

Б. В. Красуцкий**Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) в энтомокомплексе плоского трутовика (*Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., 1887) в Челябинской области**

Дана полная характеристика видового состава и структуры сообщества жесткокрылых, связанных с дереворазрушающим грибом *Ganoderma applanatum* (Ganodermatales) в Челябинской области. Выявлено 22 вида жуков из 17 родов и 10 семейств. На основе анализа заселенности плодовых тел и изучения пищевых предпочтений насекомых показано, что доминирующими обитателями этих грибов являются *Scaphisoma inopinatum*, *Sepedophilus bipustulatus* (Staphylinidae), *Cis jacquemarti* и *Rhopalodontus strandi* (Ciidae). Впервые установлены закономерности заселения плодовых тел в процессе изменения их физиологического состояния и в зависимости от степени разрушенности; показано существенное различие состава комплекса обитателей живых базидиом, на которых встречаются *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *Sepedophilus bipustulatus* (Staphylinidae), *Enicmus rugosus* (Latridiidae), *Epuraea variegata* (Nitidulidae), и мертвых, в которых развиваются 5 видов жуков семейства Ciidae. Под корой деревьев, в белых гнилях древесины и мицелиальном слое *Ganoderma applanatum* в связи с ним и другими видами грибов (в том числе аскомицетами и дейтеромицетами) развиваются *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum* (Cerylonidae), *Rhizophagus dispar*, *Rh. parvulus* (Monotomidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae) и *Melandrya dubia* (Melandryidae).

Ключевые слова: плоский трутовик, жесткокрылые, микросукцессии, пищевые предпочтения, взаимоотношения.

Мицетофильные насекомые — большая и разнообразная группа связанных с грибами беспозвоночных, среди которых наибольшим числом видов представлены жесткокрылые (Coleoptera) и двукрылые (Diptera). Особенно интересны энтомокомплексы, формирующиеся на основе взаимоотношений насекомых с ксилотрофными грибами, поскольку в них присутствуют не только карпофорофаги (потребители плодовых тел), но и целый ряд ксилофильных видов, зависимых в своей биологии как от грибов, так и продуктов их жизнедеятельности.

Специальное изучение мицетофильных сообществ активно вели и ведут ученые в Европе [30; 31; 35; 42], на территории европейской части России [3; 6; 24; 25; 28; 32—34; 38], на Урале и в Западной Сибири [7—22], а многочисленные сведения о связанных с грибами жесткокрылых Восточной Сибири и Дальнего Востока России нашли отражение в серии определителей насекомых Дальнего Востока [26; 27].

Значительный вклад в изучение мицетофильных жуков к настоящему времени внесли такие авторы, как Л. Беник [35], В. А. Цинкевич [30; 31], Д. С. Щигель [39; 42] и Н. Б. Никитский [3; 23—26; 39]. И сегодня Н. Б. Никитский и созданный им коллектив талантливых ученых регулярно организуют экспедиции в Московскую, Ярославскую, Тульскую области, в Карелию, Республику Коми и публикуют большое количество статей и монографий, посвященных ксило- и мицетофильным энтомокомплексам. Активно продолжают свои исследования Д. С. Щигель, А. В. Компанцев, автор настоящей статьи, а в Саратовской и Оренбургской областях появились молодые ученые, начинающие заниматься подобными работами [5; 28].

Сведения о жесткокрылых, связанных с плоским трутовиком, впервые можно найти в работе Л. Беника, где для территории Средней Европы указано 8 видов из 6 семейств [35]. Для Беларуси В. А. Цинкевич приводит данные о 46 видах из 20 семейств, более половины из которых являются случайными посетителями этого базидиомицета. В Финляндии в плодовых телах *G. applanatum* на всех стадиях жизненного цикла обнаружены *Cis bidentatus* (Olivier, 1790), *C. nitidus* (Fabricius, 1792), *C. jacquemarti*, *Dorcatoma dres-*

© Красуцкий Б. В., 2020

densis [42]. Н. Б. Никитский и Д. С. Щигель сообщают о 33 видах жуков из 7 семейств, из которых в Московской области развиваются в плодовых телах 2 вида жуков-точильщиков рода *Dorcatoma* Herbst., 1792 (Anobiidae); 3 вида циид *Cis jacquemarti* Mellie, 1848, *C. alter* Silfverberg, 1991, *Ennearthron cornutum* (Gyllenhal, 1827) (Ciidae); 2 вида грибоедов *Mycetophagus decempunctatus* Fabricius, 1801, *M. piceus* (Fabricius, 1777) (Mycetophagidae) и 1 вид блестянок *Epuraea variegata* (Herbst., 1793), а 20 видов стафилинид (Staphylinidae), 1 вид скрытноедов (Cryptophagidae), 2 вида церилонид (Cerylonidae) и 1 вид циид отмечены на стадии имаго [39].

Для Урала и Зауралья нами ранее было указано 11 видов жесткокрылых из 4 семейств, при этом развитие в (на) плодовых телах проходят только 5 видов: *Scaphisoma agaricinum* (Linnaeus, 1758), *S. inopinatum* (Lobl, 1967), *Sepedophilus bipustulatus* (Gravenhorst, 1802) (Staphylinidae), *Cis jacquemarti*, *Rhopalodonthus strandi* (Ciidae) [13].

Учитывая, что по литературным данным число видов жесткокрылых в энтомокомплексе плоского трутовика в итоге довольно велико, возникла необходимость проведения специальных, дополнительных исследований мицетофильных сообществ этого и некоторых других видов грибов.

Представленная работа — часть многолетних исследований по фауне, биологии и экологии жесткокрылых (Coleoptera), связанных с ксилотрофными базидиальными грибами (Basidiomycetes, Hymenomycetidae) Урала и Западной Сибири, о главных результатах которых мы сообщали в ряде работ [12—17; 21]. На территории Южного Урала эти исследования выполняли с 1990 г. по настоящее время в Ильменском заповеднике, Аршинском, Ашинском, Карагайском, Нязепетровском, Серпиевском, Троицком, Уйском, Черноборском заказниках, в окрестностях г. Челябинска (Городской и Каштакский боры), в Аргаяшском, Аргазинском, Брединском, Верхнеуральском, Каслинском, Кизильском, Красноармейском, Кунашакском, Нагайбакском, Сосновском, Катав-Ивановском и Чебаркульском районах (рис. 1).

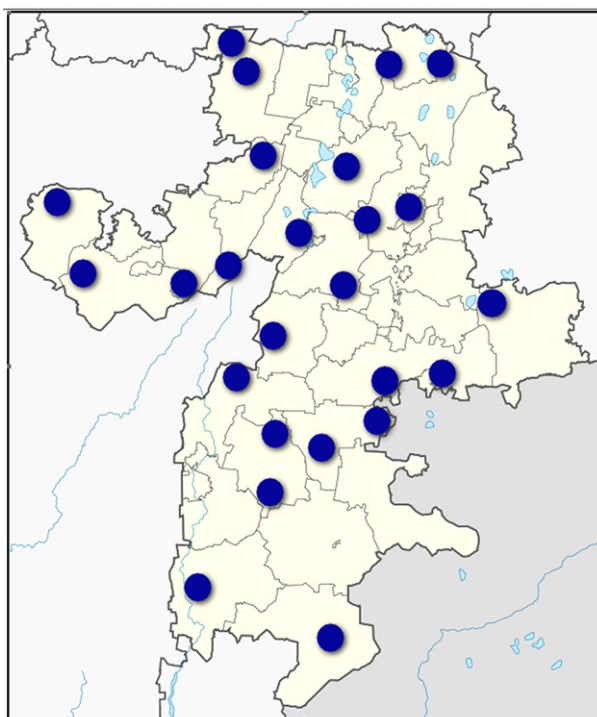


Рис. 1. Места проведения исследований и сбора материалов на территории Челябинской области

В новом цикле исследований на Южном Урале мы заострили основное внимание на изучении динамики энтомокомплексов в грибах, структуре мицетофильного сообщества с учетом того, что многие ксилофильные жесткокрылые в своей биологии тесно связаны с базидиальными и другими грибами, с которыми они вступают в сложные взаимоотношения, основанные на трофике, и совместно с грибами участвуют в процессах биодеструкции. Важное место в работе отведено количественной оценке пищевых связей жуков с грибами, для чего использованы коэффициенты предпочтения.

В статье обсуждаются состав и структура сообщества мицетофильных жесткокрылых плоского трутовика *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. — вида-космополита, относящегося к семейству Ganodermataceae, порядку Ganodermatales (подкласс Holobasidiomycetidae) согласно системе базидиальных грибов датских микологов, на которую мы опираемся в своей работе [40; 41]. В России этот гриб довольно обычен на территории европейской части, на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке; кроме него в нашей стране встречаются еще пять видов рода *Ganoderma* P. Karst.: *G. carnosum* Pat., *G. lucidum* (Fr.) P. Karst., *G. pfeifferi* Bres., *G. resinaceum* Boud., *G. valesiacum* Boud. [2].

В пределах своего ареала плоский трутовик встречается повсеместно в смешанных, лиственных и хвойных лесах, в парках, садах, городских зонах озеленения, на ослабленных живых (особенно в городской среде), усыхающих деревьях, пнях, валежных стволах и на обработанной древесине. В течение всего вегетационного сезона его можно встретить на древесине различных лиственных пород — на березе, осине, буке, ясене, яблоне, дубе, иве и др., иногда на хвойных (ель, пихта, сосна, лиственница). На Южном Урале предпочитает заселять березу, осину, реже — дуб. Вызывает белую или желто-белую (желтоватую) гниль древесины.

