

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Уральское отделение
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

КРАСУЦКИЙ Борис Викторович

УДК 595.76:582.284:591.5

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЖЕСТКОКРЫХ С КСИЛОТРОФНЫМИ
БАЗИДИАЛЬНЫМИ ГРИБАМИ В РАВНИННОМ ЗАУРАЛЬЕ

03.00.16 - Экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск - 1990

Работа выполнена в лаборатории функциональной биоценологии
Института экологии растений и животных УрО АН СССР

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор
Л.Н. Добринский,
кандидат биологических наук, старший
научный сотрудник В.А. Мухин

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Д.А. Беленков
кандидат биологических наук, старший
научный сотрудник Е.В. Колтунов

Ведущая организация: Институт леса Карельского филиала
АН СССР

Защита диссертации состоится "24" IV 1990 г.
12 —— в заседании ученого совета
запросить ученый степень
и растений и животных
9, Свердловск,

библиотеке Института

ХР

1990 г.

диплома

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.

Актуальность темы. В работах по лесной биогеоценологии большое внимание уделяется изучению сообществ, формирующихся в различных по структуре, свойствам и происхождению субстратах - древесице, разлагаемых органических остатках, почве и т.п. Интересной, достаточно крупной и своеобразной является группа мицетобионтов - организмов, тем или иным образом связанных в своей биологии с грибами, и функционально занимающих следующий, более высокий, чем грибы трофический уровень в детритной пищевой цепи леса.

Накопленные к настоящему времени данные убедительно показывают, что грибы как специфическая среда (субстрат) обитания заселяются комплексом, в основном, высокоспециализированных организмов. В его состав входят водоросли, сопутствующие микроорганизмы и многочисленные беспозвоночные животные (нematоды, колчатые черви, многооножки, пауки, мокрицы, брюхоногие моллюски и др.), среди которых явно преобладают насекомые. Компоненты этого комплекса или, как мы называем, мицетофильного сообщества, тесно связаны между собой и с грибами и поэтому их эволюция происходит сопряженно.

В современный период среди мицетобионтов полностью доминируют насекомые из отрядов двукрылых и жесткокрылых. При этом, если двукрылые в своей биологии самым тесным образом связаны с сапрофитными шляпочными грибами, то жесткокрылые-мицетобионты, в большинстве своем, заселяют дереворазрушающие грибы и доминируют среди других обитателей в данной адаптивной зоне.

Несмотря на высокое удельное значение жесткокрылых в энтомокомплексах дереворазрушающих грибов их видовой состав, биология, характер взаимосвязей с грибами и роль в лесных экосистемах изучены весьма слабо. Имеющиеся в литературе данные неизвестны и фрагментарны, большая часть известных нам работ посвящены либо ха-

рактеристике отдельных таксонов жесткокрылых-мицетобионтов, либо анализу комплексов обитателей достаточно узкого круга видов дереворазрушающих базидиальных грибов. Лишь в единичных работах ставятся и частично рассматриваются вопросы, касающиеся структуры, условий и особенностей формирования, динамики и биоценотической роли сообществ мицетобионтов. Если к этому добавить и то, что многие дереворазрушающие грибы широко используются как объекты промышленного культивирования и заготовок, то актуальность изучения мицетобионтных жесткокрылых как основных разрушителей их плодовых тел становится несомненной.

Цель и основные задачи работы. Целью работы было изучение фауны и биологии мицетобионтных жесткокрылых различных районов Равнинного Зауралья и познание форм их взаимосвязей с основными дереворазрушающими грибами данного региона.

Для этого решались следующие основные задачи:

1. Изучение видового состава и особенностей зонального распределения мицетобионтных жесткокрылых в Зауралье.
2. Анализ направлений трофической специализации насекомых и разработка экологической классификации мицетобионтов дереворазрушающих базидиальных грибов.
3. Выявление основных закономерностей формирования энтомокомплексов грибов на различных стадиях существования плодовых тел.
4. Изучение сезонной динамики видового состава и численности мицетобионтных жесткокрылых.
5. Обоснование роли мицетобионтов в жизни грибов и биогеоценотической функции системы "грибы-насекомые" в лесах.

Научная новизна. Впервые для Равнинного Зауралья выявлен видовой состав и изучена биология жесткокрылых, связанных с основными дереворазрушающими грибами данного региона: отмечено 93 вида, из которых 25 впервые указываются как мицетобионты. Рассмотрены на-

правления специализации насекомых к грибам и на этой основе разработана экологическая классификация мицетобионтов ксилотрофных базидиомицетов. Выявлены группы факторов, определяющих состав группировок обитателей базидиом. Показана роль отдельных видов и экологических группировок жуков в форезии грибных спор; для этой цели предложены коэффициенты энтомохории. На основе полученных данных сделан вывод о роли мицетобионтов в лесных экосистемах.

Практическая ценность работы. Изучен видовой состав и биология хестокрылых, являющихся основными разрушителями плодовых тел хозяйственно ценных дереворазрушающих грибов, в частности, отдельных видов рода *Pleurotus* (Fr.) Кипп. Предложен ряд профилактических мероприятий по защите этих грибов от вредящих им насекомых.

Апробация работы. Материалы работы представлялись на Областных конференциях молодых учёных и специалистов (г. Свердловск, 1985, 1986, 1987, 1988), на I-ом и II-ом годичных совещаниях Уральского отделения ВЭО (г. Свердловск, 1987, 1988), на 5-ой Всесоюзной микологической школе (г. Звенигород, 1987), на IV-ой Всесоюзной конференции "Изучение грибов в биогеоценозах" (г. Пермь, 1988), на VII-ом совещании энтомологов Сибири (г. Новосибирск, 1989) и на IO-ом съезде ВЭО (г. Ленинград, 1989).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 печатных работ.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 257 страницах машинописного текста (из них 134 – основной текст) и состоит из введения, 7 глав, включаящих обзор литературы, методическую часть и результаты исследований, заключения, списка литературы (256 источников, из них 84 – на иностранных языках) и приложений. Текст иллюстрирован 22 таблицами (из них 4 – в приложениях) и 88 рисунками (из них 70 – в приложениях).

