

УДК 595.763.76

## КОМПЛЕКСЫ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ – ОБИТАТЕЛЕЙ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ И КРЫМА

Д. С. Щигель



Жесткокрылые-мицетобионты являются неотъемлемой частью любых лесных биоценозов; их сообщества представляют собой один из наиболее многочисленных и разнообразных компонентов лесной энтомофауны. Значительную часть обитателей грибов составляют мицетофаги; их основная роль в экосистеме — утилизация плодовых тел и расселение различных, в основном ксилотрофных, грибов. Таким образом, эти жуки играют важную роль в цепи редуцентов лесных экосистем, осуществляя по сути механическое разрушение грибов.

Большое разнообразие мицетофагов и их представленность в различных филогенетических ветвях отряда жесткокрылых указывают на выдающееся значение грибов в эволюции этих насекомых. Грибы — уникальный пищевой субстрат, по биохимическому составу близкий скорее к продуктам животного, чем растительного происхождения, в то же время обмен веществ в грибах очень специфичен и не соответствует ни животному, ни растительному типу. Многие соединения, в том числе биологически активные вещества, синтезируются только грибами. Химический состав грибов видоспецифичен, что оказывает влияние на состав комплексов мицетобионтов (Кривошеина и др., 1986).

Основная часть полевых исследований проводилась в Крымском природном и Ялтинском горно-лесном природном заповедниках, в заповедниках Мыс Мартын, Лес-на-Ворскле и некоторых других охраняемых территориях Восточно-Европейской равнины и Крыма. Цель настоящего исследования — изучение особенностей экологии и географического распространения жесткокрылых-мицетобионтов, развивающихся в трутовых грибах на территории Восточно-Европейской равнины и Крыма. Изучены факторы и условия, влияющие на комплексы жесткокрылых-мицетобионтов в различных группах трутовых грибов, зависимость комплекса видов жесткокрылых-мицетобионтов от характера пищевого субстрата, описаны закономерности распределения жесткокрылых внутри плодовых тел трутовых грибов.

Сравнительный анализ эколого-географических особенностей жесткокрылых—обитателей плодовых тел трутовых грибов, проведенный в разных типах леса Восточно-Европейской равнины и Крыма, включал в себя сопоставление пищевых субстратов широкоареальных видов жесткокрылых-мицетобионтов в разных природных зонах и выявление закономерностей смены комплексов жесткокрылых — обитателей плодовых тел трутовых грибов по градиенту широтной зональности.

Термин “мицетофилы” понимается авторами, исследовавшими жесткокрылых-мицетобионтов, либо как термин более широкий, чем “мицетобионты”, либо тождественный ему. В данной работе используется термин “мицетобионты”. Понятие “мицетобионты”, — синонимично “обитателям”, указывает на постоянство прямой или косвенной пищевой связи жесткокрылого с грибом, но ничего не говорит о непосредственном ис-

точнике пищи насекомого. С учетом этого понятие “мицетобионт” опирается на точно установленный факт обнаружения в грибе личинки или имаго насекомого и не содержит информации, основанной на предположениях, и поэтому может быть использовано в исследованиях экологии жесткокрылых, трофический статус которых пока не подтвержден или неизвестен.

Видовой состав жесткокрылых, проходящих развитие в грибах и питающихся на базидиомах лишь в стадии имаго, резко различается. В работе в первую очередь рассматриваются особенности трофических связей личинок жесткокрылых, включая данные о неизвестных ранее пищевых субстратах личинок жуков-мицетобионтов. Сведения о имагинальном питании жуков приводятся в качестве дополнительной информации.

Рассматриваются комплексы жесткокрылых, связанных с 49 видами трутовых грибов. Термин “трутовые грибы” в связи с последними изменениями в системе стал собирательным. Здесь упоминаются грибы из семейств *Fistulinaceae*, *Poriaceae*, *Ganodermataceae*, *Albatrellaceae*, *Hymenochaetaceae*, *Polyporaceae* согласно последним выпускам “Определителя грибов России” (Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998), и в дальнейшем термины “трутовые грибы” и “трутовики” означают представителей указанных семейств. Четких макроскопических признаков для различия этих семейств нет (Бондарцева, 1998), однако их представители заселяют близкие субстраты. Вслед за “Определителем грибов России” (Бондарцева, 1998) термин “ткань” используется без кавычек.

Исследования были проведены с 1995 по 2000 г. в следующих регионах европейской части России и Крыма: северная тайга (Мурманская обл. и северная Карелия), южная тайга и смешанные леса Московской и Тверской областей, широколиственные леса (Белгородская обл.), горные леса и леса средиземноморского типа (горы и Южный берег Крыма). Таким образом, были изучены лесные формации разных широтных основных типов (все типичные биотопы), представленных на Европейской территории России, а также леса всех высотных поясов южного макросклона Крымских гор (буковые, дубовые, сосновые, можжевелово-земляничниковые леса).

### Экологические особенности комплексов жесткокрылых — обитателей трутовых грибов

Плодовые тела грибов — это своеобразный и разнородный по размерам, консистенции, биохимическому составу, срокам существования субстрат, который обусловливает специфические особенности многовидовых экологических группировок насекомых-мицетобионтов (Кривошеина и др., 1986). В карпофоре гриба могут одновременно развиваться личинки нескольких видов жуков. При этом личинки разных видов жесткокрылых нередко приурочены к определенным частям плодового тела. Топическая специализация характерна и для двукрылых.

Наиболее активно личинки жесткокрылых-мицетобионтов используют слой между тканью гриба

и гимениальной зоной. Этот слой наиболее за- селен *Cisidae* в грибах *Dichomitus campestris*, *Ganoderma lucidum* и ряде других видов. Вероятнее всего вегетативные гифы, образующие этот слой, отличаются по своим свойствам от основной массы гиф, составляющих ткань. В целом обнаруживается тенденция к развитию более мелких жуков в ткани, примыкающей к гименофору, либо между гименофором и тканью, более крупные развиваются непосредственно в ткани. Так, например, распределены более мелкие личинки *Cisidae* по отношению к личинкам *Dacne bipustulata* (Thunberg, 1781) в плодовых телах *Cerrena unicolor*.

Ткань некоторых видов трутовиков имеет двухслойное строение (Бондарцева, 1998), однако влияние такой структуры на распределение мицетобионтов в плодовом теле гриба не выявлено. Например, *Cisidae* пытаются тканью *Coriolopsis trogii* как в верхнем волокнисто-губчатом, так и в нижнем, прилегающем к трубочкам, пробковом слоях; личинки *Cis punctulatus* Gyllenhal, 1827 также развиваются в обоих слоях тканей трутовиков *Trichaptum abietinum* и *T. fuscoviolaceum*.

Форма плодового тела — один из самых изменчивых признаков афиллофоровых грибов, однако пропорции базидиом и их ориентация относительно древесного субстрата позволяют рассмотреть 5 типов плодовых тел, для каждого типа характерно своеобразное использование пищевого субстрата жуками.

**1. Крупные однолетние плодовые тела** таких грибов, как *Laetiporus sulphureus*, *Fistulina hepatica*, *Polyporus* spp., имеют массивную ткань и относительно тонкий гименофор, шляпка практически не выражена. Личинки жестокрылых-мицетобионтов распределяются в тканях этих грибов более или менее равномерно. Лишь в отдельных случаях можно наблюдать большую концентрацию личинок жуков-мицетобионтов в нижних, примыкающих к гимению, слоях ткани (например, личинки *Triphyllus bicolor* (Fabricius, 1777) и *Diaperis boleti* (Linnaeus, 1758), развивающиеся в *Fistulina hepatica*, рис. 1).

#### Сем. *Fistulinaceae* *Fistulina hepatica* Fr.

Комплекс обитателей этого гриба, растущего на живых стволях (в дуплах) дуба черешчатого и имеющего мягкие мясистые и сочные однолетние плодовые тела, был изучен на территории заповедника Лес-на-Ворскле в Белгородской обл. Основными видами, проходящими развитие в базидиомах этого гриба, являются *Triphyllus bicolor* и *Diaperis boleti*; их личинки локализованы в ткани гриба, примыкающей к гименофору сверху и между гимениальным слоем и тканью. Установ-

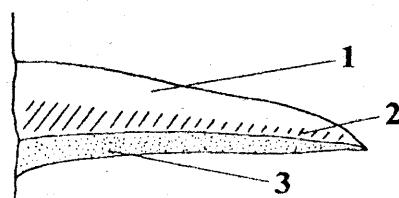


Рис. 1. Пространственное распределение жестокрылых — обитателей *Fistulina hepatica*.

1 — ткань карпофора, 2 — зона локализации личинок *Triphyllus bicolor* и *Diaperis boleti*, 3 — гименофор

лено развитие личинок жуков *Mycetophagus piceus* (Fabricius, 1777), *Dacne bipustulata*. В тканях гриба обнаружены также личинки *Ampedus* sp., проникающие туда, вероятно, из древесины.

#### Сем. *Poriaceae* *Bjercandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst.

Этот вид с однолетними плодовыми телами, развивающийся главным образом на лиственных породах, заселяется жуками, личинки которых питаются разнообразными мягкими грибами, в том числе *Cis nitidus* (Fabricius, 1792) (Крым, березовые посадки на Демерджи-яйле), *C. comptus* Gyllenhal, 1827 (Лес-на-Ворскле, липа), *Dacne semirufa* (Reitter, 1897) (Крым, бук). Личинки в ткани гриба.