Плодовые тела (базидиомы) многолетние, сидячие, в молодом возрасте нередко с ножкой, крупных размеров, располагаются невысоко над землей одиночно, реже по 2 друг над другом (рис. 2). Гифальная система базидиом тримитическая, что обуславливает их твердую, деревянистую консистенцию. В период спороношения поверхность шляпки покрывается довольно толстым слоем коричневых спор, трубчатый гименофор в это время остается белым, лишь при прикосновении буреющим, с возрастом становится коричневатым.

Материал и методика исследований

Материалом для работы были жуки, собранные на маршрутах и на пробных площадках с поверхности и из толщи плодовых тел грибов и их мицелиального слоя (под корой и в древесине). Исследовано 335 базидиом грибов и 24 заселенных ими субстрата (древесина березы и осины).

Во время маршрутных учетов проводили изучение заселенности грибов жуками, собирали насекомых с поверхности плодовых тел, срезали грибы, помещали в индивидуальные бумажные пакеты и брали образцы участков коры и древесины для последующего изучения в лаборатории.

Заселенность грибов определяли отношением числа заселенных плодовых тел к общему их числу во взятой выборке. Таким образом мы могли оценить привлекательность конкретных видов грибов для насекомых в качестве среды (субстрата) обитания.

В ходе исследований на пробных площадках проводили постоянный мониторинг за появлением плодовых тел и процессами их заселения на различных стадиях существования, изучали сезонные изменения в составе мицетофильных энтомокомплексов и характер взаимоотношений насекомых с грибами и между собой.

Для определения жесткокрылых использовали в основном “Die Käfer Mitteleuropas” [37].



Рис. 2. Плодовые тела *Ganoderma applanatum* на березе: растущие (а), спороносящие (б), закончившие рост и спороношение (в), зрелые, на начальной стадии заселения насекомыми (г)

Для удобства изучения сообществ обитателей грибов в зависимости от физиологического состояния плодовых тел и степени разрушения насекомыми и другими беспозвоночными животными разработали классификацию стадий их существования (см. также [13]):

I стадия — плодовые тела живые, растущие и на стадии спороношения, обычно без повреждений (рис. 2);

II стадия — плодовые тела закончили рост, спороношение, отмирают. Нередко заметны незначительные повреждения (до 25% объема) (рис. 2);

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

IV стадия — плодовые тела мертвые, сильной или почти полной степени разрушенности (более 75% объема). Повреждены все части базидиом, и они утрачивают присущие им структурные свойства.

Пищевые связи имаго и личинок жуков изучали в природе и в лабораторных условиях с использованием садковых методик (садками послужили завязанные сверху марлей стеклянные стаканы, на $\frac{2}{3}$ заполненные древесными опилками). Благодаря выведению имаго в садках из личинок стало возможным соотнести личиночные и имагинальные стадии, т.е. установить их принадлежность к одному виду.

Для анализа пищевых связей жуков-мицетофагов с грибами использовали коэффициенты предпочтения, отражающие долю участия конкретных видов грибов в общем

пищевом рационе насекомых, т.е. их пищевые предпочтения. Например, если жук N развивается в плодовых телах грибов A, B, C, D, E , то коэффициент предпочтения им гриба A будет:

$$K_n = N(A) = \frac{A}{A+B+C+D+E},$$

где значения A, B, C, D, E соответствуют количеству плодовых тел, заселяемых жуком N .

Благодаря такому подходу стало возможным выявить основные направления гостальной специализации конкретных видов, родов и семейств жуков в отношении преобладающих в районах исследований видов грибов (в случаях, когда выборки плодовых тел были достаточно репрезентативными и уравновешенными).

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

Результаты и обсуждение

Заселенность плоского трутовика составляет 26%, что позволяет считать этот вид умеренно заселяемым наряду с такими, например, видами, как *Cerrena unicolor* (Coriolaceae), *Fomitopsis pinicola*, *Piptoporus betulinus* (Fomitopsidaceae), *Trichaptum bifforme* (Stecheriniaceae) [12; 13; 15; 17].

1. Общая характеристика видового состава жесткокрылых, связанных с плоским трутовиком, в Челябинской области

С базидиомами и вегетативным телом (мицелием) *G. applanatum* связаны 22 вида жуков, относящихся к 17 родам и 10 семействам (табл. 1). Таким образом, впервые на Южном Урале установлены связи с этим грибом еще для 11 видов жуков из семейств Anobiidae (*Dorcatoma dresdensis* Herbst, 1792), Latridiidae (*Enicmus rugosus* (Herbst, 1793), *Stephostethus pandellei* (Brisout de Barneville, 1863)), Nitidulidae (*Eपुरaea variegata* (Herbst, 1793)), Monotomidae (*Rhizophagus dispar* (Paykull, 1800), *Rhizophagus parvulus* (Paykull, 1800)), Ciidae (*Cis comptus* Gyllenhal, 1827, *Octothemnus glabriculus* (Gyllenhal, 1827)), Colydiidae (*Bitoma crenata* (Fabricius, 1755)), Mycetophagidae (*Mycetophagus piceus* Fabricius, 1798), Melandryidae (*Melandrya dubia* (Schaller, 1783)).

Таблица 1

Мицетофильные жесткокрылые трутовика *Ganoderma applanatum*

Семейства, подсемейства, виды жуков	Встречаемость жуков на разных стадиях существования плодовых тел, % заселенных базидиом от всех исследованных			
	I стадия	II стадия	III стадия	IV стадия
I. Семейство Staphylinidae Latreille, 1802				
Подсемейство Scaphidiinae Latreille, 1807				
1. <i>Scaphisoma agaricinum</i> (Linnaeus, 1758)	3,88	—	—	—
2. <i>Scaphisoma assimile</i> Erichson, 1845*	ед.	—	—	—
3. <i>Scaphisoma inopinatum</i> (Lobl, 1967)	6,26	—	—	—
Подсемейство Tachyporinae MacLeay, 1825				
4. <i>Lordithon lunulatus</i> (Linnaeus, 1761)*	1,79	—	—	—
5. <i>Sepedophilus bipustulatus</i> (Gravenhorst, 1802)	5,37	—	—	—
II. Семейство Anobiidae Fleming, 1821				
Подсемейство Dorcatominae Thomson, 1859				
6. <i>Dorcatoma dresdensis</i> Herbst, 1792	—	1,19	2,68	—
III. Семейство Cerylonidae Billberg, 1820				

Продолжение табл. 1

Семейства, подсемейства, виды жуков	Встречаемость жуков на разных стадиях существования плодовых тел, % заселенных базидиом от всех исследованных			
	I стадия	II стадия	III стадия	IV стадия
Подсемейство Ceryloninae Billberg, 1820				
7. <i>Cerylon fagi</i> Brisjut de Barneville, 1867**	ед.	—	—	—
8. <i>Cerylon ferrugineum</i> Stephhens, 1830**	ед.	—	—	—
IV. Семейство Latridiidae Erichson, 1842				
Подсемейство Latridiinae Erichson, 1842				
9. <i>Enicmus rugosus</i> (Herbst, 1793)*	1,79	—	—	—
10. <i>Stephostethus pandellei</i> (Brisout de Barneville, 1863)*	ед.	—	—	—
V. Семейство Nitidulidae Latreille, 1802				
Подсемейство Carpophilinae Erichson, 1843				
11. <i>Epuraea variegata</i> (Herbst, 1793)	2,68	—	—	1,19
Подсемейство Nitidulinae Latreille, 1802				
12. <i>Cyllodes ater</i> (Herbst, 1792)*	ед.	—	—	—
VI. Семейство Monotomidae Laport de Castelnau, 1840				
Подсемейство Rhizophaginae Redtenbacher, 1845				
13. <i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800)**	ед.	—	—	—
14. <i>Rhizophagus parvulus</i> (Paykull, 1800)**	ед.	—	—	—
VII. Семейство Ciidae Leach, 1819				
Подсемейство Ciinae, Leach, 1819				
15. <i>Cis comptus</i> Gyllenhall, 1827	—	3,28	3,88	—
16. <i>Cis jacquemarti</i> Mellie, 1848	—	6,56	6,86	5,37
17. <i>Octothemnus glabriculus</i> (Gyllenhall, 1827)	—	4,47	5,07	1,49
18. <i>Rhopalodontus strandi</i> (Lonse, 1969)	—	7,16	8,05	6,26
19. <i>Sulcacis nitidus</i> (Fabricius, 1792)	—	—	3,58	—
VIII. Семейство Colydiidae Erichson, 1842				
Подсемейство Colydiinae Erichson, 1842				
20. <i>Bitoma crenata</i> (Fabricius, 1755)**	ед.	—	—	—
IX. Семейство Mycetophagidae Leach, 1815				
Подсемейство Mycetophaginae Leach, 1815				
21. <i>Mycetophagus piceus</i> Fabricius, 1798*	ед.	—	—	ед.
X. Семейство Melandryidae Leach, 1815				
Подсемейство Melandryinae Leach, 1815				
22. <i>Melandrya dubia</i> (Schaller, 1783)**	ед.	—	—	—

Примечание: * — жуки найдены только в фазе имаго; ** — жуки, личинки которых развиваются преимущественно в мицелиальном слое грибов, их имаго иногда встречаются на плодовых телах (встречаемость этих видов указана по имаго на грибах); ед. — единичные находки на (в) плодовых телах. Номенклатура жесткокрылых дана в основном по [43].

