

Сообщества сапроксильных жесткокрылых березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в природном заповеднике “Воронинский”

А. Н. ВОЛОДЧЕНКО¹, Д. Г. СЕЛЕЗНЕВ²

¹Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
412309, Балашов, ул. Карла Маркса, 29
E-mail: kimixla@mail.ru

²Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская область, пос. Борок

Статья поступила 06.09.2021

После доработки 14.09.2021

Принята к печати 15.09.2021

АННОТАЦИЯ

Изучены состав и структура сообществ сапроксильных жесткокрылых, заселяющих березу повислую (*Betula pendula* Roth.) в государственном природном заповеднике “Воронинский”. Жесткокрылые отлавливались с помощью перехватывающих ловушек, которые располагались на стволах берез, находящихся в разной стадии разрушения. В ходе исследования собрано 1806 особей сапроксильных жесткокрылых, относящихся к 96 видам и 37 семействам. Наибольшее число видов обнаружено в семействах Staphylinidae, Tenebrionidae и Mycetophagidae, наибольшее число особей отмечено в семействах Throscidae, Tenebrionidae, Staphylinidae, Lycidae и Pyrochroidae. Большинство видов являются факультативными обитателями березы и способны развиваться на других видах деревьев. Более трети всех собранных особей относятся к шести видам: *Lygistopterus sanguineus*, *Aulonthroscus brevicollis*, *Schizotus pectinicornis*, *Mycetochara flavipes*, *Trixagus dermestoides*, *Mesosa tyops*. Видовой состав и трофическая структура комплекса жесткокрылых разных стадий разрушения древесины в обследованных местообитаниях характеризуются высоким сходством, но различаются распределением видов и количественным обилием на разных стадиях разрушения. В целом, комплексы сапроксильных жесткокрылых на II и III стадиях разрушения являются более таксономически разнообразными, что показывает важность отмершей древесины для поддержания видового разнообразия лесных сообществ. Практически все трофические группы отмечались на всех стадиях разрушения, лишь некрофаги встречались только на III стадии разрушения. По видовому и численному обилию на всех стадиях разрушения древесины преобладают мицетофаги, сапроксилофаги принимают заметное участие в составе комплекса на последних стадиях разрушения. В состав доминирующего комплекса входят как мицетофаги, так и сапрофаги, состав доминирующих комплексов разных местообитаний различается на I стадии разрушения древесины. Проведенный анализ выявил приуроченность к определенным стадиям разрушения древесины у 37 видов и 5 семейств. Наименее выражена приуроченность к I стадии разрушения, последующие стадии разрушения предпочитает большее число видов.

Ключевые слова: березовые леса умеренной зоны, трофическая структура, мертвая древесина, субстратные предпочтения, биотопическое распределение.

Сапроксильные или ксилофильные жуки представляют собой крупную экологическую группу жесткокрылых, которые в определенный момент своего жизненного цикла зависят от мертвой или разлагающейся древесины или грибов, связанных с мертвой древесиной [Никитский и др., 2008; Alexander, 2008]. Они играют важную роль в разрушении отмершей древесины и составляют значительную долю видового разнообразия лесных экосистем [Siitonen, 2001]. Многие сапроксильные виды проявляют высокую специфичность к определенным породам деревьев или дереворазрушающим грибам, к структуре и микроклиматическим условиям заселяемого субстрата и элементам питания [Mico et al., 2020]. Сапроксильные жесткокрылые часто чувствительны к лесохозяйственным мероприятиям и заготовке древесины [Simila et al., 2002], которые влияют на количество пригодного для заселения материала и экологические условия лесных насаждений, приводят к фрагментации лесных насаждений [Buse et al., 2016]. Поэтому сапроксильные жесткокрылые являются традиционной модельной группой при изучении разнообразия и численности насекомых в разлагающейся древесине [Stokland, 2012].

Следствием антропогенного воздействия является изменение видовой и экологической структуры комплексов сапроксильных насекомых в лесах, управляемых человеком, что препятствует выявлению экологических взаимосвязей, формирующихся в естественных условиях. Поэтому заповедники предоставляют большие возможности для изучения закономерностей протекания природных процессов в дикой природе, происходящих с минимальным участием человека [Horak, Pavlicek, 2013; Черных, 2017].