Базидиомы его заселяют *Dacne bipustulata*, *Cis boleti* (Scopoli, 1763), *Sulcacis fronticornis* (Panzer, 1809), *S. affinis* (Gyllenhal, 1827), *Mycetophagus quadripustulatus* (Linnaeus, 1761), *M. piceus* и *M. ater* (Reitter, 1879) (Никитский и др., 1996).

#### *Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst.

В однолетних базидиомах этого гриба, растущего на березе, проходит развитие жуки *Sulcacis affinis*, *Hallomenus binotatus* (Quensel, 1790), *Hallomenus axillaris* (Illiger, 1807) и *Orchesia fasciata*.

#### *Spongipellis sputineus* (Sowerby: Fr.) Pat.

Мягкие однолетние плодовые тела этого гриба, растущего на ольхе серой в Подмосковье, заселяют жуки *Cis micans* (Fabricius, 1792).

#### *Tyromyces chioneus* (Fr.) P. Karst.

В плодовых телах этого гриба, как правило, когда они теряют первоначальную влажность, развиваются жуки *Sulcacis bidentulus* (Rosenhauer, 1847), *Cis rugulosus* Mellié, 1848, *C. comptus* и встречаются имаго *Lordithon lunulatus* (Linnaeus, 1761), *Eriphaea variegata* (Herbst, 1793) и *Scaphosoma balcanicum* Tamanini, 1954 (дуб черешчатый, Лес-на-Ворскле). В его плодовых телах, растущих в Крыму на сосне крымской, проходит развитие *Cis laminatus* Mellié, 1848. В Подмосковье в нем развиваются *Hallomenus binotatus* и *H. axillaris*.

Сем. *Albatrellaceae**Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murr.

В крупных однолетних мягких плодовых телах этого гриба развивается большое число видов. По литературным данным, только в Подмосковье этот гриб заселяют около 20 видов жестокрылых. Местом развития большинства личинок жуков служит мясистая однородная ткань базидиом.

В Подмосковье из его плодовых тел, собранных на дубе черешчатом, выведены жуки *Eledona agaricola* (Herbst, 1783). В Белгородской обл. в этом грибе, растущем на дубе черешчатом, развивается *Mycetophagus quadripustulatus*, *M. piceus*, отмечены имаго *Philonthus concinnus* (Gravenhorst, 1802) и *Glischrochilus quadriguttatus* (Fabricius, 1777). В Крыму он растет в основном на дубе пушистом ивах и заселяется *Pentaphyllus testaceus* (Hellwig, 1792), *Eledona agaricola*, *Ennearthron cornutum* (Gyllenhal, 1827), на нем встречаются имаго *Neatus picipes* (Herbst, 1797) и *Helops coeruleus* (Linnaeus, 1758).

В этом грибе также развиваются личинки *Dorcatoma flavigornis* (Fabricius 1792), *Dacne bipustulata*, *Cis bidentatus* (Olivier, 1790), *Ennearthron cornutum*, *E. palni* Lohse, 1966, *Dolichocis laricinum* (Mellié, 1848), *Sulcaxis affinis*, *Triphylus bicolor*, *Mycetophagus quadripustulatus*, *M. piceus*, *M. decempunctatus*, *M. multipunctatus* Fabricius, 1792, *Hallomenus axillaris*, *H. binotatus*, *Eledona agaricola*, *Diaperis boleti*, *Pentaphyllus testaceus* (Никитский и др., 1996).

Сем. *Polyporaceae**Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst.

В мягкопробковых однолетних плодовых телах этого гриба в Подмосковье развиваются *Dacne bipustulata*, *Cis comptus*, *Rhopalodontus perforatus* и *Ennearthron cornutum*. Отмечены имаго *Cartodere filum* Aube, 1850. На севере он заселяется *Dacne bipustulata*, нередко внутри плодовых тел обнаруживаются имаго *Upis ceramboides* (Linnaeus, 1758), единично отмечены имаго *Peltis grossa* (Linnaeus, 1758). В карпофорах этого гриба развиваются личинки *Epuraea variegata*, *Cis lineatocibratus*, *C. glabratus* Mellié, 1848, *C. jaquemartii* Mellié, 1848, *Ennearthron cornutum*, *Dolichocis laricinum*, *Sulcaxis affinis*, *Rhopalodontus perforatus* (Gyllenhal, 1813), *Diaperis boleti* (Никитский и др., 1996).

*Polyporus badius* (Pers.) Schwein.

В тонких однолетних плодовых телах этого гриба, растущих на буковых валежинах в лесах Крыма, развивается *Sulcaxis fronticornis*.

*Polyporus squamosus* Huds.

В крупных мягких однолетних плодовых телах этого гриба, растущего в заповеднике Лес-на-Вор-

ске на кленах и яснях, развиваются жуки *Mycetophagus quadripustulatus*, *M. piceus*, *Cis alter*, *Diaperis boleti*. Личинки сосредоточены в массивной ткани гриба, тонкий гименофор повреждается в основном жуками на имагинальной стадии.

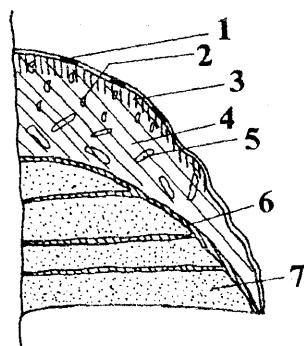
Отмечены имаго *Epuraea unicolor* (Olivier, 1790), *E. variegata*, *E. longula* Erichson, 1843, *Glischrochilus quadrisignatus*, *G. hortensis* (Geoffroy, 1785), *G. quadriguttatus*, *Rugilus rufipes* Germar, 1836, *Gyrohypnus leibei*, *Atheta crassicornis* (Fabricius, 1792), *Colenis immunda* (Sturm, 1807). Имаго *Glischrochilus quadrisignatus* (Say, 1835) найдены на этом грибе, растущем на ясene (заповедник Лес-на-Ворске), это лишь вторая находка на территории России.

Из плодовых тел, собранных в Крыму на буковых валежинах, выведены жуки *Cis nitidus*, *Ennearthron cornutum*, *Cis castaneus* Mellié, 1848 и *Dacne semirufula*. Отмечены имаго *Gyrophaena man* Erichson, 1839. В грибе проходят развитие личинки *Dacne bipustulata*, *Mycetophagus ater*, *M. multipunctatus*, *M. decempunctatus* (Никитский и др., 1996).

**2. Грибы, имеющие более твердые, массивные плодовые тела**, активно заселяются мицетобионтами и имеют, как правило, достаточно сложную структуру пространственного распределения жуков в базидиоме. В заселенных плодовых телах с большим количеством ходов в ткани гриба, но с сохранившейся структурой карпофора, чаще всего в отмерших плодовых телах, ткань нередко отходит от многослойного гименофора. Гименофор *Fomes fomentarius*, нарастающий слоями каждый год, старыми слоями у живых плодовых тел плотно прилегает к ткани, но затем при разрушении отмершего плодового тела границы между слоями несколько расходятся и становятся более заметными. В пространствах между гименофором и тканью, возникающих, видимо, при активном участии личинок жестокрылых-мицетобионтов, сосредоточено основное количество личинок, куколок и отрождающихся имаго *Cisidae*, в частности *Cis nitidus*, обычного в крупных базидиомах, растущих на буке в Крыму. Личинки и имаго распространенного в Крыму *Rhopalodontus baudueri* более или менее равномерно распределены в ткани базидиомы (рис. 2).

Рис. 2. Пространственное распределение жестокрылых — обитателей *Fomes fomentarius*.

1 — выходное отверстие имаго *Dorcatoma* sp., 2 — личинка *Dorcatoma* sp., 3 — зона локализации имаго *Bolitophagus reticulatus* и *Neomida haemorrhoidalis*, 4 — ткань гриба с ходами *Cisidae*, 5 — личинки *Bolitophagus reticulatus* и *Neomida haemorrhoidalis*, 6 — зона локализации личинок *Cisidae* между тканью и гименофором и между слоями гименофора, 7 — гимнофор



Поверхность шляпки плодового тела нечасто служит местом выхода имаго; но личинки жуков *Dorcatoma* spp., развивающиеся в твердых трутовых грибах (например, *Fomes fomentarius*, *Phellinus* spp.), проходят развитие преимущественно в верхней половине плодового тела, причем куколки располагаются в периферическом слое ткани под шляпкой, а личинки — большей частью глубже. Выходные отверстия имаго этих жуков чаще располагаются на верхней стороне базидиом. Предпочтение верхних слоев плодовых тел личинками жуков *Dorcatominae* обнаруживается и в случае их развития в резупинантных базидиомах трутовых грибов, например *Stagetus borealis* Israelson, 1971 в *Antrodia juniperina*.

Сем. *Hymenochaetaceae*  
*Phellinus alni* (Bond.) Parm.

Очень твердые, деревянистые многолетние базидиомы этого гриба, поселяющегося как на живой, так и на мертвый древесине ольхи серой и клейкой в Подмосковье, заселяются жуками *Sulcaccis fronticornis*, *Cis jacquemartii* и *Ennearhron cornutum*. Личинки сосредоточены в ткани гриба.

*Phellinus igniarius* (L.: Fr.) Quel.

