомокомплексе грибов рода *Fomitopsis* (отмечен только в *F. betulina*). Заселяет все виды рода *Trametes*, а кроме них – *L. betulinus*, грибы рода *Daedaleopsis*, иногда *B. adusta*, *C. unicolor*, *C. trogii*, *Pycnoporus cinabarinus* (Jacq.) P. Karst., *T. biforme*. На территории европейской части России проходит развитие

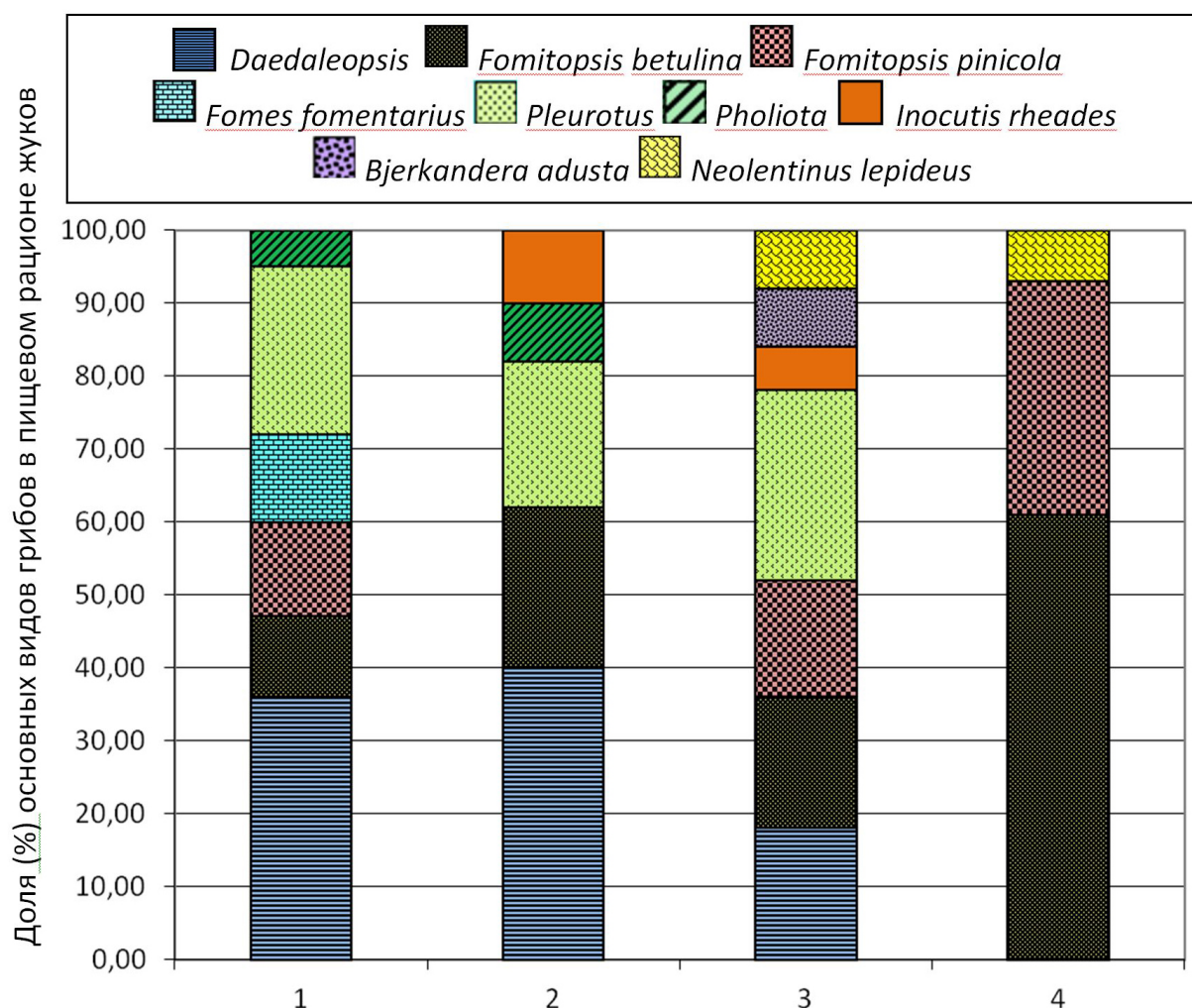


Рис. 9. Пищевые предпочтения ($K_n \times 100$) жуков семейств Mycetophagidae и Tenebrionidae – основных обитателей грибов рода *Fomitopsis*: 1 – *Litargus connexus*, 2 – *Mycetophagus multipunctatus*, 3 – *M. piceus*, 4 – *Diaperis boleti*.

также в грибах *L. sulphureus*, *H. rutilans* (Власов, 2023; Власов и Никитский, 2015; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Nikitsky and Schigel, 2004). Отмечен в грибах *C. leptcephalus*, *D. quercina*, *Favolus pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) Sotome & T. Hatt., *F. fomentarius*, *G. applanatum*, *Phellinopsis conchata* (Pers.) Y.C. Dai. (Никитский, 2019; Benick, 1952; Komonen, 2005; Schigel, 2006, 2009).

Семейство Mycetophagidae Leach, 1815

Litargus connexus – транспалеарктический, преимущественно лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Предпочитает для своего развития грибы рода *Daedaleopsis*, реже *F. betulina*, *F. pinicola* и *F. fomentarius*. Иногда развивается в грибах родов *Pleurotus* и *Pholiota* (Рис. 9). По данным Никитского (1993, 2019), тесно связан в своем развитии также с грибами-аскомицетами *Daldinia concentrica* (Bolton) Cesati & de Notaris, *Nummularia bulliardi* Tul. & C. Tul., грибами родов *Diatrype* (Fr.) и *Hypoxylon* Bull.

Mycetophagus multipunctatus – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-переднеазиатский лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Чаше встречается в грибах рода *Daedaleopsis*, несколько реже – в грибах рода *Pleurotus* (Рис. 9). В период спороношения посещает базидиомы *F. betulina*, но развивается в отмирающих плодовых телах. Иногда заселяет *I. rheades* и грибы рода *Pholiota*. В других регионах России в своем развитии также связан с *C. squamosus*, *C. borealis*, *Hericium coralloides* (Scop.), *L. sulphureus*, *Ph. adiposa*, *X. radiata* и некоторыми другими грибами (Власов, 2023; Никитский, 1993, 2019; Цинкевич, 2004; Щигель, 2002; Nikitsky and Schigel, 2004).

Mycetophagus piceus – западно-центрально-палеарктический лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Чаще развивается в грибах рода *Pleurotus*, реже – рода *Daedaleopsis*, *F. betulina*, *F. pinicola*, иногда *B. adusta*, *N. lepideus* и *I. rheades* (Рис. 9). В других регионах может развиваться в *C. squamosus*, грибах рода *Inonotus*, *L. sulphureus*, *L. cyathiformis*, *Lentinus tigrinus* (Bull.) Fr., *Panus neostrigosus* Drechsler-Santos & Wartchow, *P. fulgens*, *P. squamosus*, *X. radiata* (Красуцкий, 2005; Никитский, 1993, 2019; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Nikitsky and Schigel, 2004). Имаго жуков встречаются на самых различных древесных грибах, например, *A. mellea*, *C. trogii*, *D. quercina*, *F. hepatica*, *G. applanatum*, *H. rutilans*, *Hypholoma fasciculare* (Huds.) P. Kumm., *Phlebia tremellosa* (Schrad.) Nacasone et Burds., *Polyporus brumalis* (Pers.) Fr., *T. biforme*, *Volvariella bombycina* (Schaeff.) Sing. (Красуцкий, 2005; Никитский, 1993, 2019; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004).

Семейство Tenebrionidae Latreille, 1802

Diaperis boleti – транспалеарктический лесной вид (Никитский, 2019). Облигатный мицетофаг. Развивается в грибах *F. betulina*, *F. pinicola*, *Neolentinus lepideus* (Fr.) Redhead et Ginss. (Рис. 9), а в Европе и на территории европейской части России также в *C. squamosus*, *C. borealis*, *F. hepatica*, *L. sulphureus* и *Ph. schweinitzii* (Власов, 2023; Компанцев, 1984; Компанцева, 1987; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004). На стадии имаго отмечен на других грибах – древесных (грибы рода *Daedaleopsis*, *F. fomentarius*, *G. lucidum*, *I. rheades*, *N. cyathiformis*, *T. versicolor*) (Красуцкий, 2005; Никитский, 2019; Цинкевич, 2004; Benick, 1952) и напочвенных (*Boletus edulis* Bull., *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray) (Халидов, 1984).

Жесткокрылые, проходящие дополнительное питание на плодовых телах грибов рода *Fomitopsis*

В составе данной группировки насчитывается 10 видов из 7 семейств. Это жесткокрылые, обнаруженные на базидиомах грибов рода *Fomitopsis* только на стадии имаго. Они либо развиваются в других грибах (облигатные мицетофаги), либо иногда используют грибы как дополнительный пищевой ресурс (факультативные мицетофаги).

Семейство Staphylinidae Latreille, 1802

Lordithon lunulatus – евро-кавказско-сибирский вид, в основном, очевидно, мицетофаг (Никитский, 2016). Связан со многими напочвенными (из родов *Agaricus* L., *Amanita*, *Boletus* L., *Clitocybe* (Fr.) Staude, *Collybia* (Fr.) Staude, *Coprinellus* (P. Karst.), *Lactarius* (Pers.), *Leccinum* Gray, *Macrolepota* (Scop.: Fr.) Sing., *Paxillus* Fr., *Pheolepiota* Maire ex Konrad & Maubl., *Russula* Pers., *Suillus* Gray) и древесными (*Armillaria* (Fr.) Staude, *Cerioporus* P. Micheli ex Adans, *F. fomentarius*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, *Hypholoma fasciculare* (Huds.) P. Kumm., *Inonotus* P. Karst., *Kuechneromyces mutabilis* (Schaeff.) Sing. & A.H. Sm., *L. sulphureus*, *Meripilus giganteus* P. Karst., *Neolentinus* Redhead & Ginns, *Oxyporus* (Bourdot & Galzin) Donk, *Pholiota* (Fr.) P. Kumm., *Pleurotus*, *Pluteus* Fr., *Postia* Fr.) грибами (Красуцкий, 2005, 2022; Никитский и др., 1996; Халидов, 1984; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004; Schigel, 2009).

