

УДК 595.7(021)

ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (COLEOPTERA), СВЯЗАННЫЕ С КСИЛОТРОФНЫМИ ГРИБАМИ РОДА *PLEUROTUS* (FR.) P. KUMM. (BASIDIOMYCETES, AGARICALES) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2022 г. Б. В. Красуцкий*

Челябинский государственный университет, Челябинск, 454001 Россия

*e-mail: boris_k.63@mail.ru

Поступила в редакцию 10.11.2021 г.

После доработки 06.02.2022 г.

Принята к публикации 08.02.2022 г.

На Южном Урале с 3 видами базидиальных дереворазрушающих грибов рода *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. (*P. calyptratus*, *P. ostreatus*, *P. pulmonarius*) связаны 73 вида жуков из 21 семейства. Среди них выделены группы специализированных мицетобионтов-карпофорофагов: типичных мицетофагов (17 видов), мицетосапрофагов (9 видов), полных мицетофагов (2 вида) и эврибионтов: облигатных мицетофагов (16 видов), миксофагов (15 видов), факультативных мицетофагов (8 видов), хищников (3 вида) и случайных посетителей (3 вида). Плодовые тела вешенок активно заселяют основные деструкторы базидиом: типичные скрытноживущие мицетофаги-монофаги – *Triplax aenea*, *T. rufipes*, *T. scutellaris* (Egotylidae), а также виды с более широким спектром пищевых связей – *Atheta gagatina*, *Gyrophaena bihamata*, *Lordithon lunulatus*, *Oxyporus maxillosus*, *O. mannerheimi* (Staphylinidae), *Cylloides ater* (Nitidulidae), *Tetratoma ancora* (Tetratomidae). На спороносящих грибах иногда встречаются имаго не специализированных в отношении вешенок миксомицетофагов *Agathidium mandibulare*, *A. seminulum*, *Amphicyllis globus* (Leiodidae) и мицетофагов *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *S. subalpinum* (Staphylinidae) и *Sychramus luteus* (Nitidulidae). В отмирающих и мертвых плодовых телах преобладают мицетофаги-полифаги – *Dacne bipustulata* (Egotylidae), *Mycetophagus piceus*, *M. quadripustulatus*, реже встречаются *Mycetophagus ater*, *M. multipunctatus*, *M. tschitscherini* и *Litargus connexus* (Mycetophagidae). В мертвых, переувлажненных и заплесневелых базидиомах поселяются эвритопные виды, характерные для различных разлагающихся субстратов, – *Anthobium atrocephalum*, *A. melanocephalum*, *Cilea silphoides*, *Megarthritis denticollis*, *M. depressus*, *M. hemipterus*, *Oxypoda alternans*, *Tachinus laticollis* (Staphylinidae), *Endomychus coccineus* (Endomychidae), *Eपुरаеа variegata* (Nitidulidae), *Stephostethus pandellei* (Latridiidae) и некоторые другие. Под отмершей корой березы и осины в мицелиальном слое грибов рода *Pleurotus* обычно развиваются *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum*, *C. histeroides* (Cerylonidae), *Rhizophagus parvulus* (Monotomidae), *Glischrochilus hortensis* (Nitidulidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Melandrya dubia* (Melandryidae) и *Upis ceramboides* (Tenebrionidae).

Ключевые слова: ксилотрофные базидиомицеты, *Pleurotus*, жесткокрылые, пищевые преферендумы, взаимоотношения, эколого-трофическая структура

DOI: 10.31857/S0044513422090070

Представленная работа основана на результатах многолетних исследований (1985–2021 гг.) комплексов жесткокрылых (Coleoptera), связанных с ксилотрофными базидиальными грибами (Basidiomycetes, Нуменомицетиде) Урала и Западной Сибири.

На территории Южного Урала 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 Аргаяшского,

Аргазинского, Брединского, Верхнеуральского, Каслинского, Катав-Ивановского, Кизильского, Красноармейского, Кунашакского, Нагайбакского, Октябрьского, Саткинского, Сосновского и Чебаркульского районов (рис. 1).

Основные итоги изложены в серии публикаций (Красуцкий, 1990, 1994, 1995, 1996, 1996а, 1997, 1997а, 2000, 2001, 2005, 2006, 2007, 2007а, 2010, 2013, 2013а, 2014, 2016, 2018, 2020, 2021, 2021а). В этой статье мы обсуждаем состав и структуру сообщества жесткокрылых грибов рода *Pleurotus* (Fr.) (Polyporales, Polyporaceae), из которых на Южном Урале чаще других встречаются *P. calyptratus* (Lindblad ex Fr.) Sacc. (вешенка покрытая), *P. ost-*

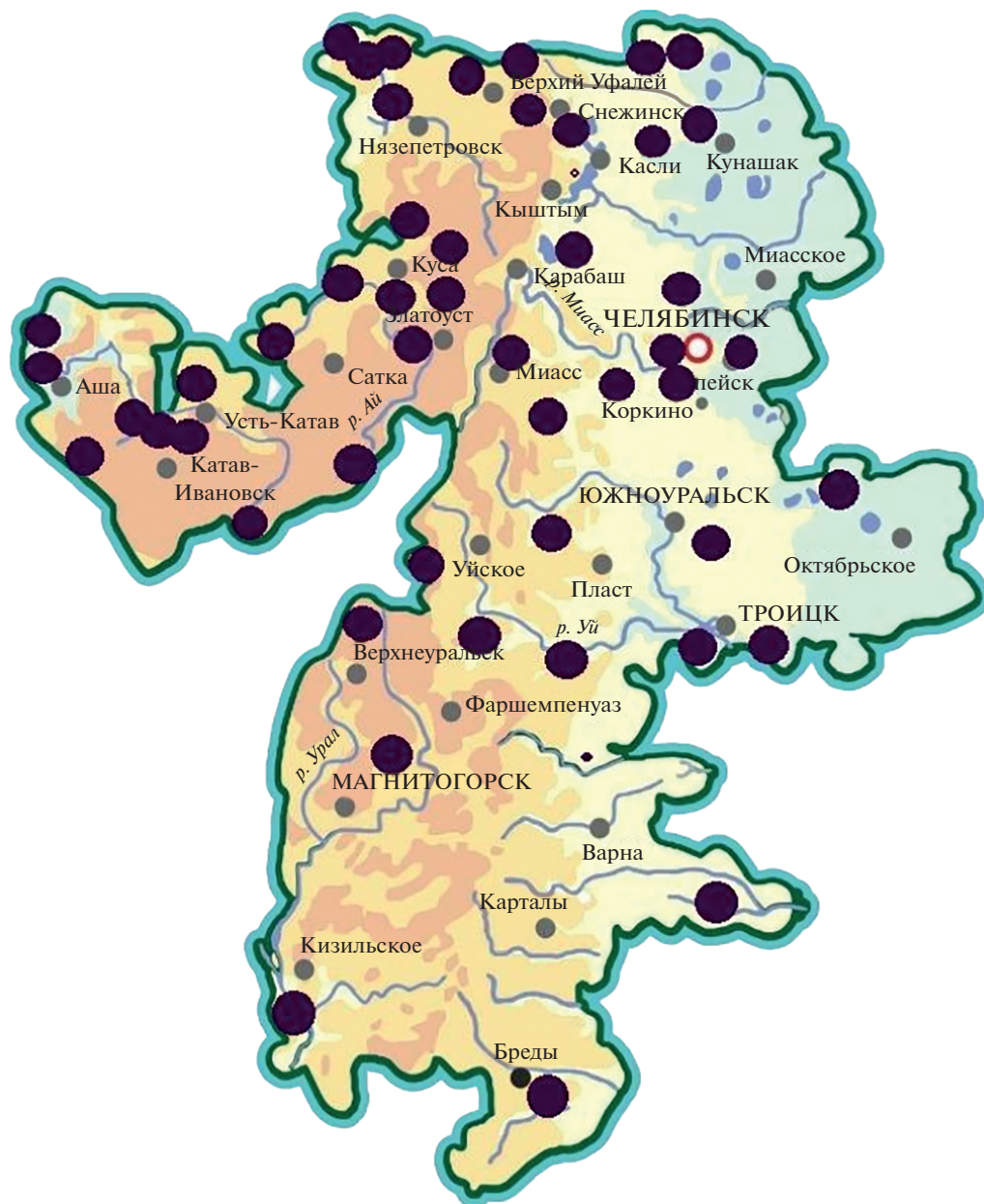


Рис. 1. Места проведения исследований на территории Челябинской обл.

reatus (Jacq.) P. Kumm. (вешенка устричная) и *P. pulmonarius* (Fr.) Quel. (вешенка легочная).

Вешенка покрытая поселяется обычно на сухостое, реже валежнике осины (*Populus tremula*), начинает плодоносить раньше других видов рода (в мае—начале июня). Плодовые тела до 10.0 см в диаметре, с димитической системой гиф, сидячие, растут одиночно или небольшими скоплениями. Мякоть кожисто-мясистая, плотная, пластинки гименофора в молодом возрасте прикрыты пленчатым частным покрывалом. С возрастом консистенция плодовых тел становится упруго-кожистой, при высыхании почти пробковой.

Вешенка устричная растет на пнях, валежнике, сухостойных или живых, но ослабленных листовенных (*Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Ulmus*), крайне редко — на хвойных (*Picea*) деревьях. По сравнению с другими вешенками часто встречается в городской среде на *Populus balsamifera*, иногда на *Acer negundo* и *Ulmus laevis*. Плодоносит довольно поздно (обычно осенью в сентябре и, даже, в октябре). Плодовые тела до 20.0 см в диаметре, с мономитической системой гиф, агарикоидные, иногда сидячие, растут группами, реже одиночно. Мякоть мясистая, довольно эластичная. Пластинки, нисходящие на верхнюю треть ножки, с

пластиночками. С возрастом консистенция плодовых тел становится кожисто-мясистой, при высушивании почти пробковой.

Вешенка легочная заселяет сухостой, валежник, пни лиственных (*Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Quercus*, *Tilia*, *Salix*), реже хвойных (*Abies*, *Picea*, *Pinus*) пород. В течение сезона вегетации плодоносит неоднократно с мая по сентябрь. Плодовые тела до 10.0 см в диаметре (иногда на валежнике крупномерной осины до 20.0 см), с мономитической системой гиф, сидячие или агарикоидные, растут группами, реже одиночно. Мякоть тонкая, мясистая, но плотная. Пластинки частые, нисходящие, с редкими анастомозами. При высушивании плодовые тела становятся пробковатыми, но ломкими.

Компанцев (1984) отмечал, что “изменение состояния плодовых тел вешенок с течением времени в значительной степени зависит от погодных и микроклиматических условий. При сильном увлажнении карпофоры *Pleurotus* быстро ослизнаются, при недостатке влаги они сохраняются значительно дольше и, в конечном счете, подсыхают, находясь еще долгое время на стволах деревьев. При вторичном увлажнении таких старых карпофоров на них обильно развиваются плесневые грибы”. Состав группировок мицетобионтов зависит от консистенции, влажности и других особенностей плодовых тел, и это необходимо учитывать при изучении их населения.

