

ЭКОЛОГИЯ

Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2025. Т. 25, вып. 1. С. 89–99

Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2025, vol. 25, iss. 1, pp. 89–99

<https://ichbe.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-1-89-99>

EDN: TDGAZZ

Научная статья

УДК 595.76

Мицетофильные жесткокрылые (Coleoptera) Саратовской области: итоги пятилетних исследований

А. С. Сажнев^{1,2}✉, А. А. Ащеулова³

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук, Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок, д. 101

²Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смирнова и национального парка «Смольный», Россия, 430005, г. Саранск, ул. Красная, д. 30

³Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Сажнев Алексей Сергеевич, кандидат биологических наук, ¹старший научный сотрудник лаборатории экологии водных беспозвоночных, ²старший научный сотрудник научного отдела, sazh@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0907-5194>

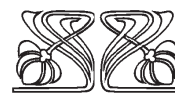
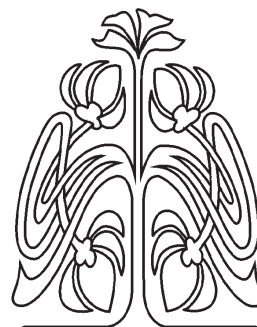
Ащеулова Анастасия Алексеевна, аспирант биологического факультета, maa9898@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9158-773X>

Аннотация. За пять лет исследований (2017–2020 и 2022 гг.) в разных районах Саратовской области было собрано 257 плодовых тел 34 видов Basidiomycetes из порядков Agaricales и Polyporales, Hymenochaetales, Boletaceae, Russulales и Gloeophyllales. Выявлено 108 видов жесткокрылых из 24 семейств, напрямую и/или опосредованно связанных с плодовыми телами грибов. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для семейств Staphylinidae – 37 видов, Tenebrionidae – 11, Ciidae – 10, Erotylidae и Mycetophagidae – по 6 видов. По частоте встреч преобладают *Diaperis boleti* – встречен на 16 (из 34) видах базидиальных грибов, *Dacne bipustulata* (на 13), *Mycetophagus quadripustulatus* (12) *Gyrophana jolyi* (11). Эти же виды мицетобионтов доминируют в сборах по численности *Diaperis boleti* (30.6%), *Dacne bipustulata* (17.7%), *Mycetophagus quadripustulatus* (10.2%) и *Gyrophana jolyi* (7.9%). Для четырех видов грибов (с многолетними и однолетними циклами развития плодовых тел) удалось проследить сукцессию мицетофильных жесткокрылых. Трофические группы жесткокрылых на грибах представлены преимущественно мицетофагами в широком смысле (72.5%), хищниками (14.1%), сапронекрофагами и детритофагами (13.4%).

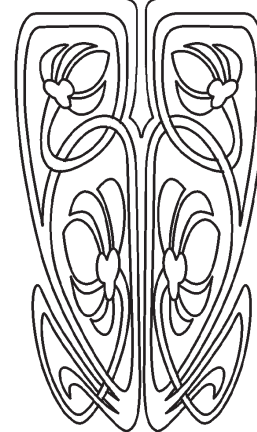
Ключевые слова: фауна, биоразнообразие, грибы, консорция, сукцессия, Basidiomycetes, трофические группы

Благодарности. Авторы искренне признательны коллегам, помогавшим в организации исследований и предоставившим часть материала – В. В. Аникину, М. В. Лаврентьеву (СГУ, Саратов), А. Н. Володченко (СГУ, Балашов), а также О. В. Костецкому (СГУ, Саратов) за проверку и определение базидиомицетов.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 124032500016-4 и частично профинансирована РНФ (проект № 22-14-00026).



НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ





Для цитирования: Сажнев А. С., Ащеулова А. А. Мицетофильные жесткокрылые (Coleoptera) Саратовской области: итоги пятилетних исследований // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2025. Т. 25, вып. 1. С. 89–99. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-1-89-99>, EDN: TDGAZZ

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Mycetophilous beetles (Coleoptera) of the Saratov Oblast: The results of five years of research

A. S. Sazhnev^{1,2}✉, A. A. Ashcheulova³

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, 101 Borok, Yaroslavl Province 152742, Russia

²Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park “Smolny”, 30 Krasnaya St., Saransk 430005, Russia

³Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

Alexey S. Sazhnev, sazh@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0907-5194>

Anastasiya A. Ashcheulova, maa9898@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9158-773X>

Abstract. During five years of research (2017–2020 and 2022), 257 fruiting bodies of 34 species of basidiomycetes from the orders Agaricales and Polyporales, Hymenochaetales, Boletaceae, Russulales and Gloeophyllales were collected in different areas of the Saratov region. 108 species of Coleoptera from 24 families were identified that are directly and/or indirectly associated with the fruiting bodies of fungi. The highest species diversity was noted in the families Staphylinidae – 37 species, Tenebrionidae – 11, Ciidae – 10, Erotylidae and Mycetophagidae – 6 species each. In terms of frequency of occurrence, *Diaperis boleti* predominates, found on 16 (out of 34) basidiomycetes, *Dacne bipustulata* (13), *Mycetophagus quadripustulatus* (12) and *Gyrophana joyi* (11). The same mycetobiont species dominate in the collections in terms of abundance of *Diaperis boleti* (30.6%), *Dacne bipustulata* (17.7%), *Mycetophagus quadripustulatus* (10.2%) and *Gyrophana joyi* (7.9%). For four fungal species (with perennial and annual cycles of fruiting body development), the succession of mycetophilous Coleoptera could be traced. The trophic groups of Coleoptera on fungi are mainly represented by mycetophages in the broad sense (72.5%), predators (14.1%), sapronecrophages and detritivores (13.4%).

Keywords: fauna, biodiversity, fungi, consortium, succession, Basidiomycetes, trophic groups

Acknowledgements. The authors are sincerely grateful to the colleagues who helped in organising the research and provided part of the material – Vasilii V. Anikin, Mikhail V. Lavrentiev (Saratov State University, Saratov), Alexey N. Volodchenko (Saratov State University, Balashov) and Oleg V. Kostetsky (Saratov State University, Saratov) for checking and identifying basidiomycetes.

Funding. The work was carried out as part of a state contract with the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, No. 124032500016-4 and partly funded by the RSF (project No. 22-14-00026).

