

ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ КСИЛОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Введение

Ксилофильные насекомые наряду с грибами и бактериями составляют основную часть сектора редуцентов лесной экосистемы. Наличие их в лесах указывает на устойчивость биоценоза. Среди этой группы есть виды, которые могут повреждать жизнеспособные деревья, являться переносчиками фитопатогенных грибов и бактерий, выступать в роли деструкторов ксилотрофных грибов и энтомофагов стволовых вредителей. Без знания видового состава и биологии этой группы насекомых анализ биоценологических связей и динамика развития лесного сообщества были бы неполными.

Изучение трофических связей и выделение трофических групп является одним из важнейших вопросов при исследовании экологических особенностей жесткокрылых, поскольку именно трофические связи определяют состав и структуру природных сообществ, являются важнейшим фактором их устойчивости и динамики.

Материал и методика

Использовались общепринятые в энтомологии методы сбора ксило- и мицетобионтных жесткокрылых на коре, под корой, в древесине, на поверхности и в толще ксилотрофных грибов и миксомицетов с помощью эксгаустера, а также сачком и на свет. Также нами использовались почвенные сита для просеивания лесной подстилки в районе трухлявых пней, древесной трухи из дупел и пней, измельченных плодовых тел ксилотрофных грибов. В ряде случаев имаго выводились из куколок или воспитывались из личинок. Для изучения видового состава и относительной численности жесткокрылых применялись оконные ловушки.

Результаты

Был сделан анализ трофических связей 782 видов из 63 семейств ксилофильных жесткокрылых собранных на территории заповедника. Для анализа использовались литературные данные и, в ряде случаев, экстраполяция на основании известных типов питания близких в таксономическом и экологическом плане видов.

Изучение трофических связей и выделение трофических групп является одним из важнейших вопросов при исследовании экологических особенностей жесткокрылых, поскольку именно трофические связи определяют состав и структуру природных сообществ, являются важнейшим фактором их устойчивости и динамики.

На сегодняшний день разными исследователями предложен целый ряд классификаций пищевых режимов ксилобионтных насекомых. Например, Б.М. Мамаев (1966, 1977) выделяет пять основных трофических групп насекомых-ксилобионтов: ксилофагов, зоофагов, некрофагов, мицетофагов и сапрофагов. Ксилофаги в свою очередь делятся на пять подгрупп: фитоксилофаги, амброзийные ксиломицетофаги, деструктивные ксиломицетофаги, ферментативные ксилофаги сапроксилофаги. К зоофагам Б.М. Мамаев относит паразитов

облигатных хищников и факультативных хищников, которые подразделяются на зоонекрофагов, зоонекросaproфагов и некоторые другие группы.

Б.В. Красуцкий (1994) классифицирует жесткокрылых-мицетобионтов дeрeвоpазрушающих базидиальных грибов на две большие группы: обитатели поверхности базидиом, которая включает в себя типичных мицетофагов и делится на моно-, олиго- и полифагов; и обитатели толщи базидиом, которая делится на две подгруппы – типичные мицетофаги и сапромицетофаги. Каждая подгруппа делится на еще более мелкие группы – моно-, олиго- и полифаги.

В нашей работе в основу классификации пищевых режимов ксилобионтных жуков положена схема, предложенная Н.Б. Никитским (Никитский, 1994), (Никитский, Осипов, Чемерис и др. 1996). Н.Б. Никитский выделяет пять основных трофических групп: настоящие ксилофаги (использующие набор ферментов, способных переваривать клетчатку), сапро-ксило-мицетофаги (питающиеся смесью подгнившей коры или древесины и мицелия грибов), настоящие миксомицето- и мицетофаги (группа распадается на миксомицетофагов и аско- и дейтеромицетофаги), хищники и паразиты.

Среди жесткокрылых-ксилобионтов Северо-Западного Кавказа можно выделить девять трофических групп (таблица).

Ксилофаги, питающиеся древесиной и, в основном, использующие собственный набор ферментов для переваривания целлюлозы, составляют 23% от общего числа рассматриваемых ксилобионтов. Эта группа включает 183 вида из семейств: златок, точильщиков, дровосеков, долгоносиков и короедов. Сюда же относится единственный вид семейства Platypodidae *Platypus cylindrus* и тeneлюб *Serropalpus marseuli*.

Сапро-ксило-мицетофаги, использующие в пищу подгнившую древесину или кору с пронизывающим ее мицелием грибов. К этой группе относится 85 видов из семейств: ризодиды, рогаи, некоторые шелкуны, эукнемиды точильщики рода *Dorcatoma*, чернотелки из рода *Uloma*, некоторые дровосеки и др. Сапро-ксило-мицетофаги составляют 10,8% от общего числа рассматриваемых ксилофильных жесткокрылых.