КРАТКИЙ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ ГРИБОВ РОДА *PLEUROTUS* В РОССИИ И НА НЕКОТОРЫХ СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Первые, наиболее полные сведения о жесткокрылых, связанных с грибами (и миксомицетами), мы находим в работе Беника (Benick, 1952), в которой для 7 видов грибов рода *Pleurotus* (*P. atrocoeruleus* (Fr.) P. Kumm., *P. cornucopioides* (Klotzsch) Gill, *P. geogenius* (Bull.) Quel., *P. ostreatus* (Jacq.) P. Kumm., *P. porrigens* (Pers.) Sing., *P. salignus* (Fr.) P. Kumm., *P. ulmarius* (Bull.) P. Kumm.) названо 37 видов жуков из 8 семейств. Максимальное число видов (25) указано для *P. ostreatus*.

Компанцев (1984), рассматривая комплексы жесткокрылых, связанных с некоторыми ксилотрофными грибами Костромской обл. в качестве наиболее характерных обитателей *Pleurotus calyptratus* и *P. ostreatus* упоминает 7 видов из семейств Erotylidae, Nitidulidae, Mucetophagidae. В вышедшей двумя годами ранее работе, посвященной морфо-экологическим особенностям личинок жуков семейства Erotylidae (грибовики), автор приводит 8 видов, обитающих в плодовых телах вешенок на территориях Дальнего Востока

России (5 видов), Закавказья (2 вида) и Средней Азии (1 вид) (Компанцев, 1982).

Яковлев и Осипова (1985), детально рассматривая энтомокомплексы многих съедобных грибов Южной Карелии, сообщают о развитии в карпофорах вешенок 4 видов жуков из 4 семейств, впервые указывая в качестве их мицетобионтов плесневеда *Endomychus coccineus* (L.) (Endomychidae). В общем списке насекомых-мицетобионтов Южной Карелии Яковлев (1986a) для *P. ostreatus* называет 7 видов жуков из 5 семейств, в числе которых три вида семейства Staphylinidae и по одному виду из семейств Endomychidae, Erotylidae, Mucetophagidae и Nitidulidae.

Зайцев и Компанцев (1987) дают подробную информацию о 20 видах жесткокрылых из 8 семейств, связанных с 6 видами вешенок (*P. calyptratus*, *P. citrinopileatus* Sing., *P. dryinus* (Pers.) P. Kumm., *P. ostreatus*, *P. phellodendri* (Sing.) Sing., *P. salmoneostramineus* L. Wass.) в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. В качестве типичных обитателей грибов рода *Pleurotus* они называют жуков из родов *Triplax* Hbst., *Eutriplax* Lew. (Erotylidae) и *Cyllodes* Er. (Nitidulidae).

В монографии, посвященной жукам-грибовам (Mucetophagidae) России и сопредельных территорий, Никитский (1993) сообщает о пищевых связях с вешенками (главным образом, *P. ostreatus*) не только 13 видов жуков этого семейства, но и 17 видов грибовиков, 4 видов церилонид (Cerylonidae), двух видов монотомид (Monotomidae) и двух видов чернотелок (Tenebrionidae).

Никитский и Компанцев (1995) подробно анализируют пищевые связи жуков семейства Erotylidae дальневосточной фауны и описывают три новых вида. В плодовых телах грибов рода *Pleurotus* (*P. citrinopileatus*, *P. cornucopiae* (Paulet) Rolland, *P. eryngii* (DC.) Quel., *P. ostreatus*, *P. pulmonarius*, *Pleurotus* sp.) они в общей сложности регистрируют 25 видов, личинки 22 из которых развиваются в них. Наиболее богаты энтомокомплексы *P. pulmonarius* (19 видов) и *P. ostreatus* (14 видов), в то время как в *P. eryngii* развитие проходят четыре, а в *P. cornucopiae* — лишь два вида грибовиков.

В Беларуси на *P. ostreatus* и *P. pulmonarius* Цинкевич (2004) обнаруживает 12 видов жуков из 7 семейств, а спустя 15 лет Лукашя (2019) для *P. ostreatus* упоминает уже 36 видов из 9 семейств. Оба автора подчеркивают важную роль жуков-грибовиков рода *Triplax* в утилизации плодовых тел вешенок.

В южной Финляндии для трех видов вешенок (*P. dryinus*, *P. ostreatus*, *P. pulmonarius*) Шигель (Schigel, 2007, 2009, 2011) приводит 52 вида из 11 семейств, причем большинство видов (43 вида из 10 семейств) связано с *P. pulmonarius*, в то время как с *P. ostreatus* связаны только два вида из двух семейств.

Наиболее полную информацию о жесткокрылых, так или иначе связанных с грибами, в частности с вешенками (в основном, *P. calyptratus*, *P. ostreatus*, *P. pulmonarius*), мы находим в первой (2016) и второй (2019) частях монографии Никитского, в которой для Московской обл. упоминается (в том числе и со ссылкой на данные других исследователей) 99 видов жуков из 13 семейств. Значительным числом видов представлены Staphylinidae (56), но менее половины из них являются специализированными мицетобионтами, в то время как типичными обитателями плодовых тел *Pleurotus* являются представители рода *Triplax* Hbst. (*T. aenea* (Schall.), *T. collaris* (Schall.), *T. lepida* (Fald.), *T. rufipes* (F.), *T. scutellaris* Charp., *Dacne bipustulata* (Thunbg.) (Erotylidae), *Cyllodes ater* Hbst. (Nitidulidae), отдельные виды рода *Mycetophagus* Hellw. (Mycetophagidae) и некоторые другие.

Таким образом, в настоящее время опубликованы сведения о жесткокрылых, обитающих в 14 видах рода *Pleurotus*. Наиболее полно изучены энтомокомплексы *P. ostreatus* и *P. pulmonarius* европейской части России, Дальнего Востока, Средней и Северной Европы.

В ходе ранее проводимых мною исследований на территории Урала и Западной Сибири (в период с 1982 по 2004 гг.) для грибов рода *Pleurotus* было выявлено 78 видов из 25 семейств, проанализированы их связи с этими и многими другими ксилотрофными грибами (Красуцкий, 2005). Дальнейшее изучение сообществ мицетофильных жесткокрылых, главным образом на Южном Урале (2005–2021 гг.), дало новые результаты, о которых, в частности, сообщается в этой статье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Подробно методика исследований была освещена в ранее опубликованных работах (Красуцкий, 2005, 2020, 2021), поэтому отметим основные моменты ее применения при изучении энтомокомплексов грибов рода *Pleurotus*.

Материалом послужили жесткокрылые, собранные на различных стадиях онтогенеза с поверхности и из толщи плодовых тел трех видов вешенок разного возраста и состояния, а также прилежащих к базидиомам участков коры и древесины.

Исследования в полевых условиях были проведены главным образом маршрутным методом в разнотипных естественных и, отчасти, искусственных лесонасаждениях, 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 их обитателей в стационарных условиях. При необходимо-

сти 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 состава обитателей живых, нередко спороносящих, и отмерших подсохших или, напротив, сильно увлажненных базидиом.

При описании характера взаимоотношений насекомых с грибами использовали следующие критерии:

1) степень экологической специализации – критерий, учитывающий общий характер связей жуков с грибами (облигатные или 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.).

Для анализа пищевой специализации жуков с грибами применяли коэффициенты предпочтения (K_n), отражающие долю конкретных видов грибов в общем пищевом рационе насекомых (Красуцкий, 2005, 2020, 2021). Благодаря этому можно оценить степень гостальной специализации конкретных видов, родов и семейств жуков в отношении преобладающих в районах исследования видов грибов.

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 вешенками субстратах и учитывали локализацию жесткокрылых на участках древесины, густо пронизанных мицелием 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 отметить, что присутствие отдельных ксилофильных видов в мицелиальном слое не всегда означало их питание грибами; причиной могли быть легкая доступность жертв (как показывали наши наблюдения, для хищников это в основном мелкие личинки ксило-мицетофильных двукрылых) или большое число мертвых насекомых (для некрофагов), наконец, более благоприятные микроклиматические условия (повы-

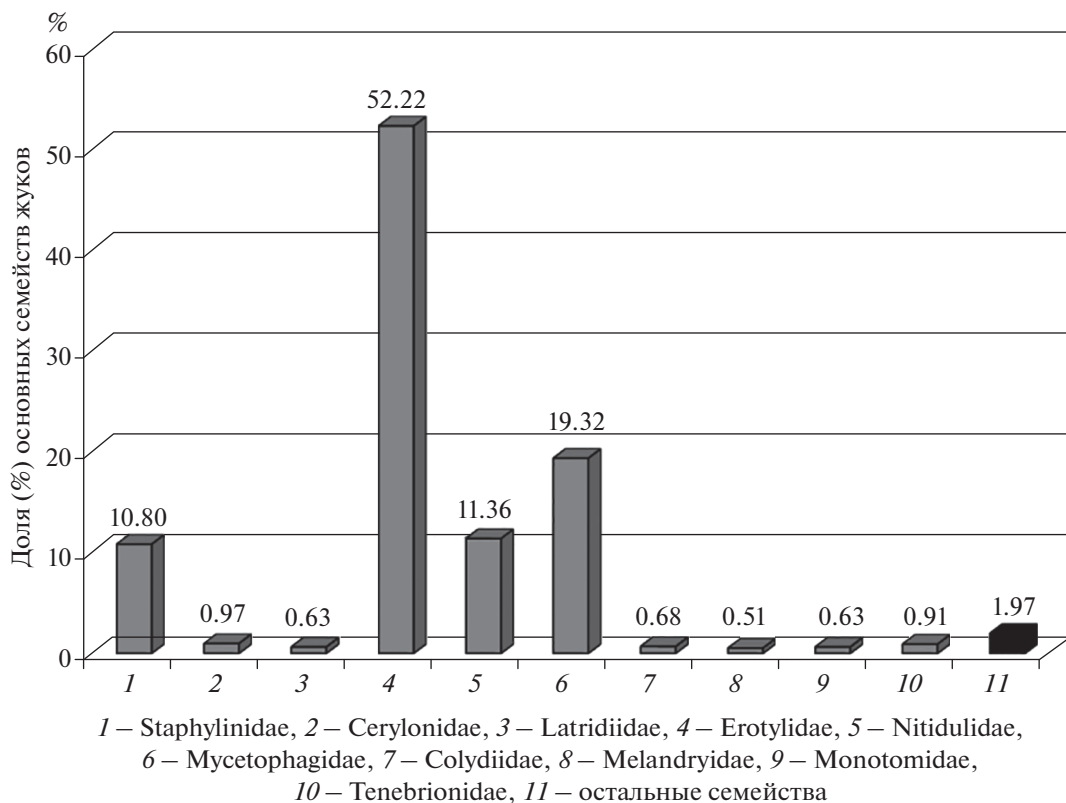


Рис. 2. Доля (%) основных семейств жуков в энтомокомплексе грибов рода *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm.

шенная температура, более высокая влажность), возникающие при грибном разложении компонентов коры и древесины.