Семейство Geotrupidae Latreille, 1802

Anoplotrupes stercorosus – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-переднеазиатский вид (Никитский, 2016). Хорошо известен как лесной вид-копрофаг. Имаго могут встречаться на старых, гнилых грибах – как напочвенных (*Boletus*, *Lactarius*, *Marasmius* Fr., *Paxillus*, *Phallus impudicus* L., *Russula*, *Suillus*, *Tricholoma* (Fr.) Staude), так и древесных (*A. mellea*, *C. squamosus*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *H. fasciculare*, *I. obliquus*, *L. sulphureus*) (Красуцкий, 2005; Никитский, 2016; Халидов, 1984; Benick, 1952). Таким образом, вид может быть охарактеризован как факультативный мицетофаг или даже миксофаг, поскольку копрофагия подразумевает питание не только пометом растительноядных животных, но и самими копрофильными грибами.

Семейство Scirtidae Fleming, 1821

Cyphon pubescens – голарктический гигрофильный вид (Никитский, 2016). На грибах *F. betulina* иногда встречается в период спороношения. В других регионах был отмечен также на мертвых, заплесневелых базидиомах грибов рода *Daedaleopsis* и спороносящих *F. fomentarius* (Красуцкий, 2005, 2007а, б). Вероятно, сапрофаг и факультативный мицетофаг.

Семейство Nitidulidae Latreille, 1802

Cyllodes ater – трансевразийский лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Его основными пищевыми объектами являются грибы рода *Pleurotus* (Зайцев и Компанцев, 1987; Компанцев, 1984; Красуцкий, 1996, 2005, 2022; Никитский и др., 1996; Nikitsky and Schigel, 2004), но имаго нередко могут проходить дополнительное питание на самых разных грибах, особенно споро-

носящих: *A. mellea*, *Daedaleopsis* sp., *D. mollis*, *F. fomentarius*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, *L. sulphureus*, *N. lepideus*, *Ph. igniarius*, *Pholiota aurivella* (Batsch) P. Kumm., *Pluteus cervinus* (Schaeff.) P. Kumm., *Trametes* sp., *Tremella mesenterica* Retz., *T. biforme* (Красуцкий, 2005, 2007a, b, 2022a, b; Никитский и др., 1996, 2019; Nikitsky and Schigel, 2004).

Семейство Latridiidae Erichson, 1842

Corticarina similata – транспалеарктический эвритопный вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Заселяет различные субстраты растительного происхождения, освоенные грибами. Иногда может встречаться на спороносящих *F. betulina*, а также на *C. squamosus*, *Daedaleopsis* sp., *F. fomentarius*, *T. biforme* (Красуцкий, 1996, 2005; Никитский, 2019; Benick, 1952).

Stephostethus pandellei – евро-кавказско-сибирско-дальневосточный лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Посещает обычно спороносящие грибы *C. unicolor*, *Daedaleopsis* sp., *F. fomentarius*, *F. betulina*, *Ganoderma* sp., *Pleurotus* sp., *Trametes* sp. (Красуцкий, 1996, 2005; Никитский, 2019; Никитский и Татаринова, 2002). По литературным данным, связан в своем развитии с *Cladosporium macrocarpum* Preuss., а также с грибами из родов *Penicillium* Link и *Trichoderma* Pers., растущими на разных древесных породах (Никитский, 2019; Никитский и Татаринова, 2002; Никитский и др., 1996).

Семейство Ciidae Leach, 1819

Cis boleti – транспалеарктический лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Особенно предпочитает грибы рода *Trametes*. Довольно активно заселяет *B. adusta*, *C. unicolor*, *L. betulinus*, иногда грибы рода *Daedaleopsis* (Власов и Никитский, 2015; Компанцев, 1984; Красуцкий, 2005, 2021a, 2023a, b; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Nikitsky and Schigel, 2004). Встречается также на *A. serialis*, *C. squamosus*, *Favolus pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) Sotome & T. Hatt., *F. fomentarius*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, *Ph. conchatus*, *Ph. igniarius*, *S. commune*, *X. radiata* (Красуцкий, 2005; Никитский, 2019; Schigel, 2009).

C. comptus – транспалеарктический лесной вид-мицетофаг с широкой полифагией (Никитский, 2019). Активно заселяет грибы рода *Trametes*, *L. betulinus*, реже *B. adusta*, *C. unicolor*, *C. trogii*, *Daedaleopsis* sp., *Gloeoporus dichrous*, *T. biforme*. На стадии имаго посещает *F. fomentarius*, *F. betulina*, *H. rutilans*, *Pl. calyptratus*, *S. hirsutum*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum* (Красуцкий, 1996, 2005, 2021a, 2022a, b, 2023a, b). На территории европейской части России и Крыма развивается также в грибах *C. borealis*, *P. cinnabarinus*, *G. applanatum*, *S. hirsutum*, *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar, *Oxyporus obducens* (Pers.) Donk, *Schizopora flavipora* (Berk. et M.A. Curtis ex Cooke), *Phellinus ferruginosus* (Schrad.) Murr., *X. radiata* и посещает многие другие древесные грибы (Власов и Никитский, 2015; Компанцев, 1984; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Щигель, 2002; Nikitsky and Schigel, 2004).

Семейство Mycetophagidae Leach, 1815

Mycetophagus decempunctatus – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-переднеазиатский лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Несмотря на то, что в Западной Сибири этот грибоед успешно развивается в плодовых телах *F. betulina*, на Южном Урале его личинок в березовом трутовике мы пока не обнаружили. На территории европейской части России и Крыма предпочитает *C. squamosus*, *I. obliquus* и *L. sulphureus*, а дополнительное питание проходит на грибах *F. fomentarius*, *G. applanatum*, *I. rheades*, *X. radiata* (Никитский, 1993, 2019; Никитский и др., 1996; Щигель, 2002; Nikitsky and Schigel, 2004).

M. quadripustulatus – западно-центрально-палеарктический лесной вид-мицетофаг (Никитский, 2019). Вероятно, может развиваться в *F. betulina* вместе с *M. piceus*, поскольку имаго иногда обнаруживались в садках с плодовыми телами березового трутовика, но этот факт требует новых подтверждений. На Южном Урале особенно предпочитает грибы родов *Pleurotus*, *Daedaleopsis* и *Lentinus* Fr., развивается также в плодовых телах *N. lepideus*, *I. rheades* и *B. adusta* (Красуцкий, 2005). В других регионах проходит развитие в грибах *C. squamosus*, *Coprinellus micaceus* (Bull.: Fr.) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson, *I. obliquus*, *L. sulphureus*, *Ph. schweinitzii* (Никитский, 1993, 2019; Никитский и др., 1996; Халидов, 1984; Цинкевич, 2004). Имаго посещают многие грибы, например, *Agaricus bitorquis* (Quel.) Sacc., *Bjerkandera fumosa* (Pers.) P. Karst., *Cortinarius purpurascens* Fr., *D. confragosa*, *Flammulina velutipes* (Curtis) Sing., *F. fomentarius*, *H. fasciculare*, *H. ulmarius*, *Lepista personata* (Fr.) Cooke, *N. cyathiformis*, *Pholiota adiposa* (Batsch.) P. Kumm., *Ph. tremellosa*, *Psathyrella piluliformis* (Bull.) P.D. Orton, *T. biforme*, *V. bombycina* (Красуцкий, 2005; Никитский, 1993, 2019; Никитский и др., 1996; Темрешев, 2019; Цинкевич, 2004; Nikitsky and Schigel, 2004).

Жесткокрылые, развивающиеся под корой и в древесине в мицелиальном слое грибов рода *Fomitopsis*

Данная группа объединяет 13 видов из 10 семейств. Сюда относятся ксилофильные жесткокрылые, которые в своем питании связаны со многими деревообитающими грибами, в том числе грибами рода *Fomitopsis* (облигатные мицетофаги). Некоторые могут использовать в пищу древесину, разрушенную грибами (сапро-ксилофаги), насекомых, живущих (погибших) под корой и в древесине (хищники и некрофаги). Отдельные жесткокрылые являются миксофагами и совмещают различные типы питания, один из которых – мицетофагия.

Семейство Carabidae Latreille, 1802

Tachyta nana – голарктический лесной вид (Никитский, 2016). Иногда заселяет мицелиальный слой *F. betulina* и некоторых других грибов на лиственных деревьях – *D. confragosa*, *F. fomentarius*, *P. cinnabarinus*, *T. biforme*, а в Западной Сибири также *F. rosea*. Имаго встречаются в плодовых телах грибов рода *Pleurotus* (Красуцкий, 2005, 2022а). По данным Н.Б. Никитского (2016), развивается под корой лиственных и хвойных деревьев, заселенных другими ксилобионтами, и питается, вероятно, мелкими беспозвоночными, различными органическими остатками, а возможно, и подкорными грибами.

Семейство Staphylinidae Latreille, 1802

Megarthus hemipterus – евро-сибирско-дальневосточный лесной мицетофильный вид (Никитский, 2016). Иногда заселяет мицелиальный слой *F. pinicola*. На Южном Урале может развиваться в разлагающихся грибах *Pl. pulmonarius* (Красуцкий, 1996, 2005, 2022), а на территории европейской части России и в Средней Европе – в *Pl. ostreatus* (Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Benick, 1952). Имаго могут встречаться на некоторых других ксилофильных грибах: *C. squamosus*, *F. hepatica*, *I. obliquus*, *K. mutabilis*, *L. sulphureus* (Красуцкий, 2005; Никитский, 2016; Никитский и др., 1996; Benick, 1952; Nikitsky and Schigel, 2004). Вероятно, сапрофаг и мицетосапрофаг.