For citation: Sazhnev A. S., Ashcheulova A. A. Mycetophilous beetles (Coleoptera) of the Saratov Oblast: The results of five years of research. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2025, vol. 25, iss. 1, pp. 89–99 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-1-89-99>, EDN: TDGAZZ

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Жесткокрылые насекомые (Insecta: Coleoptera) наравне с двукрылыми (Diptera) одни из самых многочисленных насекомых, ассоциированных с грибами [1]. Плодовые тела грибов (и их споры), выступая в роли организатора гетеротрофной консорции, предоставляют жесткокрылым насекомым места обитания (топические связи) и богатый углеводами и белками источник пищи (трофические связи) [2]. Вероятно, мицетофагия – один из ранних типов питания жесткокрылых [3], а многие жесткокрылые, как на преимагинальных, так и на взрослых стадиях, имеют морфологические адаптации к обитанию в грибном субстрате и питанию им [4–6]. Способность жуков заселять плодовые тела различных грибов описывает как общие адаптивные воз-

можности отряда, так и отражает процесс дифференциации пищевых ниш [7]. Без грибов и жесткокрылых невозможно представить современные лесные сообщества, а их значение в поддержании общего биоразнообразия неоспоримо.

Наше исследование обобщает полученные за пять лет (2017–2020, 2023) данные об эколого-таксономическом аспекте фауны мицетофильных и ассоциированных с грибами жесткокрылых Саратовской области. Обзор опубликованных по теме исследования работ авторов был представлен ранее [8].

Материал и методы

Сбор энтомологического материала осуществляли в 2017–2020 и 2022 гг. с применением общепринятых методик: ручной сбор с субстра-



та, флотация плодовых тел грибов, применение навесных ловушек [9–10]. Сборы проведены преимущественно вторым автором в разных

районах право- и левобережья Саратовской области (рис. 1), в Балашовском районе материал собран А. Н. Володченко (Балашов).

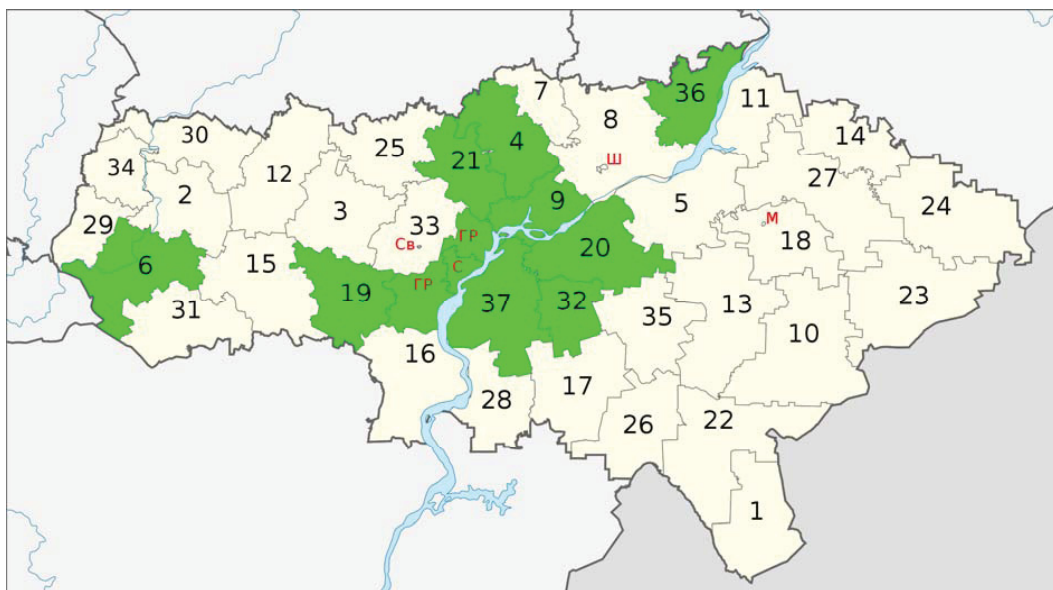


Рис. 1. Административно-территориальное устройство Саратовской области (районы, в которых проводили сбор материала – закрашены): 4 – Базарно-Карабулакский; 6 – Балашовский; 9 – Воскресенский; 19 – Лысогорский; 20 – Марковский; 21 – Новобурасский; 32 – Советский; 36 – Хвалынский; 37 – Энгельсский; С – г. Саратов; ГР – Гагаринский административный район, Св – п. Светлый; Ш – г. Шиханы; М – п. Михайловский (цвет онлайн)

Fig. 1. Administrative-territorial structure of the Saratov Oblast (districts where the material was collected are coloured): 4 – Bazarno-Karabulaksky; 6 – Balashovsky; 9 – Voskresensky; 19 – Lysogorsky; 20 – Marxovsky; 21 – Novoburassky; 32 – Sovetsky; 36 – Khvalynsky; 37 – Engelssky; С – Saratov city; ГР – Gagarinovsky administrative district; Св – Svetly settlement; Ш – Shikhany town; М – Mikhailovsky settlement (color online)

Определение имаго жуков проведено первым автором с применением доступных ключей, включая интернет-проект «Die Käfer Europas» (www.coleonet.de). Номенклатура принята согласно последним изданиям Каталога жесткокрылых Палеарктики [11–15]. Материал хранится в коллекциях Института биологии внутренних вод (ИБВВ РАН) и зоологического музея Саратовского государственного университета (СГУ).

Определение грибов осуществляли по современной литературе [16–17]. Проверка определения базидиомицетов проведена О. В. Костецким (Саратов).

Результаты и их обсуждение

Всего за время исследований было собрано 257 плодовых тел 34 видов Basidiomycetes (рис. 2), преимущественно из порядков Agaricales и Polyporales, а также некоторых представите-

лей Hymenochaetales, Boletaceae, Russulales и Gloeophyllales. Еще три вида *Bjerkandera adusta*, *Tyromyces chioneus* и *Xanthoporia radiata* не включены в анализ, так как на их плодовых телах жесткокрылые не были обнаружены.

Наибольшее число проанализированных проб (плодовых тел) (см. рис. 2) собрано для видов *Cerioporus squamosus* (84 экз.), *Laetiporus sulphureus* (38), *Fomes fomentarius* (34), *Fomitopsis pinicola* (14), *Fistulina hepatica* (13), *Cellulariella warnieri* (11) и *Coprinellus micaceus* (10). Высокие качественные показатели выявлены для таких грибов, как *Pluteus cervinus* – 6.0 видов жесткокрылых в пересчете на одно плодовое тело, *Phaeolus schweinitzii* – 5.0, *Pleurotus ostreatus* – 4.5 и *Coprinellus disseminatus* – 4.0, что в первую очередь связано с небольшим количеством (1–3) проб для этих видов. Среднее количество видов жесткокрылых в пересчете на одну пробу составило 1.8 (см. рис. 2), а для массовых видов базидиомицет колеблется в пределах 0.2–0.9.