Автор искренне признателен научным руководителям и всем энтомологам, оказавшим содействие в процессе проведения работы.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ.

Глава 1. Обзор литературы.

Проанализировано состояние изученности мицетобионтных насекомых Голарктической фауны; основное внимание обращено на группу жесткокрылых. На обширном литературном материале дана характеристика основных форм взаимосвязей насекомых с различными систематическими и экологическими группами грибов и рассмотрен комплекс вопросов, связанных путей становления и форм преобразования мицетофильных сообществ в рамках исторического прошлого и на современном этапе их существования. В приложении к главе дан сокращённый библиографический список основных работ по насекомым-мицетобионтам за период с 1873 по 1988 гг., составленный с учётом их тематики.

Глава 2. Районы исследований. Материал и методика работы.

Исследования имели место в большинстве геоботанических зон и подзон Приуральского сектора Западно-Сибирской равнины: лесотундре (редколесья), лесной зоне (средняя, южная тайга, подтайга) и лесостепи и проводились на территориях, занятых как коренными, так и производными лесами. На основе литературных данных кратко охарактеризованы климат, рельеф, почвы и лесная растительность каждой из подзон Западно-Сибирской равнины.

Сбор материала проводился в летне-осенние сезоны (до наступления первых заморозков) в течение 5 лет (1982–84 и 1986–87 гг.). Материалом послужили насекомые, главным образом, жесткокрылые, собранные на различных стадиях онтогенеза с поверхности и из толщи базидиом грибов, а также прилегающих к ним участков древесины. Всего исследовано 5017 плодовых тел 50 видов хилотрофных базидиомицетов, относящихся к 7 семействам и 2 порядкам.

Основной формой полевых работ были маршрутные учёты, протяженность которых составила около 300 км. Кроме учётов, при проведении работ на стационаре (Талицкий опорный пункт Института леса

УрО АН СССР – подтайга) для постоянных наблюдений в различных биотопах было заложено 6 пробных площадок размером 100 х 100 м.

Во время маршрутных учётов решались, в основном, две задачи: изучение видового состава мицетобионтов и оценка их встречаемости. Встречаемость определяли как процентное соотношение между числом заселённых тем или иным видом насекомых плодовых тел и общим числом исследованных. При проведении работ на пробных площадях особое внимание уделялось изучению характера взаимосвязей насекомых с грибами, закономерностей формирования сообществ мицетобионтов на различных стадиях существования плодовых тел, рассмотрению сезонных аспектов динамики видового состава и численности (встречаемости) жуков. Все исходные данные (дата и место сбора, характеристика биотопа, порода древесины и её состояние, вид гриба, его возраст, положение плодовых тел на субстрате, их состояние и масса, видовой состав мицетобионтов данного вида грибов, фазы их жизненного цикла, локализация в плодовых телах и древесине) заносились в специальные карты учёта насекомых-мицетобионтов.

Обнаруженные в грибах личинки воспитывались до стадии имаго в садках по разработанным методикам (Яковлев, Осипова, 1985а), адаптированным по отношению к обитателям дереворазрушающих грибов.

Для математической обработки результатов были применены индексы Чекановского–Сёренсена и метод построения дендрограмм путём присоединения среднего.

В приложениях к главе помещён систематический список исследованных дереворазрушающих грибов с указанием их субстратной специализации, дано описание пробных площадок и представлен образец заполненной карты учёта насекомых-мицетобионтов.

Глава 3. Плодовые тела дереворазрушающих грибов как среда (субстрат) обитания насекомых.

Дереворазрушающим грибам принадлежит ведущая роль в процессах

разложения древесины и тем самым определяется важнейшее и во многих отношениях уникальное биогеоценотическое положение этой группы организмов (Мухин, 1984).

Приведены общие сведения по биологии ксилотрофных базидиомицетов. Особое внимание заострено на их трофической специализации и способности вызывать различные типы гнилей и прелость древесины.

Базидиомы дереворазрушающих грибов – специфичны по анатомическому строению (тип гифальной системы, структура гименофора и т.д.) морфологии (форма, размеры, окраска и т.д.), целому ряду биохимических показателей субстрата. Это, в свою очередь, обуславливает своеобразие связанных с ними энтомокомплексов.

Заселённость плодовых тел дереворазрушающих грибов жесткокрылыми.

Заселённость (З) или повреждённость (повреждаемость) различных видов дереворазрушающих грибов неодинакова и варьирует от 0 до 100 процентов. Более того, величина повреждаемости одних и тех же видов грибов изменяется при переходе из одной подзоны к другой, как правило, уменьшаясь при продвижении на север (в лесостепи общая заселённость ксилотрофных базидиомицетов составляет 55,8%, в лесотундре – 19,5%).

В большей степени бывают повреждены агариковые грибы (в лесостепи З = 97,9%, в лесотундре З = 61,9%). Второе место по этому показателю занимают афиллофловые (в лесостепи З = 51,6%, в лесотундре З = 19,5%), причём деструкторы лиственных пород деревьев повреждаются насекомыми значительно сильнее (заселённость обычно превышает 20%), чем деструкторы хвойных (заселённость, как правило, менее 20%, часто равна нулю).

В приложениях к главе даны фотографии плодовых тел отдельных дереворазрушающих грибов и приведена таблица величин заселённости всех видов грибов для обследованных районов.

Глава 4. Фауна мицетобионтных жесткокрылых.

Видовой состав и встречаемость жесткокрылых – мицетобионтов ксилотрофных базилиомицетов.