Семейство Trogossitidae Latreille, 1802

Peltis grossa – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-переднеазиатский лесной мицетофильный вид (Никитский, 2019). Развивается в бурых гнилях древесины, обычно в мицелиальном слое *F. betulina* и *F. pinicola*, иногда в белых гнилях березы и осины, вызываемых *F. fomentarius* (Красуцкий, 2005). Имаго нередко проходят дополнительное питание на плодовых телах *F. betulina*, *F. pinicola*, выгрызают гименофор грибов. По мнению Н.Б. Никитского (2016), личинки вероятнее сапро-ксило-мицетофаги, а имаго – мицетофаги.

Ostoma ferruginea – голарктический лесной вид (Никитский, 2019). На Южном Урале развивается в бурых гнилях ели, реже сосны, в мицелиальном слое *F. pinicola*, *F. rosea* и *F. cajanderi*, а также грибов рода *Gloeophyllum* P. Karst., *P. fulgens* и *T. laricinum* (Красуцкий, 1996а, б, 1997а, б, 2005; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996). Имаго могут проходить дополнительное питание на грибах рода *Lentinus*, *Pl. calyptratus*, *Postia guttulata* (Peck ex Sacc.) Jülich (Красуцкий, 2005). В других регионах России отмечен на *B. adusta*, *Postia tephroleuca* (Fr.) Jülich (Никитский, 2019; Щигель, 2002; Nikitsky and Schigel, 2004), а в Северной Европе – на *A. lapponica*, *A. albobrunnea*, *A. sinuosa*, *A. serialis*, *Inonotus leporinus* (Fr.) Gilb. & Ryv., *Rhodonía placenta* (Schigel, 2009). По мнению Н.Б. Никитского (2016), личинки вероятнее сапро-ксило-мицетофаги, а имаго – мицетофаги или сапро-мицетофаги.

Семейство Cerylonidae Billberg, 1820

Cerylon ferrugineum – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-дальневосточный лесной вид (Никитский, 2019). Иногда заселяет мицелиальный слой *F. pinicola* на березе, на стадии имаго дополнительно питается на многих грибах, вызывающих белую гниль лиственных: *C. unicolor*, *C. trogii*, *D. confragosa*, *F. fomentarius*, *G. applanatum*, *H. ulmarius*, *Pleurotus* sp., *Trametes* sp. (Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Красуцкий, 1996, 2005, 2021а, б, 2022а; Цинкевич, 2004; Nikitsky and Schigel, 2004). Личинки часто обитают в местах, где встречаются плазмодий миксо-мицетов *Physarum polycephalum* Schwein, *Trichia varia* (Pers.) Pers. и грибы-аскомицеты, а также ассоциированные с аскомицетами анаморфные грибы (Никитский, 2019; Никитский и др., 1996).

C. histeroides – евро-кавказско-сибирско-дальневосточный лесной вид (Никитский, 2019). Иногда заселяет мицелиальный слой *F. betulina*, *F. pinicola*, но чаще встречается в белой гнили лиственных деревьев, возникающей под влиянием таких ксилотрофных грибов, как *B. adusta*, *C. unicolor*, *F. fomentarius*, *G. applanatum*, *L. sulphureus*, *L. betulinus*, *T. biforme*, *V. bombycina*, гри-

бами родов *Daedaleopsis*, *Pleurotus*, *Trametes* (Красуцкий, 1996, 2005, 2022а, b; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Nikitsky and Schigel, 2004). В своем развитии связан с миксомицетами *Fuligo septica* (L.) F.H. Wigg., *Ph. polycephalum*, *T. varia*, а также с некоторыми аскомицетами и дейтеромицетами (Никитский и др., 1996, 2019; Nikitsky and Schigel, 2004).

Семейство Cucujidae Latreille, 1802

Cucujus haematodes – евро-кавказско-сибирско-дальневосточный лесной вид (Никитский, 2019). Иногда развивается в мицелиальном слое *F. betulina* и *T. ochracea*. На стадии имаго отмечен на грибах *C. squamosus*, *F. fomentarius*, *L. sulphureus*, *Ph. igniarius* (Красуцкий, 1996а, b, 2005, 2021а, b; Никитский и др., 1996, 2019; Цинкевич, 2004). По данным Никитского (2019), личинки питаются подгнившим лубом, покрытым слоем аскомицетов (например, *Ceratocystis* sp.) и ассоциированных с ними анаморфных грибов (*Aspergillus* sp., *Trichoderma* sp.); попутно могут поедать останки личинок разных подкорových насекомых.

Семейство Nitidulidae Latreille, 1802

Glischrochilus hortensis – трансевразийский лесной вид (Никитский, 2019). Может развиваться в мицелиальном слое *F. betulina*, *F. pinicola*, иногда *T. ochracea* под очень влажной корой исключительного лиственных деревьев, в основном березы, заселенной также грибами рода *Pleurotus*. Имаго могут использовать в пищу забродившие скопления спор этих и некоторых других грибов, особенно *F. fomentarius*. Отмечен также на грибах *Amanita muscaria* (L.) Hook, *A. mellea*, *C. squamosus*, *L. sulphureus*, *Ph. impudicus*, *Russula delica* Grey (Халидов, 1984; Цинкевич, 2004; Benick, 1952). В целом для вида, вероятно, характерны мицетофагия, сапрофагия и факультативное хищничество (Красуцкий, 2005, 2021а, b; Никитский, 2019; Никитский и др., 1996).

Gl. quadripunctatus – трансевразийский лесной вид (Никитский, 2019). Может развиваться в мицелиальном слое *F. betulina* и *F. pinicola* под отстающей, влажной корой лиственных деревьев, в основном березы, заселенной также грибами *Pl. calyptatus*. Взрослые жуки посещают спороносящие базидиомы названных грибов и спороносящие на валежных стволах *F. fomentarius*. В Средней Европе отмечен также на грибах *C. squamosus*, *F. hepatica*, *L. sulphureus* (Benick, 1952). Вероятно, совмещает различные пищевые режимы с преобладанием факультативной мицетофагии, факультативного хищничества и, возможно, некрофагии (Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Красуцкий, 2005).

Семейство Monotomidae Laport de Castelnau, 1840

Rhizophagus bipustulatus – западно-центрально-палеарктический лесной вид (Никитский, 2019). Встречается под корой лиственных, где может питаться мицелием многих базидиальных грибов, в том числе *F. betulina* и *F. pinicola*, но в основном, как считает Н.Б. Никитский (2019), использует в пищу некоторые аскомицеты (из родов *Ceratocystis*, *Ophiostoma* Syd & P. Syd) и дейтеромицеты. На стадии имаго посещает многие ксилофильные грибы: *A. mellea*, *B. adusta*, *C. squamosus*, *Daedaleopsis* sp., *F. fomentarius*, *F. hepatica*, *G. applanatum*, *K. mutabilis*, *Ph. igniarius*, *Pl. pulmonarius*, *Trametes* sp. (Красуцкий, 1996, 2005, 2021а, b, 2022а, 2023; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Benick, 1952). Вероятно, мицетофаг и факультативный хищник с элементами некрофагии (Никитский, 2019; Alexander, 2002).

Семейство Colydiidae Erichson, 1845

Bitoma crenata – голарктический лесной вид (Никитский, 2019). На Южном Урале нередко развивается в мицелиальном слое *F. betulina*, *F. pinicola*, а также *F. fomentarius*, *L. betulinus*, *P. lecontei*, *P. cinnabarinus*, *S. commune*, *T. biforme*, грибов родов *Pleurotus* и *Trametes*, а в период спороношения посещает базидиомы некоторых ксилотрофных базидиомицетов – *C. unicolor*, *C. trogii*, *Daedaleopsis* sp. (Красуцкий, 2005, 2020, 2021а, b, 2022а). Основной пищевой рацион вида, как считают некоторые авторы, составляют аскомицеты рода *Hypoxylon*, дейтеромицеты родов *Penicillium* и *Trichoderma* (Никитский, 2019; Никитский и др., 1996). По типу питания является факультативным сапро-мицетофагом.

Семейство Melandryidae Leach, 1815

Melandrya dubia – евро-сибирско-дальневосточный лесной вид-ксилобионт (Никитский, 2019). Развивается в белых гнилях лиственных деревьев (в основном березы и осины) в мицелиальных слоях грибов *F. betulina*, *F. pinicola*, а также *Daedaleopsis* sp., *F. fomentarius*, *L. betulinus*, *Pleurotus* sp., *S. hirsutum*, *T. biforme*. На стадии имаго посещает плодовые тела этих и некоторых других грибов, например, *C. unicolor*, *I. obliquus*, *Ph. igniarius* (Никитский, 2019; Никитский и др., 1996; Nikitsky and Schigel, 2004). Вероятно, сочетает сапро-ксилофагию с мицетофагией, т.е. является миксофагом.

Семейство Tenebrionidae Latreille, 1802

Upis ceramboides – голарктический лесной вид-ксилобионт (Никитский, 2019). Личинки развиваются в древесине берез, разрушающейся по типу белой гнили под влиянием грибов *F. betulina*, *F. pinicola*, а также *Daedaleopsis* sp., *F. fomentarius*, *P. lecomtei*, *Pleurotus* sp., *T. biforme*. Имаго встречаются на этих же и некоторых других грибах – *F. velutipes*, *H. fasciculare* (Красуцкий, 2005). Личинки – сапроксилофаги и мицетофаги (миксофаги), имаго в основном мицетофаги (Компанцев, 1984; Компанцева, 1987; Красуцкий, 2005; Никитский, 2019).

Заключение

Сообщество жесткокрылых, связанных с грибами рода *Fomitopsis* на Южном Урале, включает 48 видов из 17 семейств и характеризуется разнообразием эколого-трофических группировок насекомых. С учетом главных направлений пищевой специализации жесткокрылых его структуру можно представить следующим образом.