Миксомицетофаги, питающиеся плазмодиями слизевиков и иногда спорами грибов, составляют 6,3%. Эта группа включает 50 видов, абсолютное большинство которых относится к семейству Leiodidae. Сюда же входят сфиндиды *Sphindus dubius* и *Arpidiphorus orbiculatus*, церелониды и некоторые скрытники – *Latridius hirtus*, *Enicmus fungicola*, *Enicmus rugosus*.

Мицетофаги образуют наибольшую по количеству видов группу. Обнаружено 383 вида (48,9%) жесткокрылых, питающихся различными ксилотрофными грибами и их спорами. Это представители семейств Staphilinidae, Ptiliidae, Nitidulidae, Trogossitidae, Rhizophagidae, Cucujidae, Cryptophagidae, Latrididae, Cisidae, Colydiidae, Mucetophagidae, Tenebrionidae. Сюда же относятся некоторые короеды – представители родов *Trypodendron* и *Xyleborus*, карапузики рода *Acritus*.

Таблица

Трофические группы ксилобионтных жесткокрылых Кавказского заповедника

Семейства жуков	всего видов	Трофические группы жуков								
		ксилофаги	сапро-ксило-мицетофаги	миксо-мицетофаги	мицетофаги	облигатные хищники	факультативные хищники и некрофаги	сапро-мицетофаги	паразиты	пантофаги
<i>Anaspidae</i>	4				4					

<i>Anobiidae</i>	15	11	3	3					1
<i>Anthribidae</i>	5		2		3				
<i>Biphyllidae</i>	2				1		1		
<i>Bostrichidae</i>	1	1							
<i>Buprestidae</i>	19	19							
<i>Cantharidae</i>	5						5		
<i>Carabidae</i>	3						3	1	
<i>Cerambycidae</i>	122	96	26		1			1	
<i>Cerylonidae</i>	4			4			3		
<i>Cholevidae</i>	1						1	1	
<i>Cisidae</i>	17				17			5	
<i>Clambidae</i>	3				2			1	
<i>Cleridae</i>	3					1			
<i>Colydiidae</i>	7				7		4	1	
<i>Corylophidae</i>	6				6				
<i>Crypto- phagidae</i>	41				41			41	
<i>Cucujidae</i>	12		1		10		7	5	
<i>Curculionidae</i>	9	5	4						
<i>Dermestidae</i>	3						3		
<i>Elateridae</i>	33		13			7	14		9
<i>Endomychidae</i>	6				6				
<i>Erotylidae</i>	7				7			4	
<i>Eucinetidae</i>	3				3			3	
<i>Eucnemidae</i>	7		7						
<i>Histeridae</i>	18				3		18	7	
<i>Hydrophilidae</i>	5				5			3	
<i>Latridiidae</i>	22			3	19			3	
<i>Leiodidae</i>	35			35	1			2	
<i>Lissomidae</i>	1				1				
<i>Lucanidae</i>	7		7						
<i>Lymexylidae</i>	1		1						
<i>Melandryidae</i>	5	1	2	2					
<i>Melyridae</i>	2					2			
<i>Monotomidae</i>	1				1		1		
<i>Mordellidae</i>	2		2						
<i>Myceto- phagidae</i>	11				11			4	
<i>Nitidulidae</i>	30				30		9	1	
<i>Oedemeridae</i>	3		3						

<i>Othniidae</i>	1				1		1			
<i>Platypodidae</i>	1	1								
<i>Prostomidae</i>	1		1							
<i>Pselaphidae</i>	8						8			
<i>Ptiliidae</i>	21				21					
<i>Ptinidae</i>	2									2
<i>Pyrochroidae</i>	1		1				1			
<i>Pythidae</i>	1		1				1			
<i>Rhipiphoridae</i>	1								1	
<i>Rhizophagidae</i>	9				9		6			
<i>Rhysodidae</i>	2		2							
<i>Salpingidae</i>	4				4		4			
<i>Scirtidae</i>	2							2		
<i>Scolitidae</i>	54	49	3		8					
<i>Scraptiidae</i>	1				1					
<i>Scydmaenidae</i>	3					3				
<i>Silvanidae</i>	5				4		2	3		
<i>Sphaerosomatidae</i>	1				1					
<i>Sphindidae</i>	2			2						
<i>Staphylinidae</i>	130			1	114	8	78	13		
<i>Tenebrionidae</i>	39		2		35		8	3		1
<i>Tetratomidae</i>	3				3					
<i>Throscidae</i>	1		1							
<i>Trogossitidae</i>	8		3		3	4				1
Сумма видов	782	183	85	50	383	26	180	103	1	14
Процент видов		23	10,8	6,3	48,9	3,3	23	13,1	0,1	1,7