Как видно из таблицы 1, развиваются в (на) плодовых телах немногие жесткокрылые. В период роста грибов и во время их спороношения доминируют стафилины рода *Scaphisoma* Leach, 1815, наиболее обычными из которых являются *S. agaricinum*, *S. inopinatum*

и *Sepedophilus bipustulatus*, а также блестянки *Eपुरaea variegata*, проходящие развитие на гименофоре грибов. Иногда встречаются скрытлик *Enicmus rugosus* и стафилин *Lordithon lunulatus*, проходящие на стадии имаго дополнительное питание на этих грибах (рис. 3). Единично встречаются имаго жуков рода *Cerylon* Latreille, 1802. (*C. fagi*, *C. ferrugineum*), скрытлик *Stephostethus pandellei*, блестянка *Cyllodes ater*, узкотелка *Bitoma crenata* и грибобед *Mycetophagus piceus*.

По достижении определенного возраста (в среднем 5—6 лет) рост плодовых тел прекращается, они отмирают и начинают заселяться точильщиками *Dorcatoma dresdensis* и трутовиковыми жуками *Cis comptus*, *C. jacquemarti*, *Octothemnus glabriculus*, *Rhopalodonthus strandi*, а затем *Sulcacis nitidus*, играющими основную роль в разрушении мертвых плодовых тел (рис. 4—6).

Доля основных семейств и видов жуков

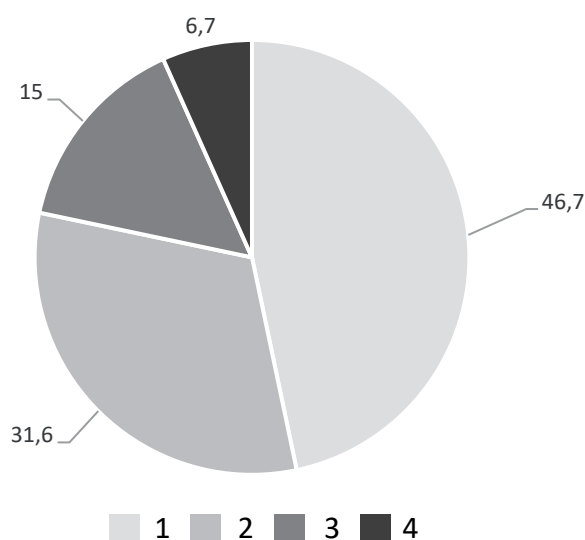


Рис. 3. Комплекс мицетофильных жесткокрылых на I стадии существования плодовых тел трутовика *Ganoderma applanatum*. 1 — Staphylinidae, Scaphidiinae (*Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*); 2 — Staphylinidae, Tachyporinae (*Sepedophilus bipustulatus*); 3 — Nitidulidae (*Eपुरaea variegata*); 4 — Latridiidae (*Enicmus rugosus*)

Доля основных семейств и видов жуков

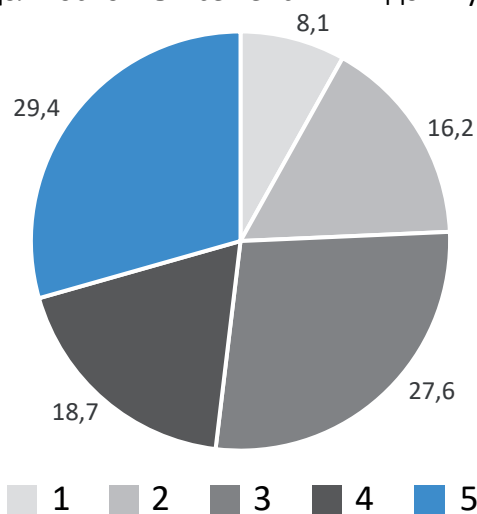


Рис. 4. Комплекс мицетофильных жесткокрылых на II стадии существования плодовых тел трутовика *Ganoderma applanatum*. 1 — Anobiidae (*Dorcatoma dresdensis*); 2—5 — Ciidae (2 — *Cis comptus*; 3 — *C. jacquemarti*; 4 — *Octothemnus glabriculus*; 5 — *Rhopalodonthus strandi*)

Было замечено, что и точильщики, и большинство трутовиковых жуков (*Cis comptus*, *C. jacquemarti*, *Rhopalodonthus strandi*) предпочитают развиваться в сухих плодовых телах, а *Octothemnus glabriculus* и *Sulcaxis nitidus* выносят кратковременное избыточное увлажнение базидиом и даже могут завершить в таковых свое развитие.

Завершают микросукцессию виды, являющиеся довольно характерными обитателями базидиом плоского трутовика и некоторых других грибов с многолетними плодовыми телами (*Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*) — *Cis jacquemarti*, *Octothemnus glabriculus* и *Rhopalodonthus strandi*. Если отмершие, разрушенные и влажные плодовые тела становятся субстратом для плесневых грибов, в них иногда можно обнаружить блестянку *Epuraea variegata*.

Доля основных семейств и видов жуков

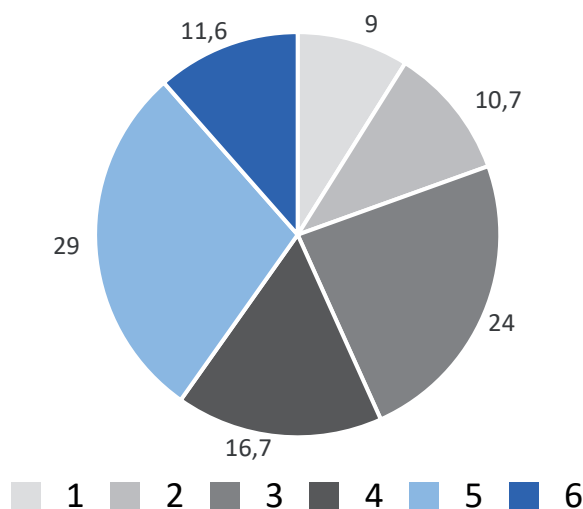


Рис. 5. Комплекс мицетофильных жесткокрылых на III стадии существования плодовых тел трутовика *Ganoderma applanatum*. 1 — Anobiidae (*Dorcatoma dresdensis*); 2—6 — Ciidae (2 — *Cis comptus*; 3 — *C. jacquemarti*; 4 — *Octothemnus glabriculus*; 5 — *Rhopalodonthus strandi*; 6 — *Sulcaxis nitidus*)

Доля основных семейств и видов жуков

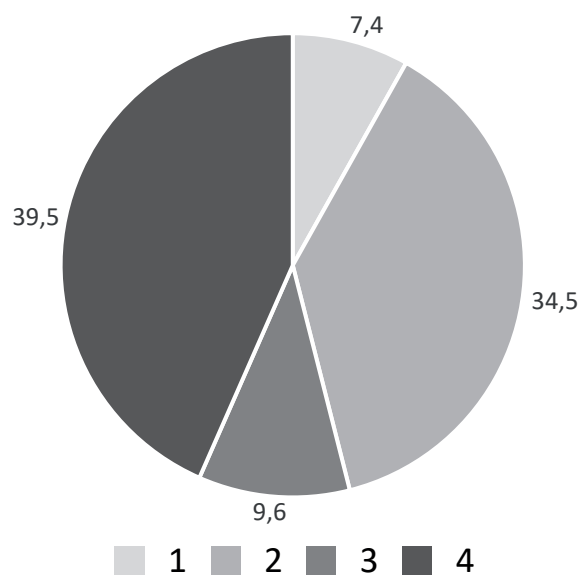


Рис. 6. Комплекс мицетофильных жесткокрылых на IV стадии существования плодовых тел трутовика *Ganoderma applanatum*. 1 — Nitidulidae (*Epuraea variegata*); 2—4 — Ciidae (2 — *Cis jacquemarti*; 3 — *Octothemnus glabriculus*; 4 — *Rhopalodonthus strandi*)

Таким образом, различия между комплексом обитателей живых и мертвых плодовых тел очень значительны. Виды, характерные для первой стадии существования базидиом, не участвуют в их деструкции, но, будучи особенно многочисленными в период спороношения, переносят на поверхности тела большое число спор грибов, а значит, способствуют их расселению. Этот вопрос мы уже обсуждали в некоторых работах и для оценки участия насекомых в форезии грибных спор предложили использовать коэффициенты энтомохории [17].

В целом общие закономерности заселения базидиом плоского трутовика жесткокрылыми сходны с таковыми при заселении других видов грибов с многолетними, деревянистой консистенции плодовыми телами, например настоящего (*Fomes fomentarius*) и окаймленного (*Fomitopsis pinicola*) трутовиков [13; 16], но мицетофильный энтомокомплекс представлен меньшим числом видов (особенно в сравнении с настоящим трутовиком) [13].

Что касается видов из семейств Cerylonidae, Rhizophagidae, Colydiidae, Melandryidae и некоторых других, то они были обнаружены на плодовых телах только во взрослой стадии. Развитие этих жуков происходит в других субстратах в тесной связи с некоторыми базидиальными грибами, аскомицетами и дейтеромицетами, о чем будет сказано ниже.