Специализированными мицетофагами являются 25 видов жуков из 8 семейств. Эти виды присутствуют в (на) грибах на всех этапах жизненного цикла.

В (на) грибах *Fomitopsis betulina* проходят развитие 18 (из 38) видов из 7 семейств, в (на) грибах *F. pinicola* – 20 (из 34) видов из 8 семейств. Индекс сходства состава их обитателей (по Чекановскому–Сьеренсену) составляет 0.68. Существенные различия связаны с присутствием в энтомокомплексе *F. pinicola* таких видов, как *Gyrophana boleti*, *Scaphisoma inopinatum*, *Sepedophilus bipustulatus* (Staphylinidae), *Dorcatoma dresdensis*, *D. lomnickii* (Anobiidae) и *Mycetophagus multipunctatus* (Mycetophagidae). Комплекс общих, ведущих разрушителей этих грибов включает *Thymalus oblongus* (Trogossitidae), *Dacne bipustulata* (Erotylidae), *Cis jacquemarti*, *Dolichocis laricinus*, *Ennearthron cornutum*, *Rhopalodontus strandi* (Ciidae), *Litargus connexus*, *Mycetophagus piceus* (Mycetophagidae) и *Diaperis boleti* (Tenebrionidae).

В грибах *F. cajanderi* развиваются 5 (из 6) видов из 4 семейств, а в грибах *F. rosea* – 4 (из 5) вида из 2 семейств. Комплекс основных разрушителей их плодовых тел включает *C. jacquemarti*, *D. laricinus* и *E. cornutum*, а индекс сходства Чекановского–Сьеренсена между ними высок и составляет 0.89.

Состав обитателей зависит от состояния базидиом (спороносящие, живые или мертвые, сухие или увлажненные, ослизненные, разлагающиеся, покрытые налетами плесени или нет), их положения на субстрате. Поэтому в процессе отмирания плодовых тел в сочетании с влиянием на них абиотических факторов (температуры и влажности), появления на них плесневых грибов, опадения в подстилку наблюдаются существенные изменения в энтомокомплексах, которые можно характеризовать как микросукцессии. Такие микросукцессии особенно выражены у грибов *F. betulina* и *F. pinicola*. В период спороношения базидиомы этих грибов привлекательны для многих не специализированных только по отношению к ним мицетофагов: *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *S. subalpinum*, *Sepedophilus bipustulatus*, *Cyllodes ater*, *Epuraea variegata* (Nitidulidae), *Stephostethus pandellei* (Latridiidae), *Litargus connexus*, а также некоторых ксилофильных видов: *Cerylon histeroides* (Cerylonidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Glischrochilus hortensis*, *Gl. quadripunctatus* (Nitidulidae). В отмирающих и мертвых плодовых телах развиваются скрытноживущие мицетофаги – как довольно узкоспециализированные (*D. lomnickii*, *Dacne notata*), так и с более широким спектром пищевых связей (*Thymalus oblongus*, *D. bipustulata*, *C. jacquemarti*, *D. laricinus*, *E. cornutum*, *Rh. strandi*, *D. boleti*), которые могут полностью разрушить грибы. В утративших структурные свойства мертвых, переувлажненных и заплесневелых базидиомах встречаются эврибионтные виды, характерные в том числе для различных разлагающихся субстратов: *Atheta gagatina*, *Megarthus hemipterus* (Staphylinidae), *Anoplotrupes stercorosus* (Geotrupidae), *Epuraea variegata*, *Stephostethus pandellei* и некоторые другие.

23 вида из 15 семейств обнаружены в (на) грибах только на стадии имаго, но среди них выделяется комплекс ксило-мицетофильных жесткокрылых, заселяющих мицелиальный слой грибов рода *Fomitopsis* и, в ряде случаев, сопутствующих им других грибов. Он включает 13 видов из 10 семейств: *Tachyta nana* (Carabidae), *Megarthus hemipterus* (Staphylinidae), *Ostoma ferruginea*, *Piltis grossa* (Trogossitidae), *Cerylon ferrugineum*, *C. histeroides* (Cerylonidae), *Cucujus haematodes* (Cucujidae), *Glischrochilus hortensis*, *G. quadripunctatus* (Nitidulidae), *Rhizophagus bipustulatus* (Monotomidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Melandrya dubia* (Melandryidae), *Upis ceramboides* (Tenebrionidae). Основные пищевые режимы в этой группе – облигатная мицетофагия и миксомицетофагия, миксофагия (мицетофагия и хищничество, сапро-ксило-мицетофагия, сапро-ксило-мицетофагия и некрофагия), хищничество, детритофагия и факультативная сапро-мицетофагия.

Остальные 10 видов из 7 семейств – *Lordithon lunulatus* (Staphylinidae), *Anoplotrupes stercorosus* (Geotrupidae), *Cyphon pubescens* (Scirtidae), *Cyllodes ater* (Nitidulidae), *Corticarina similata*, *Stephostethus pandellei* (Latridiidae), *Cis boleti*, *C. comptus* (Ciidae), *Mycetophagus decempunctatus*, *M. quadripustulatus* (Mycetophagidae) – являются либо облигатными мицетофагами других видов грибов, либо факультативными мицетофагами, иногда использующими грибы рода *Fomitopsis* как дополнительный пищевой ресурс.

Следует заметить, что жуков, связанных исключительно с грибами рода *Fomitopsis*, мы на Южном Урале не обнаружили.

В сравнении с подтайгой Западной Сибири (а по своим природным условиям территория лесной зоны и отчасти лесостепи Южного Урала с ней вполне сопоставима) комплекс обитателей грибов рода *Fomitopsis* на Южном Урале отличается несущественно. Так, в нацпарке «Припышминские боры» (Талицкий р-н Свердловской области) для этих грибов выявлено 43 вида жуков из 22 семейств. Разница в количестве семейств хоть и кажется немалой, но нивелируется тем, что находки представителей этих семейств единичны. Здесь в (на) плодовых телах *F. betulina*, в частности, единично отмечены имаго *Anisotoma humeralis* (Fabricius, 1792) (Leiodidae), *Euplectus signatus* (Reichenbach, 1816) (Pselaphidae), *Arthrolips obscurus* (Sahlberg, 1833) (Corylophidae), *Prosternon tessellatum* (Linnaeus, 1758) (Elateridae), *Dienerella filum* (Aube, 1850) (Latridiidae), а в (на) *F. pinicola* – имаго *Platycis minutus* (Fabricius, 1787) (Lycidae) и *Atomaria linearis* Stephens, 1830 (Cryptophagidae) (Красуцкий, 2022b). Более существенно то, что на Южном Урале пока не обнаружен специализированный мицетофаг *F. pinicola* – точильщик *Dorcatoma punctulata* Mulsant et Rey, 1864 (Anobiidae), а грибоед *Mycetophagus decempunctatus* в грибах *F. betulina* найден лишь на стадии имаго, в то время как в Зауралье он развивается в этих грибах. Другая особенность состоит в том, что на Южном Урале молодые плодовые тела *F. pinicola* и *F. cajanderi* заселяются стафилином *Gyrophæna boleti*, отмирающие и мертвые базидиомы *F. betulina* – грибоедом *Mycetophagus multipunctatus*, а в мицелиальном слое обоих видов могут развиваться гладкотелы *Cerylon ferrugineum*, *C. histeroides* и блестянки *Glischrochilus hortensis* и *Gl. quadripunctatus*. В Припышминских борах все перечисленные виды жуков связаны с другими ксилофильными грибами.

В сравнении с максимально полно изученной в отношении жесткокрылых Московской областью, где в энтомокомплексе грибов рода *Fomitopsis* обнаружено более 130 видов жуков (Никитский, 2016, 2019), следует признать, что мы до сих пор недостаточно изучили видовой состав грибных стафилинид (Staphylinidae), включающих почти половину всех видов, встречающихся в этих (и многих других) грибах. А поскольку в этом семействе вообще сосредоточено максимальное число мицетофильных жесткокрылых, в будущих исследованиях стафилинидам должно быть уделено отдельное внимание.

Список литературы

- Бондарцева, М.А., 1998. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Выпуск 2. Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые). Наука, Санкт-Петербург, Россия, 391 с.
- Власов, Д.В., 2023. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) надсемейства Tenebrionoidea национального парка «Плещеево озеро» (Ярославская область). *Научные труды государственного природного заповедника «Присурский»* **38**, 77–85.
- Власов, Д.В., Никитский, Н.Б., 2014. Фауна жуков-блестянок (Coleoptera, Cucujoidea, Nitidulidae) Ярославской области. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **119** (6), 29–35.
- Власов, Д.В., Никитский, Н.Б., 2015. Фауна трутовиковых жуков (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Ярославской области. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **120** (3), 3–11.
- Власов, Д.В., Никитский, Н.Б., 2017. Фауна жуков-челновидок (Coleoptera, Staphylinidae) Ярославской области с указаниями новых и малоизвестных жесткокрылых из некоторых

семейств. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **122** (3), 8–18.

Власов, Д.В., Никитский, Н.Б., 2018. Фауна жуков-плеснеедов (Coleoptera, Endomychidae) Ярославской области. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **122** (3), 36–40.

Власов, Д.В., Никитский, Н.Б., Салук, С.В., 2018. Фауна жуков-скрытников (Coleoptera, Latridiidae) Ярославской области. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **123** (4), 34–39.

Дрогваленко, А.Н., 1997а. Обзор жуков-грибоедов (Coleoptera, Mucetophagidae) фауны Украины. *Известия Харьковского энтомологического общества* **5** (1), 24–28.

Дрогваленко, А.Н., 1997b. Обзор фауны жуков-грибовиков (Coleoptera, Erotylidae) Украины. *Известия Харьковского энтомологического общества* **5** (1), 74–78.