Очень твердые, деревянистые многолетние базидиомы *P. igniarius*, растущего в Подмосковье на разных лиственных породах, в особенности на ивах, заселяет *Ennearhron cornutum*. В Крыму, кроме этого вида, из базидиом, собранных на буке, были выведены жуки *Cis comptus*, *C. nitidus* и *Rhopalodontus bauderei*. В грибах такой твердости ходы мицетобионтов образуют в целом более рыхлую сеть, чем в более мягких карпофорах.

В Московской обл. в этом грибе развиваются также *Dorcatoma lomnickii*, *D. dresdensis* Herbst, 1792, *Cis lineatocibratus*, *C. jacquemartii*, *Abdera affinis* (Paykull, 1799), *Bolitophagus reticulatus*.

*Phellinus pini* (Thore: Fr.) A. Ames

В твердых многолетних плодовых телах этого гриба, растущего на сосне крымской, развиваются *Ennearhron cornutum*, *Cis comptus*, *Rhopalodontus bauderei*, *C. nitidus*, *Stagetus borealis*, *Dorcatoma* sp. Личинки двух последних видов были обнаружены в гимениальном слое плодовых тел.

*Phellinus robustus* (P. Karst.)  
Bourd. Et Galz.

В твердых многолетних плодовых телах этого гриба, растущего в Крыму на дубе скальном, развиваются *Ennearhron cornutum* и *Dorcatoma setosella*. Личинки этих жуков найдены в верхних слоях ткани базидиомы. Установлено развитие личинок *Cis glabratus*.

*Phellinus torulosus* (Pers.) Bourd. et Galz.

В твердых многолетних плодовых телах этого гриба, растущего на древесине большого количества видов аборигенных и интродуцированных пород, в Крыму развивается *Ennearhron cornutum*. Большинство плодовых тел, в том числе старых и отмирающих, оказываются незаселенными жестокрылыми.

*Phellinus tremulae* (Bond.) Bond.  
et Borisov in Bond.

В твердых многолетних плодовых телах этого гриба, растущего в Крыму на осине, обнаружен *Ennearhron cornutum*. В Подмосковье в этом грибе развиваются *Cis jacquemartii*, *Ennearhron cornutum*, *Dorcatoma dresdensis*.

*Phellinus tuberculosus* (Baumg.) Niem.

Деревянистые плодовые тела этого гриба, растущие в Крыму на разных видах *Prunus*, заселяются преимущественно *Dorcatoma setosella*. Эти жуки осваивают даже очень твердые молодые плодовые тела и развиваются в их ткани, причем часто в одном скоплении плодовых тел молодые плодовые тела оказываются более заселенными, чем более крупные и старые.

Нередко многолетнее плодовое тело, нарастающее и почти не поврежденное в нижнем, прилегающем к гименофору слое, оказывается практически начисто съеденным личинками *Dorcatoma setosella* в верхней части. В отличие от подавляющего большинства жестокрылых-мицетобионтов, местом выхода имаго этих жуков служит не нижняя поверхность гриба, а поверхность шляпки базидиомы, при этом куколки располагаются в периферическом слое ткани, а личинки большей частью глубже.

В Крыму этот гриб заселяется также *Stagetus borealis*, *Ennearhron cornutum* и *Xylographus bostrichoides* Dufour, 1843, в Белгородской обл. установлено развитие *Ennearhron cornutum*.

Сем. *Poriaceae*  
*Daedalea quercina* Fr.

Этот гриб, растущий в заповеднике Лес-на-Ворскле на дубе черешчатом, посещают имаго *Scaphisoma balcanicum*, *Mycetophagus piceus*, *Hallomenus binotatus*. В Крыму из его плодовых тел, собранных с дуба пушистого, выведен *Stagetus borealis*.

*Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr.

Комплексы обитателей этого широко распространенного гриба были изучены на всей территории. Его относительно твердые, многолетние базидиомы произрастают на мертвой древесине раз-

личных лиственных пород: на севере Восточно-Европейской равнины он является наиболее обычным грибом бересовой древесины, в Белгородской обл. растет на дубе черешчатом, а в Крыму — на буке и березе (посадки на Демерджи-яйле).

На всей территории типичным обитателем отмерших плодовых тел является *Bolitophagus reticulatus*, и лишь в заповеднике Лес-на-Ворскле он нечасто заселяет этот гриб. В южной части исследованного региона почти столь же обычен жук *Neomida haemorrhoidalis*, но в Подмосковье он встречается реже, а на севере не отмечен.

В Подмосковье наиболее часто развиваются *Cis jacquemartii* и *Rhopalodontus perforatus*, которые наряду с *Bolitophagus reticulatus* являются наиболее массовыми разрушителями карпофоров *F. fomentarius* (Компанцев, 1984). Часто базидиомы заселяют *Dorcatoma lomnickii*, реже — *Cis glabratus*; отмечены имаго *Bitoma crenata* Fabricius, 1775. В Крыму типичными обитателями преимущественно старых плодовых тел являются, кроме *Bolitophagus reticulatus* и *Neomida haemorrhoidalis*, также *Cis nitidus* и *Rhopalodontus baudueri*. Реже в плодовых телах развиваются *Cryphaeus cornutus* Fisher de Waldheim, 1823, *Ennearhron cornutum*, *Dorcatoma setosella*. В заповеднике Лес-на-Ворскле плодовые тела посещают имаго жуков *Enicmus rugosus* (Herbst, 1793), *Latriodus hirtus* Gyllenhal, 1827, *Epuraea limbata* (Fabricius, 1787), *E. unicolor*, *Glischrochilus hortensis*, *Cerylon ferrugineum* Stephens, 1830.

В Крыму на гименофоре, на спороносящих плодовых телах и на поверхности шляпки встречаются имаго жуков *Arthrolips obscurus* (Zahlberg, 1833), *Oligota granaria* Erichson, 1837, *Gyrophaena affinis* Mannerheim, 1830, *G. caucasica* Strand, 1939, *G. nitidula* (Gyllenhal, 1810), *Enicmus brevicornis* (Mannerheim, 1844), *Litargus connexus* (Geoffroy, 1785), *Dacne semirufula*, *Cis micans*, *C. comptus*, *Stagetus borealis*, *Bolitochara obliqua* Erichson, 1837, *Thymalus aubei* Leveille, 1877, *Helops coeruleus*.

В целом наблюдается тенденция к следующей схеме комплекса обитателей этого гриба. В ткани гриба развиваются сравнительно крупные личинки таких жуков, как *Bolitophagus reticulatus*, *Neomida haemorrhoidalis*, *Dorcatoma lomnickii*. В Крыму вместо *D. lomnickii* в ткани гриба проходят развитие личинки *D. setosella*. Выходные отверстия имаго этих жуков находятся, как правило, в шляпке базидиомы, а не на нижней ее стороне, при этом основная масса личинок сосредоточена в верхней половине плодового тела. Отрождающиеся имаго *Neomida haemorrhoidalis* и *Bolitophagus reticulatus* скапливаются (в Крыму нередко в больших количествах) под шляпкой старых плодовых тел. Личинки *Cisidae*, развивающиеся в ткани, локализованы преимущественно вблизи гимениального слоя. Как правило, обитатели этой зоны принадлежат к двум видам: один из них — более

крупный — *Cis jacquemartii* Mellié, 1848, которого на юге лесной зоны Восточно-Европейской равнины сменяет *C. nitidus*, другой — более мелкий — *Rhopalodontus perforatus*, в Крыму замещенный *Rhopalodontus baudueri* Abellle de Perrin, 1874 (рис. 2).

Периферические слои ткани, прилегающие к древесине и шляпке, оказываются в меньшей мере пронизаны ходами мицетобионтов, даже в сильно разрушенных базидиомах. Тонкие ходы личинок *Cisidae* проходят, как правило, через всю ткань, но личинки последних возрастов и куколки приурочены к нижним слоям ткани, примыкающим к гименофору. Такая схема описывает лишь распределение типичных обитателей этого гриба, которые почти всегда обнаруживаются в его тканях, реже встречающиеся виды расширяют каждый из "размерных классов", иногда довольно значительно — только в Московской обл. известно более 15 видов, проходящих развитие в этом грибе.

Следует подчеркнуть, что, за исключением монофагов, комплекс обитателей этого гриба определяется местной фауной, т.е. при сохранении общей схемы использования субстрата набор видов изменяется по широте и еще в большей степени это проявляется в составе насекомых, встречающихся на грибе в стадии имаго. При этом видовой состав обитателей грибов, растущих в пределах одной широтной зоны на разных древесных породах, остается в целом неизменным. Так, в основе комплекса жуков, заселяющих этот гриб в бересовых посадках в Крыму на Демерджи-яйле лежат те же виды, которые заселяют этот гриб в буковых лесах Крыма (*Bolitophagus reticulatus*—*Cis nitidus*—*Rhopalodontus baudueri*) вместо характерного для подмосковных грибов на березе комплекса *Bolitophagus reticulatus* — *Cis jacquemartii*—*Rhopalodontus perforatus*. *C. nitidus* является обитателем этого гриба в Московской обл.

В базидиомах гриба развиваются личинки *Sepedophilus bipustulatus* (Gravenhorst, 1802), *S. pediculus* (Gravenhorst, 1802), *S. marshami* (Stephens, 1832), *Dorcatoma dresdensis*, *D. robusta* Strand, 1938, *D. lomnickii*, *Epuraea variegata*, *E. biguttata* (Thunberg, 1784), *Cis lineatocibratus* Mellié, 1848, *C. alter*, *C. glabratus*, *C. jacquemartii*, *Ennearhron cornutum*, *Sulcaxis bidentulus*, *Rhopalodontus perforatus* (Никитский и др., 1996).

*Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst.

Многолетние плотные базидиомы *F. pinicola* встречаются на различных породах, в том числе на ольхе серой, ели европейской, сосне обыкновенной, рябине обыкновенной, березе бородавчатой и др. Мицетобионты, заселяющие этот гриб, были изучены на территории Подмосковья. Наиболее типичными его обитателями являются *Cis glabratus*, *Ennearhron cornutum*, *Dolichocis laricinum*.

Личинки локализованы главным образом в ткани, ближе к гимениальному слою. Установлено также развитие *Ostoma ferrugineum*, *Sulcacis bidentatus*. На поверхности гименофора этого гриба встречаются *Gyrophaena boleti*, образующие скопления из сотен экземпляров на влажных (живых) плодовых телах.

В этом грибе развиваются также личинки *Dorcatoma punctulata* Mulsant et Rey, 1864, *Cis nitidus*, *C. glabratus*, *Ennearthon cornutum*, *Dolichocis laricinum*, *Diaperis boleti*, *Peltis grossa* (Linnaeus, 1758), *Ostoma ferrugineum* (Никитский и др., 1996).

#### *Pyrofomes demidoffii* (Lev.) Kotl. et Pouz.

Этот чрезвычайно твердый и массивный трубовик на исследованной территории был обнаружен только на стволах можжевельника высокого в нижнем поясе приморской растительности Крыма, в тех немногих местах, где можжевеловые и можжевелово-земляничниковые леса не сменились шибляком с преобладанием граба восточного или не заняты населенными пунктами и санаториями. Естественные насаждения сохранились, в частности, в заповеднике Мыс Мартян и в районе бухты Ласпи. Большая часть встреченных плодовых тел оказалась незаселенной жуками. Лишь в одном случае из плодовых тел удалось вывести жуков *Cis nitidus*, личинки которых развивались главным образом в ткани, располагающейся над многослойным гименофором.

#### Сем. *Ganodermataceae*

##### *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk.

На севере в многолетних пробковых плодовых телах этого гриба, растущих на ели европейской, проходит развитие *Cis dentatus*, не отмеченный в этом грибе южнее, в Подмосковье в грибах, растущих на ольхе, развивается *Dorcatoma dresdensis*. В заповеднике Лес-на-Ворскле, где этот вид очень обычен на дубе черешчатом, основными его обитателями являются *Cis nitidus* и *C. jaquemartii*; на поверхности базидиом обнаружены имаго *Anisotoma humeralis* (Fabricius, 1792). В Крыму, где этот вид поселяется, кроме буков и дуба пушистого, на разнообразных, в том числе интродуцированных породах, в нем развиваются жуки *Neomida haemorrhoidalis*, *Cis nitidus*, *Rhopalodontus bauderi* и *Xylographus bostrichoides*.

Как и в *Fomes fomentarius*, личинки и отрождающиеся имаго *Cisidae*, в особенности *Cis nitidus*, сосредоточены между слоями нарастающего гименофора, но между тканью гриба и внутренней поверхностью гименофора такие скопления в отличие от базидиом *F. fomentarius* не образуются; личинки распределены в ткани гриба, занимающей относительно небольшую часть плодового тела, равномерно.

В грибе развиваются личинки *Dorcatoma lomnickii*, *Cis comptus*, *Ennearthon cornutum*, *Rhopalodon perforatus* (Никитский и др., 1996).

#### *Ganoderma lucidum* (Fr.) P. Karst.

Однолетние плодовые тела этого гриба более мягкие, чем у предыдущего вида, и также заражаются главным образом *Cis nitidus*. В северной Карелии и Мурманской обл. гриб не обнаружен. В Крыму в плодовых телах, растущих на буке и особенно на грабе обыкновенном, кроме упомянутого вида проходит развитие также и *Ennearthon cornutum*, а в Подмосковье вместо *Cis nitidus* развивается *C. jaquemartii*. В Крыму отмечены имаго *Sepedophilus testaceus* (Fabricius, 1792). Личинки *Cisidae* локализованы в ткани, а также между тканью и гимениальным слоем.

**3. Некоторые мягкие грибы**, в частности *Trametes* spp., имеют однолетние плодовые тела и сравнительно нетолстую ткань (не толще нескольких миллиметров). Поэтому, вероятно, набор видов, заражающих такие грибы, представлен, как правило, мелкими формами. В мягких грибах, таких, как широко распространенные представители рода *Trametes*, основу комплекса жестокрылых — обитателей плодовых тел составляют *Cisidae*. В этих грибах в большинстве случаев развиваются *Cisidae*, принадлежащие к трем размерным классам, *Cis boleti*—*C. hispidus*—*Sulcacis affinis/bidentulus* в Подмосковье, *C. rugulosus*—*C. micans*—*Sulcacis affinis* в Крыму, хотя *C. rugulosus* и *C. micans* встречаются и в Московской обл.:

Распределение мицетобионтов в мягких плодовых телах таких грибов, как *T. ochracea* и других видов этого рода, несмотря на сравнительно меньшие объемы плодовых тел при сохранении размеров мицетобионтов, также не является равномерным. Так, непосредственно в ткани *T. ochracea* проходит развитие сравнительно крупные личинки *Cis boleti* и “средние” (для *Cisidae*) *C. hispidus* (Paykull, 1798) и *C. micans*. Более мелкие *Sulcacis affinis*, *S. fronticornis* и *Octotemnus glabriculus* (Gyllenhal, 1827) развиваются в ткани гриба, между гименофором и тканью и могут проделывать ходы в тонком гимениальном слое. Трехчленная основа комплекса обитателей (*Cis boleti/rugulosus*—*C. hispidus/micans*—*Sulcacis affinis/fronticornis* + *Octotemnus glabriculus*) сохраняется на большей части территории, несмотря на изменяющийся видовой состав.

Базидиомы грибов рода *Trametes*, часто черепитчато покрывающие пни и валежины лиственных пород, вырастают неодновременно. Часть плодовых тел бывает скрыта шляпками расположенных выше базидиом и в меньшей степени подвергается увлажнению осадками, кроме того, молодые плодовые тела более увлажнены, чем старые; нередко в таких скоплениях сохраняются и

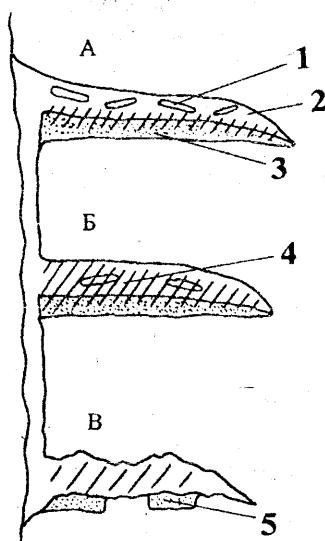


Рис. 3. Пространственное распределение жестокрылых — обитателей *Trametes ochracea*.  
A — более сухое плодовое тело в верхней части скопления базидиом, B — более влажное плодовое тело в нижней части скопления базидиом, В — прошлогоднее плодовое тело. 1 — личинка *Cis boleti/rugulosus*, 2 — ткань гриба, 3 — гименофор, 4 — косой штриховкой показана зона развития личинок *Sulcasis affinis*, *S. fronticornis* и *Octotemnus glabriculus*, 5 — фрагменты гименофора прошлогодних плодовых тел

прошлогодние, совсем сухие и крошащиеся базидиомы.

Мелкие виды *Cisidae* такие, как *Sulcasis affinis*, *S. fronticornis* и *Octotemnus glabriculus*, в этих условиях концентрируются в основном в сухих базидиомах, а более крупные (*Cis boleti*, *C. rugulosus*) — в мясистых и влажных, причем в отличие от мелких видов отрождающиеся имаго *Cis boleti* и *C. rugulosus* питаются в основном на поверхности гименофора, выедая в нем характерные полости. Прошлогодние плодовые тела заселяются преимущественно видами рода *Sulcasis*, однако далеко не так интенсивно, как живые. Предпочтение жуками *Cis boleti* и *C. rugulosus* более крупных плодовых тел в скоплении, по всей вероятности, связано с ограниченной толщиной ткани этих плодовых тел, сопоставимой с толщиной жука; нередко ход личинки последнего возраста *C. boleti* ограничен тончайшими стенками шляпки и остатков гименофора. Таким образом, для личинок крупных видов *Cisidae*, развивающихся в грибах рода *Trametes*, точнее будет указать предпочтаемую локализацию не между тканью и гименофором, а в обоих этих слоях плодового тела (рис. 3).

Образование “суперкарпофора” из сросшихся плодовых тел вызывает изменения в пространственном распределении жестокрылых-мицетобионтов, заселяющих плодовые тела. В частности, базидиомы *Coriolopsis gallica*, слившись между собой, представляют для личинок более крупный пищевой субстрат, и их ходы в этом случае пронизывают гименофор и шляпку, а выходные отверстия располагаются на их поверхности. Обычно же личинки *Cisidae* приурочены к нижним слоям ткани и слою между тканью и гименофором.

#### Сем. *Poriaceae*

*Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouz.