2. Эколого-трофическая структура мицетофильного сообщества трутовика *Ganoderma applanatum*

В ряде работ автора настоящей статьи и других исследователей было показано, что при анализе взаимоотношений насекомых с грибами следует учитывать такие признаки, как: 1) степень экологической специализации, т.е. общий характер связей насекомых с грибами на всех стадиях их жизненного цикла (облигатные или факультативные); 2) особенности образа жизни личинок и имаго; 3) пищевые связи насекомых с конкретными грибами и друг с другом на стадиях личинки и имаго [7; 13; 15; 18; 32]. С учетом этих признаков мицетофильное сообщество плоского трутовика можно представить следующим образом:

I группа — специализированные мицетобионты-мицетофаги (13 видов из 6 семейств)

К этой группе относятся жуки, развивающиеся исключительно в (на) плодовых телах грибов и плазмодиях миксомицетов; их личинки могут питаться на поверхности базидиом (открыто живущие формы) или обитать и питаться в их толще (скрытно живущие формы). На окукливание некоторые насекомые уходят в подстилку и почву.

По широте трофических связей среди специализированных мицетобионтов можно выделить полифагов, заселяющих грибы различных порядков и классов, олигофагов, связанных с грибами одного семейства или порядка, и монофагов, узкоспециализированных в отношении грибов одного рода или даже вида [13]. Для большинства мицетофильных жесткокрылых характерна полифагия, но нередко намечена тенденция к олигофагии [13]. По типу мицетофагии возможно выделение типичных мицетофагов, использующих только живое вещество грибов, мицетосапрофагов, развивающихся в мертвых плодовых телах, и полных мицетофагов, способных использовать в пищу как живые, так и мертвые «ткани» грибов.

В энтомокомплексе плоского трутовика к **специализированным мицетобионтам-мицетофагам** относятся представители семейств Anobiidae, Cisidae, Erotylidae, Mycetophagidae, Nitidulidae, Staphylinidae. Как оказалось, все эти виды имеют широкий спектр пищевых объектов, заселяют грибы, относящиеся к различным порядкам, т.е. являются полифагами.

Открыто живущими, развивающимися на поверхности плодовых тел типичными мицетофагами (потребителями живого вещества грибов) являются отдельные виды жуков из семейства Staphylinidae (4 вида).

Семейство **Staphylinidae** — **стафилиниды** (см. также рис. 7)

1. *Scaphisoma agaricinum* (L.) — один из обычных обитателей плодовых тел различных древесных грибов, более всего предпочитающий в своем развитии *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. (Coriariales) ($K_n = 0,73$), *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst. (Fomitopsidales) ($K_n = 0,09$), *Ganoderma applanatum* (Ganodermatales) ($K_n = 0,16$), *Inocutis rheades* (Pers.) Bond. et Sing. (Hymenochaetales) ($K_n = 0,02$), *Lentinus cyathiformis* (Schff.: Fr.) Bres., *Pleurotus calyptratus* (Lindbl. ap Fr.) Sacc., *Pl. ostreatus* (Jacq. Fr.) Kumm., *Pl. pulmonarius* (Fr.) Kumm. (Polyporales) как на Южном Урале, так и в других регионах [3; 6; 13; 21; 24; 28; 31; 39]. На территории европейской части России может развиваться на грибах *Clavicornia ruxidata* (Fr.) Doty (Hericiales) [24]. Многочислен на грибах в период спороношения.

2. *Scaphisoma assimile* (Pk.) — редкий вид, трофически связанный с *Fomes fomentarius* [31; 36], *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murr. (Fomitopsidales) [33] и *Oxyporus latemarginatus* (Dur. et Mont.) Mont. (Phanerochaetales) [39]. На плоском трутовике находки были единичны и только имаго жуков.

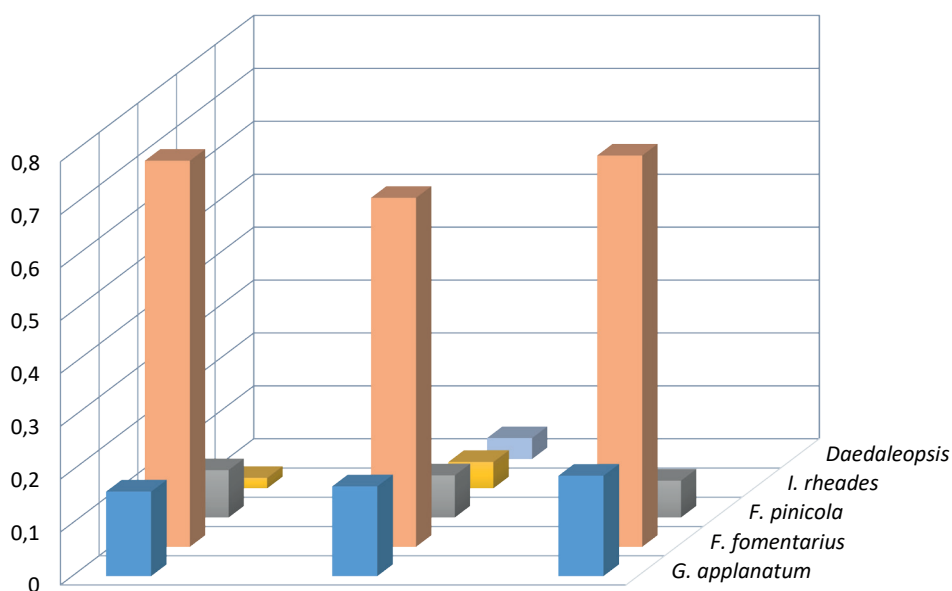


Рис. 7. Пищевые предпочтения (значения K_n) жуков-стафилинид *Scaphisoma agaricinum* (слева), *S. inopinatum* (в центре) и *Sepedophilus bipustulatus* (справа)

3. *Scaphisoma inopinatum* (Lobl.) — доминирующий вид жуков среди открыто живущих мицетофагов на *Ganoderma applanatum* ($K_n = 0,17$). Как и *Scaphisoma agaricinum*, заселяет многолетние плодовые тела таких грибов, как *Fomes fomentarius* ($K_n = 0,66$), *Fomitopsis pinicola* ($K_n = 0,08$), а также *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Fomitopsidales) [3; 13; 24; 39], но может развиваться и на *Daedaleopsis tricolor* (Bull.) Bond. et Sing., *D. confragosa* (Bolt.: Fr.) Schroet., *D. septentrionalis* (P. Karst) Niemela (Coriariales) ($K_n = 0,04$), *Inocutis rheades* ($K_n = 0,05$), *Lentinus lepideus* (Fr.: Fr.) Fr. (Polyporales) [13; 15], а на территории европейской части — на грибах *Steccherinum ochraceum* (Pers. in Gmelin.: Fr.) S. F. Gray (Hyphodermatales) [24]. Имаго посещают многие другие ксилотрофные грибы.

4. *Sepedophilus bipustulatus* (Grav.) — кроме *Ganoderma applanatum* ($K_n = 0,19$) развивается на живых многолетних плодовых телах *Fomes fomentarius* ($K_n = 0,74$) [24; 31; 39], *Fomitopsis pinicola* ($K_n = 0,07$). Встречается и на других грибах: *Armillariella mellea* (Fr.)

P. Karst. (Tricholomatales) [38], *Phellinus igniarius* (L.: Fr.) Quel. (Hymenochaetales), *Pleurotus pulmonarius*, *Trametes versicolor* (L.: Fr.) Pil. (Coriolales).

Скрытно живущими являются типичные мицетофаги — стафилины *Lordithon lunulatus* (L.), блестянки *Cyllodes ater* (Herbst.) и полные мицетофаги — *Mycetophagus piceus* (F.). Все они на плоском трутовике обнаружены только на стадии имаго.

Lordithon lunulatus (L.) — один из обычных видов жуков в самых разных грибах, как напочвенных, так и ксилотрофных. Предпочитает мясистые и кожисто-мясистые плодовые тела грибов порядков Agaricales, Boletales, Tricholomatales, Polyporales [13; 24; 26; 35].

Cyllodes ater (Herbst.) — найден на спороносящих плодовых телах. В своем развитии тесно связан с грибами родов *Pleurotus*, *Lentinus*, *Pholiota* и *Armillariella mellea* [6; 13; 24; 32].

Mycetophagus piceus (F.) — развивается в самых различных грибах, чаще в плодовых телах *Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst., *Daedaleopsis tricolor*, *Laetiporus sulphureus*, *Piptoporus betulinus*, *Русноporellus fulgens* (Fr.) Donk., видах родов *Inonotus*, *Inocutis*, *Lentinus*, *Pleurotus*, *Polyporus* [13; 23; 24; 35; 39; 42].

В толще мертвых плодовых тел плоского трутовика проходят весь жизненный цикл жуки-точильщики (1 вид) и цииды (5 видов). По своей пищевой специализации они являются мицетосапрофагами и также имеют широкий круг пищевых объектов, т.е. являются полифагами.

Семейство Anobiidae — точильщики

Dorcatoma dresdensis (Herbst.) — развивается в траме плодовых тел *G. applanatum* ($K_n = 0,03$), *Fomes fomentarius* ($K_n = 0,91$), *Fomitopsis pinicola* ($K_n = 0,06$), а также во многих грибах порядка Hymenochaetales — *Inonotus dryadeus* (Pers.: Fr.) Murr., *I. hispidus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *I. obliquus* (Pers.: Fr.) Pil., *I. radiatus* (Sow.: Fr.) P. Karst., *Inocutis rheades*, *Phellinus igniarius*, *Ph. tremulae* (Bond.) Bond. et Boriss. [6; 13; 24; 35; 39; 42]. Крайне редко жуки могут развиваться в древесине в непосредственной близости от грибов.