Дрогваленко, А.Н., 2002. Новые и редкие для фауны Украины виды жесткокрылых насекомых (Insecta: Coleoptera). Сообщение 2. *Известия Харьковского энтомологического общества* **9** (1–2), 9–18.

Дрогваленко, А.Н., 2005. Новые и редкие для фауны Украины виды жесткокрылых насекомых (Insecta: Coleoptera). Сообщение 3. *Известия Харьковского энтомологического общества* **12** (1–2), 9–18.

Дрогваленко, А.Н., 2008. Жуки семейства Ciidae (Insecta: Coleoptera) Украинских Карпат *Известия Харьковского энтомологического общества* **15** (1–2), 101–104.

Егоров, Л.В., Никитский, Н.Б., Виноградова, Е.Ю., 2009а. Материалы по фауне и экологии трутовиковых жуков (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Чувашии. *Научные труды государственного заповедника «Присурский»* **21**, 3–7.

Егоров, Л.В., Виноградова, Е.Ю., Семенов, В.Б., 2009b. Материалы к фауне и экологии мицетобионтных Staphylinidae (Insecta, Coleoptera) Чувашии. *Научные труды государственного заповедника «Присурский»* **21**, 7–12.

Ишкаева, А.Ф., Никитский, Н.Б., 2017. Эколого-фаунистическая характеристика жуков-лейодид (Coleoptera, Leiodidae) республики Коми. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **122** (5), 32–36.

Зайцев, А.И., Компанцев, А.В., 1987. Комплексы жесткокрылых и двукрылых насекомых, связанных с карпофорами дереворазрушающих грибов рода *Pleurotus* (Fr.) Quel. в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. В: Цибульская, Р.Л. (ред.), *Экология и морфология насекомых – обитателей грибных субстратов*. Наука, Москва, СССР, 56–65.

Компанцев, А.В., 1982. Морфо-экологические особенности личинок жуков семейства Erotylidae (Coleoptera) – обитателей плодовых тел высших грибов. В: Правдин, Ф.Н. (ред.), *Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах*. Наука, Москва, СССР, 81–91.

Компанцев, А.В., 1984. Комплексы жесткокрылых, связанные с основными дереворазрушающими грибами в лесах Костромской области. В: Соколов, В.Е. (ред.), *Животный мир Южной тайги*. Наука, Москва, СССР, 191–196.

Компанцева, Т.В., 1987. Экологические особенности ксилофильных и мицетофильных жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae). В: Цибульская, Р.Л. (ред.), *Экология и морфология насекомых – обитателей грибных субстратов*. Наука, Москва, СССР, 45–56.

- Красуцкий, Б.В., 1990. Сообщества жесткокрылых, связанные с основными дереворазрушающими грибами Припышминских боров Западной Сибири. В: Горчаковский, П.Л. (ред.), *Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала*. УНЦ АН СССР, Свердловск, СССР, 57–67.
- Красуцкий, Б.В., 1994. Экологическая классификация жесткокрылых – мицетобионтов дереворазрушающих базидиальных грибов. *Экология* 1, 71–79.
- Красуцкий, Б.В., 1995. Жесткокрылые – мицетобионты дереворазрушающих базидиальных грибов в подтаежных лесах Западной Сибири. *Энтомологическое обозрение* 74 (3), 542–550.
- Красуцкий, Б.В., 1996а. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. I. Краткое иллюстрированное руководство к определению по имаго наиболее обычных в энтомокомплексах дереворазрушающих базидиальных грибов видов жесткокрылых. Издательство «Екатеринбург», Екатеринбург, Россия, 146 с.
- Красуцкий, Б.В., 1996b. Жесткокрылые – мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов лесостепного Зауралья. *Энтомологическое обозрение* 75 (2), 274–277.
- Красуцкий, Б.В., 1997а. Жесткокрылые (Coleoptera) – мицетобионты основных дереворазрушающих грибов южной подзоны Западно-Сибирской тайги. *Энтомологическое обозрение* 56 (2), 302–308.
- Красуцкий, Б.В., 1997b. Жесткокрылые-мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов подзоны средней тайги Западной Сибири. *Энтомологическое обозрение* 56 (4), 720–775.
- Красуцкий, Б.В., 2000. Сообщества жесткокрылых, связанных с основными дереворазрушающими грибами Челябинской области. *Труды института биоресурсов и прикладной экологии* 1, 76–89.
- Красуцкий, Б.В., 2001. Мицетофильные жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) Ильменского заповедника. Система «Грибы-насекомые». *Изучение беспозвоночных животных в заповедниках. Проблемы заповедного дела* 10, 126–150.
- Красуцкий, Б.В., 2005. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. II: Система «Грибы-насекомые». Челябинский дом печати, Челябинск, Россия, 213 с.
- Красуцкий, Б.В., 2006. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с березовым трутовиком *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья. *Энтомологическое обозрение* 85 (4), 758–773.
- Красуцкий, Б.В., 2007а. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с трутовиком *Daedaleopsis confragosa* (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья. *Энтомологическое обозрение* 86 (2), 289–305.
- Красуцкий, Б.В., 2007b. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с окаймленным трутовиком *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья. *Энтомологическое обозрение* 86 (3), 532–545.
- Красуцкий, Б.В., 2010. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с трутовиком *Trichaptum bifforme* (Fr. In Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья. *Энтомологическое обозрение* 89 (2), 367–379.
- Красуцкий, Б.В., 2013а. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Polyporales подтаежных лесов Западной Сибири. *Экологический мониторинг и биоразнообразие* 1 (8), 50–54.

- Красуцкий, Б.В., 2013b. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Fomitopsidales (Basidiomycetes) подтаежных лесов Западной Сибири. *Вестник Ишимского государственного педагогического института* 6 (12), 32–38.
- Красуцкий, Б.В., 2014. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Hyphodermatales (Basidiomycetes) подтаежных лесов Западной Сибири. *Экологический мониторинг и биоразнообразие* 2 (9), 82–86.
- Красуцкий, Б.В., 2018. Материалы к фауне жуков Челябинского городского бора, связанных с ксилотрофными базидиальными грибами. *Фауна Урала и Сибири* 1, 97–103.
- Красуцкий, Б.В., 2020. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) в энтомокомплексе плоского трутовика (*Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., 1887) в Челябинской области. *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал* 4 (36), 150–168.
- Красуцкий, Б.В., 2021a. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами рода *Trametes* Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) на Южном Урале. *Зоологический журнал* 100 (7), 756–769.
- Красуцкий, Б.В., 2021b. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами *Lenzites betulinus* (L.) Fr. (Agaricomycetes: Polyporales) в Челябинской области (Южный Урал). *Евразийский энтомологический журнал* 20 (6), 320–329.
- Красуцкий, Б.В., 2022a. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами рода *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) на Южном Урале. *Зоологический журнал* 101 (9), 985–1001.
- Красуцкий, Б.В., 2022b. Мицетофильные жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) национального парка «Припышминские боры». *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* 127 (3), 10–21.
- Красуцкий, Б.В., 2023a. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera), связанные с трутовиком *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (Agaricomycetes, Polyporales) в Челябинской области (Южный Урал). *Евразийский энтомологический журнал* 22 (5), 235–245.
- Красуцкий, Б.В., 2023b. Материалы к фауне жуков (Insecta, Coleoptera) ботанического памятника природы «Каштакский бор», связанных с ксилотрофными базидиальными грибами. *Фауна Урала и Сибири* 2, 85–92.
- Лукашняя, М.А., 2019. Жесткокрылые – обитатели плодовых тел ксилотрофных грибов (Insecta: Coleoptera) национального парка «Беловежская пуща». *Вестник БарГУ. Серия Биологические науки. Сельскохозяйственные науки* 7, 59–65.
- Никитский, Н.Б., 1993. Жуки-грибоеды (Coleoptera, Mycetophagidae) фауны России и сопредельных стран. МГУ, Москва, Россия, 184 с.
- Никитский, Н.Б., 2016. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области. Ч. 1. Директ-Медиа, Москва – Берлин, 712 с.
- Никитский, Н.Б., 2019. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области. Ч. 2. Директ-Медиа, Москва – Берлин, 808 с.
- Никитский, Н.Б., Ишкаева, А.Ф., 2022. Разнообразие трутовиковых жуков (Coleoptera, Ciidae) республики Коми. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* 127 (2), 3–15.

- Никитский, Н.Б., Компанцев, А.В., 1995. Новые виды жуков-грибовиков (Coleoptera, Erotylidae) с Дальнего Востока России с замечаниями по распространению и биологии других видов. *Зоологический журнал* **74** (6), 83–92.
- Никитский, Н.Б., Семенов, В.Б., 2001. К познанию жесткокрылых насекомых (Coleoptera) Московской области. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **106** (4), 38–49.
- Никитский, Н.Б., Татаринова, А.Ф., 2002. Фауна и экология жуков-скрытников (Coleoptera, Latridiidae) европейского Северо-Востока России с замечаниями по ксилофильным (и некоторым другим) жесткокрылым Московской области. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **107** (1), 22–25.
- Никитский, Н.Б., Татаринова, А.Ф., 2003. Фауна и экология ксилофильных жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) европейского Северо-Востока России. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **108** (5), 28–32.
- Никитский, Н.Б., Осипов, И.Н., Чемерис, М.В., Семенов, В.Б., Гусаков, А.А., 1996. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области) (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 36). МГУ, Москва, Россия, 198 с.
- Полевой, А.В., Никитский, Н.Б., 2019. К фауне ксилофильных и некоторых других жесткокрылых (Insecta, Coleoptera), собранных стволовыми эклекторами на валеже ели в Южной Карелии. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **124** (3), 20–28.
- Темрешев, И.И., 2019. Жуки-грибоеды (Coleoptera, Mycetophagidae) Алматинской области (Юго-Восточный Казахстан). *Acta Biologica Sibirica* **5** (1), 63–70.
- Цинкевич, В.А., 2004. Жесткокрылые (Coleoptera) – обитатели плодовых тел базидиальных грибов (Basidiomycetes) запада лесной зоны Русской равнины (Беларусь). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Серия Биологическая* **109** (4), 17–25.
- Щигель, Д.С., 2002. Комплексы жесткокрылых – обитателей трутовых грибов Восточно-Европейской равнины и Крыма. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический* **107** (1), 8–21.
- Alexander, K.N.A., 2002. The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland – a provisional annotated checklist. *English Nature Research Reports* **467**, 1–142.
- Benick, L., 1952. Pilzkafer und Kaferpilz. Okologishe und statistische Untersuchungen. *Acta Zoologica Fennica* **70**, 1–250. (In German).
- Chachula, P., Melke, A., Ruta, R., Szoltys, H., 2019. Beetles (Coleoptera) collected from polyporoid fungi in the Pieniny National Park. *Wiadomości Entomologiczne* **38** (1), 5–46.
- Fossli, T-E., Andersen, J., 1998. Host preference of Cisidae (Coleoptera) on tree-inhabiting fungi in northern Norway. *Entomologica Fennica* **9**, 66–78.
- Hägvar, S., Steen, R., 2013. Succession of beetles (genus *Cis*) and oribatid (genus *Carabodes*) in dead sporocarp of the red-banded polypore fungus *Fomitopsis pinicola*. *Scandinavian Journal of Forest Research* **28** (5), 436–444.
- Jablokoff-Khnzorian, S.M., 1975. Etude sur les Erotylidae (Coleoptera) Palaearctiques. *Acta Zoologica Cracoviensia* **20** (8), 201–249. (In French).