Группа облигатных хищников состоит из 26 видов и составляет 3,3% от общего количества рассматриваемых ксилофильных жесткокрылых. К этой трофической группе относятся муравьиные жуки родов *Scydmaenus* и *Microscidmus*, некоторые стафилиниды (представители родов *Oxyporus*, *Aleochara* и некоторые другие), шелкуны из родов *Lacon*, *Megapenthes*, *Denticollis*, щитовидки *Nemosoma*, *Grynocharis*, все представители пестряков и некоторые мелириды (*Dasites*, *Haplocnemus*).

Группа факультативных хищников и некрофагов объединяет 180 (23%) видов и наряду с ксилофагами занимает второе по числу видов место. В эту группу мы включили также виды, питающиеся детритом. Сюда относятся представители таких семейств как жужелицы, холевиды, стафилиниды, ошупники, карапузики, шелкуны, плоскотелки, узкотелки, чернотелки.

Группу сапро-мицетофагов составляют виды, питающиеся гнилыми грибами, растительными остатками и часто мицелием. В эту группу

входят 103 вида из семейств Hydrophilidae, Staphylinidae, некоторые Histeridae, Cryptophagidae, Tenebrionidae и представители некоторых других семейств, что составляет 13,1% от общего числа ксилофильных жуков. Для большинства видов этот тип питания не является основным и сочетается чаще всего с мицетофагией и факультативным хищничеством.

Небольшую группу пантофагов составляют в основном представители семейства Elateridae, а также некоторые точильщики, например, *Stegobium paniceum*, повреждающий продукты растительного и животного происхождения, притворяшки рода *Ptinus*, щитовидка *Tenebroides mauritanicus* и чернотелка *Tribolium castaneum*. Данный тип питания характерен для видов-синантропов с голарктическим или космополитическим распространением. Всего в эту группу входит 14 видов (1,7%).

Самую маленькую группу паразитов составляет единственный вид из семейства Rhipiphoridae – *Pelecotoma fennica*, личинки которого паразитируют на личинках *Anobiidae*. Эта группа составляет 0,1% от общего числа ксилофильных жесткокрылых.

Наиболее разнообразной в таксономическом плане является группа мицетофагов. В ее состав входят представители 185 родов, относящихся к 36 семействам (рис. 1). Несколько меньшим разнообразием отличаются группы факультативных хищников и некрофагов, включающие 92 рода из 22 семейств, группа сапро-ксило-мицетофагов, включающая 59 родов из 20 семейств, и группа сапро-мицетофагов, включающая 45 родов из 19 семейств.

Менее разнообразны группы ксилофагов – 86 родов из 8 семейств, миксо-мицетофагов – 12 родов из 5 семейств, пантофагов – 11 родов из 5 семейств. Паразиты представлены одним родом и одним видом.

Как видно из таблицы, представители 31 семейства ксилобионтных жесткокрылых относятся к какой-либо одной трофической группе. Две трофические группы представлены в 19 семействах. Восемь семейств, в которых обнаруживаются представители трех трофических групп. Четыре трофические группы представлены в семействах Cerambycidae, Cucujidae, Elateridae, Trogossitidae. Наиболее разнообразными по типу питания являются семейства Staphylinidae, Tenebrionidae. В них представлено пять трофических групп.

Принимая во внимание тот факт, что многие ксилобионтные жесткокрылые могут принадлежать двум и более трофическим группам, нужно отметить некоторую условность выделяемых трофических групп.

Наибольшее количество видов, совмещающих два типа питания, относятся к семейству Staphylinidae – 73 вида совмещающих в основном мицетофагию и факультативное хищничество. В семействе Cryptophagidae 43 вида совмещают мицетофагию и сапро-мицетофагию. Также два типа питания совмещают некоторые представители Hydrophilidae, Histeridae, Eucinetidae, Elateridae, Nitidulidae, Trogossitidae и другие. В пяти семействах ксилобионтных жесткокрылых обнаружены виды, принадлежащие к трем трофическим группам. Среди Leiodidae вид *Amphicyllis globus* совмещает мицетофагию, миксомицетофагию и сапро-мицетофагию. Представители родов *Megarathrus* и *Placusa* из семейства Staphylinidae совмещают мицетофагию, сапро-мицетофагию, факультативное хищничество и некрофагию. К тем же трем трофическим группам относятся сивльанид *Silvanus unidentatus*, плоскотелки *Laemophloeus ferrugineus*, *Laemophloeus monilis*, узкотелка *Colydium elongatum*.