Береза повислая (*Betula pendula*) широко распространена в европейской части России и Сибири, где она нередко образует чистые березовые леса или же растет совместно с лиственными и хвойными породами [Кузнецова, Сауткина, 2019]. Так как она может переносить широкий спектр условий обитания, береза часто используется для мелиорации и рекультивации земель для улучшения почвы, в озеленении населенных пунктов, на обочинах дорог, при создании лесополос разного назначения [Попов, 2003]. Бе-

резу заселяет разнообразный комплекс насекомых, одной из важной групп являются жесткокрылые [Синадский, 1973]. Комплекс сапроксильных жесткокрылых березы подробно изучен в бореальных лесах, где береза является одной из основных лесообразующих пород [Мамаев, 1977; Kaila, 1997; Lindhe, Lindelöw, 2004; Abrahamsson et al., 2009; Sawoniewicz, 2013; Полевой и др., 2017]. В лесостепной и отчасти в степной зоне европейской части России эта древесная порода произрастает на южной границе своего ареала [Beck et al., 2016]. Здесь береза подвергается действию высоких температур и засух, в результате действия которых происходит ослабление и усыхание отдельных деревьев, что может приводить к распаду древостоев.

Целью исследования являлось выяснение состава и структуры комплекса сапроксильных жесткокрылых, заселяющих березу на территории заповедника “Воронинский”; оценка влияния микроклиматических условий на видовое разнообразие сапроксильных жесткокрылых березы на юго-восточной границе сплошного европейского ареала. Это обеспечит лучшее понимание особенностей организации сообществ сапроксильных жесткокрылых в лесостепных и степных регионах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось в 2019 г. в Воронинском природном заповеднике, который является одним из вновь созданных в центральной части Европейской России, охраняемый статус территории присвоен в 1994 г. Заповедник расположен на территории Инжавинского и Кирсановского районов Тамбовской области, занимает площадь 10320 га вдоль долины р. Ворона. Высота над уровнем моря варьируется от 115 м в пойменных участках до 150–180 м на вершинах долины. Среднемесячная температура колеблется от –11,3 °С зимой до 20,4 °С летом, среднегодовая температура составляет 4,7 °С. Среднегодовое количество осадков 440–490 мм [Щеглов, Брехова, 2012].

Большую часть заповедника (77,2 % территории) занимают естественные лиственные леса, располагающиеся в пойме р. Ворона и склонах речной долины. В число доминирующих видов деревьев лесов заповедника входят *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*, *Populus*

tremula, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Ulmus laevis*. Леса с преобладанием березы занимают площадь 72 га, что составляет около 1 % от покрытой лесом площади заповедника. Ко времени создания заповедника многие леса были сильно нарушены многолетней хозяйственной деятельностью, а также в результате вырубki старых высоковозрастных деревьев, произошедшей перед выведением территории из лесохозяйственной деятельности [Государственный природный заповедник “Воронинский”, 2004]. Благодаря формированию заповедного режима началось восстановление лесных экосистем, продолжающееся и в настоящее время. Вырубка мало затронула березовые леса, что должно было способствовать сохранению сапротоксильного комплекса насекомых березы.

Сбор данных проводился на двух локалитетах заповедника: около р. пос. Инжавино (ИН), располагается на вершине и частично на западном склоне холма (высота 150–155 м над уровнем моря). Сообщество представляет собой распавшееся березовое насаждение полнотой 0,3–0,4, с большим количеством усохших деревьев, запас отмершей древесины – 25–40 м³/га. Лежащие на земле фрагменты древесных стволов находятся преимущественно на последних стадиях разложения. Интенсивное отмирание деревьев проходило в 2011–2014 гг. Причиной массового усыхания березы в насаждении стала аномально высокая температура летом 2010 г., отмечавшаяся на значительной территории европейской части России [Савин и др., 2011]. В районе исследования на сопредельных территориях засуха негативно отразилась на состоянии многих древесных пород, в том числе и березы [Золотухин, Занина, 2014].