- Komonen, A., 2001. Structure of insect communities inhabiting old-forest specialist bracket fungi. *Ecological Entomology* **26**, 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* **28**, 137–147.
- Martin, M.M., 1979. Biochemical implications of insect mycofagy. *Biological Reviews* **54**, 1–21.
- Nikitsky, N.B., Schigel, D.S., 2004. Beetles in Polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes. *Entomologica Fennica* **15**, 6–22.
- Reibnitz, J., 1999. Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera, Cisiidae). *Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart* **34**, 1–76. (In German).
- Reibnitz, J., Graf, R., Coray, A., 2013. Verzeichnis der Ciidae (Coleoptera) der Schweiz mit Angaben zur Nomenklatur und Ökologie. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse* **86**, 63–88. (In German).
- Schigel, D.S., 2005. Polypore-inhabiting beetles of four protected forests in South Häme, Central Finland. *Sahlbergia* **10**, 59–62.
- Schigel, D.S., 2006. *Polyporus* of western Finnish Lapland and seasonal dynamics of polypore beetles. *Karstenia* **46**, 37–64.
- Schigel, D.S., 2009. Polypore assemblages in boreal old-grown forests, and associated Coleoptera. *Publication in Botany from the University of Helsinki* **9**, 1–44.
- Schigel, D.S., 2011a. Polypore-beetle associated in Finland. *Annales Zoologici Fennici* **48** (6), 319–348.
- Schigel, D.S., 2011b. Fungus-beetle food web pattern in boreal forests. *Russian Entomological Journal* **20** (2), 141–150.
- Schigel, D.S., Niemela A.T., Similä, Ä.M., Kinnunen, J., Manninen, O., 2004. *Polyporus* and associated beetles of the North Karelian Biosphere Reserve, eastern Finland. *Karstenia* **44**, 35–56.

References

- Alexander, K.N.A., 2002. The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland – a provisional annotated checklist. *English Nature Research Reports* **467**, 1–142.
- Benick, L., 1952. Pilzkafer und Kaferpilz. Okologische und statistische Untersuchungen. *Acta Zoologica Fennica* **70**, 1–250. (In German).
- Bondartseva, M.A., 1998. *Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok Afilloforovye. Vypusk 2. Semeystva al'batrellovye, aporpievye, boletopsievye, bondarcevievye, ganodermovye, korticievye (vidy s poroobraznym gimenoforom), lakhnokladiye (vidy s trubchatym gimenoforom), poliporovye (rody s trubchatym gimenoforom), porievye, rigidoporovye, feolovye, fistulinovye)* [The key of mushrooms in Russia. The order is Aphyllophorous. Issue 2. Families Albatrellaceae, aporpium, Boletopsiaceae, Bondarceveaceae, Ganodermaceae, Corticiaceae (species with porose hymenophore), Lachnocladium (species with tubular hymenophore), polypore (genera with tubular hymenophore), porium, rigidopore, Pheolaceae, Fistulinaceae)]. Nauka, Saint-Petersburg, Russia, 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* **38** (1), 5–46.

- Drogvalenko, A.N., 1997a. Obzor zhukov-griboedov (Coleoptera, Mycetophagidae) fauny Ukrainy [A review of griboyedov beetles (Coleoptera, Mycetophagidae) of the fauna of Ukraine] *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva [Proceedings of the Kharkov Entomological Society]* **5** (1), 24–28. (In Russian).
- Drogvalenko, A.N., 1997b. Obzor fauny zhukov-gribovikov (Coleoptera, Erotylidae) Ukrainy [Overview of the fauna of fungus beetles (Coleoptera, Erotylidae) Ukraine]. *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva [Proceedings of the Kharkov Entomological Society]* **5** (1), 74–78. (In Russian).
- Drogvalenko, A.N., 2002. Novye i redkie dlya fauny Ukrainy vidy zhestkokrylykh nasekomykh (Insecta: Coleoptera). Soobshchenie 2 [New and rare species of Coleoptera (Insecta: Coleoptera) for the fauna of Ukraine. Message 2]. *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva [Proceedings of the Kharkov Entomological Society]* **19** (1–2), 9–18. (In Russian).
- Drogvalenko, A.N., 2005. Novye i redkie dlya fauny Ukrainy vidy zhestkokrylykh nasekomykh (Insecta: Coleoptera). Soobshchenie 3 [New and rare species of Coleoptera (Insecta: Coleoptera) for the fauna of Ukraine. Message 3]. *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva [Proceedings of the Kharkov Entomological Society]* **12** (1–2), 9–18. (In Russian).
- Drogvalenko, A.N., 2008. Zhuki semeystva Ciidae (Insecta: Coleoptera) Ukrainskih Karpat [Beetles of the family Ciidae (Insecta: Coleoptera) The Ukrainian Carpathians]. *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva [Proceedings of the Kharkov Entomological Society]* **15** (1–2), 101–104. (In Russian).
- Egorov, L.V., Vinogradova, E.Yu., Semenov, V.B., 2009. Materialy po faune i ekologii trutovikovykh zhukov (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Chuvashii [Materials for the fauna and ecology of mycetobiont Staphylinidae (Insecta, Coleoptera) Chuvashia]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo zapovednika «Prisurskiy» [Scientific works of the Prisursky State Nature Reserve]* **21**, 7–12. (In Russian).
- Egorov, L.V., Nikitsky, N.B., Vinogradova, E.Yu., 2009. Materialy po faune i ekologii trutovikovykh zhukov (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Chuvashii [Materials on the fauna and ecology of ciid beetles (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) of Chuvashia]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo zapovednika «Prisurskiy» [Scientific works of the Prisursky State Nature Reserve]* **21**, 3–7. (In Russian).
- Fossli, T.-E., Andersen, J., 1998. Host preference of Cisidae (Coleoptera) on tree-inhabiting fungi in northern Norway. *Entomologica Fennica* **9**, 66–78.
- Hägvar, S., Steen, R., 2013. Succession of beetles (genus *Cis*) and oribatid (genus *Carabodes*) in dead sporocarp of the red-banded polypore fungus *Fomitopsis pinicola*. *Scandinavian Journal of Forest Research* **28** (5), 436–444.
- Ishkaeva, A.F., Nikitsky, N.B., 2017. Ekologo-faunisticheskaya kharakteristika zhukov-leyodid (Coleoptera, Leiodidae) respubliki Komi [Ecological and faunistic characteristics of leioidid beetles (Coleoptera, Leiodidae) of the Komi Republic]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **122** (5), 32–36. (In Russian).
- Jablokoff-Khnzorian, S.M., 1975. Etude sur les Erotylidae (Coleoptera) Palaearctiques. *Acta Zoologica Cracoviensia* **20** (8), 201–249. (In French).
- Komonen, A., 2001. Structure of insect communities inhabiting old-forest specialist bracket fungi. *Ecological Entomology* **26**, 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* **28**, 137–147.
- Kompantsev, A.V., 1982. Morfo-ekologicheskie osobennosti lichinok zhukov semeystva Erotylidae (Coleoptera) – obitateley plodovyykh tel vysshikh gribov [Morphological and ecological features of larvae of beetles of the family Erotylidae (Coleoptera) – inhabitants of fruit bodies of higher fungi]. In: Pravdin, F.N. (ed.), *Morfo-ekologicheskie adaptatsii nasekomykh v nazemnykh soobshchestvakh* [Morphological and ecological adaptations of insects in terrestrial communities]. Nauka, Moscow, USSR, 81–91. (In Russian).
- Kompantsev, A.V., 1984. Kompleksy zhestkokrylykh, svyazannye s osnovnymi derevorazrushayushchimi gribami v lesakh Kostromskoy oblasti [Complexes of Coleoptera associated with the main wood-destroying fungi in the forests of the Kostroma region]. In: Sokolov, V.E. (ed.), *Zhivotnii mir Yuzhnoi taigi* [The fauna of the southern taiga]. Nauka, Moscow, USSR, 191–196. (In Russian).
- Kompantseva, T.V., 1987. Ekologicheskie osobennosti ksilofil'nykh i micetofil'nykh zhukov-chernotelok (Coleoptera, Tenebrionidae) [Ecological features of xylophilic and mycetophilic black-bodied beetles (Coleoptera, Tenebrionidae)]. In: Tsibyl'skaya, R.L. (ed.), *Ekologiya i morfologiya nasekomykh – obitateley gribnykh substratov* [Ecology and morphology of insect inhabitants of fungal substrates]. Nauka, Moscow, USSR, 45–56. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 1990. Soobshchestva zhestkokrylykh, svyazannye s osnovnymi derevorazrushayushchimi gribami Pripyshminskikh borov Zapadnoy Sibiri [Coleoptera communities associated with the main wood-destroying fungi of the Pripyshminsky boards of Western Siberia]. In: Gorchakovskiy, P.L. (ed.), *Ekologo-floristicheskie issledovaniya po sporovym rasteniyam Urala* [Ecological and floristic studies on the spore plants of the Urals]. Ural Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, Sverdlovsk, USSR, 57–67. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 1994. Ekologicheskaya klassifikatsiya zhestkokrylykh – mitsetobiontov derevorazrushayushchikh bazidial'nykh gribov [Ecological classification of coleoptera – mycetobionts of wood-destroying basidial fungi]. *Ekologiya* [Ecology] **1**, 71–79. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 1995. Zhestkokrylye – mitsetobionty derevorazrushayushchikh bazidial'nykh gribov v podtaezhnykh lesakh Zapadnoy Sibiri [Coleoptera-mycetobionts of wood-destroying basidial fungi in the subtaiga forests of Western Siberia]. *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review] **74** (3), 542–550. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 1996a. Micetofil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya. T. I: Kratkoe illyustrirovannoe rukovodstvo k opredeleniyu po imagonaibolee obychnykh ventomokompleksah derevorazrushayushchikh bazidial'nykh gribov vidov zhestkokrylykh [Mycetophilic coleoptera of the Urals and Trans-Urals. Vol. I. A brief illustrated guide to the definition of coleoptera species most common in entomocomplexes of wood-destroying basidial fungi]. Publishing House "Ekaterinburg", Ekaterinburg, USSR, 146 p. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 1996b. Zhestkokrylye – mitsetobionty (Coleoptera) osnovnykh derevorazrushayushchikh gribov lesostepnogo Zaural'ya [Coleoptera-mycetobionts (Coleoptera) of the main wood-destroying fungi of the forest-steppe Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review] **75** (2), 274–277. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 1997a. Zhestkokrylye (Coleoptera) – mitsetobionty osnovnykh derevorazrushayushchikh gribov iuzhnoi podzony Zapadno-Sibirskoi taiga [Coleoptera-mycetobionts of the main wood-destroying fungi of the southern subzone of the West Siberian taiga]. *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review] **76** (2), 302–308. (In Russian).