Семейство Ciidae — трутовиковые жуки

Cis comptus (Gyll.) — вид с широкой полифагией. Наряду с довольно редко заселяемыми им грибами *Ganoderma applanatum* ($K_n = 0,01$) активно заселяет грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,50$), развивается также в *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murr. (Coriolales) ($K_n = 0,18$), *Trichaptum bifforme* (Fr.) G. Cunn. (Hyphodermatales) ($K_n = 0,12$), *Daedaleopsis tricolor* ($K_n = 0,09$), реже встречается в грибах *Lenzites betulina* (Fr.) Fr. ($K_n = 0,05$), *Coriolopsis trogii* (Berk.) Domansky (Coriolales) ($K_n = 0,02$) и *Bjerkandera adusta* (Hyphodermatales) ($K_n = 0,03$). На территории европейской части России развивается также в грибах *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. & Pouz., *Русноporus cinnabarinus* (Jack.: Fr.) Karst., *Inonotus radiatus*, *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Fr., *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar, *Schizopora flavipora* (Berk. & M. A. Curtis ex Cooke), *Phellinus ferruginosus* (Schrad.) Murrill. [3; 6; 24; 39], а в Западной Сибири — в грибах *Gloeoporus dichrous* (Fr.: Fr.) Bres. и *Lentinus strigosus* (Schw.) Fr. [13].

Cis jacquetarti (Mel.) — обитатель многих дереворазрушающих грибов с широким кругом пищевых объектов. Помимо грибов *Ganoderma lipsiense* ($K_n = 0,03$) заселяет грибы рода *Daedaleopsis*, особенно *D. tricolor* ($K_n = 0,32$), многолетние базидиомы *Fomes fomentarius* ($K_n = 0,28$), *Fomitopsis pinicola* ($K_n = 0,21$), реже грибы рода *Trametes* (*T. hirsuta*, *T. versicolor*) ($K_n = 0,16$), иногда встречается в базидиомах видов семейства Phellinaceae и в однолетних плодовых телах *Piptoporus betulinus*, *Trichaptum bifforme*, *Inonotus radiatus*, *Polyporus varius* (Pers. Fr.) [3; 6; 13; 24; 39; 42].

Octothemnus glabriculus (Gyll.) — развивается главным образом в плодовых телах грибов рода *Trametes* ($K_n = 0,81$) и некоторых других представителей семейства Coriola-

сеае, особенно *Lenzites betulina* ($K_n = 0,11$), заселяет многолетние базидиомы *Fomitopsis pinicola* ($K_n = 0,05$), а также *Ganoderma applanatum* ($K_n = 0,03$), причем в Западной Сибири в них более обычен. Встречается в однолетних плодовых телах *Bjerkandera adusta* и *Stereum hirsutum*, а на территории Европейской России — *Corioloopsis trogii* [3; 39].

Rhopalodontus strandi (Lonse) — кроме *Ganoderma applanatum* ($K_n = 0,04$) развивается чаще в грибах *Fomes fomentarius* ($K_n = 0,79$), реже — *Trichaptum bifforme* ($K_n = 0,07$) (рис. 5), на территории европейской части России заселяет еще и такие грибы, как *Corioloopsis trogii*, *Lenzites betulina*, *Laetiporus sulphureus*, *Piptoporus betulinus*, *Inocutis rheades*, *Trichaptum bifforme* [3; 6; 24; 35; 39], а в Западной Сибири кроме них — *Daedaleopsis confragosa*, *D. tricolor* [13; 15].

Sulcacis nitidus (F.) — в энтомокомплексе *Ganoderma lipsiense* ($K_n = 0,01$) сопутствующий другим трутовиковым жукам вид, в массе заселяющий грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,84$), а кроме них — *Lenzites betulina* ($K_n = 0,11$), *Daedaleopsis tricolor* ($K_n = 0,03$). Встречается в грибах *Russpororus cinnabarinus*. На территории европейской части России и в Западной Сибири проходит развитие также в грибах *Bjerkandera adusta*, *Cerrena unicolor*, *Corioloopsis trogii*, *Haralopilus nidulans*, *Laetiporus sulphureus*, *Piptoporus betulinus* [3; 6; 13; 24; 39].

II группа — эврибионты (9 видов из 6 семейств)

Эти жуки живут и развиваются в различных субстратах (почва, подстилка, древесина, пни, дупла и др.), в том числе и в грибах. Основными эколого-трофическими группировками здесь являются *облигатные мицетофаги*, питающиеся только грибами или миксомицетами независимо от той среды, в которой они обитают, *миксофаги*, совмещающие различные типы питания, один из которых мицетофагия, *частичные мицетофаги*, использующие грибы как дополнительный источник пищи, *зоофаги* и *некрофаги*, поедаящие живых обитателей грибов или их трупы. В энтомокомплексе *G. lipsiense* это представители семейств Cerylonidae, Colydiidae, Latridiidae, Melandryidae, Monotomidae, Nitidulidae, относящиеся к группировкам облигатных мицетофагов и миксофагов.

Облигатные мицетофаги (7 видов из 5 семейств)

К ним относятся жуки семейств Cerylonidae, Latridiidae, Nitidulidae, Monotomidae, Colydiidae.

Семейство Cerylonidae — гладкотелы

Гладкотелы *Cerylon fagi* Bris., *C. ferrugineum* Steph. встречаются главным образом под гнилой корой преимущественно лиственных деревьев в мицелиальном слое грибов, вызывающих белую гниль. В своем развитии связаны с миксомицетами *Physarum polycephalum* Schw., *Trichia varia* (Pers.) Pers., а также с некоторыми аскомицетами и дейтеромицетами [24; 39], на стадии имаго нередко проходят дополнительное питание на плодовых телах отдельных видов древесных грибов, особенно в период их спороношения.

Семейство Latridiidae — скрытники

Скрытники *Enicmus rugosus* (Herbst.), *Stephostethus pandellei* (Bris.) связаны в основном с миксомицетами, но могут развиваться в гниющей древесине, подстилке, трухе дупел, в старых заплесневелых грибах за счет низших грибов, имаго также могут посещать спороносящие базидиомы ксилотрофных грибов.

Семейство Nitidulidae — блестянки

Блестянки *Eपुरaea variegata* (Herbst.) развиваются не только на заплесневелых ксилотрофных, но и напочвенных грибах, на гниющих органических субстратах за счет плесневых грибов, а также на забродившем соке лиственных деревьев за счет грибов родов *Saccharomyces*, *Endomyces* [24; 25]. Могут питаться спорами грибов.

Семейство Monotomidae — монотомиды

Ризофагиды *Rhizophagus parvulus* (Pk.) связаны в питании с аскомицетами родов *Hypoxylon*, *Valsaria* [24], могут использовать как дополнительный пищевой ресурс мицелий базидиальных грибов под корой лиственных и хвойных деревьев, реже питаются миксомицетами на валежных стволах; встречаются в мицелиальном слое плоского трутовика и развиваются за счет него и некоторых других грибов, например *Fomes fomentarius*, *Stereum hirsutum*, видов рода *Trametes* [13; 24; 31; 35; 39].

Семейство Colydiidae — узкотелки

Узкотелки *Bitoma crenata* (F.) обычно развиваются под корой мертвых деревьев за счет аскомицетов рода *Hypoxylon*, дейтеромицетов родов *Penicillium*, *Trichoderma* и мицелия некоторых ксилотрофных базидиомицетов из родов *Trametes*, *Pleurotus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Lentinus strigosus*, *Trichaptum bifforme*, а также *Lenzites betulina*, *Cerrena unicolor*, *Pycnoporus cinnabarinus*, *Piptoporus betulinus*, *Schizophyllum commune* (Fr.) Fr. [13; 24; 35; 39], *Corioloopsis trogii*, *Daedaleopsis tricolor*, *D. septentrionalis*. Имаго посещают спороносящие или загнивающие плодовые тела различных грибов на лиственных деревьях.

Миксофаги (2 вида из 2 семейств)

К ним относятся *Rhizophagus dispar* (Pk.) (Monotomidae) и *Melandrya dubia* (Schall.) (Melandryidae). Они являются обитателями подкорного пространства деревьев с грибами аскомицетами, дейтеромицетами и мицелием многих базидиомицетов.

Семейство Monotomidae — монотомиды

Ризофагиды *Rhizophagus dispar* нередко хищничают в ходах короедов на ели, а на лиственных проявляют себя как мицетофаги, используя в пищу грибы рода *Ceratocystis* и некоторые другие дейтеромицеты [24].

Семейство Melandryidae — тенелюбы

Тенелюб *Melandrya dubia* развивается в белых гнилях лиственных деревьев за счет мицелия не только плоского трутовика, но и грибов *Daedaleopsis tricolor*, *D. confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Phellinus igniarius*, *Trichaptum bifforme*, *Stereum hirsutum*, *Pleurotus pulmonarius*, и таким образом является мицетофагом с сапроксилофагией [13; 24].

Заключение

Благодаря выполненным исследованиям существенно дополнены сведения о видовом составе и структуре мицетофильного сообщества плоского трутовика на Южном Урале (в Челябинской области): выявлено 11 новых видов из 8 семейств, ранее не указанных для этого гриба на Урале.