Второй локалитет – Боброво (БО) – занимает возвышенную часть поймы и основание восточного склона холма (высота 123–130 м над уровнем моря), представляет собой сомкнувшийся березовый лес полнотой 0,9–1,0.

Второй локалитет – Боброво (БО) – занимает возвышенную часть поймы и основание восточного склона холма (высота 123–130 м над уровнем моря), представляет собой сомкнувшийся березовый лес полнотой 0,9–1,0.

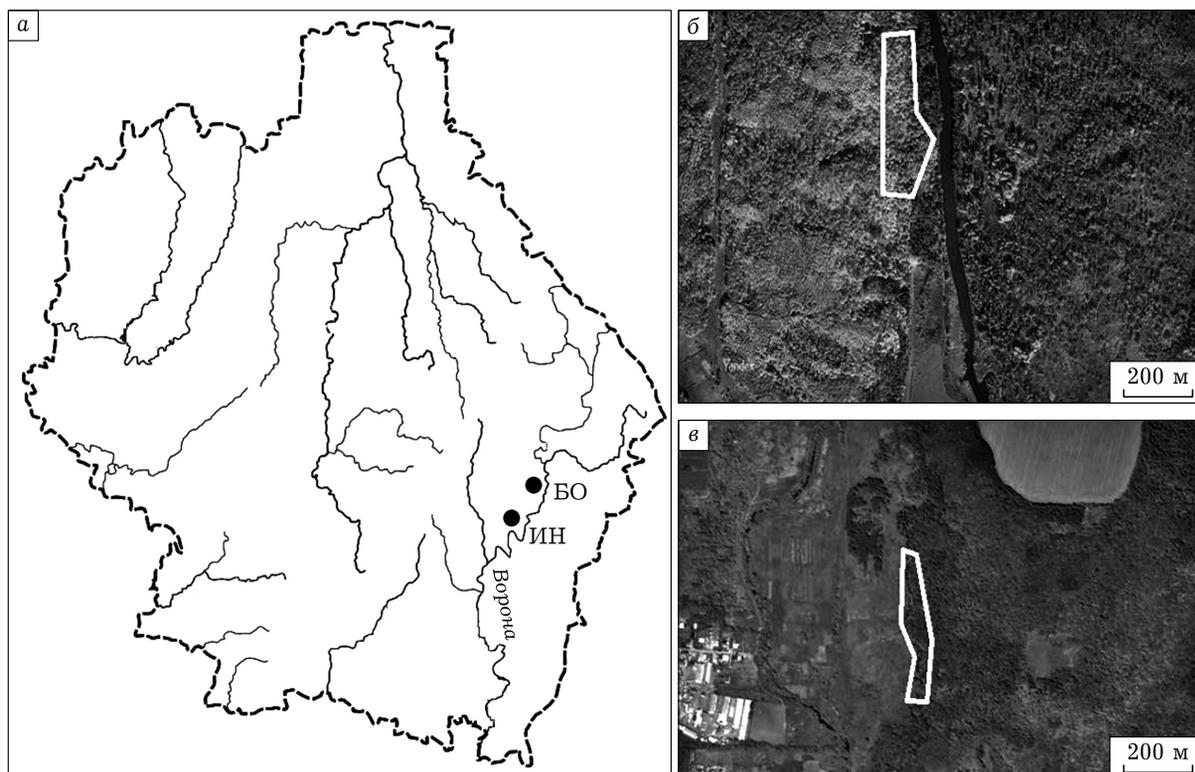


Рис. 1. Расположение исследуемых местообитаний. а – на карте Тамбовской области; б – березовый лес в окрестностях Инжавино; в – березовый лес в окрестностях Боброво



Рис. 2. Ловушка перехвата, установленная на березе на участке Инжавино

Запас отмершей древесины 4–10 м³/га. Причинами отмирания являются самоизреживание древостоя, деятельность ксилотрофных грибов и воздействие сильных ветров.