- Krasutsky, B.V., 1997b. Zhestkokrylye-mitsetobionty (Coleoptera) osnovnykh derevorazrushaiushchikh gribov podzony srednei taigi Zapadnoi Sibiri [Coleoptera-mycetobionts (Coleoptera) of the main wood-destroying fungi of the Middle taiga subzone of Western Siberia]. *Entomologicheskoe obozrenie [Entomological Review]* **76** (4), 720–775. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2000. Soobshchestva zhestkokrylykh, svyazannykh s osnovnymi derevorazrushayushchimi gribami Chelyabinskoy oblasti [Communities of coleoptera associated with the main wood-destroying fungi of the Chelyabinsk region]. *Trudy instituta bioresursov i prikladnoy ekologii [Proceedings of the Institute of Bioresources and Applied Ecology]*, **1**, 76–89. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2001. Micetofil'nye zhestkokrylye (Insecta, Coleoptera) Il'menskogo zapovednika. Sistema «Griby-nasekomye» [Mycetophilic Coleoptera (Insecta, Coleoptera) Ilmen Nature Reserve. System «Fungi-insects»]. *Isuchenie bespozvonochnykh v zapovednikakh. Problemy zapovednogo dela [The study of invertebrates in nature reserves. Problems of conservation]* **10**, 126–150. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2005. Mycetophil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya. T. II: Sistema «Griby–Nasekomye» [Mycetophilic Coleoptera of the Urals and Trans-Urals. Vol. II: The system «Fungi-Insects». Chelyabinsky Printing House, Chelyabinsk. Russia, 213 p. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2006. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s berezovym trutovikom *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) v lesakh Urala i Zaural'ia [Coleoptera (Coleoptera) associated with the birch tinder *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie [Entomological Review]* **85** (4), 758–773. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2007a. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s trutovikom *Daedaleopsis confragosa* (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales) v lesakh Urala i Zaural'ia [Coleoptera (Coleoptera) associated with the tinder *Daedaleopsis confragosa* (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie [Entomological Review]* **86** (2), 289–305. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2007b. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s okaimlennym trutovikom *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) v lesakh Urala i Zaural'ia [Coleoptera (Coleoptera) associated with the bordered tinder *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie [Entomological Review]* **86** (3), 532–545. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2010. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s trutovikom *Trichaptum biforme* (Fr. in Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales) v lesakh Urala i Zaural'ia [Coleoptera (Coleoptera) associated with the tinder *Trichaptum biforme* (Fr. in Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie [Entomological Review]* **89** (2), 367–379. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2013a. Zhestkokrylye (Coleoptera, Insecta) v entomokompleksakh ksilotrofnykh bazidial'nykh gribov poryadka Polyporales podtaezhnykh lesov Zapadnoy Sibiri [Coleoptera (Coleoptera, Insecta) in entomocomplexes of xylotrophic basidial fungi of the order Polyporales of the subtaiga forests of Western Siberia]. *Ekologicheskii monitoring i bioraznoobrazie [Environmental Monitoring and Biodiversity]* **1** (8), 50–54. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2013b. Zhestkokrylye (Coleoptera, Insecta) v entomokompleksakh ksilotrofnykh bazidial'nykh gribov poryadka Fomitopsidales (Basidiomycetes) podtaezhnykh lesov Zapadnoy Sibiri [Coleoptera (Coleoptera, Insecta) in entomocomplexes of xylotrophic basidial fungi of the order Fomitopsidales (Basidiomycetes) of the subtaiga forests of Western Siberia]. *Vestnik Ishimskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta [Bulletin of the Ishim State Pedagogical Institute]* **6** (12), 32–38. (In Russian).

- Krasutsky, B.V., 2014. Zhestkokrylye (Coleoptera, Insecta) v entomokompleksakh ksilotrofnykh bazidial'nykh gribov poryadka Hyphodermatales (Basidiomycetes) podtaezhnykh lesov Zapadnoy Sibiri [Coleoptera (Coleoptera, Insecta) in entomocomplexes of xylotrophic basidial fungi of the order Hyphodermatales (Basidiomycetes) of the subtaiga forests of Western Siberia]. *Ekologicheskii monitoring i bioraznoobrazie [Environmental Monitoring and Biodiversity]* **2** (9), 82–86. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2018. Materialy k faune zhukov Chelyabinskogo gorodskogo bora, svyazannykh s ksilotrofnymi bazidial'nymi gribami [Materials for the fauna of beetles of the Chelyabinsk urban forest associated with xylotrophic basidial fungi]. *Fauna Urala i Sibiri [Fauna of the Urals and Siberia]* **1**, 97–103. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2020. Zhestkokrylye (Insecta, Coleoptera) v entomokomplekse ploskogo trutovika (*Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., 1887) v Chelyabinskoy oblasti [Coleoptera (Insecta, Coleoptera) in the entomocomplex of the flat tinder (*Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., 1887) in the Chelyabinsk region]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Elektronnyy nauchnyy zhurnal. [Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University. Electronic scientific journal]* **4** (36), 150–168. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2021a. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s ksilotrofnymi gribami roda *Trametes* Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) na luzhnom Urale [Coleoptera, associated with the xylotrophic fungi of the genus *Trametes* Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) in the Southern Urals]. *Zoologicheskii zhurnal [Zoological Journal]* **100** (7), 756–769. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2021b. Zhestkokrylye (Insecta, Coleoptera), svyazannye s ksilotrofnymi gribami *Lenzites betulinus* (L.) Fr. (Agaricomycetes: Polyporales) v Chelyabinskoy oblasti (Yuzhnyy Ural) [Coleoptera (Insecta, Coleoptera) associated with the xylotrophic fungi *Lenzites betulinus* (L.) Fr. (Agaricomycetes: Polyporales) in the Chelyabinsk region (Southern Urals)]. *Euraziatskii Entomologicheskii Zhurnal [Eurasian Entomological Journal]* **20** (6), 320–329. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2022a. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s ksilotrofnymi gribami roda *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) na luzhnom Urale [Coleoptera associated with the xylotrophic fungi of the genus *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) in the Southern Urals]. *Zoologicheskii zhurnal [Zoological Journal]* **101** (9), 985–1001. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2022b. Micetofil'nye zhestkokrylye (Insecta, Coleoptera) nacional'nogo parka «Pripyshminskie bory» [Mycetophilic Coleoptera (Insecta, Coleoptera) of the Pripyshminsky Forests National Park]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **127** (3), 10–21. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2023a. Zhestkokrylye (Insecta, Coleoptera), svyazannye s trutovikom *Byerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (Agaricomycetes, Polyporales) v Chelyabinskoy oblasti (Yuzhnyy Ural) [Coleoptera (Insecta, Coleoptera) associated with the tinder beetle *Byerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (Agaricomycetes, Polyporales) in the Chelyabinsk region (Southern Urals)]. *Evraziatskiy entomologicheskii zhurnal [Eurasian Journal of Entomology]* **22** (5), 235–245. (In Russian).
- Krasutsky, B.V., 2023b. Materialy k faune zhukov (Insecta, Coleoptera) botanicheskogo pamyatnika prirody «Kashtakskiy bor», svyazannykh s ksilotrofnymi bazidial'nymi gribami [Materials on the fauna of beetles (Insecta, Coleoptera) of the botanical natural monument «Kashtaksky bor» associated with xylotrophic basidial fungi]. *Fauna Urala i Sibiri [Fauna of the Urals and Siberia]* **2**, 85–92. (In Russian).
- Lukashenya, M.A., 2019. Zhestkokrylye – obitateli plodovykh tel ksilotrofnykh gribov (Insecta: Coleoptera) nacional'nogo parka «Belovezhskaya pushcha» [Coleoptera are inhabitants of the fruit bodies of xylotrophic fungi (Insecta: Coleoptera) of the National Park «Belovezhskaya Pushcha»]. *Vestnik BaRGU. Seriya Biologicheskie nauki. Sel'skokhozyaystvennyye nauki [Bulletin of the Baranovich State University. The Biological Sciences series. Agricultural Sciences]* **7**, 59–65. (In Russian).