В составе мицетобионтов дереворазрушающих грибов обследованных районов отмечены представители 27 семейств и 93 видов жесткокрылых (Таблица I). Наибольшее число видов (64) зарегистрировано в подтайге, несколько меньше – 58 видов – выявлено для южной подзоны тайги. Минимальное число видов (16) отмечено в лесотундре – самом северном из обследованных районов. Относительно невелико также число видов мицетобионтов в лесостепи – 38 видов.

Разнообразие фауны в целом определяется большим числом семейств жуков при относительно небольшом количестве видов в каждом семействе. Наиболее крупными семействами являются трутовиковые жуки – Cisidae (14 видов), стафилиниды – Staphylinidae (11 видов), грибоеды – Mycetophagidae (7 видов) и грибовики – Erotylidae (6 видов), причём трутовиковые жуки и грибовики формируют ядро комплекса мицетобионтов во всех районах, занимая ведущее положение по встречаемости (см. Таблицу I). В южной части лесной зоны и в лесостепи в группу доминантов входят также грибоеды и чернотелки – Tenebrionidae.

Постоянным компонентом фауны мицетобионтов дереворазрушающих грибов данного района являются членивички (Scaphidiidae), отдельные виды блестянок (Nitidulidae), щитовидки (Ostomatidae), некоторые тенелюбы (Melandryidae), скрытники (Lathridiidae), гладкотельцы (Cerylonidae), лейодиды (Leiodidae) и другие.

Многие виды и даже семейства жуков представлены единичными находками (см. Таблицу I).

Особенности зонального распределения мицетобионтных жесткокрылых в Равнинном Зауралье.

В соответствии с современным распределением жесткокрылых-мицето-

Таблица I.

Систематический состав и встречаемость мицетобионтных жесткокрылых в обследованных районах Равнинного Зауралья.

Семейства жуков	Районы исследований										Зауралье в целом	
	лесо- степь		под- тайга		ижная тайга		средняя тайга		лесо- тундра		I	2
	I	2	I	2	I	2	I	2	I	2	I	2
Cisidae	8	I7,4	I2	I7,2	II	I7,9	7	20,3	4	I3,2	I4	I7,20
Staphylinidae	I	I,09	5	I,38	5	0,71	-	-	4	ед.	II	0,64
Mycetophagidae	4	6,90	7	4,96	6	6,04	I	3,00	I	I,42	7	4,46
Erotylidae	6	9,I7	6	7,54	6	7,91	4	9,70	2	4,I4	6	7,69
Lathridiidae	I	0,30	3	0,61	2	0,74	2	0,91	2	I,63	5	0,84
Tenebriidae	5	5,96	3	4,76	3	4,74	I	I,72	-	-	5	3,44
Nitidulidae	3	2,83	4	3,00	3	2,25	I	I,31	-	-	4	I,88
Leiodidae	I	0,81	4	0,72	2	0,20	-	-	-	-	4	0,34
Ostomatidae	2	4,I2	I	3,91	3	3,27	I	2,56	-	-	3	2,86
Scaphidiidae	I	3,8I	I	2,86	3	2,80	2	3,80	-	-	3	2,65
Melandryidae	I	0,86	3	I,II	2	I,42	I	0,20	-	-	3	0,72
Rhizophagidae	-	-	3	0,08	I	0,06	-	-	-	-	3	ед.
Cucujidae	-	-	2	ед.	2	ед.	-	-	-	-	3	ед.
Carabidae	I	ед.	-	-	2	ед.	-	-	-	-	3	ед.
Cryptophagidae	-	-	-	-	I	0,01	-	-	2	ед.	3	ед.
Elateridae	-	-	I	ед.	I	ед.	I	ед.	-	-	3	ед.
Cerylonidae	I	0,10	2	0,37	I	0,46	I	0,51	I	0,27	2	0,34
Sphindidae	I	I,30	I	ед.	-	-	-	-	-	-	2	0,26
Anobiidae	I	3,I4	I	3,22	I	3,II	I	3,I9	-	-	I	3,15
Pselaphidae	-	-	I	ед.	I	ед.	-	-	-	-	I	ед.
Mordellidae	-	-	-	-	I	ед.	-	-	-	-	I	ед.
Scarabaeidae	-	-	I	ед.	-	-	-	-	-	-	I	ед.
Cleridae	-	-	I	ед.	-	-	-	-	-	-	I	ед.
Histeridae	-	-	I	ед.	-	-	-	-	-	-	I	ед.
Orthoperidae	I	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	I	ед.
Curculionidae	-	-	I	ед.	-	-	-	-	-	-	I	ед.
Colydiidae	-	-	I	ед.	I	ед.	-	-	-	-	I	ед.
Всего:	38	55,8	64	50,8	58	50,0	23	47,4	I6	21,3	93	45,06

Примечания: I - число видов в семействе, 2 - встречаемость (процент заселенных базисом от всех исследованных), ед. - единичные.

бионтов в Зауралье и, в первую очередь, положение их ареала относительно широтного градиента, выделены следующие основные эко-географические комплексы видов (единичные виды не рассматриваются):

1. Комплекс лесостепных видов (4 вида жесткокрылых) – северная граница их распространения проходит по южной подтайге. Характерный представитель – *Sphindus dubius* Gyll. (Sphindidae).

2. Комплекс бореально-лесостепных видов (37) видов – встречаются в лесостепной, подтайжной, южно-тайжной и южной части среднетайжной подзонах. Из их числа можно назвать *Dorcatoma dresdensis* Herbst. (Anobiidae), *Cis boleti* Scop. (Cisidae), *Dacne bipustulata* Thunbg. (Erotylidae), *Thymalus limbatus* F. (Ostomatidae), *Diaperis Boleti* L. (Tenebrionidae).

3. Комплекс бореальных видов (9 видов) – эти виды в своём распространении связаны с лесной зоной (от южной до северной тайги); некоторые из них заходят в северную подтайгу. Типичными бореальными видами являются: *Octotemnus glabriculus* Gyll. (Cisidae), *Pterygium crenatum* Gyll. (Cryptophagidae), *Melandrya dubia* Schall. (Melandryidae), *Cartodere filum* Aube. (Lathridiidae).