Всего было исследовано 1405 плодовых тел и 40 образцов коры и древесины березы, осины и тополя. Насекомые были обнаружены на поверхности и в толще 1056 плодовых тел и в мицелиальном слое грибов в 32 обследованных древесных субстратах (главным образом, березы и осины). Показатели заселенности составили: для *P. calyptratus* 88.74%, для *P. pulmonarius* 62.25%, для *P. pulmonarius* 72.04%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав и встречаемость жесткокрылых, связанных с грибами рода *Pleurotus*

С грибами рода *Pleurotus* на Южном Урале связаны 73 вида жесткокрылых из 21 семейства (табл. 1). Наиболее богат состав обитателей *P. pulmonarius* (63 вида), менее всего жуков (29 видов) выявлено для *P. ostreatus*; 40 видов из 19 семейств так или иначе связано с *P. calyptratus*. В плодовых телах вешенки развиваются 33 вида из 4 семейств, а под корой и в древесине, часто в их мицелиальном слое, — 18 видов из 10 семейств, имаго которых встречаются и на плодовых телах. Исключитель-

но на стадии имаго в/на грибах обнаружен 21 вид из 11 семейств.

Только 14 видов из 6 семейств являются общими в комплексе обитателей базидиом всех трех видов вешенок (12 видов из 5 семейств проходят в них развитие). Доминируют жуки и личинки грибовиков (Erotlylidae) — *Dacne bipustulata*, *Triplax aenea*, *T. rufipes*, *T. scutellaris*, грибоедов (Mycetophagidae) — *Litargus connexus* (в плодовых телах *P. ostreatus* и *P. pulmonarius* обнаружен только на стадии имаго), отдельные представители рода *Mycetophagus* Hellw., особенно *Mycetophagus piceus*, *M. quadripustulatus*, *M. ater* (очень редок в *P. ostreatus*), блестянок (Nitidulidae) — *Cyllodes ater* и стафилинид (Staphylinidae) — *Lordithon lunulatus*, *Oxyporus maxillosus* (табл. 1, рис. 2).

Реже и не во всех видах вешенок встречаются стафилиниды *Cilea silphoides*, *Gyrophana bihamata*, *Lordithon thoracicus*, *L. trimaculatus*, *Megarthus denticollis*, *M. hemipterus*, *Oxyporus mannerheimi*, грибоед *M. tschitscherini*. В целом низки показатели встречаемости *Aleochara moerens*, *Atheta boleticola*, *A. crassicornis*, *Anthobium atrocephalum*, *A. melanoccephalum*, *Autalia longicornis*, *Bolitochara obliqua*, *Megarthus depressus*, *Oxyroda alternans*, *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *Tachinus laticollis* (Staphylinidae), *Dacne notata* (Erotlylidae) и *Mycetophagus multipunctatus* (Mycetophagidae). Многие

Таблица 1. Жесткокрылые (Coleoptera), найденные на грибах рода *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. (Agaricales) на Южном Урале

Семейства и виды жуков	Встречаемость жуков в/на грибах рода <i>Pleurotus</i> (доля заселенных базидиом, %, от всех исследованных)		
	<i>P. calypratus</i>	<i>P. ostreatus</i>	<i>P. pulmonarius</i>
I. Carabidae Latreille 1802			
1. <i>Harpalus latus</i> (L.)*	ед.	—	—
2. <i>Platynus assimilis</i> (Pk.)*	—	—	ед.
3. <i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (F.)*	—	—	ед.
4. <i>Tachyta nana</i> (Gyll.)*	ед.	—	—
II. Leiodidae Fleming 1821			
5. <i>Agathidium mandibulare</i> Sturm*	ед.	—	—
6. <i>Agathidium seminulum</i> (L.)*	—	—	ед.
7. <i>Amphicyllis globus</i> (F.)*	—	—	ед.
8. <i>Sciodrepoides watsoni</i> (Spence)*	ед.	—	—
III. Silphidae Latreille 1806			
9. <i>Silpha carinata</i> Hbst.*	ед.	—	ед.
IV. Staphylinidae Latreille 1802			
10. <i>Aleochara moerens</i> Gyll.	—	—	+
11. <i>Atheta boleticola</i> J. Sahlb.	—	—	+
12. <i>Atheta crassicornis</i> (F.)	—	ед.	+
13. <i>Atheta gagatina</i> (Baudi)	—	+	+
14. <i>Anthobium atrocephalum</i> (Gyll.)	—	—	+
15. <i>Anthobium melanocephalum</i> (Ill.)	—	—	+
16. <i>Autalia longicornis</i> Sch.	—	—	+
17. <i>Bolitochara obliqua</i> Er.	—	+	+
18. <i>Cilea silphoides</i> (L.)	—	—	1.47
19. <i>Gyrophaena bihamata</i> Thoms.	—	—	1.22
20. <i>Lordithon bicolor</i> (Grav.)*	—	—	ед.
21. <i>Lordithon lunulatus</i> (L.)	2.88	5.88	5.37
22. <i>Lordithon thoracicus</i> (F.)	—	+	0.61
23. <i>Lordithon trimaculatus</i> (F.)	—	—	0.85
24. <i>Megarthritis denticollis</i> (Beck)	+	—	0.61
25. <i>Megarthritis depressus</i> (Pk.)	+	—	+
26. <i>Megarthritis hemipterus</i> (Ill.)	—	—	1.10
27. <i>Oxyropa alternans</i> (Grav.)	—	ед.	+
28. <i>Oxyporus mannerheimi</i> Gyll.	—	ед.	0.57
29. <i>Oxyporus maxillosus</i> (F.)	3.40	7.35	8.42
30. <i>Scaphisoma agaricinum</i> (L.)	+	—	—
31. <i>Scaphisoma inopinatum</i> (Löbl)*	ед.	—	+
32. <i>Scaphisoma subalpinum</i> Rtt.*	—	—	ед.
33. <i>Sepedophilus bipustulatus</i> (Grav.)*	—	ед.	ед.
34. <i>Tachinus laticollis</i> Grav.	+	—	ед.
V. Histeridae Gyllenhal 1808			
35. <i>Margarinotus ventralis</i> (Mars.)*	—	—	ед.
36. <i>Platysoma deplanatum</i> (Gyll.)*	ед.	—	ед.
37. <i>Platysoma frontale</i> (Payk.)*	—	—	ед.
VI. Geotrupidae Latreille 1802			
38. <i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba)*	ед.	—	ед.

Таблица 1. Продолжение

Семейства и виды жуков	Встречаемость жуков в/на грибах рода <i>Pleurotus</i> (доля заселенных базидиом, %, от всех исследованных)		
	<i>P. calyptratus</i>	<i>P. ostreatus</i>	<i>P. pulmonarius</i>
VII. Elateridae Leach 1815			
39. <i>Prosternon tessellatum</i> (L.)*	ед.	—	—
VIII. Trogossitidae Latreille 1802			
40. <i>Thymalus oblongus</i> Rtt.**	+	—	ед.
XIX. Cerylonidae Billberg 1820			
41. <i>Cerylon deplanatum</i> Gyll.**	2.09	—	+
42. <i>Cerylon ferrugineum</i> Steph.**	1.31	—	0.73
43. <i>Cerylon histeroides</i> (F.)**	+	+	0.61
X. Cucujidae Latreille 1802			
44. <i>Uleiota planatus</i> (L.)**	ед.	—	—
XI. Endomychidae Leach 1815			
45. <i>Endomychus coccineus</i> (L.)*	—	ед.	ед.
XII. Erotylidae Latreille 1802			
46. <i>Dacne bipustulata</i> (Thunbg.)	43.98	10.78	36.63
47. <i>Dacne notata</i> (Gmel.)*	+	—	ед.
48. <i>Triplax aenea</i> (Schall.)	4.97	28.46	39.22
49. <i>Triplax rufipes</i> (F.)	8.64	12.33	18.14
50. <i>Triplax russica</i> (L.)*	—	ед.	ед.
51. <i>Triplax scutellaris</i> Charp.	12.57	25.00	40.29
XIII. Nitidulidae Latreille 1802			
52. <i>Cychramus luteus</i> (F.)*	—	—	+
53. <i>Cyllodes ater</i> (Hbst.)	3.14	13.73	17.83
54. <i>Epuraea neglecta</i> (Heer)*	+	—	—
55. <i>Epuraea variegata</i> (Hbst.)	—	+	ед.
56. <i>Glischrochilus hortensis</i> (Geoffr.)**	—	+	+
57. <i>Glischrochilus quadripunctatus</i> (L.)**	+	—	—
XIV. Monotomidae Laporte 1840			
58. <i>Rhizophagus dispar</i> (Pk.)**	—	—	+
59. <i>Rhizophagus nitidulus</i> (F.)**	ед.	—	ед.
60. <i>Rhizophagus parvulus</i> (Pk.)**	—	ед.	0.85
XV. Latridiidae Erichson 1842			
61. <i>Stephostethus pandellei</i> (Bris.)*	+	—	1.34
XVI. Colydiidae Erichson 1845			
62. <i>Bitoma crenata</i> (F.)**	+	ед.	0.85
XVII. Melandryidae Leach 1815			
63. <i>Dircaea quadriguttata</i> (Pk.)**	ед.	—	—
64. <i>Melandrya dubia</i> (Schall.)**	—	ед.	0.73
XVIII. Mordellidae Latreille 1802			
65. <i>Tomoxia bucephala</i> Costa**	—	—	+
XIX. Mycetophagidae Leach 1815			
66. <i>Litargus connexus</i> (Geoffr.)	7.06	6.37	4.03
67. <i>Mycetophagus ater</i> (Rtt.)	7.32	+	3.17
68. <i>Mycetophagus multipunctatus</i> F.	ед.	ед.	+
69. <i>Mycetophagus piceus</i> (F.)	19.37	9.31	23.81

Таблица 1. Окончание

Семейства и виды жуков	Встречаемость жуков в/на грибах рода <i>Pleurotus</i> (доля заселенных базидиом, %, от всех исследованных)		
	<i>P. calyptratus</i>	<i>P. ostreatus</i>	<i>P. pulmonarius</i>
70. <i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (L.)	3.67	5.39	5.98
71. <i>Mycetophagus tschitscherini</i> (Rtt.)	2.09	—	1.95
XX. Tenebrionidae Latreille 1802			
72. <i>Upis ceramboides</i> (L.)**	+	+	0.85
XXI. Tetratomidae Billberg 1820			
73. <i>Tetratoma ancora</i> F.*	—	—	+
Всего семейств	19	10	19
видов	40	29	63

Примечания. * 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); ед. — единичные находки на/ в плодовых телах, “+” — встречаемость менее 0.50.

виды (из семейств Carabidae, Silphidae, Leiodidae, Histeridae, Geotrupidae, Elateridae, Endomychidae, Nitidulidae, Tetratomidae) обнаружены только на имагинальной стадии и представлены единичными находками, что указывает на случайный или кратковременный характер их связей с грибами рода *Pleurotus*.