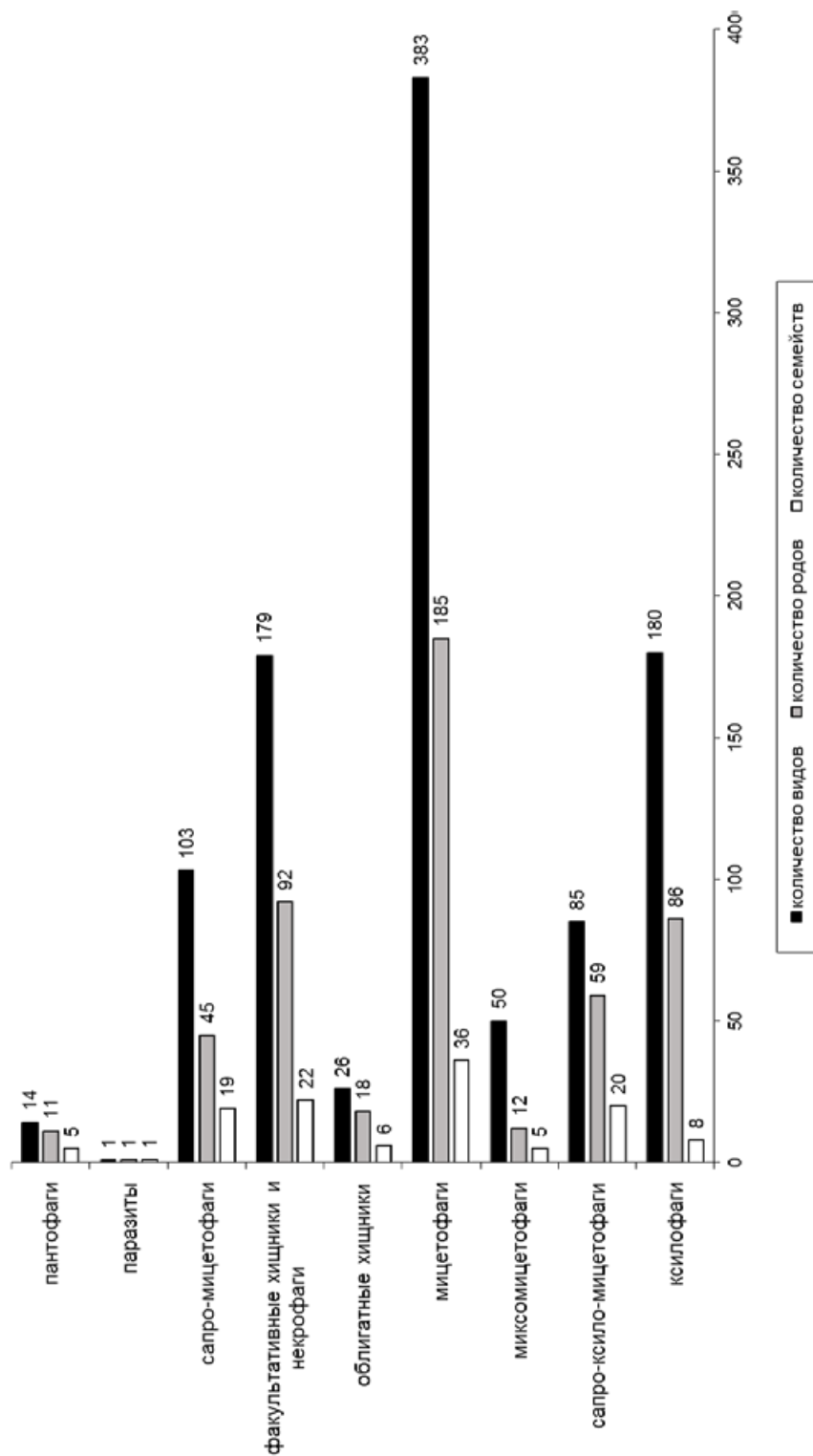


Рис. 1. Таксономическое соотношение трофических групп ксифофильных жесткокрылых Кавказского заповедника

Среди ксилофильных жесткокрылых, по нашим данным, наиболее распространено совмещение мицетофагии и факультативного хищничества с некрофагией — 105 видов. 70 видов совмещают мицетофагию и сапрофагию, 15 видов являются сапро-мицетофагами, факультативными хищниками и некрофагами. 13 видов могут питаться гнилой древесиной с пронизывающим ее мицелием грибов, а также хищничать и поедать мертвых насекомых и органические остатки. 9 видов совмещают сапро-ксило-мицетофагию и мицетофагию. По 3 вида совмещают миксомицетофагию с мицетофагией или факультативным хищничеством. Вероятно, видов, попадающих сразу в две или три трофические группы, в природе значительно больше. Здесь мы отмечаем основные черты пищевого режима видов, дающие представление о питании ксилофильных жесткокрылых.