4. Комплекс эвриональных видов (6 видов) – встречаются во всех подзонах от лесостепи до лесотундры включительно. Характерные представители: *Cis comptus* Gyll., *Sulcacis affinis* Gyll. (Cisidae), *Triplax aenea* Schall., *T. scutellaris* Charp. (Erotylidae).

Преобладание среди мицетобионтов бореально-лесостепных видов свидетельствует о том, что именно на юге лесной зоны (северная подтайга, южная тайга) наиболее интенсивно шёл процесс освоения грязью насекомыми и формирования мицетофильных сообществ.

В приложении к главе приведены систематический список жуков-мицетобионтов и данные по их встречаемости для всех обследованных районов Равнинного Зауралья.

Глава 5. Экологические связи жесткокрылых с ксилотрофными базидиальными грибами.

Избирательное отношение жесткокрылых к грибам.

Подобно всем другим насекомым-микетобионтам отношение подавляющего большинства жуков к определённым видам и группам грибов-ксилотрофов носит избирательный характер. Степень этой избирательности обусловлена, прежде всего, пищевыми потребностями жуков.

Большая часть семейств (24 семейства) и видов (75 видов) предпочтуют в заселении собственно трутовые грибы (*Polyporaceae s. L.*), 35 видов из 14 семейств отмечены в агариковых семейства *Polyporaceae s. str.* Небольшое число видов связано с грибами из семейств *Stereaceae, Schizophyllaceae* (Таблица 2).

Основные направления специализации прослеживаются уже на уровне семейств жуков. Так, трутовиковые жуки, чернотелки и точильщики (*Anobiidae*) в массе своей связаны с собственно трутовыми грибами, грибовики предпочитают, главным образом, агариковые грибы, грибоеды могут заселять как агариковые, так и афиллофоровые грибы и т.д.

Наряду с obligatno связанными с грибами видами существует довольно большая группа жесткокрылых, способных развиваться и обитать не только в грибах, но и в других субстратах (древесина, подстилка, почва и т.п.). Лейодиды часто регистрируются в слизевиках и подземных грибах, скрытники – в разлагающихся веществах растительного происхождения. Щитовидки, тенелжбы, гладкотель и многие другие обитают в древесине на определённых стадиях её разрушения грибами. Наши данные показывают, что и в этой группе жуков проявляется не только специализация к грибам, но и хорошо выраженная избирательность в отношении определённых видов грибов.

Наконец, многие из жуков являются хищниками и их избирательность к видам грибов есть по своей сути следствие избирательности к жертве (*Carabidae, Cleridae, Colydiidae, Histeridae*).

Таблица 2.

Приуроченность жесткокрылых к различным группам хицлогрофных базидиомицетов.

Семейства жуков	Семейства дереворазрушающих грибов													
	Pol.s.L		Hym.		Gan.		Ste.		Schi.		Pol.s str.		Tri	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
Anobiidae	I	162		I	4									
Carabidae	2	2		I	I									
Cerylonidae	2	21							I	I	2	18		
Cisidae	I	4 69I	2	6	3	2	4	23	2	2	I	I		
Cleridae	I	I												
Colydiidae	I	I									I	I		
Cryptophagidae	3	7												
Cucujidae	3	5												
Curculionidae	I	I												
Elateridae	I	2		I	2						I	I		
Erotylidae	4	206		I	10						5	87	I	2
Histeridae											I	I		
Lathridiidae	5	16												
Leiodidae	4	16									I	2		
Melandryidae	3	34		I	42									
Mordellidae	I	I												
Mycetophagidae	7	16I									6	37		
Nitidulidae	4	87									I	15		
Orthoperidae	I	10												
Ostomatidae	2	193									I	4	I	2
Pselaphidae	I	5												
Rhizophagidae	3	II												
Scaphidiidae	3	96		I	10	I	2				I	9		
Scarabaeidae											I	6		
Sphindidae	2	19												
Staphylinidae	2	23	2	4	I	I					9	14		
Tenebrionidae	4	202	2	3							3	5		

а - число видов жуков, заселяющих грибы данного семейства,

б - число базидиом, заселенных представителями семейства.

Pol.s.L. - Polyporaceae s.L., Hym. - Hymenochaetaceae, Gan. - Ganodermataceae, Ste. - Stereaceae, Schi. - Schizophyllaceae,
 Pol. s str. - Polyporaceae s str., Tri. - Tricholomataceae.

Экологическая классификация жестокрылых - мицетобионтов дереворазрушающих грибов.

Экологические классификации мицетобионтов дают целостное, систематизированное представление о характере взаимоотношений насекомых с грибами и их разработка является одним из важнейших этапов в изучении подобного рода вопросов. В основу предлагаемой нами классификации положены следующие основные признаки:

1. Степень экологической специализации. Этот признак учитывает, насколько специфичны плодовые тела грибов как среда (субстрат) обитания для тех или иных видов жуков.
2. Особенности биологии личинок и имаго (образ жизни).
3. Характер трофических связей (продолжительные или кратковременные, избирательность в питании и т.д.) на стадиях имаго и, особенно, личинки.

В обобщённом виде классификация представлена на рис. I.