Гриб обнаружен в Подмосковье на сосне обыкновенной, его однолетние плодовые тела заселя-

ются *Cis comptus*, а также *Mycetophagus multipunctatus* и *Diaperis boleti*.

*Antrodia juniperina* (Murr.) Niemelä at Ryvarden 1975

Этот гриб, имеющий однолетние мягкотробковые распространенные плодовые тела (рис. 3), на исследованной территории растет только на мертвых и отмирающих ствалах можжевельника высокого, расселяется как и *Pyroformes demidoffii*, в нижнем поясе приморской растительности Крыма. Как правило, жуки обнаруживаются в более массивных и старых плодовых тела в трещинах и складках ствола, ближе к поверхности почвы. Наиболее типичным обитателем этого гриба является *Stagetus borealis*, личинки которого проходят развитие в грибе, распределяясь в ткани гриба между стволов дерева и внутренним слоем гименофора преимущественно в верхней части плодового тела. Такое размещение личинок характерно для представителей *Dorcatominae* и проявляется как в сидячих, так и в распространенных плодовых телях. Из гриба выведены также *Octotemnus glabriculus* и *Cis nitidus*.

*Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murr.

Однолетние относительно мягкие базидиомы этого гриба, растущие на валежинах и сухостое березы, заселяются на Кольском полуострове и в северной Карелии жуками *Dacne bipustulata*, *Cis bidentatus* и *C. comptus*, личинки *Cisidae* приурочены к слою ткани, примыкающему к гименофору. В Подмосковье установлено развитие личинок *Eriphaea variegata*, *C. hispidus*, *C. micans*, *C. boleti*, *Sulcasis affinis* (Никитский и др., 1996).

*Coriolopsis gallica* (Fr.) Ryv.

Этот широко распространенный в горном Крыму на лиственных породах (бук, дубы пушистый и скальный) гриб заселяется преимущественно *Cisidae*, среди которых наиболее обычны *Rhopalodontus novorossicus* Reitter, 1902, *Cis comptus*, *Ennearthron cornutum*, нередки *C. clavicornis* Baudi, 1873, *C. nitidus*, *Rhopalodontus bauderei*. Установлено развитие жуков *Cryphaeus cornutus*, *Stagetus borealis*, *Triptoma bipustulata* Fabricius, 1775. Личинки последнего вида развиваются в гимениальном слое. *Cisidae*, как правило, локализованы в ткани гриба, однако плодовые тела его часто сливаются между собой, образуя более крупный пищевой субстрат для личинок, а их ходы в этом случае пронизывают гименофор и шляпку и выходят на их поверхности. На поверхности гименофора отмечены имаго *Laena* sp. Личинки *Cryphaeus cornutus* и *Rhopalodontus novorossicus* приурочены к слою между тканью и гименофором.

*Coriolopsis trogii* (Berk.) Domanski

В Крыму на дубе пушистом в однолетних пробковых плодовых телах этого гриба развивается *Rhopalodontus novorossicus*. В Московской обл. в грибе развиваются личинки *Cis comptus*, *Ennearthon cornutum*, *Dolichocis laricinum*, *Octotemnus glabriculus*, *Tritoma bipustulata*, *Sulcasis bidentulus*, *S. affinis*, *Rhopalodontus perforatus* (Никитский и др., 1996).

*Daedaleopsis confragosa* (Bolton: Fr.) J. Schrot.

В Подмосковье в многолетних пробково-ко-жистых плодовых телах этого гриба, растущих на ольхе серой и различных видах ив, развиваются чаще всего *Cis comptus* и *Dacne bipustulata*, а также *Ennearthon cornutum*, *C. jacquemarti*, *Sulcasis fronticornis*, *C. fissicornis* Mellie, 1848. Отмечены имаго *Cartodere filum*. В Подмосковье карпофоры служат пищей личинкам *Thymalus oblongus* Reitter, 1889, *Epuraea distincta* (Grimmer, 1841), *Tritoma bipustulata*, *Dacne bipustulata*, *Cis comptus*, *Ennearthon cornutum*, *Litargus connexus*, *Mycetophagus multipunctatus* (Никитский и др., 1996).

*Daedaleopsis tricolor* (Bull.: Fr.) Bond. et Sing.

Однолетние базидиомы этого гриба, который раньше рассматривался в составе предыдущего вида, в Подмосковье чаще всего встречаются на ивах и березе и заселяются главным образом *Cis comptus*, *C. boleti* и *Ennearthon cornutum*. Установлено также развитие *Tritoma subbasalis* (Reitter, 1896) и *Dacne bipustulata*.

*Lenzites betulina* (Fr.) Fr.

В мягкопробковых однолетних плодовых телах этого гриба развивается комплекс видов, характерный для видов рода *Trametes*, а именно *Tritoma subbasalis*, *Cis comptus*, *C. micans*, *C. boleti*, *C. fissicornis*, *Sulcasis affinis*, *Octotemnus glabriculus*, *Rhopalodontus perforatus*, *Wagaicis wagai* (Wankowich, 1869), *Orchesia fusiformis* Solsky, 1871.

*Trametes cervina* (Schwein.) Bres.

Однолетние кожистые плодовые тела этого гриба, растущие на севере Восточно-Европейской равнины и в Подмосковье на различных лиственных породах (береза пушистая, ива козья, ольха серая), заселяют жуки *Cis boleti*, *C. hispidus*, *Sulcasis bidentulus* и *Dacne bipustulata*.

*Trametes hirsuta* (Wulfen: Fr.) Pilat.

Однолетние кожистые плодовые тела этого гриба растут в Подмосковье на ольхе серой и березе, а в Крыму в основном на буке, реже грабе обыкновенном и березе (посадки на Демерджи-яйле). Чаще всего в этом грибе развиваются *Cis*

*comptus* и *Sulcasis affinis*, встречающиеся как в Подмосковье, так и в Крыму. В Подмосковье наряду с ними обычен *C. hispidus*, не обнаруженный в Крыму, а также *S. fronticornis*. Кроме того, по литературным данным, в этом грибе развиваются личинки *Tritoma bipustulata*, *T. subbasalis*, *C. comptus*, *C. micans*, *C. hispidus*, *C. boleti*, *C. fissicornis*, *S. fronticornis*, *S. affinis*, *Dolichocis laricinum*, *Wagaicis wagai*, *Orchesia fusiformis*. В Крыму, кроме указанных видов, в плодовых телах проходят развитие *Cis nitidus*, *Xylographus bosstrichoides* и *C. clavicornis*.

*Trametes ochracea* (Pers.) Gilb. et Ryv.

Однолетние пробково-ко-жистые плодовые тела этого гриба активно заселяются жесткокрылыми на всей территории от Белого до Черного моря. На севере в плодовых телах, растущих на древесине березы пушистой, развивается *Cis boleti*. В Подмосковье структура комплекса обитателей плодового тела определяется главным образом *Cisidae*. Непосредственно в ткани грибов, растущих на березе бородавчатой, ольхе серой и иве козьей, проходят развитие сравнительно крупные личинки *C. boleti* и "средние" (для *Cisidae*) *C. hispidus* и *C. micans*. Более мелкие *Sulcasis affinis*, *S. fronticornis* и *Octotemnus glabriculus* развиваются в ткани гриба, между гименофором и тканью и могут проделывать ходы в тонком гименимальном слое. Кроме упомянутых видов, в Подмосковье в этом грибе развивается *C. fissicornis*. Отмечены имаго *Bitoma crenata* (Fabricius, 1775). Влияние породы не установлено.

В Белгородской обл. наряду с *C. boleti* в плодовых телах, растущих на липе мелколистной, в том числе одних и тех же, развиваются *C. rugulosus*, а также *C. hispidus*, *Octotemnus glabriculus* и *Tritoma consobrina*. В Крыму *C. boleti* не отмечен, по всей видимости, к югу он полностью замещается близким по размерам и субстратной приуроченности *C. rugulosus*. Также в грибе развиваются *C. micans*, *Strigocis bicornis* (Mellié, 1848), *Octotemnus glabriculus*, *Ennearthon cornutum*. Отмечены имаго *Philonotus intermedius* (Lacordaire, 1835). Плодовые тела обнаружены на древесине дубов пушистого и каменного, граба восточного и на березе (посадки на Демерджи-яйле). В добавление к основным обитателям этого гриба, встречающимся на всех породах, *Ennearthon cornutum* был обнаружен только в базидиомах, собранных с дуба пушистого, в остальном же влияния древесной породы на состав комплекса не обнаружено.

Таким образом, трехчленная основа комплекса обитателей (*Cis boleti/rugulosus*—*Cis hispidus/micans*—*Sulcasis affinis/fronticornis*+*Octotemnus glabriculus*) сохраняется на большей части территории, несмотря на изменяющийся видовой состав.

В Московской обл. гриб заселяют *Tritoma subbasalis*, *Cis comptus*, *C. micans*, *C. hispidus*, *C. boleti*,

*C. fissicornis*, *Sulcasis affinis*, *S. fronticornis*, *Octotemnus glabriculus*, *Wagaicis wagai*, *Orchesia fusiformis* (Никитский и др., 1996).

*Trametes pubescens* (Scutch.: Fr.) Pilat.