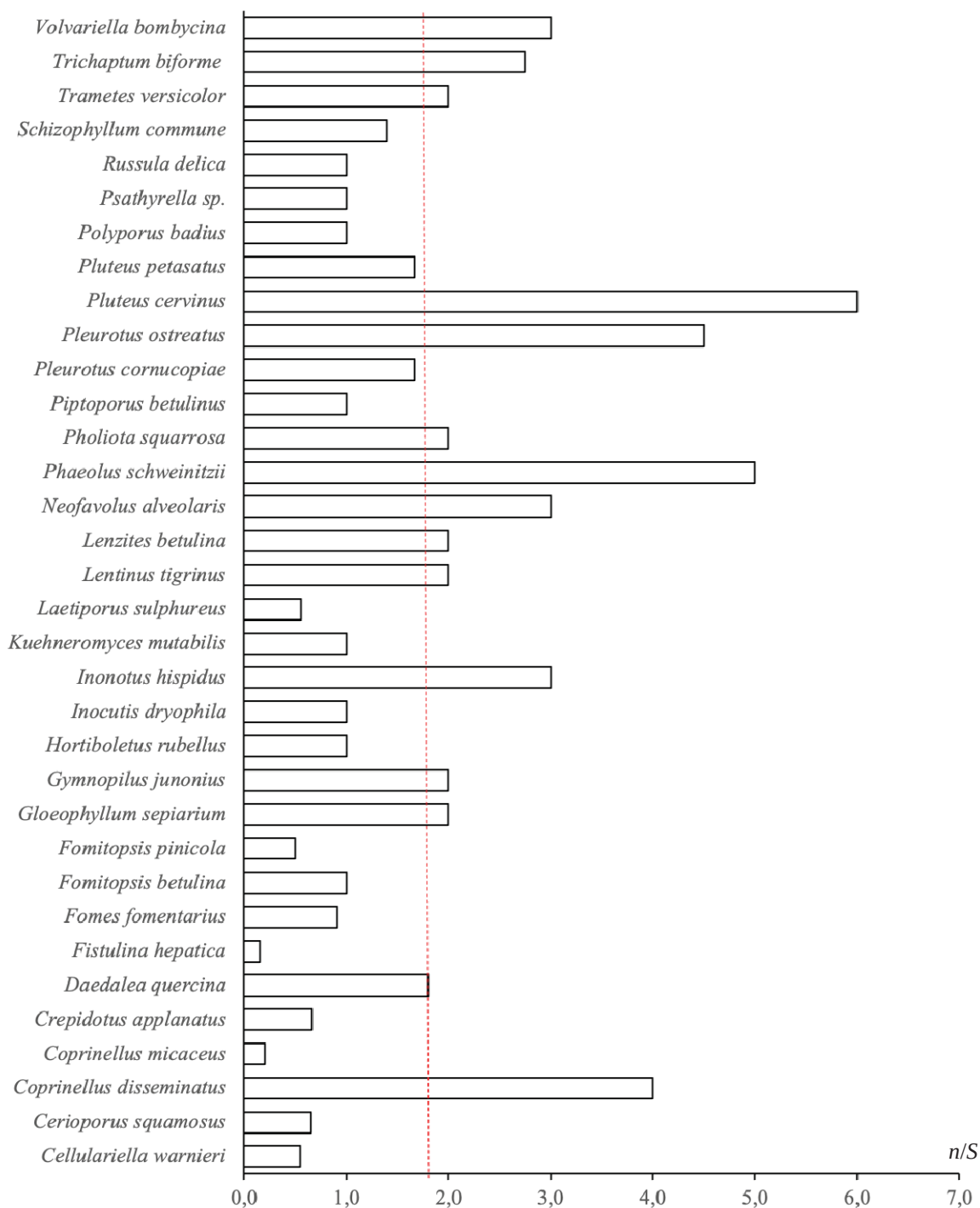


Рис. 2. Виды грибов и количество собранных на них видов жесткокрылых в пересчете на одну пробу (n/S).
Пунктирная линия – среднее значение по всем видам грибов

Fig. 2. Fungal species and number of beetle species collected per sample (n/S). The dotted line is the mean of all fungal species

Всего для 34 видов обследованных Базидиомycetes на территории Саратовской области за пять лет исследований выявлено 108 видов жесткокрылых из 24 семейств напрямую и/или опосредованно связанных с плодовыми телами грибов. Ниже представлен список этих видов,

перечислены их связи с грибами (на плодовых телах каких базидиомицетов были обнаружены жуки) и тип питания (трофические группы) – основные направления пищевой специализации. Для обозначения трофических групп жесткокрылых приняты следующие сокращения:



Д – детритофагия, М – мицетофагия, МФ – миксофагия, ОМФ – облигатная мицетофагия, ОММ – облигатная миксомицетофагия, ОМС – облигатная мицетосапрофагия, СК – сапроксилофагия, СН – сапронекрофагия, ФМ – факультативная мицетофагия, ФХ – факультативное хищничество и Х – хищничество (зоофагия). Виды, впервые приводимые для территории Саратовской области, отмечены знаком «астериск» * и снабжены соответствующими комментариями.

Семейство Carabidae: *Dromius laeviceps* Motschulsky, 1850 – Х (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*); *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) – МФ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*); *Harpalus rufipes* (DeGeer, 1774) – МФ (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*); *Limodromus assimilis* (Paykull, 1790) – Х (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*); *Tachyta nana* (Gyllenhal, 1810) – ФХ, ФМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*).

Семейство Histeridae: *Eurosomides minor* (P. Rossi, 1792) – Х, ФМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*); *Gnathoncus nannetensis* (Marseul, 1862) – Х (связь с грибами: *Fistulina hepatica*).

Семейство Leiodidae: *Agathidium seminulum* (Linnaeus, 1758) – ОММ, ФМ (связь с грибами: *Pluteus petasatus*); *Anisotoma glabra* (Kugelann, 1794) – ОММ, ФМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*); *Anisotoma humeralis* (Fabricius, 1792) – ОММ, ФМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Daedalea quercina*, *Fomitopsis pinicola*).