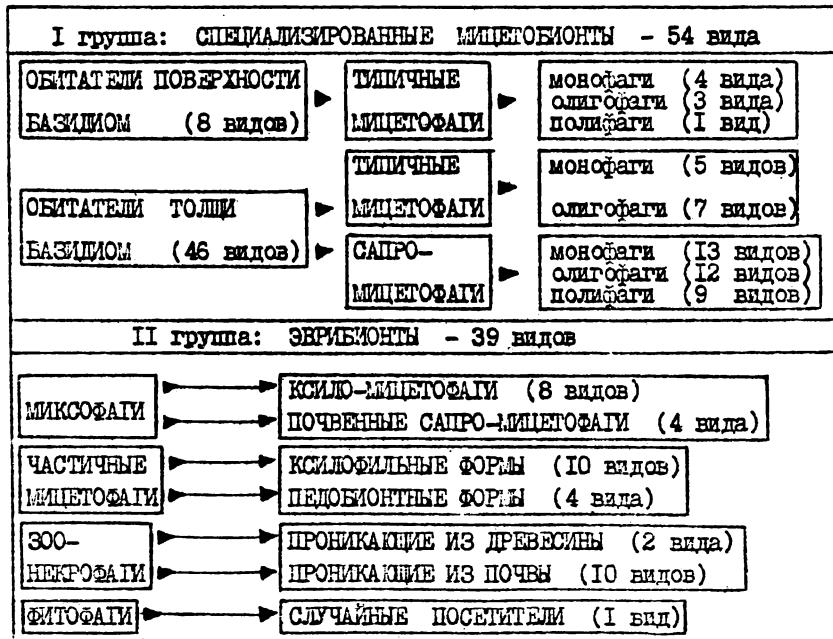


Рис. I. Экологическая классификация мицетобионтных жестокрылых.

Терминология и примеры.

Специализированные мицетобионты – их отношение к грибам облигатное. Эти виды используют плодовые тела как среду (субстрат) обитания и связаны с ними на протяжении всего жизненного цикла (Cisidae, Erotylidae, Mycetophagidae, Scaphidiidae, Anobiidae, Tenebrionidae) или большей его части (Cryptophagidae, Lathridiidae).

Эпифионты – для них плодовые тела грибов не являются характерным местообитанием, их развитие происходит обычно в других субстратах с использованием или без использования вещества грибов.

Типичные мицетофаги – виды, развивающиеся исключительно в живых "тканях" базидиом. Характерные представители – Scaphidiidae.

Сапро-мицетофаги – виды, развивающиеся в отмирающих и мертвых "тканях". Типичные представители: Cisidae, Tenebrionidae.

Монофаги – трофически связанны с грибами одного вида или рода. Из их числа можно назвать *Cis punctulatus* Gyll. (Cisidae), *Bolitophagus reticulatus* L. (Tenebrionidae).

Олигофаги – трофически связаны с грибами одного семейства или порядка. Характерные представители: большинство Cisidae, *Tritoma consobrina* (Erotylidae), *Mycetophagus quadripustulatus* L.

Полифаги – заселяют грибы различных порядков или классов. Типичные полифаги: *Dacne bipustulata* Thunbg. (Erotylidae), *Litargus connexus* Geoffr. (Mycetophagidae).

Миксофаги – виды, совмещающие (обязательное условие) различные типы питания, один из которых – мицетофагия. Это ксило-мицетофаги Cerylonidae, Ostomatidae, Mordellidae и др. и почвенные сапро-мицетофаги – Scarabaeidae и некоторые Lathridiidae.

Частичные мицетофаги (Cucujidae, Elateridae, Rhizophagidae, Orthoperidae) – использует грибы не как один из основных, а как дополнительный источник пищи; их связи с грибами ограничиваются кратковременными трофическими контактами, не приводящими к тому-

ческой специализации (локализация в определённых "тканях" грибов).

Зоо-некрофаги (Carabidae, Cleridae, Colydiidae, Histeridae) охотятся на обитателей грибов или поедают их трупы.

Энтомохория у дереворазрушающих грибов.

Наряду с трофическими связями (или кратковременными трофическими контактами), сопровождающимися (не сопровождающимися) топической специализацией, в системе "грибы-насекомые" реализуются форические взаимодействия, сущность которых заключается в том, что отдельные виды или экологические группы насекомых участвуют в распространении грибных спор.

Нам удалось выявить основных переносчиков спор отдельных видов грибов (в их число вошло 20 видов жуков из 10 семейств), а затем с помощью простого арифметического рассчёта и основанного на нём метода построения диаграммы экологической классификации, оценить долю всех связей насекомых с грибами и вывести формулу коэффициента энтомохории:

$$K_3 = \frac{\Phi P}{TP + TH + KTK + CH} , \text{ где}$$

ΦP – доля форической связи, TP – доля трофической связи,

TH – доля топической связи, KTK – кратковременные трофические контакты, CH – случайное посещение.

Величина K_3 указывает на вероятность энтомохорного способа распространения того или иного вида грибов при заселении его определённым комплексом насекомых (Таблица 3).

Рассчёт K_3 для отдельных экологических группировок жуков показал, что наибольшую роль в распространении спор ксилотрофных грибов играют ксило-мицетофаги ($K_3 = 0,38$). Специфика экологических связей этих видов, выражаясь, с одной стороны, в избирательности к древесине (типу древесной гнили), а, с другой стороны, к определённым грибам, вызывающим эти гнили, обеспечивает направленность

в переносе спор грибов, что повышает эффективность их расселения.

Таблица 3.

Коэффициенты энтомохории некоторых дереворазрушающих грибов

Виды грибов	Число видов – мицетобионтов	Из них – переносчиков	Значения K_s
<i>Fomes fomentarius</i>	55	20	0,14
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	16	2	0,05
<i>Fomitopsis pinicola</i>	17	3	0,07
<i>Lenzites betulina</i>	10	1	0,09
<i>Ganoderma applanatum</i>	5	2	0,20
<i>Trichaptum fusco-violaceum</i>	3	0	0,00

В приложении к главе охарактеризованы экологические связи жуков с грибами и проведено сравнение наших данных с литературными.

Глава 6. Основные факторы, определяющие состав группировок мицетобионтов.

Применение метода корреляционных плеяд к анализу факторов.