С плодовыми телами трутовика *Ganoderma applanatum* связаны в своем развитии 3 вида открыто живущих мицетофагов — *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *Sepe-dophilus bipustulatus* (Staphylinidae), 6 видов скрытно живущих мицетосапрофагов — *Dorcatoma dresdensis* (Anobiidae), *Cis comptus*, *C. jacquemarti*, *Octothemnus glabriculus*, *Rhopalodonthus strandi*, *Sulcacis nitidus* (Ciidae) и один эврибионтный вид из группы миксофагов — *Epuraea variegata* (Nitidulidae). Все названные виды не являются специфическими обитателями плоского трутовика и заселяют самые разнообразные ксилотрофные грибы, а также могут быть связаны с аскомицетами (*E. variegata*). Открыто живущие виды особенно многочисленны на грибах в период их спороношения и могут принимать участие в распространении грибных спор. Им нередко сопутствуют жуки-скрытники *Enicmus rugosus* (Latridiidae), проходящие на плодовых телах дополнительное питание. Скрытно живущие виды-мицетосапрофаги участвуют в деструкции уже отмерших плодовых тел и завершают микросукцессионный процесс. В целом общие закономерности

микросукцессии аналогичны тем, что выявлены у других грибов с многолетними плодовыми телами.

Комплекс обитателей мицелиального слоя представлен облигатными мицетофагами и миксофагами — гладкотелами *Cerylon fagi*, *C. ferrugineum* (Cerylonidae), монотомидами *Rhizophagus dispar*, *Rh. parvulus* (Monotomidae), узкотелкой *Bitoma crenata* (Colydiidae) и тенелюбом *Melandrya dubia* (Melandryidae), которые в своем развитии связаны с белыми гнилями древесины и грибами базидиомицетами, аскомицетами, дейтеромицетами и не являются видами, зависящими в питании только от *Ganoderma applanatum*.

Благодарности

Выражаю благодарность сотрудникам ОГУ «ООПТ Челябинской области» П. В. Лукьянову, В. И. Истомину, 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. Сартцеву, В. П. Зарицкому, О. П. Малых, А. В. Заикину за помощь в организации полевых исследований.

Считаю необходимым выразить глубокую благодарность главному научному сотруднику Института проблем освоения Севера СО РАН, доктору биологических наук Арефьеву Станиславу Павловичу, главному научному сотруднику Института экологии растений и животных УрО РАН, доктору биологических наук Мухину Виктору Андреевичу за помощь в определении ряда видов грибов и старшему научному сотруднику Зоологического музея МГУ, доктору биологических наук Никитскому Николаю Борисовичу за постоянный большой интерес к работе в течение многих лет проведения исследований и ценные рекомендации и пожелания к их выполнению.

Список использованной литературы

1. Аксентьев С. И., Учаснова Л. Н. Проблема симбиоза жуков-ксилофагов и амброзидальных грибов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1986. № 8 (272). С. 5—22.
2. Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 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. СПб. : Наука, 1998. 391 с.
3. Власов Д. В., Никитский Н. Б. Фауна трутовиковых жуков (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Ярославской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 2015. Т. 120, № 3. С. 34—39.
4. Инголд Ц. Пути и способы распространения грибов. М. : ИЛ., 1957. 183 с.
5. Калабкина А. И. Анализ видового состава мицетофильных насекомых в лесах Тюльганского района Оренбургской области // Евразийский Союз Ученых. Биологические науки. 2015. № 4 (13). С. 33—35.
6. Компанцев А. В. Комплексы жесткокрылых, связанные с основными дереворазрушающими грибами в лесах Костромской области // Животный мир Южной тайги. М. : Наука, 1984. С. 191—196.
7. Красуцкий Б. В. Экологическая классификация жесткокрылых-мицетобионтов дереворазрушающих базидиальных грибов // Экология. 1994. № 1. С. 71—79.
8. Красуцкий Б. В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. 1. Краткое иллюстрированное руководство к определению по имаго наиболее обычных в энтомокомплексах дереворазрушающих базидиальных грибов видов жесткокрылых. Екатеринбург : Екатеринбург, 1996. 146 с.
9. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые-мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов лесостепного Зауралья // Энтомологическое обозрение. 1996. Т. LXXV, вып. 2. С. 274—277.
10. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые (Coleoptera) — мицетобионты основных дереворазрушающих грибов южной подзоны Западно-Сибирской тайги // Энтомологическое обозрение. 1997. Т. LXXVI, вып. 2. С. 302—308.
11. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые-мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов подзоны средней тайги Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. 1997. Т. LXXVI, вып. 4. С. 770—775.

12. Красуцкий Б. В. Мицетофильные жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) Ильменского заповедника. Система «Грибы — насекомые» // Изучение беспозвоночных животных в заповедниках. Проблемы заповедного дела. 2001. Вып. 10. С. 126—150.
13. Красуцкий Б. В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. 2 : Система «Грибы — насекомые». Челябинск : Челяб. дом печати, 2005. 213 с.
14. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с березовым трутовиком *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales), в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. 2006. Т. LXXXV, вып. 4. С. 758—773.
15. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с трутовиком *Daedaleopsis confragosa* (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales), в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. 2007. Т. LXXXVI, вып. 2. С. 289—305.
16. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с окаймленным трутовиком *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales), в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. 2007. Т. LXXXVI, вып. 3. С. 532—545.
17. Красуцкий Б. В. Общая оценка участия насекомых в распространении грибных спор // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., 8—11 окт. 2008 г. Челябинск : Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2008. Т. 1. С. 220—225.
18. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с трутовиком *Trichaptum bifforme* (Fr. in Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales), в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. 2010. Т. LXXXIX. Вып. 2. С. 367—379.
19. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Polyporales подтаежных лесов Западной Сибири // Экологический мониторинг и биоразнообразие. 2013. № 1 (8). С. 50—54.
20. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Fomitopsidales (Basidiomycetes) подтаежных лесов Западной Сибири // Вестник Ишимского государственного педагогического института. 2013. № 6 (12). С. 32—38.
21. Красуцкий Б. В. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Nephrodermatales (Basidiomycetes) подтаежных лесов Западной Сибири // Экологический мониторинг и биоразнообразие. 2014. № 1 (9). С. 82—86.
22. Красуцкий Б. В. Материалы к фауне жуков Челябинского городского бора, связанных с ксилотрофными базидиальными грибами // Фауна Урала и Сибири. Екатеринбург : ИЭРиЖ УрО РАН, 2018. № 1. С. 97—103.
23. Никитский Н. Б. Жуки-грибоеды (Coleoptera, Mycetophagidae) фауны России и сопредельных стран. М. : Изд-во МГУ, 1993. 184 с.
24. Никитский Н. Б., Осипов И. Н., Чемерис М. В., Семенов В. Б., Гусаков А. А. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). М. : Изд-во МГУ, 1996. 198 с. (Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 36).
25. Никитский Н. Б., Татарина А. Ф. Фауна и экология ксилофильных жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) европейского Северо-Востока России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 2003. Т. 108, вып. 5. С. 28—31.
26. Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3 : Жесткокрылые, или Жуки. Ч. 1 / гл. ред. П. А. Лер. Л. : Наука, 1989. 572 с.
27. Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3 : Жесткокрылые, или Жуки. Ч. 2 / гл. ред. П. А. Лер. СПб. : Наука, 1992. 704 с.
28. Сажнев А. С., Миронова А. А., Аникин В. В. Предварительные эколого-фаунистические данные о мицетофильных жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Саратовской области // Известия Саратовского университета. Новая серия. Сер. Химия. Биология. Экология. 2018. Т. 18, вып. 3. С. 336—340. DOI: 10.18500/1816-9775-2018-18-3-336-340.
29. Халидов А. Б. Насекомые — разрушители грибов. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1984. 151 с.
30. Цинкевич В. А. Материалы к изучению фауны Ciidae Беларуси // Фауна и систематика: Труды Зоол. музея Белорусского ун-та. Минск, 1995. Вып. 1. С. 150—154.
31. Цинкевич В. А. Жесткокрылые (Coleoptera) — обитатели плодовых тел базидиальных грибов (Basidiomycetes) запада лесной зоны Русской равнины (Беларусь) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 2004. Т. 109, вып. 4. С. 17—25.
32. Яковлев Е. Б. Особенности консортивных связей насекомых с макромицетами // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, вып. 3. С. 185—191.