Семейство Silphidae: *Nicrophorus vespilloides* Herbst, 1783 – СН (связь с грибами: *Russula delica*).

Семейство Staphylinidae: *Acrotona fungi* (Gravenhorst, 1806) – М, Д (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*); *Anotylus nitidulus* (Gravenhorst, 1802) – МФ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Pleurotus ostreatus*); *Atheta basicornis* (Mulsant & Rey, 1852) – ОМ (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*); *Atheta crassicornis* (Fabricius, 1792) – М, Д (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Pleurotus ostreatus*); *Atheta oblita* (Erichson, 1839) – М, Д (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*); *Atheta sodalis* (Erichson, 1837) – М, Д (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*); *Bisnius sordidus* (Gravenhorst, 1802) – Х (связь с грибами: *Cellulariella warnieri*, *Cerionopus squamosus*); *Gyrophana affinis* Mannerheim, 1830 – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Coprinellus disseminatus*, *Daedalea quercina*, *Neofavolus alveolaris*, *Trichaptum biforme*); *Gyrophana bihamata* C. G. Thomson, 1867 – ОМ (связь с грибами:

Cerionopus squamosus, *Pluteus cervinus*); **Gyrophana boleti* (Linnaeus, 1758) – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*; материал: Советский р-н, с. Степное, 51.3778N 46.8441E, на *Cerionopus squamosus*, 10.06.2023 (17 экз.) А. Ащеулова leg. Вид впервые приводится для Саратовской области); *Gyrophana joyi* Wendeler, 1924 – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Crepidotus applanatus*, *Daedalea quercina*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis betulina*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Neofavolus alveolaris*, *Pluteus cervinus*, *Pluteus petasatus*, *Schizophyllum commune*, *Trichaptum biforme*); *Gyrophana joyioides* Wüsthoff, 1937 – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Neofavolus alveolaris*, *Pluteus cervinus*, *Pluteus petasatus*); *Gyrophana lucidula* Erichson, 1837 – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Lentinus tigrinus*); *Gyrophana manca* Erichson, 1839 – ОМ (связь с грибами: *Daedalea quercina*, *Laetiporus sulphureus*); *Gyrophana strictula* Erichson, 1839 – ОМ (связь с грибами: *Daedalea quercina*); *Gyrophypnus fracticornis* (O. F. Müller, 1776) – Х, ФМ (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*); *Lathrobium impressum* Heer, 1841 – Х, ФМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*); *Lordithon exoletus* (Erichson, 1839) – М, ФХ (связь с грибами: *Pleurotus ostreatus*); *Lordithon lunulatus* (Linnaeus, 1760) – М, ФХ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Laetiporus sulphureus*, *Piptoporus betulinus*); *Lordithon thoracicus* (Fabricius, 1777) – М, ФХ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Coprinellus disseminatus*, *Pluteus petasatus*); *Omalium rivulare* (Paykull, 1789) – Х (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Pleurotus ostreatus*, *Pluteus cervinus*); *Omalium rugatum* Mulsant & Rey, 1880 – Х (связь с грибами: *Pleurotus ostreatus*); *Oxyropus rufus* (Linnaeus, 1758) – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Coprinellus disseminatus*); *Philonthus decorus* (Gravenhorst, 1802) – Х (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*); *Scaphidium quadrimaculatum* Olivier, 1790 – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*); *Scaphisoma agaricinum* (Linnaeus, 1758) – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Crepidotus applanatus*, *Daedalea quercina*, *Laetiporus sulphureus*); *Scaphisoma assimile* Erichson, 1845 – ОМ (связь с грибами: *Inonotus hispidus*); *Scaphisoma balcanicum* Tamanini, 1954 – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Scaphisoma boleti* (Panzer, 1793) – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*, *Neofavolus alveolaris*, *Schizophyllum commune*); *Scaphisoma boreale* Lundblad, 1952 – ОМ (связь с грибами: *Cerionopus squamosus*, *Fomes fomen-*



tarius); *Scaphisoma inopinatum* Löbl, 1967 – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Scaphisoma obenbergeri* Löbl, 1963 – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Scaphisoma subalpinum* Reiter, 1881 – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*); *Sepedophilus bipustulatus* (Gravenhorst, 1802) – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Sepedophilus marshami* (Stephens, 1832) – ОМ (связь с грибами: *Fistulina hepatica*); *Sepedophilus pedicularius* (Gravenhorst, 1802) – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Tachyporus solutus* Erichson, 1839 – Д, ФМ, ФХ (связь с грибами: *Coprinellus micaceus*).

Семейство Elateridae: *Ampedus pomorum* (Herbst, 1784) – Х, СК, ФМ (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*).

Семейство Dermestidae: *Attagenius smirnovi* Zhantiev, 1973 – СН (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Hortiboletus rubellus*).

Семейство Anobiidae: *Dorcatoma dresdensis* Herbst, 1792 – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*).

Семейство Nitidulidae: *Cyllodes ater* (Herbst, 1792) – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*); *Glischrochilus quadripunctatus* (Linnaeus, 1758) – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Laetiporus sulphureus*); *Glischrochilus hortensis* (Geoffroy, 1785) – ОМ (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*); *Pocadius ferrugineus* (Fabricius, 1775) – ОМ (связь с грибами: *Pluteus cervinus*).

Семейство Monotomidae: *Rhizophagus bipustulatus* (Fabricius, 1792) – Х, ФМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Trichaptum biforme*); *Rhizophagus dispar* (Paykull, 1800) – Х, ФМ (связь с грибами: *Trichaptum biforme*).

Семейство Cryptophagidae: *Cryptophagus pilosus* Gyllenhal, 1827 – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*).

Семейство Erotylidae: *Dacne bipustulata* (Thunberg, 1781) – ОМ (связь с грибами: *Cellulariella warnieri*, *Cerioporus squamosus*, *Daedalea quercina*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Gymnopilus junonius*, *Inocutis dryophila*, *Lenzites betulina*, *Piptoporus betulinus*, *Pluteus cervinus*, *Pluteus petasatus*, *Trichaptum biforme*, *Volvariella bombycina*); *Dacne pontica* (Bedel, 1868) – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Fomes fomentarius*, *Inocutis dryophila*, *Laetiporus sulphureus*, *Lenzites betulina*); *Triplax aenea* (Schaller, 1783) – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Fomitopsis pinicola*, *Pleurotus cornucopiae*, *Pleurotus ostreatus*); *Triplax*

collaris (Linnaeus, 1758) – ОМ (связь с грибами: *Fomitopsis betulina*, *Pleurotus cornucopiae*, *Pleurotus ostreatus*); *Triplax lepida* (Falderman, 1835) – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Lenzites tigrinus*, *Neofavolus alveolaris*); *Triplax russica* (Linnaeus, 1758) – ОМ (связь с грибами: *Neofavolus alveolaris*).