Однолетние плодовые тела этого гриба с легкойвойлокочно-пробковой тканью в Подмосковье обычны на отмершей древесине ольхи серой, реже осины и заселяются в основном *Cis comptus* и *Cis hispidus*, также в грибе проходят развитие *C. boleti*, *C. fissicornis*, *Sulcasis fronticornis*, *S. affinis*, *Dolichocis laricinus*. Отмечены имаго *Abdera affinis*, *A. flexuosa* (Paykull, 1799), *Latridius hirtus*. В Подмосковье развиваются *Tritoma bipustulata*, *T. subbasalis*, *Cis micans*, *C. boleti*, *Octotemnus glabriculus*, *Wagaicis wagai*, *Orchesia fusiformis* (Никитский и др., 1996).

*Trametes versicolor* (L.: Fr.) Pilat.

Как и *T. ochracea*, этот гриб встречается на всей территории Восточно-Европейской равнины и Крыма и обладает сходным набором обитателей. На севере базидиомы, растущие на осине, заселяют *Cis boleti*, *Sulcasis affinis* и *S. fronticornis*, в Подмосковье грибы, растущие на осине и ольхе серой, служат пищевым субстратом для *Cis boleti*, *C. hispidus* и *C. micans*. В заповеднике Лес-на-Ворскле в плодовых тела проходят развитие жуки *C. boleti*, *C. rugulosus* (в том числе в тех же плодовых тела), *C. comptus*, *C. fissicornis*, *Sulcasis affinis*. В Крыму гриб, растущий на дубе пушистом, заселяют *C. rugulosus*, *C. micans* и *Strigocis bicornis*.

Видовой состав обитателей этого гриба несколько обеднен по сравнению с *T. ochracea*, однако в основе комплекса также лежит трехчленная схема пространственного распределения *Cisidae* (*Cis boleti/rugulosus*—*Cis hispidus/micans/comptus*—*Suleacis affinis*).

В Подмосковье в грибе развиваются личинки *Tritoma subbasalis*, *C. glabratus*, *C. hispidus*, *C. micans*, *C. boleti*, *Sulcasis fronticornis*, *S. affinis*, *Octotemnus glabriculus*, *Wagaicis wagai*, *Orchesia fusiformis* (Никитский и др., 1996).

Сем. *Hymenochaetaceae*

*Inonotus cuticularis* (Bull.: Fr.) P. Karst.

В однолетних пробковых плодовых тела этого гриба, собранных в Крыму на буке, развиваются жуки *Eledonoprius armatus* (Panzer, 1799), *Orchesia micans* (Panzer, 1794) и *Mycetophagus multipunctatus*.

*Inonotus hispidus* (Fr.) P.

В Крыму однолетние волокнистые плодовые тела этого гриба, растущие в естественных насаждениях на грабе восточном и на интродуциенте софоре японской, развиваются жуки *Ennearth-*

*ron cornutum*, *Dorcatoma substriata* Hummel, 1829 и *Cis laminatus*. *Cisidae* развиваются в основном между тканью и гименофором и среди трубочек гименофора. В Подмосковье в грибе живут личинки *Dorcatoma dresdensis*, *Dacne bipustulata*, *Ennearthron cornutum*, *Orchesia micans*, *Anaspis marginicollis* Lindberg, 1925 (Никитский и др., 1996).

*Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) Pil.

Однолетние широко распространенные базидиомы *I. obliquus* развиваются под корой деревьев и заселяются *Epuraea silacea* (Herbst, 1784), *Triplax russica* (Linnaeus, 1758), *Ennearthron cornutum*, *Mycetophagus quadripustulatus*, *M. piceus*, *M. ater* (Reitter, 1879), *M. decempunctatus* Fabricius, 1801, *Dorcatoma substriata* Hummel, 1829, *D. dresdensis*, *Orchesia micans*, *Abdera affinis* (Никитский и др., 1996).

*Inonotus radiatus* (Sow.: Fr.) P. Karst.

Этот гриб в Подмосковье поселяется на мертвый древесине ольхи и его однолетние волокнисто-пробковые плодовые тела заселяются жуками *Dorcatoma dresdensis*, *Abdera affinis*, *Ennearthron cornutum*, *Cis glabratus*, а также *C. jacquemartii*, *C. comptus*, *Sulcasis fronticornis*, *Mycetophagus piceus*, *M. multipunctatus*, *M. decempunctatus*, *Dorcatoma subsriata*, *Orchesia micans*, *O. fusiformis*, *Abdera flexuosa*.

*Inonotus rheades* (Pers.) Bond. et Sing.

Однолетние пробковые плодовые тела этого гриба обычны в Подмосковье на древесине осины и заселяются *Ennearthron cornutum*, *Rhopalodontus perforatus*, *Mycetophagus piceus*, *Tritoma subbasalis*, *Dorcatoma dresdensis*, *Orchesia micans* (Никитский и др., 1996).

*Inonotus tamaricis* (Pat.) Maire per Pil.

Крупные однолетние губчато-волокнистые базидиомы этого гриба, растущие на стволах тамарикаса, высаживаемого в Крыму, служат пищевым субстратом жукам *Stagetus borealis* и *Orchesia micans*.

**4. В тонких однолетних плодовых телах**, когда они срастаются, как это часто происходит у видов рода *Trichaptum*, совокупность грибных тканей, примыкающих к древесному субстрату, дает возможность развиваться сравнительно более крупным жукам-мицетобионтам и их крупным личинкам (например, *Thymalus aubei* в *Trichaptum biforme* и *Wanachia triguttata* (Gyllenhal, 1810) в *T. abietinum* и *T. fusco-violaceum*).

Сем. *Poriaceae*

*Trichaptum abietinum* (Dicks.: Fr.) Ryv.

Тонкие, кожистые плодовые тела, растущие, как правило, скоплениями в Подмосковье на сосне обыкновенной и ели европейской, заселяют *Cis*

*comptus*, *C. punctulatus* и *Wanachia triguttata*, которые локализованы в ткани сросшихся оснований плодовых тел. В Московской обл. развиваются личинки *Zilora elongata* J. Sahlberg, 1881 (Никитский и др., 1996).

### *Trichaptum biforme* (Fr. in Klotzsch) Ryv.

Базидиомы этого гриба в Крыму встречаются на буке, на котором очень обычны, реже на грабе обыкновенном. Так же как у других видов рода *Trichaptum*, местом локализации жесткокрылых служит ткань сросшихся оснований плодовых тел, лишь личинки *Cisidae* развиваются в ткани шляпки и зоне между тканью и гименофором. Доминирующими видами являются *Cis comptus* и *C. tomentosus* Mellié, 1848. Обычны *Thymalus aubei*, *Rhopalodontus bauderei* и *Sulcasis fronticornis*. В грибе развиваются также *Cis nitidus*, *C. micans*, *Ennearthron cornutum*, *Dacne semirufula*, *Ociotemnus glabriulus*, *C. rugulosus*.

Комплекс обитателей этого гриба сильно отличается от комплексов *T. fusco-violaceum* и *T. abietinum*, при том что нередко эти грибы можно обнаружить в одном биотопе. Возможно, это связано также и с тем, что *T. biforme* поселяется на различных лиственных породах, а два других вида — на хвойных; однако комплекс обитателей *Fomitopsis pinicola*, который растет как на хвойных, так и на лиственных породах также часто в пределах одного биотопа, в этих случаях не имеет существенных различий. Вероятнее всего, влияние породы, на которой развивается гриб, становится заметным, когда оно подкреплено различиями пищевых характеристик разных видов.

В Подмосковье в грибе развиваются *Cis jacquartii*, *C. comptus*, *Ennearthron cornutum*, *Rhopalodontus perforatus* (Никитский и др., 1996).

### *Trichaptum fusco-violaceum* (Ehrenb.: Fr.) Ryv.

Из плодовых тел, собранных на сосне обыкновенной в Подмосковье и сходных по характеристикам с *T. abietinum*, выведены жуки *Wanachia triguttata*, *Cis punctulatus*, *Zilora elongata*, *Orchesia fusiformis*.

### Сем. Hymenochaetaceae

#### *Hymenochaete rubiginosa* (Dicks.: Fr.) Lev.

Из тонких твердых многолетних базидиом этого гриба, собранного в Крыму на дубе пушистом, были выведены жуки *Cryphaeus cornutus*.

5. **Распростертые плодовые тела грибов** могут быть как очень твердыми (*Phellinus* spp.), так и мягкими (*Antrodia juniperina*). Во всех случаях специфическое распределение жуков в плодовом теле обеспечивается тем, что ткань скрыта гименофором, окружающим все плодовое тело, за исключением зоны крепления гриба к субстрату.

### Сем. Hymenochaetaceae

#### *Phellinus ferruginosus* (Schrad.: Fr) Pat.

Распростертые плодовые тела этого гриба в Крыму встречаются на мертвый древесине рябины берики и заселяются в основном *Ennearthron cornutum*, приуроченным к слою между тканью и гименофором. Также установлено развитие жуков *Rhopalodontus bauderei* и *Cis nitidus*.

### *Phellinus punctatus* (Fr.) Pil.

Распростертые однолетние плодовые тела этого гриба, растущие в Крыму на древесине османтуса, заселяют *Ennearthron cornutum*.

### Сем. Poriaceae

#### *Dichomitus campesris* (Quel.) Domanski et Orlicz

Распростертые, как правило, однолетние мясисто-пробковые плодовые тела этого гриба наиболее часто встречаются на сухостое дуба скального (реже пушистого) в Крыму. Типичным обитателем является *Ennearthron cornutum*, встречается в большинстве заселенных плодовых тел. Установлено развитие *Cis nitidus*, *C. festivus* Gyllenhal, 1813, *Rhopalodontus bauderei*, *C. comptus*, *C. clavicornis*, *Stageetus borealis*. Личинки *Cisidae* локализованы в основном между тканью и гименофором.