Анализ состава комплексов мицетобионов основных дереворазрушающих грибов показывает, что наибольшее сходство в заселении обнаруживают, во-первых, близкородственные виды – виды одного рода (рис. 2 (2,3)), во-вторых, виды, имеющие сходные по консистенции плодовые тела (консистенция определяется типом и характером расположения гиф), в-третьих, экологически близкие виды, т.е. встречающиеся, как правило, в одном и том же биотопе и на одной и той же древесной породе.

Отмечено, что консистенция базидиом – показатель, по которому афиллодоровые и

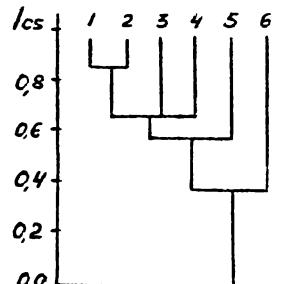


Рис. 2. Сходство состава комплексов мицетобионтов некоторых ксилотрофных грибов.

1 - *L. betulina*, 2 - *T. ochracea*, 3 - *T. hirsuta*, 4 - *C. unicolor*, 5 - *T. versicolor*, 6 - *T. suaveolens*.

агариковые грибы заметно различаются – является основным фактором, определяющим различия на уровне крупных систематических единиц грибов – их семейств и порядков. На родовом и видовом уровнях наибольшее значение имеют такие факторы как биохимический состав "тканей" плодовых тел, их состояние, приуроченность к определённому субстрату (древесина).

Некоторые закономерности формирования комплексов обитателей грибов на различных стадиях существования плодовых тел.

Если консистенция базидиом оказывается фактором, определяющим состав мицетобионтов в целом (для каждого вида или группы грибов), то состояние плодовых тел в значительной степени влияет на состав и структуру энтомокомплексов для различных стадий их существования.

Была разработана условная классификация стадий существования плодовых тел, учитывая их состояние и степень повреждённости насекомыми: I – плодовые тела живые, часто спороносящие, без повреждений, 2 – плодовые тела прошли спороношение, начинают отмирать, повреждения очень незначительны, 3 – плодовые тела мёртвые, средней степени разрушности, 4 – плодовые тела мёртвые, сильно разрушены, утрачивают присущие им структурные свойства.

На примере грибов с многолетними плодовыми телами (настоящий, плоский, окаймлённый трутовики и др.) показано, что для каждой стадии существования базидиом характерен своеобразный комплекс их обитателей. На первых двух стадиях регистрируются представители самых разнообразных экологических группировок жуков – специализированные мицетофаги, миксафаги, частичные мицетофаги (в основном, гастрофильные формы) и хищники. Насекомые встречаются, преимущественно, на стадии имаго.

На третьей и четвертой стадиях видовое разнообразие жесткокрылых заметно падает, среди них начинают преобладать сапро-мицетофаги, развивающиеся в толще мёртвых плодовых тел.

На четвёртой стадии плодовые тела утрачивают присущие им структурные свойства. Если они в течение какого-то времени остаются на субстрате, то в них поселяются муравьи (*Formicidae*). В остатках плодовых тел, попавших в подстилку обнаруживаются многочисленные почвенные животные; среди них преобладают дождевые черви (*Lumbricidae*) и костянки (*Lithobiidae*).

Таким образом, полная утилизация грибной органики в виде плодовых тел достигается в результате активной трофической деятельности и взаимодействия разнообразных экологических группировок, входящих как в состав сложного комплекса мицетобионтов, так и являющихся компонентами других сообществ.

Влияние лесорастительных условий и субстратного фактора на состав группировок мицетобионтных жесткокрылых.

Неравномерность распределения грибов по типам лесов приводит к различиям в составе сообществ мицетобионтов в тех или других лесных ассоциациях. Наиболее богатые видами комплексы мицетобионтных жесткокрылых формируются в березняках (44 вида) и осинниках (34 вида). Значительно меньшее число видов отмечено в ельниках (20 видов) и сосняках (19 видов). Приводятся данные по встречаемости жуков в различных типах лесов.

Сравнение группировок мицетобионтов плодовых тел одних и тех же видов грибов, но для разных типов леса показало, что различия в лесорастительных условиях в определённой степени оказывают влияние на видовое разнообразие сообществ, формирующихся в грибах (см. Таблицу 4), но не нарушают в значительной степени общие закономерности формирования комплексов специфических деструкторов базидий тех или иных видов грибов.

Действие субстратного фактора (древесная порода) может прямо или косвенно сказаться на присутствии в мицетофильном сообществе ксилофильных форм (в Таблице 4 – *Thymalus limbatus* F.).

Таблица 4.

Основные виды жесткокрылых - мицетобионтов трутовика *Fomitopsis pinicola* в различных биостоиках (данные по Приполярным борам).

Виды жесткокрылых	Количество заселённых базидиом (экз.)				
	березники	осинники	ельники	сосняки	всего
D. dresdensis	берёза	берёза	ель	сосна	берёза
O. glabriculus	2	I	I	-	-
D. bipustulata	I	I	3	I	I
T. limbatus	3	I	-	I	-
C. bipustulatum	I	-	-	-	5
D. boleti	-	-	I	-	3
Всего исследовано	6	2	5	5	20

Основные закономерности сезонной динамики видового состава и встречаемости мицетобионтных жесткокрылых.

В течение летнего и, частично, осеннего сезона происходит постепенная смена доминирующих видов и даже отдельных семейств обитателей грибов, а к концу сезона наблюдается заметное уменьшение их видового разнообразия.

Большую часть лета в грибах регистрируются представители практически всех основных мицетобионтных семейств жуков (трутовиковые жуки, точильщики, чернотелки, грибовики, грибоеды, членовидки, блестянки и др.), причём в июне и июле они включают почти весь набор видов, характерных для того или иного района.

С августа начинается уменьшение видового разнообразия, происходящее во всех семействах. Исчезают, как правило, редкие или немногочисленные в энтомокомплексах грибов виды, падает встречаемость открытоживущих форм, типичных мицетофагов, возрастает встречаемость скрытоживущих сапро-мицетофагов.