Семейство Laemophloeidae: *Cryptolestes pusillus* (Schönherr, 1817) – ОМ (связь с грибами: *Laetiporus sulphureus*); *Placonotus testaceus* (Fabricius, 1787) – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*).

Семейство Corylophidae: *Arthrolips nana* (Mulsant & Rey, 1861) – Д, ФМ (связь с грибами: *Lenzites betulina*); *Arthrolips obscura* (Sahlberg, 1833) – Д, ФМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*; тип питания: факультативная мицетофагия); *Orthoperus atomus* (Gyllenhal, 1808) – Д, ФМ (связь с грибами: *Schizophyllum commune*); *Orthoperus brunnipes* (Gyllenhal, 1808) – Д, ФМ (связь с грибами: *Schizophyllum commune*).

Семейство Coccinellidae: *Psyllobora vigintiduopunctata* (Linnaeus, 1758) – М, ФХ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*).

Семейство Alexiidae: *Sphaerosoma globosum* (Sturm, 1807) – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*).

Семейство Latridiidae: **Dienerella filiformis* (Gyllenhal, 1827) – Д, ФМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*; материал: Советский р-н, с. Степное, 51.3778N 46.8441E, на *Cerioporus squamosus*, 10.06.2023 (1 экз.) А. Ащеулова leg. Вид впервые приводится для Саратовской области); *Enicmus fungicola* C.G. Thomson, 1868 – ОММ, ФМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*); *Enicmus testaceus* (Stephens, 1830) – ОММ, ФМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Latridius brevicollis* (C. G. Thomson, 1868) – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Corticaria lapponica* (Zetterstedt, 1838) – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*).

Семейство Bothrideridae: *Bothrideres contractus* (Geoffroy, 1785) – Д, ФМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*).

Семейство Cerylonidae: *Cerylon deplanatum* Gyllenhal, 1827 – ОММ, ФМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Pleurotus ostreatus*, *Trichaptum biforme*).

Семейство Mycetophagidae: *Litargus connexus* (Fourcroy, 1785) – ОМ (связь с грибами: *Pholiota squarrosa*); *Mycetophagus multipunctatus* Fabricius, 1792 – ОМ (связь с грибами: *Cerioporus squamosus*, *Trichaptum biforme*); *Mycetophagus*



quadripustulatus (Linnaeus, 1760) – ОМ (связь с грибами: *Cellulariella warnieri*, *Cerionporus squamosus*, *Coprinellus micaceus*, *Daedalea quercina*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis betulina*, *Fomitopsis pinicola*, *Laetiporus sulphureus*, *Phaeolus schweinitzii*, *Pleurotus cornucopiae*, *Trichaptum biforme*, *Volvariella bombycina*); *Mycetophagus decempunctatus* Fabricius, 1801 – ОМ (связь с грибами: *Inonotus hispidus*, *Laetiporus sulphureus*); *Mycetophagus piceus* (Fabricius, 1777) – ОМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*, *Daedalea quercina*, *Gymnopilus junonius*, *Inocutis dryophila*); *Typhaea stercorea* (Linnaeus, 1758) – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*).

Семейство Ciidae: *Cis comptus* Gyllenhal, 1827 – ОМ (связь с грибами: *Phaeolus schweinitzii*, *Pluteus cervinus*); *Cis festivus* (Panzer, 1793) – ОМ (связь с грибами: *Gloeophyllum sepiarium*); *Cis jacquemartii* Mellié, 1848 – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*, *Trichaptum biforme*); *Cis rugulosus* Mellie, 1848 – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*, *Trametes versicolor*); *Ennearthron cornutum* (Gyllenhal, 1827) – ОМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*, *Fomes fomentarius*, *Schizophyllum commune*, *Trichaptum biforme*); *Octotemnus glabriculus* (Gyllenhal, 1827) – ОМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*, *Fomes fomentarius*, *Trametes versicolor*); *Orthocis lucasi* (Abeille de Perrin, 1874) – ОМ (связь с грибами: *Schizophyllum commune*); *Ropalodontus perforatus* (Gyllenhal, 1813) – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Ropalodontus strandi* Lohse, 1969 – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Sulcacis nitidus* (Fabricius, 1792) – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*).

Семейство Zopheridae: *Bitoma crenata* (Fabricius, 1775) – М, ФХ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Phaeolus schweinitzii*).

Семейство Tenebrionidae: *Alphitophagus bifasciatus* (Say, 1824) – ОМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*); *Bolitophagus reticulatus* (Linnaeus, 1767) – ОМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*); *Corticis bicolor* (Olivier, 1790) – Х, ФМС (связь с грибами: *Fomes fomentarius*, *Laetiporus sulphureus*, *Pholiota squarrosa*); *Diaperis boleti* (Linnaeus, 1758) – ОМ (связь с грибами: *Cellulariella warnieri*, *Cerionporus squamosus*, *Coprinellus disseminatus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis betulina*, *Fomitopsis pinicola*, *Inocutis dryophila*, *Inonotus hispidus*, *Laetiporus sulphureus*, *Phaeolus schweinitzii*, *Pholiota squarrosa*, *Pleurotus ostreatus*, *Pluteus petasatus*, *Polyporus*

badius, *Trichaptum biforme*, *Volvariella bombycina*); *Eledona agricola* (Herbst, 1783) – ОМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*, *Fomes fomentarius*, *Laetiporus sulphureus*, *Pholiota squarrosa*, *Pluteus cervinus*); *Mycetochara flavipes* (Fabricius, 1792) – Д, СК, ФМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*); *Neomidia haemorrhoidalis* (Fabricius, 1787) – ОМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*, *Fomes fomentarius*, *Inonotus hispidus*); *Pentaphyllum chrysomeloides* (Rossi, 1792) – ОМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*, *Fomitopsis pinicola*, *Laetiporus sulphureus*); *Pentaphyllum testaceus* (Hellwig, 1792) – ОМ (связь с грибами: *Cellulariella warnieri*); *Prionychus ater* (Fabricius, 1775) – СК, ФМ (связь с грибами: *Cerionporus squamosus*); *Prionychus melanarius* (Germar, 1813) – СК, ФМ (связь с грибами: *Fomes fomentarius*).