Что касается жесткокрылых, развитие которых происходит под корой и в древесине (их 18 видов), то встречаемость имаго некоторых из них на плодовых телах грибов может быть даже выше, чем встречаемость тех, чье развитие связано непосредственно с базидиомами. Так, жуки рода *Cerylon* Latr. нередки на гименофоре *P. calyptratus* (*C. deplanatum*, *C. ferrugineum* и *P. pulmonarius* (*C. histeroides*), *Bitoma crenata* (Colydiidae) и *Upis ceramboides* (Tenebrionidae) могут встречаться на всех видах вешенок, а *Glischrochilus hortensis* (Nitidulidae), *Rhizophagus parvulus* (Monotomidae) и *Melandrya dubia* (Melandryidae) — на *P. ostreatus* и *P. pulmonarius*.

Особенности формирования комплекса обитателей плодовых тел и их пищевые связи

Заселение грибов начинается с момента их появления на субстрате (рис. 3). В живых плодовых телах преобладают имаго и личинки грибовиков рода *Triplax* (*T. aenea*, *T. rufipes*, *T. scutellaris*) — мицетобионтов-карпофорофагов, специализированных в отношении грибов рода *Pleurotus* (Benick, 1952; Компанцев, 1984; Яковлев, Осипова, 1985; Зайцев, Компанцев, 1987; Никитский, Компанцев, 1995; Цинкевич, 2004; Красуцкий, 2005; Schigel, 2007).

Наибольшее значение в питании этих жуков имеет *P. pulmonarius* ($K_n = 0.11–0.60$), несколько

меньшее — *P. calyptratus* ($K_n = 0.08–0.38$). Коэффициенты предпочтения *P. ostreatus* еще ниже: $K_n = 0.05–0.34$. Что касается *T. russica*, то этот вид обнаружен только на стадии имаго; он развивается в грибах рода *Inonotus* (Никитский, Компанцев, 1995; Никитский, 2019).

Вместе с грибовиками в живых плодовых телах всех трех видов вешенок нередко могут развиваться блестянка *Cyllodes ater*, стафилиниды *Lordithon lunulatus* и *Oxyporus maxillosus*. Значительно реже встречаются *Lordithon thoracicus* (кроме *P. calyptratus*), *L. trimaculatus* (только в *P. pulmonarius*), *Oxyporus mannerheimi* (кроме *P. calyptratus*) и другие коротконоздровые (*Aleochara moerens*, *Autalia longicornis*, *Gyrophana bihamata*, *Scaphisoma agaricinum*), обнаруженные, главным образом, на спороносящих грибах.

Дополнительное питание на вешенках (их спорами и гимением) проходят имаго жуков семейств Leiodidae (*Agathidium mandibulare*, *A. seminulum*, *Amphicyllis globus*), Staphylinidae (*Scaphisoma inopinatum*, *S. subalpinum*, *Sepedophilus bipustulatus*), Nitidulidae (*Cychramus luteus*) и Tetratomidae (*Tetratoma ancora*). Названные виды лейодид известны как миксомицетофаги, посещающие некоторые ксилотрофные грибы (Benick, 1952; Красуцкий, 2005; Никитский, 2016). Стафилиниды рода *Scaphisoma* Leach. и *Sepedophilus* Gistel. обычны на спороносящих плодовых телах трутовиков с многолетними плодовыми телами (Цинкевич, 2004; Красуцкий, 2005; Никитский, 2016). Блестянки рода *Cychramus* Kug. развиваются в опятах *Armillaria mellea* (Vahl.) P. Karst. (Компанцев, 1984; Цинкевич, 2004; Красуцкий, 2005; Shigel, 2007; Никитский, 2019), а *Tetratoma ancora* по литературным данным развивается в *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouz. и *Peniophora rufomarginata*

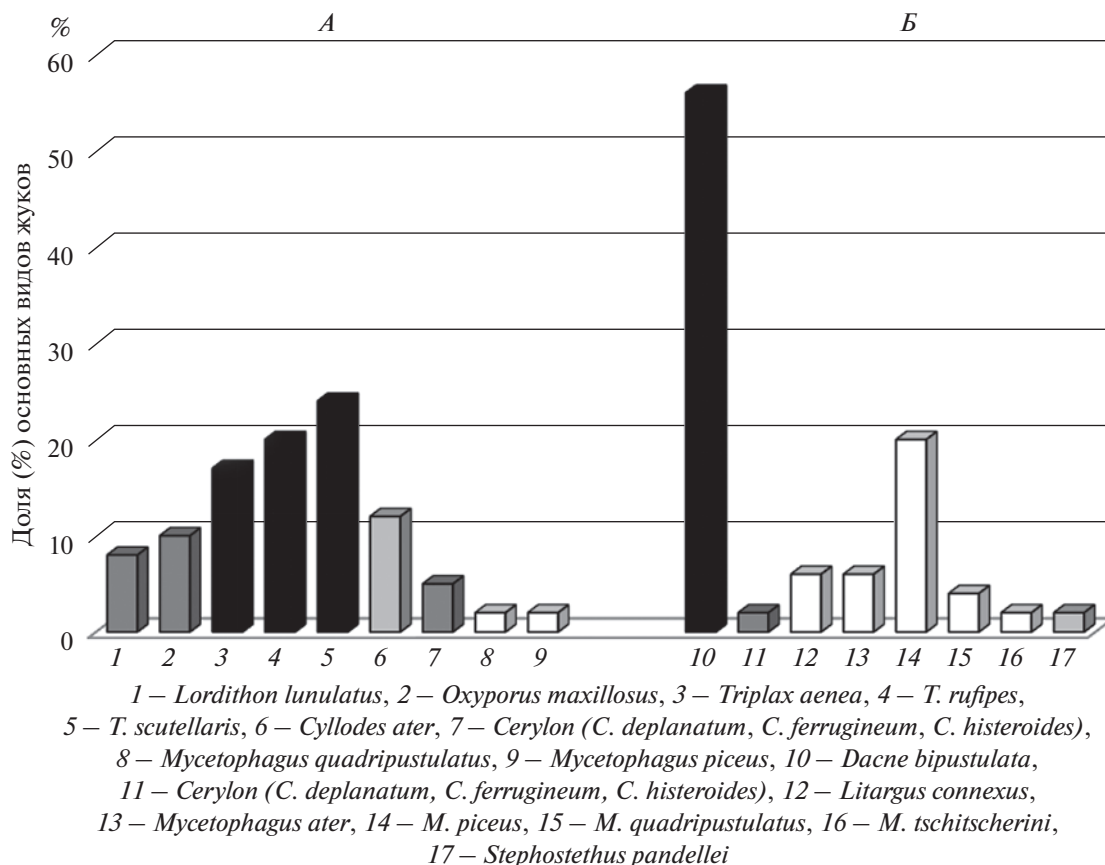


Рис. 3. Доля (%) основных видов жуков в энтомокомплексе живых (А) и отмерших (Б) плодовых тел грибов рода *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm.

Bourdot et Galzin (Никитский, 2019). Мы находили личинок этого вида в *P. pulmonarius* только на Южном Ямале, где комплекс мицетобионтов значительно обеднен и конкуренция за кормовой субстрат существенно ослаблена (Красуцкий, 2005).

На еще живых, но подсыхающих грибах появляются и бывают довольно обычны имаго некоторых жуков-грибоедов (*Mycetophagus piceus* и *M. quadripustulatus*), которые в это время активно откладывают яйца между пластинками гименофора в основании плодовых тел, встречаются ксилофильные виды, в частности представители рода *Cerylon* (Cerylonidae).

В мертвых подсохших плодовых телах развиваются *Dacne bipustulata* (доля вешенок в питании этого вида составляет 37%), очень редко *D. notata* (в *P. calyptratus*) и шесть видов жуков-грибоедов. На стадии имаго встречаются гладкотелы рода *Cerylon* и скрытник *Stephostethus pandellei* (Latridiidae) (рис. 3).

Dacne bipustulata (рис. 4, 1) обладает широкой полифагией и помимо вешенок заселяет многие древесные грибы, например *Fomitopsis betulina* (Bull.) В.К. Cui, М.И. Han et Y.C. Dai ($K_n = 0.40$),

Panus lecomtei ($K_n = 0.12$) и *Daedaleopsis tricolor* (Bull.) Bond. et Sing. ($K_n = 0.11$). В других регионах России этот вид найден на *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (Никитский, Компанцев, 1995; Красуцкий, 2005; Никитский, 2019), *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. (Красуцкий, 2005), на грибах рода *Inonotus* P. Karst. (Никитский, 2019), *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murr. (Компанцев, 1982; Никитский, Компанцев, 1995; Цинкевич, 2004; Никитский, 2019), на грибах рода *Lentinus* (Fr.) (Никитский, Компанцев, 1995; Никитский, 2019), *Polyporus squamosus* (Huds.) Quel. (Iablokoff-Khnzorian, 1975; Халидов, 1984; Никитский, Компанцев, 1995; Никитский, 2019), *Spongipellis litschaueri* Lohwag (Никитский, Компанцев, 1995), на грибах рода *Trametes* Fr. (Никитский, Компанцев, 1995; Цинкевич, 2004; Красуцкий, 2005; Никитский, 2019) и *Trichaptum pergamenum* (Fr.) Cunn. (Красуцкий, 2005).

Грибовик *Dacne notata* (рис. 4, 2) на Южном Урале особенно предпочитает *F. betulina* ($K_n = 0.63$), а на Дальнем Востоке – *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. и отдельные виды рода *Pleurotus* (Зайцев, Компанцев, 1987; Никитский, Компанцев, 1995).

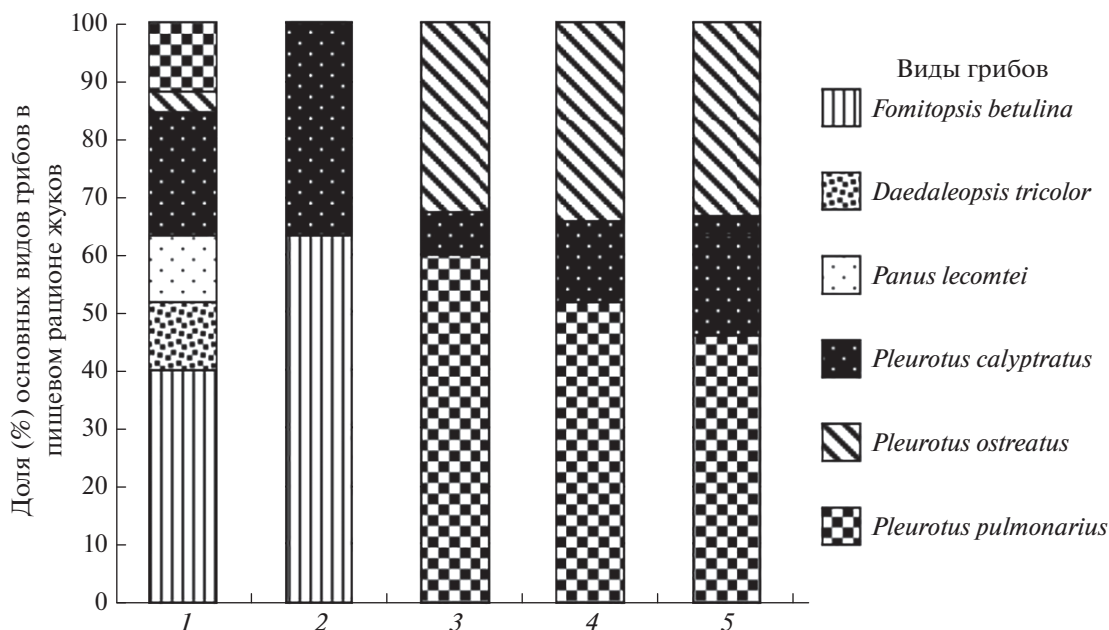


Рис. 4. Пищевые предпочтения личинок жуков-мицетобионтов семейства Erotylidae: 1 – *Dacne bipustulata*, 2 – *D. notata*, 3 – *Triplax aenea*, 4 – *T. rufipes*, 5 – *T. scutellaris*.