В сентябре из числа мицетобионтов дереворазрушающих грибов отмечаются представители лишь 12 – 15 видов из 7 семейств. Все они

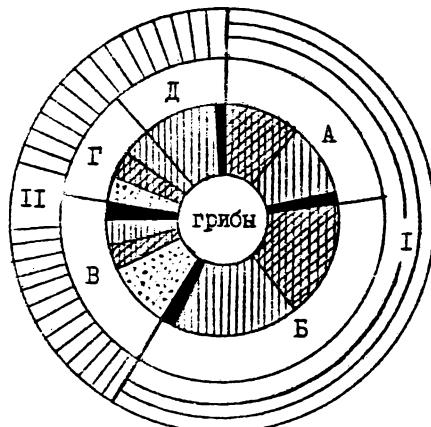
относятся к категории скрытоживущих форм сапро-мицетофагов, способных к зимовке на различных стадиях жизненного цикла.

В приложениях к главе даётся характеристика состава комплексов жесткокрылых – мицетобионтов дереворазрушающих грибов и проводится их сравнение с использованием метода построения дендрограмм.

Глава 7. Роль мицетобионтов в лесных экосистемах и их значение как вредителей хозяйствственно ценных грибов (на примере жесткокрылых).

Представление о микоэнтомокомплексе.

В каждом конкретном случае, т.е. при изучении сообществ насекомых, формирующихся в связи с теми или иными грибами мы можем представить микоэнтомокомплекс как консорцию, включающую отдельный вид (или целый комплекс видов – в данном случае комплекс дереворазрушающих грибов) грибов в качестве центрального члена и группировки насекомых с ними взаимосвязанные (консорты грибов – один из компонентов мицетофильного сообщества (рис. 3)).



- I – специализированные мицетобионты (58% видов)
- II – еврибионты (42% видов)
- A – типичные мицетофаги (21,5% видов)
- Б – сапро-мицетофаги (36,5% видов)
- В – ксилофильные формы (более 19% видов)
- Г – почвенные формы (8,6% видов)
- зоо-некрофаги (14,3% видов)

Связи: – трофическая (35,06%), – тоническая (39,61%),
 – фагическая (12,31%), – кратковременные трофические контакты (10,92%).

Рис. 3. Представление о микоэнтомокомплексе.

Микоэнтомокомплексы, если их понимать в узком смысле как всё население плодовых тел определённых грибов, представляют собой относительно недолговечные и быстроизменяющиеся во времени сообщества. По мере отмирания и разрушения плодовых тел, а также в течение сезона происходят изменения состава группировок мицетобионтов, имеющие характер сукцессии.

Рассматривая грибы и насекомых как два неразрывно связанных трофических уровня детритной пищевой цепи, мы вносим в большей степени экологическое содержание в понятие микоэнтомокомплекса, фиксируя как раз эту взаимосвязь. Функция этой взаимосвязи заключается в том, что насекомые, с одной стороны, участвуют в начальной утилизации значительной части грибной органики в её различных формах, а, с другой стороны, распространяя споры, способствуют формированию новых группировок грибов.

Практические аспекты работы.

Изучен видовой состав и биология жесткокрылых – мицетобионтов *Pleurotus callypytratus*, *Pl. pulmonarius* (*Polyporaceae s. str.*). В их составе отмечено 35 видов из 14 семейств. Выявлены виды, представляющие наибольшую опасность урожаям этих грибов: грибовики рода *Triplax*, блестянки *Cylloides ater*, стафилины рода *Oxycerous*, грибоеды рода *Muscetophagus*.

Из числа профилактических мероприятий по защите этих грибов от вредителей можно назвать: 1) Постоянный контроль за появлением и ростом плодовых тел, 2) Применение липких лент и ловчих колец, закрепляемых на субстрате под плодовыми телами грибов, и служащих для отлова имаго и личинок, мигрирующих в почву на окучивание, 3) Регулярная поверхностная вспашка территории, отведённой для выращивания грибов.

Заключение.

Жесткокрылые – мицетобионты дереворазрушающих грибов, представленные разрушителями их плодовых тел и многочисленными сопутствующими группами, формируют в лесных экосистемах разнообразное в систематическом и экологическом плане сообщество. В Равнинном Зауралье в его состав входят представители не менее 27 семейств и 93 видов жуков, среди которых наибольшее удельное значение имеют трутниковые жуки (*Cisidae*) и грибоники (*Ergotylidae*).

Состав фаун неодинаков для различных подзон Зауралья, но это в большей степени обусловлено не столько качественными, сколько количественными различиями – основу комплекса мицетобионтов во всех обследованных районах составляют представители одних и тех же семейств. Эти виды являются основными разрушителями грибов и имеют широкое распространение в лесной зоне Голарктики.

Формирование отдельных фаун развёртывалось на фоне общего исторического процесса экологического обособления группы мицетобионтов, охватившего значительные территории лесной зоны, но происходящего в каждой конкретной ландшафтно-климатической зоне под влиянием и контролем специфически действующих здесь факторов, среди которых немаловажную роль сыграли гидротермический и кормовой. Совокупное действие различных факторов привело к тому, что наиболее богатые в видовом отношении комплексы мицетобионтов сформировались в южной части лесной зоны – подтайге (64 вида) и южной тайге (58 видов). Фауны лесостепи и лесотундры имели, по всей вероятности, миграционное происхождение, формировались в экстремальных для этих подзон условиях, что отразилось на их видовом разнообразии.

Состав группировок мицетобионтов неодинаков для различных видов и систематических групп грибов и зависит от целого ряда взаимосвязанных между собой факторов. Одним из основных является видовая специфичность грибов, проявляющаяся в биохимических и структурных

особенностях плодовых тел. Поэтому наибольшее сходство в заселении обнаруживают близкородственные виды (виды одного рода), а также виды, сходные, прежде всего, по консистенции базидиом.