Семейство Curculionidae: *Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758) – СК, ФМ (связь с грибами: *Schizophyllum commune*).

Наибольшее видовое разнообразие в сборах с плодовых тел базидиомицетов выявлено для семейств Staphylinidae – 37 видов, Tenebrionidae – 11, Ciidae – 10, Erotylidae и Mycetophagidae – по 6 видов. Более всего видов жесткокрылых отмечено для плодовых тел *Cerionporus squamosus* – 55 видов, *Fomes fomentarius* – 31, *Laetiporus sulphureus* – 21 и *Trichaptum biforme* – 11, что согласуется с количеством проб (обследованных плодовых тел) для этих грибов (рис. 3). Среднее число видов мицетофильных жесткокрылых для разных видов базидиомицетов составило 6.65.

По частоте встреч преобладают несколько видов. Так, *Diaperis boleti* встречен на 16 (из 34) видах базидиальных грибов, вид *Dacne bipustulata* – на 13, *Mycetophagus quadripustulatus* обнаружен на 12 видах субстрата, а *Gyrophaena joiyi* – на 11 видах.

Эти же виды мицетобионтов доминировали (шкала Ренконена, > 5%) в сборах (2018 г.) по численности на всех (обобщенно) типах субстрата *Diaperis boleti* (30.6%), *Dacne bipustulata* (17.7%), *Mycetophagus quadripustulatus* (10.2%) и *Gyrophaena joiyi* (7.9%) [8].

Топические и трофические связи внутри микоконсорции во многом определяются видом гриба, строением его плодового тела и степенью онтогенеза ядра консорции. Например, в наших исследованиях на *Pluteus petasatus* по численности вид *Gyrophaena joiyi* составлял до 100% сборов, выступая в роли сверхдоминанта, на грибах *Laetiporus sulphureus* (2019 г.) отмечено полное доминирование имаго *Eledona agricola* – 97.2%, а

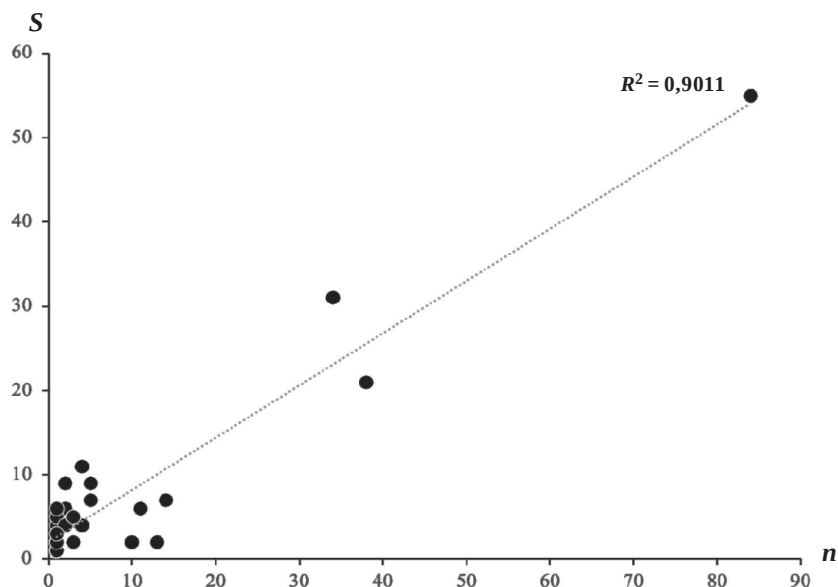


Рис. 3. Соотношение количества плодовых тел грибов (n) и видов жесткокрылых, собранных с них (S). Пунктирная линия – линия тренда (линейная зависимость)
 Fig. 3. The ratio between the number of fruiting bodies of fungi (n) and the number of beetle species collected on them (S). The dotted line is the trend line (linear dependence)

для сообществ жесткокрылых, связанных с плодовыми телами *Cerioporus squamosus* и *Laetiporus sulphureus*, выявлена полидоминантность [8].

В целом большинство Staphylinidae и факультативных мицетофагов более характерно для плодовых тел Agaricales с пластинчатым гименофором, на Polyporales в большем количестве встречены специализированные (облигатные) обитатели их плодовых тел и микосапрофаги. На молодых и неповрежденных

плодовых телах разных видов базидиомицетов жесткокрылые полностью отсутствовали.

На различных стадиях существования плодовых тел базидиомицетов происходит смена группировок их обитателей (сукцессия). Чтобы проследить сукцессионные ряды на примере мицетофильных жесткокрылых, в качестве модельных нами было выбрано четыре вида грибов: два с многолетним циклом развития плодовых тел и два – с однолетним (таблица).

Сукцессии мицетофильных сообществ жесткокрылых на грибах с однолетними и многолетними плодовыми телами
Succession of mycetophilic beetle communities on fungi with annual and perennial fruiting bodies

Вид гриба / Fungi species	Стадии онтогенеза / Stages of ontogeny		
	I	II	III–IV
Однолетние плодовые тела / Annual fruiting bodies			
<i>Cerioporus squamosus</i>	<i>Anisotoma</i> , <i>Acrotona</i> , <i>Atheta</i> , <i>Gyrophæna</i> , <i>Lordithon</i> , <i>Scaphidium</i> , <i>Scaphisoma</i>	<i>Oxyporus</i> , <i>Lordithon</i> , <i>Scaphisoma</i> , <i>Glischrochilus</i> , <i>Dacne</i> , <i>Triplax</i> , <i>Latridiidae</i> , <i>Mycetophagus</i> , <i>Ciidae</i> , <i>Diaperis</i>	<i>Ciidae</i> , <i>Tenebrionidae</i> (<i>Alphitophagus</i> , <i>Diaperis</i> , <i>Neomidia</i> , <i>Alleculinae</i>)
<i>Laetiporus sulphureus</i>	<i>Atheta</i> , <i>Gyrophæna</i> , <i>Scaphisoma</i>	<i>Atheta</i> , <i>Gyrophæna</i> , <i>Cyllodes</i> , <i>Glischrochilus</i> , <i>Dacne</i> , <i>Myce-</i> <i>tophagus</i>	<i>Tenebrionidae</i> (<i>Diaperis</i> , <i>Corticeus</i> , <i>Eledona</i>)
Многолетние плодовые тела / Perennial fruiting bodies			
<i>Fomes fomentarius</i>	<i>Gyrophæna</i> , <i>Scaphisoma</i> , <i>Sepedophilus</i>	<i>Dorcatoma</i> , <i>Dacne</i> , <i>Mycetophagus</i> , <i>Ciidae</i> , <i>Bitoma</i>	<i>Ciidae</i> , <i>Tenebrionidae</i> (<i>Bolitophagus</i> , <i>Corticeus</i> , <i>Diaperis</i> , <i>Eledona</i> , <i>Neomidia</i>)
<i>Fomitopsis pinicola</i>	<i>Anisotoma</i>	<i>Dacne</i> , <i>Mycetophagus</i> ,	<i>Tenebrionidae</i> (<i>Diaperis</i> , <i>Pentaphyllus</i>)