Из грибоедов (Mycetophagidae) для вешенок особенно характерен *M. piceus* (рис. 5, 4), чаще развивающийся в *P. calypratus* ($K_n = 0.20$), реже – в *P. ostreatus* ($K_n = 0.07$). Этот вид нередко развивается в *D. tricolor* ($K_n = 0.18$), *F. betulina* ($K_n = 0.18$), иногда *B. adusta* ($K_n = 0.08$), *Lentinus* (= *Neolentinus*) *lepideus* ($K_n = 0.08$), *Inocutis rheades* (Pers.) Bond. et Sing. ($K_n = 0.06$). В других регионах России может развиваться в грибах рода *Inonotus* (Никитский, 1993, 2019), *L. sulphureus* (Никитский, 1993, 2019; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004), *Lentinus* (= *Neolentinus*) *cyathiformis* (Schaeff.) Bres. (Красуцкий, 2005; Никитский, 1993, 2019); *Lentinus tigrinus* (Bull.) Fr. (Красуцкий, 2005; Никитский, 1993, 2019); *Psynoporellus fulgens* (Fr.) Donk. (Никитский, 1993, 2019); *P. squamosus* (Никитский, 1993, 2019).

Реже в мертвых базидиомах вешенок развивается *Litargus connexus* (рис. 5, 1), как и *M. piceus* предпочитающий *P. calypratus* ($K_n = 0.11$), в меньшей степени *P. pulmonarius* ($K_n = 0.08$) и *P. ostreatus* ($K_n = 0.04$). По данным Никитского (1993), он связан с грибами-аскомицетами рода *Hypoxylon* Bull., *Daldinia concentrica* (Bolton) Cesati & de Notaris, *Nummularia bulliardii* Tul. & C. Tul. и некоторыми базидиомицетами, например *F. betulina* и *P. squamosus* (Никитский, 1993, 2019). По нашим данным, предпочитает *D. tricolor* ($K_n = 0.30$), несколько меньше – *F. betulina* ($K_n = 0.17$), *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. ($K_n = 0.13$) и *Fomes fomentarius*

(L.) Fr. ($K_n = 0.12$). Иногда развивается в грибах *Pholiota aurivella* (Batsch.) P. Kumm. ($K_n = 0.05$).

M. quadripustulatus (рис. 5, 5) отдает предпочтение *P. pulmonarius* ($K_n = 0.16$), несколько реже развивается в *P. ostreatus* ($K_n = 0.13$) и *P. calypratus* ($K_n = 0.12$). На Южном Урале встречается в тех же грибах, что и *M. piceus*, особенно предпочитая *D. tricolor* ($K_n = 0.23$), несколько реже *F. betulina* ($K_n = 0.15$), *L. (=Neolentinus) lepideus* ($K_n = 0.10$), *I. rheades* ($K_n = 0.07$) и *B. adusta* ($K_n = 0.04$). В других регионах России проходит развитие в грибах *I. obliquus* (Никитский, 1993, 2019), *L. sulphureus* (Никитский, 1993, 2019; Цинкевич, 2004), многих видах рода *Lentinus* (Никитский, 1993, 2019; Красуцкий, 2005), *Pholiota adiposa* (Batsch.) P. Kumm. (Никитский, 1993, 2019), *P. squamosus* (Халидов, 1984; Никитский, 1993, 2019), *Volvariella bombycina* (Schaeff.) Sing. (Никитский, 1993, 2019).

Личинки *M. tschitscherini* (рис. 5, 6) лишь иногда развиваются в *P. calypratus* ($K_n = 0.09$) и *P. pulmonarius* ($K_n = 0.07$), обычны в мертвых плодовых телах *D. tricolor* ($K_n = 0.59$) и других грибах рода *Daedaleopsis* (Bolton) J. Schröt., несколько реже – *P. aurivella* ($K_n = 0.25$). По данным Никитского (1993), этот вид связан и с грибами-аскомицетами *D. concentrica*.

Очень редок *M. multipunctatus*; доля вешенок в пищевом рационе вида составляет не более 12% (рис. 5, 3). Основными пищевыми объектами жука являются *D. tricolor* ($K_n = 0.38$) и *F. betulina* ($K_n = 0.27$). Иногда он развивается в плодовых телах

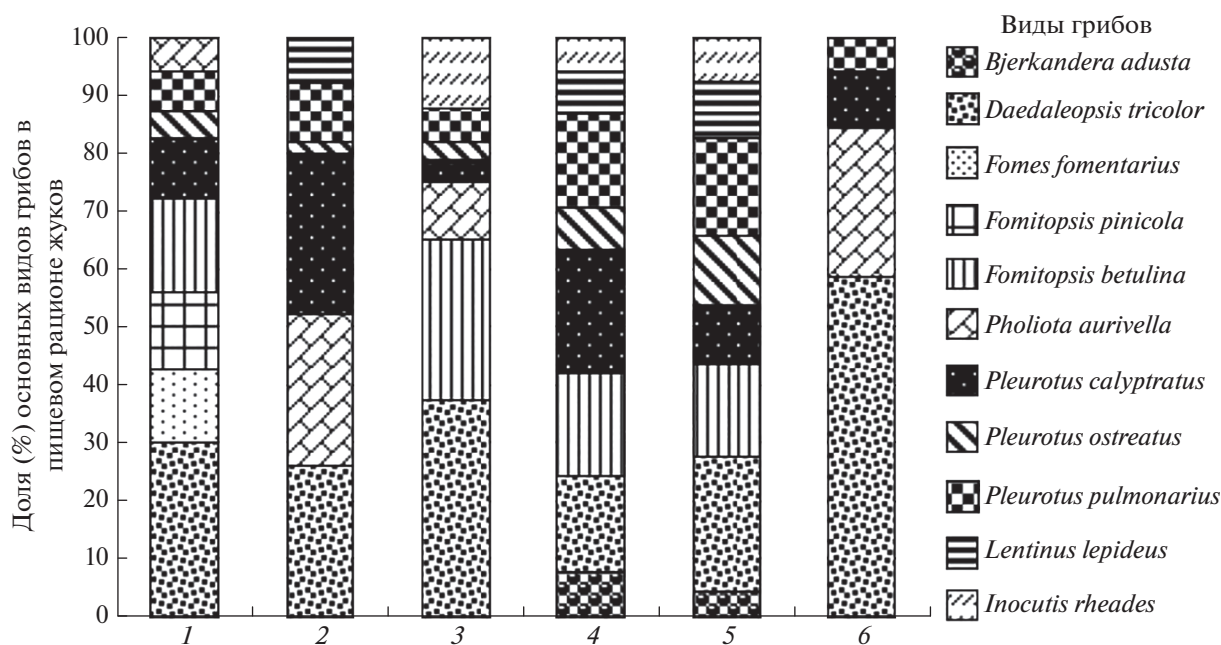


Рис. 5. Пищевые предпочтения личинок жуков-мицетобионтов семейства Mycetophagidae: 1 – *Litargus connexus*, 2 – *Mycetophagus ater*, 3 – *M. multipunctatus*, 4 – *M. piceus*, 5 – *M. quadripustulatus*, 6 – *M. tschitscherini*.

I. rheades ($K_n = 0.12$) и *P. aurivella* ($K_n = 0.10$). В других регионах России в своем развитии также связан с *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar (Никитский, 1993; Nikitsky, Schigel, 2004), *Hericium coralloides* (Scop.) (Никитский, 1993, 2019), *Inonotus radiatus* (Sowerby) P. Karst. (Никитский, 1993, 2019; Цинкевич, 2004), *L. sulphureus* (Никитский, 1993, 2019; Цинкевич, 2004), *P. adiposa* (Красуцкий, 2005) и *P. squamosus* (Никитский, 1993, 2019).

Своеобразный энтомокомплекс (на рис. 3 не отражено) формируется в мертвых переувлажненных, заплесневелых и разлагающихся грибах. Многочисленны (по числу особей) стафилиниды рода *Atheta* Thoms., особенно *A. crassicornis*, нередко *Cilea silphoides*, виды рода *Lordithon* Thoms., *Megarthus* Curtis, иногда встречаются *Anthobium atrocephalum*, *A. melanocephalum*, *Охупода alternans*, *Tachinus laticollis*, *Endomychus coccineus* (Endomychidae), *Epuraea variegata* (Nitidulidae). Фрагменты плодовых тел на упавших стволах и на подстилке иногда поедают имаго *Sciodrepoides watsoni* (Leiodidae), *Margarinotus ventralis* (Histeridae) и *Anoplotrupes stercorosus* (Geotrupidae).

Комплекс ксило-мицетофильных жесткокрылых, заселяющих мицелиальный слой грибов

Под корой и в древесине деревьев, заселенных вешенками, в общей сложности обнаружен 21 вид жуков из 12 семейств.

По встречаемости и числу видов преобладают жуки родов *Cerylon* (Cerylonidae) и *Rhizophagus*

Herbst. (Monotomidae), реже встречаются *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Melandrya dubia* (Melandryidae) и *Upis ceramboides* (Tenebrionidae). Мицелиальный слой отдельных видов рода *Pleurotus* иногда заселяют *Tachyta nana* (Carabidae), *Platysoma deplanatum*, *P. frontale* (Histeridae), *Thymalus oblongus* (Trogossitidae), *Uleiota planatus* (Cucujidae), виды рода *Glischrochilus* Rtt. (Nitidulidae), *Dircaea quadriguttata* (Melandryidae) и *Tomoxia bucephala* (Mordellidae).

T. nana отмечена под корой осины в густо пронизанной мицелием *P. calypttratus* влажной древесине. И хотя наряду с нападением взрослых жуков на личинок двукрылых, развивающихся в мицелиальном слое и в плодовых телах, мы наблюдали их кратковременное питание грибами, вопрос даже о факультативной мицетофагии этого вида остается открытым.

Жуки *P. deplanatum* и *P. frontale* найдены под гнилой корой березы с мицелием грибов *P. pulmonarius*, а также под корой осины, заселенной *P. calypttratus* (только *P. deplanatum*). Для имаго и личинок характерно хищничество, возможно с элементами сапро-мицетофагии (Никитский и др., 1996; Красуцкий, 2005; Никитский, 2019).