### *Irpex lacteus* Fr.

В тонких, кожистых распространенных плодовых телах этого гриба, растущего в Крыму на дубе скальном и пушистом, а также на альбиции, проходят развитие жуки *Cis rugulosus*, *C. laminatus*, *C. clavicornis*, *C. nitidus*. Наиболее обычен *Stageetus borealis*. Отмечены имаго *Scaphidema metallicum* (Fabricius, 1792).

\* \* \*

Следует отметить, что влияние консистенции (структурой) плодового тела гриба на видовой состав мицетобионтов существенно не только в случае недолговечных мягких плодовых тел; та же картина наблюдается и в самых твердых из трубовиков. Трофические связи жесткокрылых с грибами не всегда определяются только биохимической адаптацией к родственным субстратам, в ряде случаев существенное значение имеет их твердость и структура. Например, некоторые *Cisidae* предпочитают трубовые грибы филогенетически удаленных родов *Fomes*, *Fomitopsis*, *Ganoderma* и *Phellinus*, близких в большой степени по твердости и структуре базидиом. Приуроченность этих жуков к развитию в грибах определенной консистенции часто является преобладающей по отношению к использованию систематически близких субстратов.

Эти полифаги используют местные, структурно близкие между собой виды грибов, и их набор меняется по широте. Например, *Enneapteron cornutum* заселяет в Белгородской обл. большую часть распространенных на этой территории грибов рода *Phellinus*, в Крыму *E. cornutum* развивается в местных видах этого рода грибов а также в *Dichomitus campestris*. Аналогично *Diaperis boleti* заселяет местные мягкие трутовики с мясистой тканью: в Подмосковье чаще всего *Piptoporus betulinus* и *Laetiporus sulphureus*, а в Белгородской обл. — *Fistulina hepatica*, *Laetiporus sulphureus* и *Polyporus squamosus*.

Трутовые грибы часто имеют сравнительно жесткую консистенцию и живут очень долго. Обе эти характеристики связаны с типом гифальной системы трутовиков (Бондарцева, 1998). В последнее время этот признак активно используется в систематике трутовых в качестве родового. Тип гифальной системы определяется степенью дифференциации гиф в базидиоме по наличию или отсутствию вторичного утолщения и, как следствие, определяет особенности пищевого субстрата, его твердость.

Плодовые тела с мономитической гифальной системой не имеют вторично утолщенных гиф. В базидиомах таких грибов, имеющих разную жесткость и принадлежащих к разным семействам (*Inonotus* spp., *Fistulina hepatica*, *Hapalopilus nidulans* и др.), развиваются преимущественно разнообразные *Heteromera*, в частности жуки из родов *Abdera*, *Orchesia*, *Hallomenus*, *Triphylus*.

Трутовики с димитической гифальной системой со связывающими гифами имеют относительно мягкие плодовые тела и заселяются разнообразными мицетобионтами, а трутовики, у которых димитическая гифальная система включает в себя скелетные гифы, имеют твердую ткань и также, как грибы с тримитической гифальной системой, заселяются преимущественно *Cisidae* и *Dorcatomiae*.

### Пищевая специализация жесткокрылых — обитателей трутовых грибов

Подmonoфагами подразумеваются виды жуков, личинки которых проходят развитие в грибах одного вида, олигофагами являются жуки, личинки которых питаются грибами одного рода или близких родов, полифаги имеют личинок с широким спектром пищевых субстратов. Большая часть видов изученных жесткокрылых — обитателей трутовых грибов являются полифагами — 73% видов, развивающихся в базидиомах.

Гипотеза о том, что насекомым-мицетофагам в отличие от фитофагов в целом свойственна полифагия, была высказана еще Дюфуром в 1839 г. Это объясняется непредсказуемостью ежегодного появления в достаточном количестве определенных

видов грибов-хозяев, тогда как использование широкого круга грибов в значительной степени гарантирует наличие субстрата для развития личинок в любой год и, кроме того, облегчает возможность расселения каждого вида по различным биотопам независимо от состава биоты грибов (Яковлев, 1994).

Для жесткокрылых, заселяющих плодовые тела трутовиков, преобладание полифагии не может быть объяснено эфемерными свойствами субстрата, так как он довольно долговечен (даже базидиомы однолетних трутовиков сохраняются на субстрате иногда в течение нескольких лет), и биота трутовых испытывает меньшее влияние годовых колебаний осадков и других климатических факторов за счет развития на древесине.

Несмотря на широкое распространение полифагии среди мицетофагов, как справедливо отмечает Е.Б. Яковлев (1994), “даже самые широкие полифаги, как правило, предпочитают заселять определенные группы грибов”. Некоторые полифаги, не обнаруживающие явно предпочтаемых субстратов в одной части ареала, в другой развиваются преимущественно в одном грибе. Примером такого местного предпочтения может служить *Cis comptus*, который в средней полосе развивается в разных грибах, а в Крыму проходит развитие в основном в *Trichaptum biforme*.

*Cis nitidus*, заселяющий в широколиственных лесах заповедника Лес-на-Ворскле грибы *Ganoderma lipsiense* и *G. lucidum*, т.е. проявляющий себя на этой территории как олигофаг, в Крыму значительно расширяет круг заселяемых субстратов и развивается в 14 видах трутовиков.

Для двукрылых, заселяющих мягкие в большинстве случаев эфемерные плодовые тела наземных грибов и доминирующих в этой экологической нише, возможность заселять различные виды грибов оказалась эволюционно более выгодна. Появление олигофагии и монофагии двукрылых связано с устойчивым ежегодным плодоношением некоторых видов наземных и долговечностью афиллофоровых грибов. Данные, не подтвержденные исследованиями других авторов, скорее всего, не столько свидетельствуют об олигофагии этих видов, сколько являются следствием недостаточной изученности биологии их преимагинальных стадий (Яковлев, 1994).

Более широкие пределы разброса пищевых характеристик субстратов, используемых жуком, приспособленность к питанию разнородными субстратами даже в том случае, если число видов грибов относительно невелико, свидетельствуют о большей экологической универсальности этого вида, чем заселение большого числа видов, которые близки по структуре или родственны друг другу.

Среди жесткокрылых олигофагия — достаточно распространенное явление, и даже при сегодняшнем

состоянии изученности пищевых субстратов обнаруживаются вилы, личинки которых достоверно пытаются грибами одного рода или грибами узкого круга видов (15% изученных видов жестокрылых-мицетофагов). Таковы, например, *Abdera affinis*, *A. flexuosa*, *Cis punctulatus* и ряд других видов.

Монофаги — самая малочисленная группа обитателей грибов (12% видов изученных жуков, развивающихся в трутовиках), но большинство из них благодаря прочным пищевым связям и, вероятнее всего, большей конкурентоспособности за пищевой субстрат, являются широко распространеными видами. Таковы, в частности, *Eledona agaricola* и *Pentaphyllus testaceus*, заселяющие *Laetiporus sulphureus*. Однако среди двукрылых видов-монофагов, способных развиваться в плодовых телах грибов, известны лишь единицы. При этом все эти виды грибов как субстрат для развития личинок *Diptera* характеризуются высокой степенью надежности и способны поселяться на деревьях разных пород, находящихся в различном физиологическом состоянии, вследствие чего популяции их широко распространены и обычно многочисленны в разных типах леса и даже в парковых насаждениях.

Появление монофагии у жестокрылых, вероятно, выходит за рамки связи с надежностью пищевого субстрата, так как некоторые виды жуков, например *Dorcatominae*, развиваются на большом количестве видов многолетних грибов таких, как *Fomes fomentarius*, *Phellinus* spp., *Ganoderma lucidum*, а монофагия установлена и для обитателей очень мягких однолетних трутовиков, например, жуки *Eledona agaricola* и *Pentaphyllus testaceus* заселяют *Laetiporus sulphureus*.

Анализ многолетних наблюдений над мицетобионтами, заселяющими разнообразные субстраты, по всей видимости, должен показать, что строгих монофагов среди них очень мало или вообще нет, так как в экстремальных условиях (слишком сухой или влажный год, отсутствие основного субстрата, граница ареала) насекомые, считающиеся монофагами, на самом деле могут развиваться и в других грибах, хотя и крайне редко. Косвенным доказательством этого может служить тот факт, что жуки в лабораторных условиях могут заселять не свойственные им грибные субстраты при отсутствии других. Исследователи двукрылых (Кривошеина и др., 1986) относят насекомых с явной приуроченностью к одному виду, но способных иногда заселять и другие субстраты, к категории монофагов. В таком значении этого термина существование монофагии у жуков-мицетобионтов не вызывает сомнений.

Итак, следует признать, что на сегодня невозможно дать однозначный ответ о причинах возникновения поли-, олиго- или монофагии у жестокрылых-мицетобионтов. Адаптивные преимущества полифагии представляются очевидными, однако

благополучное существование и широкое распространение олиго- и монофагов не вызывает сомнений. Риск потери пищевого субстрата и возможная элиминация вида на части ареала должны быть скомпенсированы. Таким фактором может быть, например, высокая плодовитость и миграционные способности моно- и олигофагов. Вопрос о путях использования жестокрылыми различных пищевых стратегий остается открытым.