Живые, растущие плодовые тела крайне редко заселяются жесткокрылыми [7], и в наших исследованиях на таких грибах жуки не отмечены. Обычно заселение происходит в период спороношения (I стадия), II стадия связана с заселением плодовых тел комплексом основных деструкторов. На III и IV стадиях происходит разрушение грибов, на последней из них, когда плодовые тела базидиомицетов утрачивают структурные свойства, жесткокрылые обычно уже не играют активной роли в их утилизации.

Как видно из таблицы, на I стадии плодовые тела грибов заселены преимущественно мелкими Staphylinidae (включая Scaphidiinae), которые питаются трубочками гимения и спорами, а также облигатными миксомицетофагами из семейства Leiodidae. На II стадии основную роль, как на одно- так и многолетних плодовых телах базидиомицетов, начинают

играть мицетофаги-деструкторы – представители семейств Erotylidae, Mycetophagidae, Ciidae, Anobiidae и др. На однолетних плодовых телах на этой стадии встречаются Nitidulidae, Latridiidae, некоторые Staphylinidae, продолжающие питаться гимением – эта фаза для однолетних плодовых тел является переходной, что, вероятно, отражает более высокую скорость онтогенеза и смены стадий развития базидиомицетов. При переходе на III стадию развития главенствующую роль в утилизации плодовых тел грибов играют мицетосапрофаги семейств Ciidae и Tenebrionidae, некоторые из них встречаются и на IV стадии.

В целом на плодовых телах всех исследованных видов базидиомицетов трофические группы жесткокрылых представлены весьма разнообразно (рис. 4), с преобладанием мицетофагов в широком смысле.

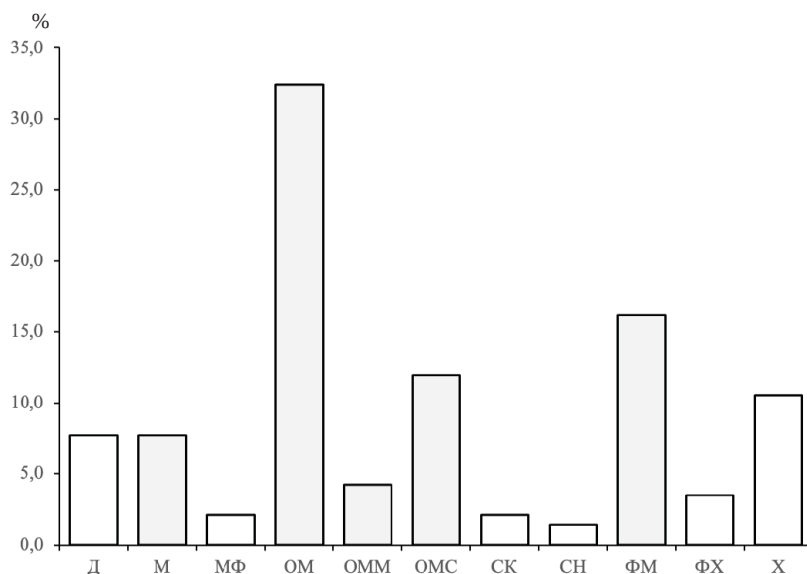


Рис. 4. Доли трофических групп жесткокрылых на плодовых телах базидиомицетов Саратовской области (серым окрашены мицетофаги в широком смысле [sensu lato]). Расшифровка сокращений трофических групп представлена ранее в тексте

Fig. 4. Proportions of trophic groups of Coleoptera on fruiting bodies of basidiomycetes of the Saratov region (mycetophages in the broad sense [sensu lato] are coloured grey). A transcription of trophic group abbreviations is provided earlier in the text

Большинство (72.5%) отмеченных видов жесткокрылых связано в питании непосредственно с грибами, сюда включены облигатные (32.4%) и факультативные (16.2%) мицетофаги, облигатные миксомицетофаги (4.2%) и мицетосапрофаги (12.0%). Высокий процент специализированных обитателей грибов отражает эволюционную обособленность мицетофиль-

ных сообществ и прочную связь внутри системы «грибы–насекомые» [7]. Хищники (14.1%) представлены как случайными, не связанными с плодовыми телами грибов напрямую, так и весьма специализированными видами (Staphylinidae, *Corticeus bicolor*), которые включены в состав микоконсорций; для некоторых из них отмечены случаи сапроксилофагии и факультативной



тативной мицетофагии. Остальные виды образуют группу сапрофагов (сапронекрофаги, детритофаги), имеющую факультативную связь с грибами, в основном на III стадии отмирания плодовых тел.

Существенных различий в локальных фаунах мицетофильных жесткокрылых саратовского Правобережья и Заволжья при бинарном сравнении по коэффициенту сходства (Жаккара) не обнаружено – $K_j = 0.785$ (общность 78%). Это объяснимо как высокой вагильностью имаго жесткокрылых, для которых Волга исторически и в рецентном состоянии не является географическим барьером, так и пространственной близостью к пойме основных точек отбора проб в левобережных районах Саратовской области, по сути находящихся в едином интразональном ландшафте лесных сообществ, включающем и селитебные биотопы. Возможно, что конкретные исследования в степной и полупустынной зонах Заволжья позволят обнаружить более существенные различия видовых комплексов, ассоциированных с грибами жесткокрылых, но и они, скорее всего, будут отражать зональные особенности, связанные в первую очередь с видовым составом базидиомицетов как организаторов микоконсорции, а не зоогеографические тренды в фауне мицетобионтов.