Охарактеризованные выше трофические группы ксилофильных жесткокрылых основаны нами, прежде всего, на типах питания их личинок, которые не всегда совпадают с особенностями трофики имагинальной стадии. Специфика же питания имаго чаще сводится к следующему. У некоторых групп, личинки которых питаются древесиной или мертвыми насекомыми под корой и в дуплах деревьев, наблюдается имагинальная палинофагия (частично жуки-дровосеки, златки и кожееды) или филлофагия и (или) кормофагия (питание молодыми листьями, например, у *Agrilus*, побегами и листьями у *Magdalis*). Имаго некоторых видов Nitidulidae (например, *Cycharamus luteus*, ряд видов *Epuraea*) нередко кормятся на цветах, а их личинки, в основном, питаются грибами. Жуки некоторых групп в имагинальной стадии не питаются. Некоторые группы жуков могут проходить имагинальное питание на соке деревьев, которое может не совпадать (*Cetonia*, *Protaetia*, часть Lucanidae и Histeridae, *Oiceoptoma*, *Anoplotrupes stercorosus*) или в значительной мере совпадать (многие Nitidulidae) с типом личиночного питания. К числу постоянных потребителей дубового бродящего или загнивающего древесного сока могут быть отнесены: *Oiceoptoma thoracica*, *Nicrophorus vespilloides*, *Atheta laticollis*, *A. euryptera*, *A. crassicornis*, *Cercyon lateralis*, *Megasternum concinnum*, *Margarinotus ventralis*, *M. brunneus*, *Hister unicolor*, *Lucanus cervus*, *Cetonia aurata*, *Protaetia speciosa*, *P. cuprina*, *Anoplotrupes stercorosus*, *Glischrochilus hortensis*, *G. grandis*, *G. quadripunctatus*, *Cryptarcha strigata*, *C. undata*, *Soronia grisea*, *S. punctatissima*, *Epuraea guttata*, *E. unicolor*, иногда *E. variegata*, *E. marseuli* и *E. longula*, *Rhizophagus bipustulatus*.

Видовой состав обитателей берёзового и ивового сока в целом очень близок к таковому обитателей дубового сока, но на них очень редко встречаются *Soronia punctatissima* и *Epuraea guttata*.

Имаго мицетофагов, личинки которых обычно питаются дейтеро- и аскомицетами, могут проходить дополнительное питание спорами высших базидиальных грибов (например, у Latridiidae, Nitidulidae, Cryptophagidae). Спорами довольно твёрдых базидиальных грибов могут питаться представители некоторых семейств мицетофагов (например, Erotylidae и Mucetophagidae), личинки которых развиваются в грибах с более мягким гименофором.

Заключение

Таким образом, на основании анализа литературных данных о биологии 782 видов ксилофильных жесткокрылых и собственных наблюдений мы выделяем девять трофических групп. Наибольшее количество семейств родов и видов являются потребителями мицелия различных грибов. Группа с единственным

семейством и единственным видом – паразиты. Примерно равное количество видов в группах некрофагов и факультативных хищников и ксилофагов.

ЛИТЕРАТУРА

Красуцкий Б. В. Экологическая классификация жесткокрылых-мицетобионтов дерево-разрушающих базидиальных грибов // Экология, 1994, Т. 1. С. 71–77.

Мамаев Б. М. Явления конвергенции у насекомых как результат одинакового использования среды обитания (на примере ксилофагов) // Журн. общ. биол. 1966. Вып. 27. № 4. С. 457–462.

Мамаев Б. М. Биология насекомых – разрушителей древесины. М.: ВИНТИ, 1977, Итоги науки и техники. Энтомология. Т. 3. 213 с.

Никитский Н. Б. Основные комплексы жесткокрылых-ксилобионтов и их региональная специфика: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 56 с.

Никитский Н. Б. Осипов И. Н., Чемерис М. В., Семенов В. Б., Гусаков А. А. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Терасного заповедника // Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. М.: Изд. МГУ, 1996. Т. 36. 197 с.