T. oblongus на вешенках (*P. calypttratus*, *P. pulmonarius*) встречается редко и только на стадии имаго, но может успешно развиваться в древесине, заселенной этими грибами, что мы наблюдали неоднократно. На Южном, Среднем Урале и на юге Западной Сибири часто проходит цикл развития в мертвых плодовых телах *Daedaleopsis con-*

fragosa (Bolt.) J. Schroet., *D. tricolor*, *F. betulinus*, иногда *L. betulinus* (Красуцкий, 2005, 2021, 2021a). Имаго дополнительно питается на многих грибах, например *B. adusta*, *C. unicolor*, *F. pinicola*, *Halopilus rutilans* (Pers.) Murr., *T. pergamenum* (Красуцкий, 2005; Nikitsky, Schigel, 2004; Никитский, 2019). Вообще, это один из немногих ксилофильных видов, на примере которого мы, вероятно, можем наблюдать уникальный фрагмент его адаптивной радиации — переход из обитания в древесине к развитию в плодовых телах некоторых древесных грибов.

По нашим наблюдениям *U. planatus* иногда развивается под корой осины в мицелиальном слое *P. calyptratus*. По данным Никитского с соавт. (1996), личинки в питании связаны с аскомицетами рода *Ceratocystis*, *Nummularia bulliardi* Tul. и некоторыми анаморфными грибами из родов *Aspergillus* Micheli и *Cladosporium macrocarpum* Preuss (Никитский и др., 1996).

C. deplanatum, *C. ferrugineum*, *C. histeroides* отмечены под гнилой корой березы и осины в плотных пленках мицелия вешенки. Непосредственно в природе наблюдали питание жуков грибами, а *C. ferrugineum* был дважды выведен из фрагментов древесины с мицелием *P. pulmonarius* в садках-контейнерах. Имаго обнаружены на многих других грибах, вызывающих белую гниль: *B. adusta*, *Cerrena unicolor* (Bull.) Murr., *D. septentrionalis* (P. Karst.) Niemela, *D. tricolor*, *Fomes fomentarius*, *Funalia trogii* (Berk.) Bond. et Sing., *Lenzites betulinus* (L.) Fr., *N. lepideus*, *Schizophyllum commune* Fr., *Trametes hirsuta* (Wulfen) Lloyd, *T. ochracea* (Pers.) Gilb. et Ryv., *T. versicolor* (L.) Lloyd, *T. pergamenum* (Красуцкий, 2005, 2021). По данным Никитского (2019), жуки рода *Cerylon* предпочитают развиваться за счет миксомицетов *Fuligo septica* (L.) F.H. Wigg, *Physarum polycephalum* Schwein. и *Trichia varia* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., а также некоторых аскомицетов, базидиомицетов и анаморфных грибов (Никитский, 2019).

Жуки рода *Rhizophagus* оказались нередкими в мицелиальном слое *P. pulmonarius*, где, по нашим наблюдениям, развивались за счет питания их мицелием, а также за счет некоторых других грибов, например *F. fomentarius*, *L. betulinus*, *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., встречающихся совместно с вешенкой. По литературным данным личинки этих монотомид питаются грибами родов *Ceratocystis* Ellis et Halst., *Ophiostoma* Syd et P. Syd, *Trametes* и попутно охотятся на личинок мелких ксилобионтов, чаще короедов (*R. dispar*, *R. nitidulus*), а на имагинальной стадии посещают многие древесные грибы (Benick, 1952; Alexander, 2002; Nikitsky, Schigel, 2004; Цинкевич, 2004; Красуцкий, 2005, 2020, 2021a; Никитский и др., 1996).

G. hortensis на стадии имаго и личинки активно питается мицелием *P. pulmonarius* и *P. ostreatus* под

корой березы. Взрослые жуки могут потреблять споры вешенок (и некоторых других ксилотрофных базидиомицетов, например *D. tricolor*, *F. fomentarius*, *F. pinicola*, *T. ochracea*). В целом для вида, вероятно, характерны мицетофагия, сапрофагия и факультативное хищничество (Красуцкий, 2005, 2021, 2021a; Никитский и др., 1996). *G. quadripunctatus* проходил развитие под корой осины в рыхлой древесине с мицелием *P. calyptratus*, взрослые жуки посещали спороносящие базидиомы *P. calyptratus*. Этот вид совмещает различные пищевые режимы с преобладанием факультативной мицетофагии, факультативного хищничества и, возможно, некрофагии (Никитский и др., 1996; Красуцкий, 2005; Никитский, 2019).

B. crenata на стадии имаго отмечена на всех трех видах вешенок. Личинки были обнаружены в довольно рыхлой древесине с белой гнилью и плотными налетами мицелия *P. pulmonarius* и *P. ostreatus*. На Южном Урале нередко развивается в мицелиальном слое *F. fomentarius*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *L. betulinus*, *P. lecomtei*, *Psycoporus cinnabarinus* (Jacq.) P. Karst., *S. commune*, *T. biforme* и грибов рода *Trametes*, а в период спороношения посещает базидиомы отдельных видов ксилотрофных базидиомицетов — *C. unicolor*, *D. tricolor*, *D. septentrionalis*, *F. trogii* (Красуцкий, 2005, 2020, 2021, 2021a). По литературным данным, личинки используют в пищу также некоторые аскомицеты и несовершенные грибы (Benick, 1952; Никитский и др., 1996, 2019). Мицетофаг, возможно с элементами хищничества.

D. quadriguttata развивается под корой осины за счет мицелия *P. calyptratus* и гнилой древесины, в то время как развитие *M. dubia* происходит в разрушенной древесине березы и осины, заселенной не только *P. pulmonarius*, но и многими другими грибами — *D. tricolor*, *F. fomentarius*, *F. betulina*, *L. betulinus*, *Phellinus igniarius* (L.) Quel., *S. hirsutum*, *T. pergamenum* (Красуцкий, 2005, 2021, 2021a; Никитский, 2019). Оба этих вида по своей пищевой специализации скорее сапро-ксило-мицетофаги (Красуцкий, 2005; Никитский, 2019).

В гнилой древесине крупномерных лиственных деревьев, заселенных *P. pulmonarius*, иногда развивается горбатка *T. bucephala*. По типу питания личинки являются сапроксилофагами и мицетофагами, имаго — спорофагами и антофагами (Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005; Никитский, 2019).

Имаго *Upis ceramboides* отмечены на всех трех видах вешенок и используют гимениальные элементы в качестве дополнительного источника пищи. Развивается в довольно рыхлой, слегка увлажненной древесине как непосредственно под плодовыми телами *P. ostreatus* и *P. pulmonarius*, так и на других участках, главным образом, упавших стволов березы. Заселяет мицелиальный слой не-

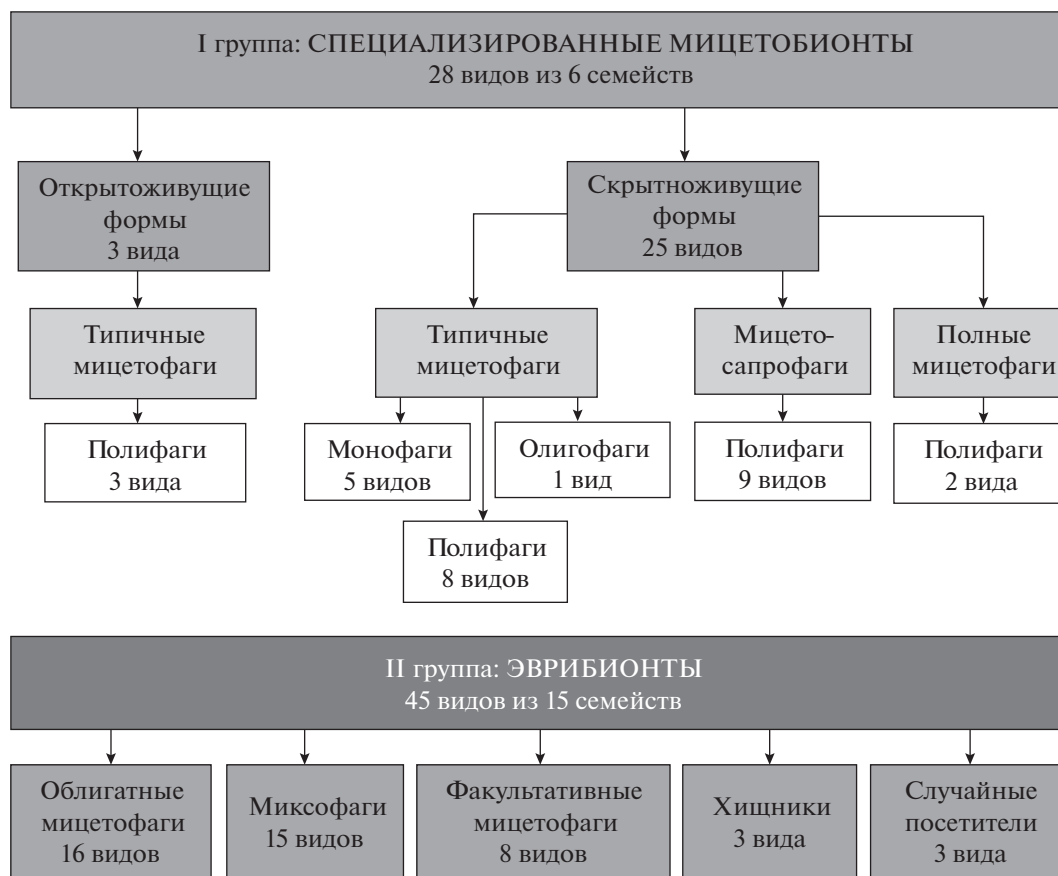


Рис. 6. Эколого-трофическая структура сообщества жесткокрылых, связанных с грибами рода *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm.

которых других грибов — *D. tricolor*, *F. fomentarius*, *P. lecomtei*, *T. pergamentum* (Красуцкий, 2005, 2021, 2021a). Личинки — сапроксилофаги и мицетофаги, имаго в основном мицетофаги (Компанцев, 1984; Компанцева, 1987; Красуцкий, 2005; Никитский, 2019).

Эколого-трофическая структура сообщества мицетофильных жесткокрылых

Анализ направлений эколого-трофической специализации жуков позволяет раскрыть их роль в потреблении ежегодно образующейся биомассы в виде плодовых тел, мицелия грибов и переработанных ими субстратов. Для того чтобы оценить вклад тех или иных комплексов видов и отдельных видов в этот процесс, на первом этапе систематизации данных целесообразно создать экологическую классификацию насекомых, связанных с грибами. Первая экологическая классификация жуков, встречающихся в грибах, была предложена Беником (Benick, 1952), выделившим экологические группы мицетобионтов, мицетофилов и мицетоксенов. Яковлев (1984, 1986) разработал подобную классификацию для обитающих в грибах двукрылых и по степени экологической спе-

циализации выделил группы специализированных мицетобионтов, неспециализированных мицетобионтов и эврибионтов. Автором настоящей статьи была предложена многоуровневая экологическая классификация жесткокрылых, связанных с ксилотрофными грибами (Красуцкий, 1994, 2005, 2021), на которую мы будем опираться в последующем изложении.

Специализированными мицетобионтами (карпофорофагами, спорофагами) в энтомокомплексе грибов рода *Pleurotus* являются 28 видов жуков из 6 семейств, т.е. 38% от всех видов (рис. 6).