33. Яковлев Е. Б. Двукрылые Палеарктики, связанные с грибами и миксомицетами. Петрозаводск : Ин-т леса КНЦ РАН, 1994. 128 с.
34. Яковлев Е. Б., Осипова Л. Т. Видовой состав и биоэкологические особенности насекомых — обитателей плодовых тел съедобных грибов в Южной Карелии // Насекомые и фитопатогенные грибы в лесных экосистемах. Петрозаводск : Ин-т леса Карельского филиала АН СССР, 1985. С. 4—71.
35. Benick L. Pilzkäfer und Käferpilze: Ökologische und Statistische Untersuchungen // Acta zoologica Fennica. 1952. Bd. 70. S. 1—250.
36. Dajoz R. Morphologie de la larve de *Scaphosoma assimile* Er. (Coleoptera, Staphylinidae) // Bull. Mens. Soc. Linneenne Lyon. 1965. Vol. 34. S. 105—110.
37. Freude H., Harde K. W., Lohse G. A. (Hrsg.) Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 7. Clavicornia (Ostomidae — Cidae). Spektrum Akademischer Verlag, 1967. 310 S.
38. Kotiranta H., Mukhin V., Ushakova N., Dai Y.-C. Polypore (Aphylophorales, Basidiomycetes) studies in Russia. 1. South Ural // Annales Botanici Fennici. 2005. Vol. 42. P. 427—451.
39. Nikitsky N. B., Schigel D. S. Beetles in Polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes // Entomologica Fennica. 2004. N 15. P. 6—22.
40. Nordic Macromycetes / ed. by L. Hansen, H. Knudsen. Vol. 2. Copenhagen : Nordsvamp, 1992. 474 p.
41. Nordic Macromycetes / ed. by L. Hansen, H. Knudsen. Vol. 3. Copenhagen : Nordsvamp, 1997. 444 p.
42. Schigel D. S. Polypore-beetle associated in Finland // Annales Zoologici Fennici, 2011. Vol. 48, N. 6. P. 319—348.
43. Silfverberg H. Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae // Sahlbergia. 2004. Vol. 9. P. 1—111.

Поступила в редакцию 10.06.2020

Красуцкий Борис Викторович, доктор биологических наук, доцент
Челябинский государственный университет
Российская Федерация, 454001, г. Челябинск, ул. Братьев Кашириных, 129
E-mail: boris_k.63@mail.ru

UDC 595.76:582.284(470.55)

B. V. Krasutsky

Coleoptera (Insecta, Coleoptera) in the *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., 1887 entomocomplex in the Chelyabinsk region

The article gives a full characteristic of the species composition and structure of the community of Coleoptera associated with the wood-destroying fungus *Ganoderma applanatum* (Ganodermatales) in the Chelyabinsk region is given. Twenty-two species of beetles from 17 genera and 10 families. Based on the analysis of the population of fruit bodies and the study of food preferences of insects, it is shown that the dominant inhabitants of these fungi are *Scaphisoma inopinatum*, *Sepedophilus bipustulatus* (Staphylinidae), *Cis jacquemarti* and *Rhopalodontus strandi* (Ciidae). For the first time the regularities of settlement of fruit bodies in the process of changing their physiological state and depending on the degree of destruction are established; a significant difference is shown in the composition of the complex of inhabitants of living basidiomes, where *Scaphisoma agaricinum*, *S. inopinatum*, *Sepedophilus bipustulatus* (Staphylinidae), *Enicmus rugosus* (Latridiidae), *Epuraea variegata* (Nitidulidae) can be found, and dead basidiomes, in which 5 species of beetles of the family Ciidae develop. The bark of trees, the white rot of wood and mycelial layer of *Ganoderma applanatum* and other species of fungi (including Ascomycetes and Deuteromycetes) are considered good breeding grounds for the development of *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum* (Cerylonidae), *Rhizophagus dispar*, *Rh. parvulus* (Monotomidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae) and *Melandrya dubia* (Melandryidae).

Key words: *Ganoderma applanatum*, Coleoptera, microsuccessions, food preferences, relationships.

Krasutsky Boris Victorovich, Doctor of Biological Sciences, Associated Professor
Chelyabinsk State University
Russian Federation, 454001, Chelyabinsk, ul. Brat'yev Kashirinykh, 129
E-mail: boris_k.63@mail.ru

References

1. Aksent'ev S. I., Uchastnova L. N. Problema simbioza zhukov-ksilofagov i ambrozial'nykh gribov [The problem of symbiosis of xylophagous beetles and ambrosial fungi]. *Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki*, 1986, no. 8 (272), pp. 5—22. (In Russian)
2. Bondartseva M. A. *Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok Afilloporovye. Vyp. 2. Semeistva al'batrellovye, aporpievye, boletopsievye, bondartseviyevye, ganodermovye, kortitsievye (vidy s poroobraznym gimenoforum), lakhnokladiyevye (vidy s trubchatym gimenoforum), poliporovye (rody s trubchatym gimenoforum), porievye, rigidoporovye, feolovye, fistulinovye* [Key to fungi of Russia. Order Aphyllophorales. Iss. 2. Albatrellaceae, Aporpiaceae, Boletopsidaceae, Bondarzewiaceae, Ganodermataceae, Corticiaceae (Species with Poriform Hymenophore), Lachnocladiaceae (Species with Tubular Hymenophore), Polyporaceae (Genera with Tubular Hymenophore), Poriaceae, Rigidoporaceae, Phaeolaceae, Fistulinaceae]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1998. 391 p. (In Russian)
3. Vlasov D. V., Nikitskii N. B. Fauna trutovikovykh zhukov (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Yaroslavskoi oblasti [The fauna of minute tree-fungus beetles (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) of Yaroslavl region]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 2015, vol. 120, no. 3, pp. 34—39. (In Russian)
4. Ingold Ts. [Ingold C. T.] *Puti i sposoby rasprostraneniya gribov* [Dispersal in Fungi]. Moscow, IL Publ., 1957. 183 p. (In Russian)
5. Kalabkina A. I. Analiz vidovogo sostava mitsetofil'nykh nasekomykh v lesakh Tyul'ganskogo raiona Orenburgskoi oblasti [Analysis of the species composition of mycetophilous insects in the forests of the Tyulgansky district of the Orenburg region]. *Evrasiiskii Soyuz Uchenykh. Biologicheskie nauki — Eurasian Union of Scientists. Biological Sciences*, 2015, no. 4 (13), pp. 33—35. (In Russian)
6. Kompantsev A. V. Kompleksy zhestkokrylykh, svyazannye s osnovnymi derevorazrushayushchimi gribami v lesakh Kostromskoi oblasti [Coleoptera complexes associated with the main wood-destroying fungi in the forests of the Kostroma region]. *Zhivotnyi mir Yuzhnoi taigi* [Animal world of the Southern taiga]. Moscow, Nauka Publ., 1984, pp. 191—196. (In Russian)
7. Krasutskii B. V. Ekologicheskaya klassifikatsiya zhestkokrylykh-mitsetobiontov derevorazrushayushchikh bazidial'nykh gribov [Ecological classification of coleopteran mycetobionts of wood-destroying basidiomycetes]. *Ekologiya*, 1994, no. 1, pp. 71—79. (In Russian)
8. Krasutskii B. V. *Mitsetofil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya. T. 1. Kratkoe illyustrirovannoe rukovodstvo k opredeleniyu po imago naibolee obychnykh v entomokompleksakh derevorazrushayushchikh bazidial'nykh gribov vidov zhestkokrylykh* [Mycetophilous Coleoptera of the Urals and Trans-Urals. Vol. 1. Brief illustrated guide to the identification of the most common species of coleopterans in the entomocomplexes of wood-destroying basidiomycetes]. Yekaterinburg, Yekaterinburg Publ., 1996. 146 p. (In Russian)
9. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye-mitsetobionty (Coleoptera) osnovnykh derevorazrushayushchikh gribov lesostepnogo Zaural'ya [Fungicolous coleoptera inhabiting the main wood-destroying fungi in the forest-steppe of the Trans-Urals area]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, 1996, vol. LXXV, is. 2, pp. 274—277. (In Russian)
10. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye (Coleoptera) — mitsetobionty osnovnykh derevorazrushayushchikh gribov yuzhnoi podzony Zapadno-Sibirskoi taigi [Beetles (Coleoptera) — mycetobionts of the main wood-destroying fungi of the southern subzone of West Siberian taiga]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, 1997, vol. LXXVI, is. 2, pp. 302—308. (In Russian)
11. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye-mitsetobionty (Coleoptera) osnovnykh derevorazrushayushchikh gribov podzony srednei taigi Zapadnoi Sibiri [Fungicolous coleoptera inhabiting main wood-destroying fungi in the middle taiga subzone in West Siberia]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, 1997, vol. LXXVI, is. 4, pp. 720—775. (In Russian)
12. Krasutskii B. V. Mitsetofil'nye zhestkokrylye (Insecta, Coleoptera) Il'menskogo zapovednika. Sistema "Griby — nasekomye" [Mycetophilous Coleoptera (Insecta, Coleoptera) of the Ilmen Reserve. System "Fungi — insects"]. *Izuchenie bespozvonochnykh zhivotnykh v zapovednikakh. Problemy zapovednogo dela* [Study of invertebrates in nature reserves. Problems of nature reserve management]. 2001, is. 10, pp. 126—150. (In Russian)
13. Krasutskii B. V. *Mitsetofil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya. T. 2: Sistema "Griby — nasekomye"* [Mycetophilous Coleoptera of the Urals and Trans-Urals. Vol. 2: The system "Fungi — insects"]. Chelyabinsk, Chelyab. dom pečhati Publ., 2005. 213 p. (In Russian)
14. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s berezovym trutovikom *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales), v lesakh Urala i Zaural'ya [Beetles (Coleoptera) associated with *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales), in the forests of the Urals and Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, 2006, vol. LXXXV, is. 4, pp. 758—773. (In Russian)

15. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s trutovikom *Daedaleopsis confragosa* (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales), v lesakh Urala i Zaural'ya [Coleoptera associated with *Daedaleopsis confragosa* (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales), in the forests of the Urals and Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, 2007, vol. LXXXVI, is. 2, pp. 289—305. (In Russian)
16. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s okaimlennym trutovikom *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales), v lesakh Urala i Zaural'ya [Coleoptera associated with *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales), in the forests of the Urals and Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, 2007, vol. LXXXVI, is. 3, pp. 532—545. (In Russian)
17. Krasutskii B. V. Obshchaya otsenka uchastiya nasekomykh v rasprostraneni gribnykh spor [General assessment of the participation of insects in the spread of fungal spores]. *Adaptatsiya biologicheskikh sistem k estestvennym i ekstremal'nym faktoram sredy: materialy II Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., 8—11 okt. 2008 g.* [Adaptation of biological systems to natural and extreme environmental factors. Proceed. of the II Internat. sci.-pract. conf., 8—11 Oct. 2008]. Chelyabinsk, Chelyab. gos. ped. un-t Publ., 2008, vol. 1, pp. 220—225. (In Russian)
18. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye (Coleoptera), svyazannye s trutovikom *Trichaptum biforme* (Fr. in Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales), v lesakh Urala i Zaural'ya [Coleoptera associated with the *Trichaptum biforme* (Fr. in Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales), in the forests of the Urals and Trans-Urals]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, 2010, vol. LXXXIX, is. 2, pp. 367—379. (In Russian)
19. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye (Coleoptera, Insecta) v entomokompleksakh ksilotrofnnykh bazidial'nykh gribov poryadka Polyporales podtaezhnykh lesov Zapadnoi Sibiri [The beetles (Coleoptera, Insecta) in the entomocomplex of xylophilic Polyporales fungi in the southern taiga of West Siberia]. *Ekologicheskii monitoring i bioraznoobrazie*, 2013, no. 1 (8), pp. 50—54. (In Russian)
20. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye (Coleoptera, Insecta) v entomokompleksakh ksilotrofnnykh bazidial'nykh gribov poryadka Fomitopsidales (Basidiomycetes) podtaezhnykh lesov Zapadnoi Sibiri [The beetles (Coleoptera, Insecta) in the entomocomplexes of xylophilic Fomitopsidales fungi (Basidiomycetes) in the Southern taiga of West Siberia]. *Vestnik Ishimskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta*, 2013, no. 6 (12), pp. 32—38. (In Russian)
21. Krasutskii B. V. Zhestkokrylye (Coleoptera, Insecta) v entomokompleksakh ksilotrofnnykh bazidial'nykh gribov poryadka Hyphodermatales (Basidiomycetes) podtaezhnykh lesov Zapadnoi Sibiri [The beetles (Coleoptera, Insecta) in the entomocomplexes of xylophilic Hyphodermatales fungi (Basidiomycetes) in the Southern taiga of West Siberia]. *Ekologicheskii monitoring i bioraznoobrazie*, 2014, no. 1 (9), pp. 82—86. (In Russian)
22. Krasutskii B. V. Materialy k faune zhukov Chelyabinskogo gorodskogo bora, svyazannykh s ksilotrofnymi bazidial'nymi gribami [Materials on the fauna of beetles of the Chelyabinsk urban pine forest associated with xylophilic basidiomycetes]. *Fauna Urala i Sibiri* [Fauna of the Urals and Siberia]. Yekaterinburg, IERiZh UrO RAN Publ., 2018, no. 1, pp. 97—103. (In Russian)
23. Nikitskii N. B. *Zhuki-griboedy (Coleoptera, Mycetophagidae) fauny Rossii i sopredel'nykh stran* [Fungus-eating beetles (Coleoptera, Mycetophagidae) of the fauna of Russia and neighboring countries]. Moscow, MGU Publ., 1993. 184 p. (In Russian)
24. Nikitskii N. B., Osipov I. N., Chemeris M. V., Semenov V. B., Gusakov A. A. *Zhestkokrylye-ksilobionty, mitsetobionty i plastinchatousye Prioksko-Terrasnogo biosfernogo zapovednika (s obzorom fauny etikh grupp Moskovskoi oblasti)* [Coleoptera xylobionts, mycetobionts and lamellicorn beetles of the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve (with an overview of the fauna of these groups of the Moscow region)]. Moscow, MGU Publ., 1996. 198 p. (Sb. tr. Zoologicheskogo muzeya MGU. Vol. 36). (In Russian)
25. Nikitskii N. B., Tatarinova A. F. Fauna i ekologiya ksilofil'nykh zhukov-blestyanok (Coleoptera, Nitidulidae) evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii [Fauna and ecology of xylophilic beetles (Coleoptera, Nitidulidae) of the European North-East of Russia]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 2003, vol. 108, is. 5, pp. 28—31. (In Russian)
26. *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR. T. 3: Zhestkokrylye, ili Zhuki. Ch. 1* [Identification guide to insects of the USSR Far East. Vol. 3: Coleoptera, or Beetles. Part 1]. Leningrad, Nauka Publ., 1989. 572 p. (In Russian)
27. *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR. T. 3: Zhestkokrylye, ili Zhuki. Ch. 2* [Identification guide to insects of the USSR Far East. Vol. 3: Coleoptera, or Beetles. Part 2]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1992. 704 p. (In Russian)
28. Sazhnev A. S., Mironova A. A., Anikin V. V. Predvaritel'nye ekologo-faunisticheskie dannye o mitsetofil'nykh zhestkokrylykh (Insecta: Coleoptera) Saratovskoi oblasti [The preliminary ecological-faunistic data about fungivorous beetles (Insecta: Coleoptera) of Saratov province]. *Izvestiya Saratovskogo universiteta*.

Novaya seriya. Ser. Khimiya. Biologiya. Ekologiya — Izvestiya of Saratov University. New Series. Series: Chemistry. Biology. Ecology, 2018, vol. 18, is. 3, pp. 336—340. DOI: 10.18500/1816-9775-2018-18-3-336-340. (In Russian)

29. Khalidov A. B. *Nasekomye — razrushiteli gribov* [Insects — fungi destroyers]. Kazan, Kazan. un-t Publ., 1984. 151 p. (In Russian)

30. Tsinkevich V. A. Materialy k izucheniyu fauny Ciidae Belarusi [Materials for the study of the fauna of Ciidae in Belarus]. *Fauna i sistematika: Trudy Zool. muzeya Belorusskogo un-ta* [Fauna and systematics: Trudy Zool. Museum of the Belarusian University]. Minsk, 1995, is. 1, pp. 150—154. (In Russian)

31. Tsinkevich V. A. Zhestkokrylye (Coleoptera) — obitateli plodovykh tel bazidial'nykh gribov (Basidiomycetes) zapada lesnoi zony Russkoi ravniny (Belarus') [Beetles (Coleoptera) — inhabitants of the fruit bodies of basidiomycetes (Basidiomycetes) in the west of the forest zone of the Russian Plain (Belarus)]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 2004, vol. 109, is. 4, pp. 17—25. (In Russian)

32. Yakovlev E. B. Osobennosti konsortivnykh svyazei nasekomykh s makromitsetami [Features of consortium connections of insects with macromycetes]. *Mikologiya i fitopatologiya — Mycology and Phytopathology*, 1986, vol. 20, is. 3, pp. 185—191. (In Russian)

33. Yakovlev E. B. *Dvukrylye Palearktiki, svyazannye s gribami i miksomitsetami* [Diptera of the Palaearctic, associated with fungi and myxomycetes]. Petrozavodsk, In-t lesa KNTs RAN Publ., 1994. 128 p. (In Russian)

34. Yakovlev E. B., Osipova L. T. Vidovoi sostav i bioekologicheskie osobennosti nasekomykh — obitatelei plodovykh tel s'edobnykh gribov v Yuzhnoi Karelii [Species composition and bioecological features of insects — inhabitants of the fruit bodies of edible fungi in South Karelia]. *Nasekomye i fitopatogennye griby v lesnykh ekosistemakh* [Insects and phytopathogenic fungi in forest ecosystems]. Petrozavodsk, In-t lesa Karel'skogo filiala AN SSSR Publ., 1985, pp. 4—71. (In Russian)

35. Benick L. Pilzkäfer und Käferpilze: Ökologische und Statistische Untersuchungen. *Acta zoologica Fennica*, 1952, Bd. 70, S. 1—250.

36. Dajoz R. Morphologie de la larve de Scaphosoma assimile Er. (Coleoptera, Staphylinidae). *Bull. Mens. Soc. Linneenne Lyon*, 1965, vol. 34, pp. 105—110.

37. Freude H., Harde K. W., Lohse G. A. (Hrsg.) *Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 7. Clavicornia (Ostomidae — Cisdidae)*. Spektrum Akademischer Verlag, 1967. 310 S.

38. Kotiranta H., Mukhin V., Ushakova N. & Dai Y.-C. Polypore (Aphylophorales, Basidiomycetes) studies in Russia. 1. South Ural. *Annales Botanici Fennici*. 2005, vol. 42, pp. 427—451.

39. Nikitsky N. B., Schigel D. S. Beetles in Polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes. *Entomologica Fennica*, 2004, no. 15, pp. 6—22.

40. *Nordic Macromycetes*. Ed. by L. Hansen, H. Knudsen. Vol. 2. Copenhagen, Nordsvamp, 1992. 474 p.

41. *Nordic Macromycetes*. Ed. by L. Hansen, H. Knudsen. Vol. 3. Copenhagen, Nordsvamp, 1997. 444 p.

42. Schigel D. S. Polypore-beetle associated in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 2011, vol. 48, no. 6, pp. 319—348.

43. Silfverberg H. Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. *Sahlbergia*, 2004, vol. 9, pp. 1—111.