- Martin, M.M., 1979. Biochemical implications of insect mycofagy. *Biological Reviews* **54**, 1–21.
- Nikitsky, N.B., 1993. Zhuki-griboedy (Coleoptera, Mycetophagidae) fauny Rossii i sopredel'nykh stran [Fungi-beetles (Coleoptera, Mycetophagidae) of the fauna of Russia and neighboring countries]. Moscow State University, Moscow, Russia, 184 p. (In Russian).
- Nikitsky, N.B., 2016. Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Moskovskoy oblasti. Ch. 1 [Coleoptera (Insecta, Coleoptera) Moscow region. Part 1]. Direkt-Media, Moscow – Berlin, Russia, 712 p. (In Russian).
- Nikitsky, N.B., 2019. Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Moskovskoy oblasti. Ch. 2 [Coleoptera (Insecta, Coleoptera) Moscow region. Part 2]. Direkt-Media, Moscow – Berlin, Russia, 808 p. (In Russian).
- Nikitsky, N.B., Ishkaeva, A.F., 2022. Raznoobrazie trutovikovykh zhukov (Coleoptera, Ciidae) respubliki Komi [Diversity of tinder beetles (Coleoptera, Ciidae) of the Komi Republic]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskoy [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **127** (2), 3–15. (In Russian).
- Nikitsky, N.B., Kompantsev, A.V., 1995. Novye vidy zhukov-gribovikov (Coleoptera, Erotylidae) s Dal'nego Vostoka Rossii s zamechaniyami po rasprostraneniyu i biologii drugih vidov [New species of fungal beetles (Coleoptera, Erotylidae) from the Russian Far East with observations on the distribution and biology of other species]. *Zoologicheskii zhurnal [Zoological Journal]* **74** (6), 83–92. (In Russian).
- Nikitsky, N.B., Semenov, V.B., 2001. K poznaniyu zhestkokrylykh nasekomykh (Coleoptera) Moskovskoy oblasti [Towards the knowledge of Coleoptera (Coleoptera) Moscow region]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskoy [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **106** (4), 38–49. (In Russian).
- Nikitsky, N.B., Schigel, D.S., 2004. Beetles in Polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes. *Entomologica Fennica* **15**, 6–22.
- Nikitsky, N.B., Tatarinova, A.F., 2002. Fauna i ekologiya zhukov-skrytnikov (Coleoptera, Latridiidae) evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii s zamechaniyami po ksilofil'nym (i nekotorym drugim) zhestkokrylym Moskovskoy oblasti [Fauna and ecology of concealer beetles (Coleoptera, Latridiidae) of the European Northeast of Russia with remarks on xylophilic (and some other) coleoptera of the Moscow region]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskoy [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **107** (1), 22–25. (In Russian).
- Nikitsky, N.B., Tatarinova, A.F., 2003. Fauna i ekologiya ksilofil'nykh zhukov-blestyanok (Coleoptera, Nitidulidae) evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii [Fauna and ecology of xylophilic glistening beetles (Coleoptera, Nitidulidae) of the European Northeast of Russia]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskoy [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **108** (5), 28–32. (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 [Coleoptera-xylobionts, mycetobionts and lamellata of the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve (with an overview of the fauna of these groups of the Moscow region) (Sbornik trudov Zoologicheskogo Museya MGU. T. 36 [Collection of works of the Zoological Museum of Moscow State University. Vol. 36]. Moscow State University, Moscow, Russia, 198 p. (In Russian).
- Polevoy, A.V., Nikitsky, N.B., 2019. K faune ksilofil'nykh i nekotorykh drugih zhestkokrylykh (Insecta, Coleoptera), sobrannykh stvolovymi eklektorami na valezhe eli v Yuzhnoy Karelii [The fauna of xylophilous and some other Coleoptera (Insecta, Coleoptera) collected by stem eclectors on the

- spruce tree in South Karelia]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **124** (3), 20–28. (In Russian).
- Reibnitz, J., 1999. Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera, Cisiidae). *Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart* **34**, 1–76. (In German).
- Reibnitz, J., Graf, R., Coray, A., 2013. Verzeichnis der Ciidae (Coleoptera) der Schweiz mit Angaben zur Nomenklatur und Ökologie. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse* **86**, 63–88. (In German).
- Shchigel', D.S., 2002. Kompleksy zhestkokrylykh – obitateley trutovykh gribov Vostochno-Evropeyskoy ravniny i Kryma [Coleoptera complexes are inhabitants of the tinder fungi of the East European Plain and Crimea]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **107** (1), 8–21. (In Russian).
- Schigel, D.S., 2005. Polypore-inhabiting beetles of four protected forests in South Häme, Central Finland. *Sahlbergia* **10**, 59–62.
- Schigel, D.S., 2006. *Polyporus* of western Finnish Lapland and seasonal dynamics of polypore beetles. *Karstenia* **46**, 37–64.
- Schigel, D.S., 2009. Polypore assemblages in boreal old-grown forests, and associated Coleoptera. *Publication in Botany from the University of Helsinki* **9**, 1–44.
- Schigel, D.S., 2011a. Polypore-beetle associated in Finland. *Annales Zoologici Fennici* **48** (6), 319–348.
- Schigel, D.S., 2011b. Fungus-beetle food web pattern in boreal forests. *Russian Entomological Journal* **20** (2), 141–150.
- Schigel, D.S., Niemela A.T., Similä, Ä.M., Kinnunen, J., Manninen, O., 2004. *Polyporus* and associated beetles of the North Karelian Biosphere Reserve, eastern Finland. *Karstenia* **44**, 35–56.
- Temreshev, I.I., 2019. Zhuki-griboedy (Coleoptera, Mycetophagidae) Almatinskoy oblasti (Yugo-Vostochnyy Kazakhstan) [Griboyedov beetles (Coleoptera, Mycetophagidae) of the Almaty region (Southeastern Kazakhstan)]. *Acta Biologica Sibirica* **5** (1), 63–70. (In Russian).
- Tsinkevich, V.A., 2004. Zhestkokrylye (Coleoptera) – obitateley plodovykh tel bazidial'nykh gribov (Basidiomycetes) zapada lesnoy zony Russkoy ravniny (Belarus') [Coleoptera are inhabitants of the fruit bodies of basidial fungi (Basidiomycetes) in the west of the forest zone of the Russian Plain (Belarus)]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Seriya Biologicheskaya [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Biological Series]* **109** (4), 17–25. (In Russian).
- Vlasov, D.V., 2023. Zhestkokrylye (Insecta, Coleoptera) nadsemeystva Tenebrionoidea nacional'nogo parka «Pleshchevo ozero» (Yaroslavskaya oblast') [Coleoptera (Insecta, Coleoptera) of the Tenebrionoidea superfamily of the Pleshcheyevo Lake National Park (Yaroslavl Region)]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Prisurskiy» [Scientific works of the Prisursky State Nature Reserve]* **38**, 77–85. (In Russian).
- Vlasov, D.V., Nikitsky N.B., 2014. Fauna zhukov-blestyanok (Coleoptera, Cucujoidea, Nitidulidae) Yaroslavskoy oblasti [Fauna of beetles (Coleoptera, Cucujoidea, Nitidulidae) Yaroslavl region]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **119** (6), 29–35. (In Russian).
- Vlasov, D.V., Nikitsky, N.B., 2015. Fauna trutovikovykh zhukov (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Yaroslavskoy oblasti [Fauna of tinder beetles (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Yaroslavl region].

Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskoy [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology] **120** (3), 3–41. (In Russian).

Vlasov, D.V., Nikitsky, N.B., 2017. Fauna zhukov-chelnovidok (Coleoptera, Staphylinidae) Yaroslavskoy oblasti s ukazaniyami novykh i maloizvestnykh zhestkokrylykh iz nekotorykh semeystv [Fauna of black-bodied beetles (Coleoptera, Staphylinidae) Yaroslavl region with indications of new and little-known coleoptera from some families]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskoy [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **122** (3), 8–18. (In Russian).

Vlasov, D.V., Nikitsky, N.B., 2018. Fauna zhukov-plesneedov (Coleoptera, Endomychidae) Yaroslavskoy oblasti [Fauna of leaf beetles (Coleoptera, Endomychidae) Yaroslavl region]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskoy [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **122** (3), 36–40. (In Russian).

Vlasov, D.V., Nikitsky, N.B., Saluk, S.V., 2018. Fauna zhukov-skrytnikov (Coleoptera, Latridiidae) Yaroslavskoy oblasti [Fauna of hiding beetles (Coleoptera, Latridiidae) Yaroslavl region]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskoy [Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology]* **123** (4), 34–39. (In Russian).

Zaitsev, A.I., Kompantsev, A.V., 1987. Kompleksy zhestkokrylykh i dvukrylykh nasekomykh, svyazannykh s karpoforami derevorazrushayushchikh gribov roda *Pleurotus* (Fr.) Quel. v Vostochnoy Sibiri i na Dal'nem Vostoke [Complexes of coleoptera and diptera insects associated with carpophores of wood-destroying fungi of the genus oyster mushrooms (French) Kuehl. in Eastern Siberia and the Far East]. In: Tsibul'skaya, R.L. (ed.), *Ekologiya i morfologiya nasekomykh – obitateley gribnykh substratov [Ecology and morphology of insect inhabitants of fungal substrates]*. Nauka, Moscow, USSR, 56–65. (In Russian).