Немаловажное значение имеет и такой фактор как состояние плодовых тел, зависящее от их возраста, положения на субстрате, погодных и микроклиматических условий, а также от степени повреждённости насекомыми. Поэтому изменения в состоянии базидиом, связанные с процессами их разрушения, сопровождаются изменениями в составе и соотношении доминирующих группировок мицетобионтов. В многолетних базидиомах эти изменения имеют характер регressiveвой сукцессии, приводящей к уменьшению видового разнообразия мицетофильного сообщества; при этом, если на начальных этапах разрушения плодовых тел формируется комплекс специфических для дереворазрушающих грибов деструкторов, то на заключительных этапах разрушения (стадия утилизации) формируются сообщества, сходные по своему составу с таковыми на заключительных этапах разрушения древесины и состоящие из не специализированных в отношении грибов форм. В однолетних базидиомах при изменении их состояния наблюдается разновременное появление представителей тех или других эколого-тrophicеских комплексов жуков.

В течение летнего и, частично, осеннего сезонов происходит постепенная смена доминирующих видов и даже отдельных семейств обитателей грибов. В начале сезона комплекс мицетобионтов представлен наиболее полно. В течение сезона наблюдается уменьшение видового разнообразия и изменение соотношений основных группировок мицетобионтов по встречаемости. Падает удельное значение сопутствующих видов, а также видов редких и малочисленных, уменьшается доля открытоживущих форм, типичных мицетофагов и узкоспециализированных в отношении отдельных видов грибов жесткокрылых. В конце сезона явно преобладают потребители мёртвого вещества грибов, обладающие

широким пищевым спектром, а также узкоспециализированные виды – обитатели многолетних базидиом.

В зависимости от отношения насекомых к грибам среди них выделяется ряд эколого-трофических групп и группировок. Первую группу, объединяющую 58% всех видов, образуют специализированные мицетобионты, связанные с грибами облигатно. В рамках этой группы два крупных подразделения: обитатели поверхности плодовых тел и обитатели их толщи. Все открытоживущие формы относятся к категории типичных мицетофагов – они используют в пищу только живое вещество грибов. Среди скрытоживущих видов выделяются группировки типичных мицетофагов и сапро-мицетофагов, развивающихся в отмерших базидиомах. По широте трофических связей среди специализированных мицетобионтов выделяются группировки полифагов (18,5% видов), олигофагов (42,6% видов) и монофагов (38,9% видов). Вторую группу, объединяющую 42% всех видов, образуют эврибионты. Их отношение к грибам факультативное. Основные направления трофической специализации в этой группе: миксобактерия, частичная мицетофагия, зоо-некробактерия.

Тесная связь основных эколого-трофических группировок мицетобионтов обусловлена их совместным участием в начальной утилизации значительной части грибной органики в её различных формах (базидиомы, мицелий, споры). Большое разнообразие видов и экологических группировок, трофически и консортивно связанных с грибами, наряду со свойственной им избирательностью к определенным видам и группам грибов, стадиям существования плодовых тел, обеспечивают масштабность и полноту этого, в общем-то скоротечного по времени процесса, вливавшегося в общий процесс деструкции и почвообразования.

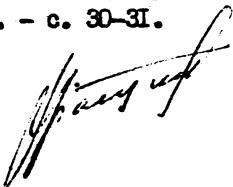
Вместе с тем, роль мицетобионтов в лесных экосистемах не может быть определена так однозначно, поскольку многие из них принимают участие и в распространении грибов, перенося их споры на поверх-

ности тела, в кишечнике или, как это имеет место у отдельных кси-
лодильных видов – в специализированных органах типа мицетангииев.

Таким образом, грибы и насекомые-мицетобионты должны рассматриваться как два неразрывно связанных между собой компонента деградантной пищевой цепи. Эту взаимосвязь можно зафиксировать через понятие микоэнтомокомплекса.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Красуцкий Б.В. Взаимоотношения жесткокрылых насекомых с ксило-
трофными базидиальными грибами // Материалы XXII Всесоюзной на-
учной студенческой конференции "Студент и научно-технический
прогресс". Биология. – Новосибирск, 1984. – с. 52-58.
2. Красуцкий Б.В. Мицетобионтные жесткокрылые и их роль в распро-
странении грибов // Тез. докл. Областной научной конференции
"Научные основы охраны природы Урала и проблемы экологического
мониторинга в соответствии с решениями XIV съезда КПСС". –
Свердловск, 1985. – с. 28-29.
3. Красуцкий Б.В. Сообщества жесткокрылых, связанные с трутови-
ком берёзовым в лесах Западной Сибири // Тез. докл. Областной научно-практической школы-конференции "Экологические системы
Урала: изучение, охрана, эксплуатация". – Свердловск, 1987. –
с. 27.
4. Красуцкий Б.В. Мицетобионтные жесткокрылые некоторых районов
Равнинного Зауралья // Фауна и экология насекомых Урала: Ин-
формационные материалы. – Свердловск, 1987. – с. 23-25.
5. Красуцкий Б.В. Жесткокрылые – мицетобионты вешенки обыкновен-
ной в лесах Урала и Западной Сибири // Тез. докл. IV Всесоюз-
ной конференции "Изучение грибов в биогеоценозах". – Сверд-
ловск, 1988. – с. 50.
6. Красуцкий Б.В. Экологические группировки жесткокрылых, связан-
ных с дереворазрушающими грибами, и концепция микоэнтомоком-
плексов // Насекомые в биогеоценозах Урала: Информационные мате-
риалы. – Свердловск, 1989. – с. 30-31.



Подписано в печать 22.02.1990 г. формат бум. 60x84 1/16
Плоская печать объем 1 п.л. тираж 100 № 169
Бесплатно № 26200 заказ
Ротапринт УИИ г.Свердловск