Среди них открытоживущие формы — только виды рода *Scaphisoma* (*S. agaricinum*, *S. inopinatum*, *S. subalpinum*), более характерные для грибов с многолетними плодовыми телами и особенно многочисленными на них в период спороношения. По пищевой специализации это типичные мицетофаги, потребляющие исключительно живое вещество грибов, по широте трофических связей — полифаги, заселяющие грибы различных порядков и, даже, классов.

Остальные 25 видов являются скрытноживущими — они развиваются в толще базидиом.

Типичные мицетофаги-монофаги – грибовики рода *Triplax*: *T. aenea*, *T. scutellaris*, *T. rufipes*. Грибовик *T. russica*, как уже отмечалось, развивается в грибах рода *Inonotus*, но, по нашим наблюдениям, на стадии имаго может питаться мякотью *P. ostreatus* и *P. pulmonarius*. Блестянка *C. luteus* проходит развитие в грибах рода *Armillaria* (Fr.) Staude и на стадии имаго питается грибами *P. pulmonarius*. Возможно, дополнительное питание на других грибах позволяет жукам восполнить дефицит определенных веществ и подготавливает их к размножению. Вообще, о факте питания жесткокрылых на грибах, с которыми их развитие не связано, известно из многих работ (Benick, 1952; Компанцев, 1984; Цинкевич, 2004; Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005, 2021, 2021a; Schigel, 2009; Никитский, 2019). Поскольку мы уделяем главное внимание, прежде всего, личиночной стадии, считаем эти два вида монофагами названных грибов, но не можем, учитывая особенность трофики имаго, полностью исключить их из группы мицетофагов вешенки. Только один вид (*C. ater*) – олигофаг (заселяет грибы порядка Agaricales), а 9 видов – *A. mandibulare*, *A. seminulum*, *A. globus* (Leiodidae), *A. gagatina*, *A. longicornis*, *G. bihamata*, *O. mannerheimi*, *O. maxillosus* (Staphylinidae) и *T. ancora* (Tetratomidae) – *нолифаги* (лейодиды чаще развиваются в миксомицетах).

Мицетосапрофаги, развитие которых происходит в мертвых плодовых телах, представлены 8 видами с широким кругом пищевых объектов, т.е. *полифагами*. Это стафилиниды рода *Atheta* (*A. boleticola*, *A. crassicornis*), грибовики рода *Dacne* (*D. bipustulata*, *D. notata*), грибоеды рода *Mycetophagus* (*M. ater*, *M. multipunctatus*, *M. tschitscherini*) и *L. connexus*.

Полными мицетофагами, заселяющими и живые, и мертвые плодовые тела, являются грибоеды *M. piceus* и *M. quadripustulatus*.

Эврибионты, заселяющие различные среды (субстраты) обитания (почва, подстилка, трупы животных, скопления разлагающихся растительных остатков, мертвая древесина и т.п.), в том числе и грибы (чаще встречаются на них в имагинальной стадии), представлены 45 видами.

16 видов из 7 семейств являются *облигатными мицетобионтами* – они питаются исключительно грибами независимо от того, в какой среде (субстрате) обитают, причем некоторые из них специализированы в отношении конкретных грибов. Стафилиниды *B. obliqua*, *C. silphoides*, *L. bicolor*, *L. lunulatus*, *L. trimaculatus*, *L. thoracicus*, *S. bipustulatus* и скрытник *S. pandellei* встречаются под корой мертвых деревьев, в разлагающихся растительных остатках, в подстилке, где питаются грибным мицелием, и в плодовых телах многих напочвенных и древесных грибов разного состоя-

ния. Гладкотелы рода *Cerylon*, плеснеед *E. coccineus*, блестянки *E. neglecta*, *E. variegata*, монотомиды *R. parvulus* и узкотелка *B. crenata* – ксилофильные виды, обычно обитающие под корой мертвых деревьев.

Миксофаги, т.е. виды, совмещающие различные типы питания, один из которых мицетофагия, представлены 15 видами из 8 семейств. Обитателями самой разнообразной разлагающейся органики являются стафилиниды *A. moerens*, *A. atrocephalum*, *A. melanocephalum*, *M. hemipterus*, *O. alternans*, а типичными ксилобионтами – щитовидка *T. oblongus* (этот вид может проходить полный жизненный цикл в некоторых древесных грибах), плоскотелка *U. planatus*, блестянки рода *Glischrochilus*, монотомиды *R. dispar*, *R. nitidulus*, тенелюбы *D. quadriguttata*, *M. dubia*, горбатка *T. bucephala* и чернотелка *U. ceramboides*.

Факультативные мицетофаги, использующие грибы как дополнительный пищевой ресурс, в основном на стадии имаго, представлены обитателями разнообразной разлагающейся органики – *S. watsoni* (Leiodidae), *S. carinata* (Silphidae), *M. denticollis*, *M. depressus*, *T. laticollis* (Staphylinidae), *M. ventralis* (Histeridae), *A. stercorosus* (Geotrupidae), *P. tessellatum* (Elateridae).

Хищники, охотящиеся на ксило-мицетофильных насекомых, представлены подкорными видами *T. nana* (Carabidae), а также *P. deplanatum* и *P. frontale* (Histeridae). Для уточнения особенностей их питания, в частности присутствия у них элементов факультативной мицетофагии, необходимы специальные исследования.

Вероятно, *случайными посетителями* грибов рода *Pleurotus* следует считать жужелиц *H. latus*, *P. assimilis* и *P. oblongopunctatus*, характер связей которых с грибами (их обитателями) до конца не ясен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сообщество жесткокрылых, связанных с грибами рода *Pleurotus* на Южном Урале, включает 73 вида из 21 семейства и характеризуется разнообразием эколого-трофических группировок насекомых.

Его основу составляют специализированные мицетобионты-карпофорофаги: 4 вида Erotylidae, 1 вид Nitidulidae, 4 вида Mycetophagidae и 2 вида Staphylinidae. Самые высокие значения коэффициентов предпочтения этих грибов на Южном Урале (и в Западной Сибири – Красуцкий, 2005) у *Triplax aenea*, *T. rufipes*, *T. scutellaris*, несколько меньшие у *Dacne bipustulata* (Erotylidae), *Litargus connexus*, *Mycetophagus ater*, *M. piceus* и *M. quadripustulatus* (Mycetophagidae). Характерными обитателями вешенок также являются блестянка *Cyl-*

lodes ater (Nitidulidae) и стафилины-полифаги *Oxyporus maxillosus* (Staphylinidae).

Состав обитателей зависит от состояния базидиом (спороносящие, живые или мертвые, сухие или увлажненные, ослизненные), их положения на субстрате. Поэтому в процессе отмирания плодовых тел, в сочетании с влиянием на них таких абиотических факторов как температура и влажность, появления на них плесневых грибов, опадения в подстилку наблюдаются существенные изменения в энтомокомплексах, которые можно характеризовать как микросукцессии. В период спороношения базидиомы вешенок привлекательны для многих, не специализированных по отношению к ним миксомицетофагов (*Agathidium mandibulare*, *A. seminulum*, *Amphicyllis globus*), мицетофагов (*Cychramus luteus*, *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *S. subalpinum*) и некоторых ксилофильных видов (*Glischrochilus hortensis*, *G. quadripunctatus*, *Bitoma crenata*). В это же время их начинают заселять типичные скрытноживущие мицетофаги — как узкоспециализированные (*T. aenea*, *T. rufipes*, *T. scutellaris*), так и с более широким спектром связей (*C. ater*, *Atheta gagatina*, *Autalia longicornis*, *Gyrophaena bihamata*, *Lordithon lunulatus*, *Oxyporus maxillosus*, *O. mannerheimi*, *Tetratoma ancora*), которые могут полностью разрушить грибы. В отмирающих плодовых телах начинают развитие полные мицетофаги-полифаги *Mycetophagus piceus* и *M. quadripustulatus*, а затем мицетосапрофаги *Dacne bipustulata*, *Mycetophagus ater*, *M. multipunctatus*, *M. tschitscherini* и *Litargus connexus*, которым могут сопутствовать *Atheta boleticola* и *A. crassicornis*. Наконец, в утративших структурные свойства, мертвых, переувлажненных и заплесневелых базидиомах встречаются эврибионтные виды, характерные для различных разлагающихся субстратов — *Anthobium atrocephalum*, *A. melanocephalum*, *Cilea silphoides*, *L. lunulatus*, *Megarthus denticollis*, *M. depressus*, *M. hemipterus*, *Oxyroda alternans*, *Tachinus laticollis*, *Endomychus coccineus*, *Eपुरaea variegata*, *Stephostethus pandellei* и некоторые другие.

Разнообразный комплекс ксило-мицетофильных жесткокрылых (21 вид из 12 семейств) формируется в белых гнилях березы и осины, в мицелиальном слое грибов рода *Pleurotus* и, в ряде случаев, сопутствующих им других грибов. Он включает *Tachyta nana* (Carabidae), *Platysoma deplanatum*, *P. frontale* (Histeridae), *Thymalus oblongus* (Trogossitidae), *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum*, *C. histeroides* (Cerylonidae), *Uleiota planatus* (Cucujidae), *Endomychus coccineus* (Endomychidae), *Eपुरaea neglecta*, *E. variegata*, *Glischrochilus hortensis*, *G. quadripunctatus* (Nitidulidae), *Rhizophagus dispar*, *R. nitidulus*, *R. parvulus* (Monotomidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Dircaea quadriguttata*, *Melandrya dubia* (Melandryidae), *Tomoxia bucephala* (Mordellidae) и *Upis ceramboides* (Tenebrionidae). Основные пищевые режимы в комплексе этих видов — обли-

гатная мицетофагия и миксомицетофагия, миксофагия (мицетофагия и хищничество, сапроксило-мицетофагия, сапро-ксило-мицетофагия и некрофагия), хищничество и факультативная сапромицетофагия.