В работе по двукрылым Палеарктики Е.Б. Яковлев (1994) обращает внимание на существенную деталь, касающуюся различных попыток классификации двукрылых-мицетофагов, которые "в значительной степени искусственны, поскольку трофический статус точно установлен для очень немногих видов. Этот вопрос требует специальных исследований, так как личинки, развивающиеся в плодовых телах или на скоплении мицелия, могут питаться не самим грибным субстратом, а какими-то другими организмами, поселяющимися на этих субстратах, — от бактерий и микроскопических грибов до личинок других видов насекомых. В то же время факт развития личинок каждого вида в плодовых телах или на мицелии грибов можно считать достаточно точно установленным". Это позволяет с уверенностью присваивать виду лишь статус облигатного или факультативного мицетобиона. Среди мицетофагов также есть виды, использующие в пищу гифы различных типов, ткань, спороносный слой или споры.

Одной из дальнейших задач изучения экологии мицетобионтов, безусловно, должно стать установление непосредственного источника пищи вместо предполагаемого по локализации. Вероятнее всего для этого потребуются анализы содержимого кишечника и ферментативного аппарата, а также биохимические исследования пищевых субстратов.

### Закономерности изменения комплексов жестокрылых — обитателей плодовых тел трутовых грибов по градиенту широтной зональности

Особый интерес представляет вопрос о смене сообществ жестокрылых — обитателей широко распространенных видов трутовых грибов по градиенту широтной зональности. Несмотря на то, что эти грибы (в частности *Fomes fomentarius*, *Trametes ochracea*, *Trichaptum biforme* и некоторые другие) часто поселяются на один и тех же породах, как например *F. fomentarius*, растущий на березе в лесах Кольского полуострова и на посадках березы на Демерджи-яйле в Крыму, климатические и вообще биогеоценологические условия их произрастания в пределах обширного ареала сильно различаются.

Исходя из этих соображений, можно было ожидать двух противоположных результатов исследо-

ваний этого вопроса. Первое — определяющим оказывается влияние пищевых, характеристик гриба, сохраняющих достаточную стабильность в различных условиях для того, чтобы комплексы жесткокрылых не менялись по широте или менялись незначительно. Второе — местные условия существования популяций жесткокрылых, нестрого привязанных к питанию конкретными видами грибов, определяют картину заселения, и в грибе развиваются большей частью аборигенные виды, живущие на систематически либо структурно близких видах грибов.

Изучение видового состава обитателей широкоареальных грибов показало, что спектр мицетобионтов, развивающихся в базидиомах, изменяется по широте; обогащаясь местными мицетобионтами-полифагами и сохраняя набор монофагов. Разнообразие обитателей гриба возрастает к югу. Так, отмершие плодовые тела *Fomes fomentarius* на всей территории его распространения заселяются *Bolitophagus reticulatus*, почти столь же обычны в нем жуки *Neomida haemorrhoidalis*; набор *Cisidae* и *Dorcatominae* отражает местную фауну мицетобионтов этих групп, заселяющих твердые трутовики. Итак, при сохранении общей схемы использования субстрата набор видов изменяется по широте, и еще в большей степени это проявляется в составе насекомых, встречающихся на грибе в стадии имаго.

Видовой состав жесткокрылых, развивающихся в грибах, растущих в пределах одной широтной зоны на разных древесных породах, остается в целом неизменным. В основе комплекса жуков, заселяющего *Fomes fomentarius* в березовых посадках в Крыму на Демерджи-яйле, лежат те же виды, которые заселяют этот гриб в буковых лесах Крыма (*Bolitophagus reticulatus*—*Cis nitidus*—*Rhopalodontus baudueri*) вместо характерного для подмосковных грибов на березе комплекса *Bolitophagus reticulatus*—*Cis jacquemartii*—*Rhopalodontus perforatus*.

Исследование влияния древесной породы на видовой состав обитателей трутовых грибов можно проводить только в том случае, когда гриб поселяется в одних и тех же (сходных) условиях на разных породах. Хотя многие трутовики могут поселяться на целом ряде пород, как правило, в одной широтной зоне они имеют явно предпочитаемый субстрат. Так, *Laetiporus sulphureus* в широколиственной зоне Европейской России поселяется преимущественно на дубах, в Сибири — на лиственнице, в Средней Азии — на тополях, на Дальнем Востоке — на маньчжурском орехе. Распространение породы-хозяина является важней-

шим условием для нахождения гриба, но границы распространения трутовиков всегда несколько сужены по сравнению с породой-хозяином (Бондарцева, 1998). Детальные исследования ареалов мицетобионтов, по всей вероятности, должны показать сужение границ распространения специализированных видов жуков по сравнению с границами распространения гриба.

Характер распределения мицетобионтов внутри базидиомы определенного вида гриба сохраняется неизменным в разных частях территории распространения гриба, хотя виды, составляющие основу комплекса в различных зонах, меняются. Так, в широко распространенном трутовике *Trametes ochracea* трехчленная основа комплекса обитателей (*Cis boleti/rugulosus*—*Cis hispidus/micans*—*Sulcasis affinis/fronticornis*+*Octotemnus glabriculus*) сохраняется на большей части территории, несмотря на изменяющийся видовой состав. Близкая ситуация с несколько обедненным составом мицетобионтов наблюдается в грибе *Trametes versicolor*. Увеличение разнообразия обитателей гриба к югу происходит не за счет расширения числа видов, более или менее постоянно обнаруживаемых в грибе, а за счет расширения кормовых спектров мицетофагов-олиго- и полифагов на юге и их периодического развития в грибах, нехарактерных для них севернее.

Состав комплексов жесткокрылых — обитателей, заселяющих один вид гриба, находится в тесной связи с областью распространения этого гриба. Климат, древесная порода, по всей видимости, оказывают меньшее влияние на распространение монофагов, к тому же диапазон изменяющихся факторов ограничен условиями, допускающими развитие гриба. Подобную "верность" своему субстрату обнаруживают и некоторые олигофаги, например *Cis hispidus*, заселяющий трутовики рода *Trametes* от Кольского полуострова до зоны широколиственных лесов.

Автор выражает искреннюю благодарность Т.Н. Барсуковой (кафедра микологии и альгологии биологического факультета МГУ), оказавшей большую помощь в определении грибов, А.В. Компанцеву и Т.В. Компанцевой (Институт проблем эволюции и экологии животных РАН), Н.Б. Никитскому (отдел энтомологии Зоологического музея МГУ) за ценные консультации и помощь в определении жесткокрылых, Е.А. Дунаеву (отдел герпетологии Зоологического музея МГУ) за содействие в организации полевой работы и консультации, В.П. Исикову (отдел защиты растений Государственного Никитского ботанического сада) за ценные консультации по методике и помощь в определении грибов, собранных в Крыму.

Автор глубоко признателен профессору Р.Д. Жантиеву (кафедра энтомологии биологического факультета МГУ) за неоцененную помощь на всех этапах работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцева М.А. Семейства Альбатрелловые, апортиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые,

кортициевые (виды с порообразным гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые,

ригидопоровые, феоловые, фистулиновые / Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. СПб., 1998. 391 с.

Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. Семейство гименопетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые / Определитель грибов СССР. Порядок афиллофоровые. Вып. 1. Л., 1986. 196 с.

Компаниев А.В. Комплексы жесткокрылых, связанных с основными древоразрушающими грибами в лесах Костромской области // Животный мир южной тайги. М., 1984. С. 191–196.

Кривошеина Н.П., Зайцев А.И., Яковлев Е.Б. Насекомые – разрушители грибов в лесах европейской части СССР. М., 1986. 340 с.

Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые-ксилобионты, мицебионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фаун этих групп Московской обл.) // М., 1996. 197 с.

тобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фаун этих групп Московской обл.) // М., 1996. 197 с.

Никитский Н.Б., Семенов В.Б., Долгин М.М. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фаун этих групп Московской обл.). Дополнение 1 (с замечаниями по номенклатуре и систематике некоторых жуков *Melandryidae* мировой фауны). (Исследования по фауне.) М., 1998. 55 с.

Яковлев Е.Б. Двукрылые Палеарктики, связанные с грибами и миксомицетами. Петрозаводск, 1994. 128 с.

Яковлев Е.Б. Палеарктические двукрылые, связанные с грибами и миксомицетами, и их фауна и экология в Карелии. Автореф. докт. дис. Петрозаводск, 1995. 56 с.

Поступила в редакцию  
15.05.01

Биологический ф-т МГУ,  
кафедра энтомологии  
1899, Москва, Воробьевы горы

## BEETLE COMPLEXES IN POLYPORE FUNGI IN EAST-EUROPEAN PLAIN AND CRIMEA

D.S. Schigel

### Summary

Most of beetles, living in polypore fungi are polyphagous. Composition of species living in widely distributed polypore fungi changes latitude direction, with species diversity and diet spectrum increasing southwards. Beetle larvae are located mostly in context and in the layer between context and hymenophore of a fungus. The carpophore accretion leads to changes in the beetle dimensional distribution. Distribution of beetles inside the carpophore is constant in different parts of a fungus areal, in spite of changes in species composition of beetles. Not only taxonomy of fungi determines distribution of beetle larvae, but, also, hardness, structure and hyphal type of carpophore are important properties of substrate.