Заключение

Грибные сообщества и связанные с ними жесткокрылые – неотъемлемая часть большинства природных экосистем. Разнообразие плодовых тел, их строение и сукцессионные изменения в процессе роста предоставляют огромные возможности для обитания на них большому количеству жесткокрылых из разных систематических групп, как напрямую связанных с базидиомицетами трофически (мицетофаги), так и опосредованно находящихся на грибах укрытие и пищу (хищники, детрито- и сапрофаги). Разные виды грибов заселяются неоднородно, что зависит от строения гименофора, от стадии онтогенеза плодового тела, биотопа произрастания и др. Для Саратовской области в результате планомерных исследований за пять лет удалось обнаружить более 100 видов жуков из 24 семейств, ассоциированных с грибными сообществами. Эта цифра несомненно не окончательна, но вполне весома, например, для Урала связь с дереворазрушающими базидиальными грибами отмечена для 208 видов жесткокрылых из

34 семейств [7], что, учитывая различие в природных зонах и длительности исследований, может говорить о достаточной (но не полной) степени изученности мицетофильных жесткокрылых Саратовского региона.

Список литературы

1. Hammond P. M., Lawrence J. F. Mycophagy in Insects: A summary // Insect–fungus interactions. London : Academic Press, 1989. P. 275–324.
2. Lundgren J. G. Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae // Biological Control. 2009. Vol. 51. P. 294–305.
3. Leschen R. A. B. Beetles feeding on bugs (Coleoptera, Hemiptera): Repeated shifts from mycophagous ancestors // Invertebrate Taxonomy. 2000. Vol. 14. P. 917–929.
4. Hanley R. S. Mandibular allometry and male dimorphism in a group of obligately mycophagous beetles (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae: Oxyporinae) // Biological Journal of the Linnean Society. 2001. Vol. 72. P. 451–459.
5. Leschen R. A. B., Beutel R. G. Pseudotracheal tubes, larval head, and mycophagy in *Sepedophilus* (Coleoptera: Staphylinidae: Tachyporinae) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2001. Vol. 39. P. 25–35.
6. Betz O. The eating instruments of spore-feeders // German Research. 2004. Vol. 26. P. 27–29.
7. Красуцкий Б. В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. 2. Система «Грибы – насекомые». Челябинск : Урал. отд-ние Рус. энтомол. о-ва, 2005. 213 с.
8. Сажнев А. С., Миронова А. А. Мицетофильные жесткокрылые (Coleoptera) микоконсорций базидиальных грибов (Fungi: Basidiomycota) Саратовской области. Итоги изучения (2017–2020) // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. 2021. Вып. 26. С. 193–204.
9. Schigel D. S. Collecting and rearing fungivorous Coleoptera // Revue d'Écologie (Terre, Vie) Supplement. 2008. Vol. 10. P. 15–20.
10. Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Прокин А. А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М. : КМК, 2012. 339 с.
11. Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R. Cooperative catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea // Monografías Electrónicas S.E.A. 2022. Vol. 8. P. 1–556.
12. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2/1. Hydrophiloidea – Staphylinoidea / eds. I. Löbl, D. Löbl. Revised and updated version. Leiden ; Boston : Brill Publ., 2015. 1702 p.
13. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1. Archostemata-Myxophaga-Adephaga / eds. I. Löbl, D. Löbl. Revised and updated edition. Leiden ; Boston : Brill Publ., 2017. 1443 p.
14. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4. Elateroidea, Derodontoidea, Bostrichoidea, Lymexyloidea, Cleroidea



- and Cucujoidea / eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup : Apollo Books Publ., 2007. 935 p.
15. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionoidea / eds. I. Löbl, A. Smetana. Revised and updated 2nd edition. Stenstrup : Apollo Books Publ., 2020. 935 p.
 16. Лессо Т. Грибы, определитель. М. : Астрель, АСТ, 2003. 304 с.
 17. Косолапов Д. А. Афиллофоридные грибы среднетаежных лесов Европейского Северо-Востока России. Екатеринбург : УрО РАН, 2008. 230 с.
 8. Sazhnev A. S., Mironova A. A. Fungivorous beetles (Coleoptera) in mycoconsortiums of basidiomycetes (Fungi: Basidiomycota) in Saratov oblast the results of the study (2017–2020). *Proceedings of the Mordovian State Natural Reserve named after P. G. Smidovich*, 2021, vol. 26, pp. 193–204 (in Russian).
 9. Schigel D. S. Collecting and rearing fungivorous Coleoptera. *Revue d'Écologie (Terre, Vie) Supplement*, 2008, vol. 10, pp. 15–20.
 10. Golub V. B., Tsurikov M. N., Prokin A. A. *Collections of insects: Collecting, processing and storage*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2012. 339 p. (in Russian).
 11. Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R. Cooperative catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionidae. *Monografías Electrónicas S.E.A*, 2022, vol. 8, pp. 1–556.
 12. Löbl I., Löbl D., eds. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2/1. Hydrophiloidea – Staphylinoidea. Revised and updated version*. Leiden, Boston, Brill Publ., 2015. 1702 p.
 13. Löbl I., Löbl D., eds. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1. Archostemata-Myxophaga-Adephaga. Revised and updated edition*. Leiden, Boston, Brill Publ., 2017. 1443 p.
 14. Löbl I., Smetana A., eds. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4. Elateroidea, Derodontoidea, Bostrichoidea, Lymexyloidea, Cleroidea and Cucujoidea*. Stenstrup, Apollo Books Publ., 2007. 935 p.
 15. Löbl I., Smetana A., eds. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionoidea. Revised and updated 2nd edition*. Stenstrup, Apollo Books Publ., 2020. 935 p.
 16. Laessoe T. *Griby. Opreidelitel' [Mushrooms]*. Moscow, AST, Astrel', 2003. 304 p. (in Russian).
 17. Kosolapov D. A. *Afilloforoidnye griby srednetayezhnykh lesov Evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii [Aphyllophoroid fungi of the taiga forests of the European Northeast of Russia]*. Ekaterinburg, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 2008. 232 p. (in Russian).

References

Поступила в редакцию 17.05.2024; одобрена после рецензирования 20.09.2024;
принята к публикации 28.09.2024; опубликована 31.03.2025
The article was submitted 17.05.2024; approved after reviewing 20.09.2024;
accepted for publication 28.09.2024; published 31.03.2025