Группа обитателей многокомпонентной разлагающейся органики, в том числе и плодовых тел грибов (иногда живых, но чаще мертвых, загнивающих), включает 21 вид из 7 семейств: *Sciodrepoides watsoni* (Leiodidae), *Silpha carinata* (Silphidae), *Aleochara moerens*, *Anthobium atrocephalum*, *A. melanocephalum*, *Bolitochara obliqua*, *Cilea silphoides*, *Lordithon bicolor*, *L. lunulatus*, *L. trimaculatus*, *L. thoracicus*, *Sepedophilus bipustulatus*, *Megarthus denticollis*, *M. depressus*, *M. hemipterus*, *Oxyroda alternans*, *Tachinus laticollis* (Staphylinidae), *Margarinotus ventralis* (Histeridae), *Anoplotrupes stercorosus* (Geotrupidae), *Prosternon tessellatum* (Elateridae), *Stephostethus pandellei* (Latridiidae). Пищевые режимы в этой группе — облигатная мицетофагия, миксофагия (мицетофагия и сапрофагия, мицетофагия и хищничество), детритофагия, некрофагия и факультативная мицетофагия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность сотрудникам ОГУ “ООПТ Челябинской области” П.В. Лукьянову, В.И. Истоминову, Д.А. Яско, А.В. Гусеву, М.В. Балашову, Б.В. Бенешеву, Р.Р. Загирову, В.Г. Сергееву, Н.И. Колтакову, С.П. Коваленко, С.В. Гагаре, А.Н. Лаврову, А.Н. Лугинину, Д.В. Ахремову, А.Н. Бурову, С.В. Самарину, И.П. Худякову, Б.Ю. Саратовцеву, В.П. Зарицкому, О.П. Малых, А.В. Заикину за помощь в организации полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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 // Экология и морфология насекомых — обитателей грибных субстратов. М.: Наука. С. 56—65.
- Компанцев А.В., 1982. Морфо-экологические особенности личинок жуков семейства Erotylidae (Coleoptera) — обитателей плодовых тел высших грибов // Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука. С. 81—91.
- Компанцев А.В., 1984. Комплексы жесткокрылых, связанных с основными дереворазрушающими грибами в лесах Костромской области // Животный мир Южной тайги. М.: Наука. С. 191—196.
- Компанцева Т.В., 1987. Экологические особенности ксилофильных и мицетофильных жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Экология и морфология насекомых — обитателей грибных субстратов. М.: Наука. С. 45—56.
- Красуцкий Б.В., 1990. Сообщества жесткокрылых, связанных с основными дереворазрушающими грибами Припышминских боров Западной Сибири // Эколого-флористические исследования по споро-

- вым растениям Урала. Свердловск: УрО АН СССР. С. 57–67.
- Красуцкий Б.В., 1994. Экологическая классификация жесткокрылых – мицетобионтов дереворазрушающих базидиальных грибов // Экология. № 1. С. 71–79.
- Красуцкий Б.В., 1995. Жесткокрылые – мицетобионты дереворазрушающих базидиальных грибов в подтаежных лесах Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. Т. LXXIV. Вып. 3. С. 542–550.
- Красуцкий Б.В., 1996. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. I. Краткое иллюстрированное руководство к определению по имаго наиболее обычных в энтомокомплексах дереворазрушающих базидиальных грибов видов жесткокрылых. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. 146 с.
- Красуцкий Б.В., 1996а. Жесткокрылые – мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов лесостепного Зауралья // Энтомологическое обозрение. Т. LXXV. Вып. 2. С. 274–277.
- Красуцкий Б.В., 1997. Жесткокрылые (Coleoptera) – мицетобионты основных дереворазрушающих грибов южной подзоны Западно-Сибирской тайги // Энтомологическое обозрение. Т. LXXVI. Вып. 2. С. 302–308.
- Красуцкий Б.В., 1997а. Жесткокрылые-мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов подзоны средней тайги Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. Т. LXXVI. Вып. 4. С. 720–775.
- Красуцкий Б.В., 2000. Сообщества жесткокрылых, связанных с основными дереворазрушающими грибами Челябинской области // Труды института биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург: Изд-во ОГПУ. Вып. 1. С. 76–89.
- Красуцкий Б.В., 2001. Мицетофильные жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) Ильменского заповедника. Система “Грибы-насекомые” // Изучение беспозвоночных животных в заповедниках. Проблемы заповедного дела. Вып. 10. С. 126–150.
- Красуцкий Б.В., 2005. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. II: Система “Грибы-насекомые”. Челябинск: ОАО “Челябинский дом печати”. 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. Т. LXXXV. Вып. 4. С. 758–773.
- Красуцкий Б.В., 2007. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с трутовиком *Daedaleopsis confragosa* (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. Т. LXXXVI. Вып. 2. С. 289–305.
- Красуцкий Б.В., 2007а. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с окаймленным трутовиком *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. Т. LXXXVI. Вып. 3. С. 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. Т. LXXXIX. Вып. 2. С. 367–379.
- Красуцкий Б.В., 2013. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Polyporales подтаежных лесов Западной Сибири // Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 1 (8). С. 50–54.
- Красуцкий Б.В., 2013а. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Fomitopsidales (Basidiomycetes) подтаежных лесов Западной Сибири // Вестник Ишимского государственного педагогического института. № 6 (12). С. 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). С. 82–86.
- Красуцкий Б.В., 2016. Мицетофильные жесткокрылые Южного Урала // Актуальные вопросы современного естествознания Южного Урала (к 170-летию со дня рождения Ю.К. Шелля): Материалы II Всероссий. Науч.-практ. конф. с междунар. участием, 7 декабря 2016 г., Челябинск / под ред. Меркер В.В., Гащек В.А., Попкова П.Н.. Челябинск: изд-во Челябинского гос. ун-та. С. 40–56.
- Красуцкий Б.В., 2018. Материалы к фауне жуков Челябинского городского бора, связанных с ксилотрофными базидиальными грибами // Фауна Урала и Сибири. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. № 1. С. 97–103.
- Красуцкий Б.В., 2020. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) в энтомокомплексе плоского трутовика (*Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., 1887) в Челябинской области [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. № 4(36). С. 150–168.
- Красуцкий Б.В., 2021. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами рода *Trametes* Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) на Южном Урале // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 756–769.
- Красуцкий Б.В., 2021а. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами *Lenzites betulinus* (L.) Fr. (Agaricomycetes: Polyporales) в Челябинской области (Южный Урал) // Евразийский энтомолог. журнал. Т. 20. № 6. С. 320–329.
- Лукашова М.А., 2019. Жесткокрылые – обитатели плодовых тел ксилотрофных грибов (Insecta: Coleoptera) национального парка “Беловежская пушча” // Вестник БарГУ. Сер. Биологические науки. Сельскохозяйственные науки. Вып. 7. С. 59–65.
- 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. Т. 74. Вып. 6. С. 83–92.
- Никитский Н.Б., 1993. Жуки-грибоеды (Coleoptera, Mucetophagidae) фауны России и сопредельных стран. М.: Изд-во МГУ. 184 с.
- Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чермерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А., 1996. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатосусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области. Сборник трудов Зоол. музея МГУ, Т. XXXVI. М.: Изд-во МГУ. 198 с.
- Никитский Н.Б., 2016. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области. Ч. I. Моно-

- графия / Под ред. Никитского Н.Б. и Стригановой Б.Р. Москва—Берлин: Директ-Медиа. 712 с.
- Никитский Н.Б., 2019. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области. Ч. 2. Монография / Под ред. Никитского Н.Б. и Стригановой Б.Р. Москва—Берлин: Директ-Медиа. 808 с.
- Халидов А.Б., 1984. Насекомые — разрушители грибов. Казань: Изд-во Казанского ун-та. 152 с.
- 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. Т. 109. Вып. 4. С. 17–25.
- Яковлев Е.Б., 1984. Об экологической классификации мицетобионтных двукрылых // Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах. Л.: Наука. С. 144–146.
- Яковлев Е.Б., 1986. Особенности консортивных связей насекомых с макромицетами // Микология и фитопатология. Т. 20. Вып. 3. С. 185–191.
- Яковлев Е.Б., 1986а. Насекомые-мицетобионты южной Карелии (эколого-фаунистический список) // Фауна и экология членистоногих Карелии. Петрозаводск. Карельский филиал АН СССР. С. 83–123.
- Яковлев Е.Б., Осипова Л.Т., 1985. Видовой состав и био-экологические особенности насекомых — обитателей плодовых тел съедобных грибов в южной Карелии // Насекомые и фитопатогенные грибы в лесных экосистемах. Петрозаводск. Карельский филиал АН СССР. С. 4–71.
- 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. P. 1–142.
- Benick L., 1952. Pilzkafer und Kaferpilz. Okologiske und statistische Untersuchungen // Acta zoologica Fennica. Bd. 70. S. 1–250.
- Iablokoff-Khinzorian S.M., 1975. Etude sur les Erotylidae (Coleoptera) Palaearctiques // Acta zoologica Cracoviensia. Tom XX. № 8. P. 201–249.
- Schigel D.S., 2007. Fleishy fungi of the genera Armillaria, Pleurotus and Grifola as habitats of Coleoptera // Karstenia. № 47. P. 37–48.
- Schigel D.S., 2009. Polypore assemblages in boreal old-grown forests, and associated Coleoptera // Publication in Botany from the University of Helsinki. № 39. P. 1–44.
- Schigel D.S., 2011. Fungus-beetle food web pattern in boreal forests // Russian Entomological Journal. V. 20. № 2. P. 141–150.

COLEOPTERA RELATED TO XYLOTROPHIC FUNGI OF THE GENUS *PLEUROTUS* (FR.) P. KUMM. (BASIDIOMYCETES, AGARICALES) IN THE SOUTHERN URALS

B. V. Krasutsky*

Chelyabinsk State University, Chelyabinsk, 454001 Russia

*e-mail: boris_k.63@mail.ru

In the southern Urals, 73 species of beetles from 21 families appear to be associated with three species of basidial wood-destroying fungi of the genus *Pleurotus*: *P. calypratus*, *P. ostreatus*, and *P. pulmonarius*. Among them there are groups of specialized mycetobiont carpophorophages: typical mycetophages (17 species), mycetosaprophages (9 species), complete mycetophages (2 species), and eurybionts: obligate mycetophages (16 species), mixophages (15 species), facultative mycetophages (8 species), predators (3 вида), and random visitors (3 species). The fruit bodies of oyster mushrooms are actively populated by the main destructors of basidiomas: typical secretive mycetophagous monophages — *Triplax aenea*, *T. rufipes*, *T. scutellaris* (Erotylidae), and species with a wider range of food connections — *Atheta gagatina*, *Gyrophaeana bihamata*, *Lordithon lunulatus*, *Oxyporus maxillosus*, *O. mannerheimi* (Staphylinidae), *Cyllodes ater* (Nitidulidae), *Tetratoma ancora* (Tetratomidae). On spore-bearing fungi, adult mixomycetophages *Agathidium mandibulare*, *A. seminulum*, *Amphicyllis globus* (Leiodidae) and mycetophages *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *S. subalpinum* (Staphylinidae) and *Cychramus luteus* (Nitidulidae) that are not specialized for oyster mushrooms are sometimes found. Mycetophagous polyphages — *Dacne bipustulata* (Erotylidae), *Mycetophagus piceus*, *M. quadripustulatus* predominate in dying and dead fruit bodies, *Mycetophagus ater*, *M. multipunctatus*, *M. tschitscherini* and *Litargus connexus* (Mycetophagidae) are less common. Eurytopic species characteristic of various decomposing substrates — *Anthobium atrocephalum*, *A. melanocephalum*, *Cilea silphoides*, *Megarthritis denticollis*, *M. depressus*, *M. hemipterus*, *Oxyroda alternans*, *Tachinus laticollis* (Staphylinidae), *Endomychus coccineus* (Endomychidae), *Eपुरаеа variegata* (Nitidulidae), *Stephosithus pandellei* (Latridiidae) and some others settle in dead, waterlogged and moldy basidiomas. *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum*, *C. histeroides* (Cerylonidae), *Rhizophagus parvulus* (Monotomidae), *Glischrochilus hortensis* (Nitidulidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Melandrya dubia* (Melandryidae) and *Upis ceramboides* (Tenebrionidae) usually develop under the dead bark of birch and aspen in the mycelial layer of the fungal genus *Pleurotus*.

Keywords: xylotrophic basidiomycetes, *Pleurotus*, beetles, food preferences, interrelations, ecological and trophic structure