В каждом местообитании устанавливались ловушки перехвата, располагающиеся на стволах деревьев (рис. 2). Ловушка выполнена из нетканого материала (размер 2 × 1,5 м). Одна часть нижнего края ловушки с помощью металлических скоб плотно закрепляется вдоль ствола примерно на половину его окружности. Свободная часть нижнего края ловушки фиксируется с помощью нитей таким образом, чтобы образовывалось пространство, через которое насекомые попадают в ловушку. В верхней части ловушка постепенно сужается, на самой верхней точке устанавливается контейнер для сбора насекомых. Верхняя часть ловушек вместе с контейнером для сбора насекомых располагается на высоте 1,2–1,5 м от земли, нижние части фиксируются на высоте 0,5–0,8 м. Ловчие контейнеры емкостью 0,5 л наполняются на одну треть водным раствором уксусной кислоты (5 %), выступающей в качестве фиксатора. Хотя уксусная кислота может проявлять свойства аттрактанта для некоторых сапроксильных жесткокрылых, такого действия при исследовании не отмечено.

Действие ловушки основано на проявлении отрицательного геотаксиса насекомых при столкновении с барьером. Насекомые, поднимающиеся по стволу или взлетевшие, наталкиваются на ткань, поднимаются по ней до самой высокой точки и попадают в контейнер. В ловушке оказываются преимущественно сапроксильные насекомые, развивающиеся внутри дерева, на котором размещена ловушка, или мигрирующие сапроксильные насекомые, привлекаемые субстратом. Ловушки

сочетали действие эклекторов и ловушек Малеза, что позволило повысить избирательность в сборе материала: в нее меньше попадает несапроксильных и сапроксильных видов, развивающихся на других породах в разнородном лесном массиве, которые нередко способствуют искажению результатов [Alinvi et al., 2007]. Используемый тип ловушек из-за высокой селективности пригоден для сбора насекомых конкретных видов деревьев или микроместообитаний на определенных участках ствола. В то же время не нарушается среда обитания, что характерно для ряда методов, основанных на сборе сапроксильных насекомых непосредственно из заселяемых субстратов [Bouget, Nageleisen, 2009].

На участке ИН было выставлено пять ловушек, на участке БО – шесть ловушек, которые работали с 24 апреля по 8 августа 2019 г. Березы, на которых устанавливались ловушки, выбраны случайным способом после обследования участков. Деревья по степени разрушения древесины были разделены на следующие группы:

I – ранняя стадия разрушения: недавно погибшие березы этого или предыдущего года со свежими тканями ствола, не преобразованные деятельностью сапроксильных организмов;

II – средняя стадия разрушения: отмершие березы прошлых лет, сохранившие плотность древесины (нож с трудом входит в ткани ствола на 2–5 см), с ходами сапроксильных насекомых и поверхностным мицелием грибов;

III – поздняя стадия разрушения: сильно разрушенные остатки березовых стволов, значительно преобразованные сапроксильными организмами (нож легко входит в ткани ствола на 5 см и более), мицелий грибов встречается по всей толще древесных тканей.

Жесткокрылые из ловушек выбирались с интервалом раз в две недели (всего сделано семь сборов), они находились в хорошем состоянии, не были расчленены и легко идентифицировались. Используемая таксономия и номенклатура соответствуют Каталогу Палеарктики [Catalogue..., 2007, 2008, 2010, 2011, 2013, 2015, 2016, 2017]. Собранный материал хранится в личной коллекции А. Н. Волоченко (г. Балашов).

Каждый вид был отнесен к определенной трофической группе на основании осо-

бенностей питания личинок: X – ксилофаги, SX – сапроксилофаги; M – мицетофаги (в эту группу также входят миксомицетофаги), N – некрофаги, Z – зоофаги. Для каждого вида указывается только одна категория питания, несмотря на то что некоторые виды могут обладать смешанным питанием. Трофические предпочтения соответствуют информации, имеющейся в доступной литературе [Никитский и др., 1996, 2008; Schmidl, Bußler, 2004].

Видовое разнообразие проанализировано с помощью индексов Жаккара, Шеннона и Симпсона. Для определения зависимости наблюдаемой численности видов от стадии разложения дерева использовался критерий χ^2 . Поскольку в анализируемых данных средняя численность видов на уровень независимого фактора часто не превышала 5, уровень значимости критерия был понижен до 0,005. Для определения зависимости семейств и трофических групп от стадии разложения использовался точный перестановочный дисперсионный анализ. Уровень значимости принимался равным 0,05. Семейства и трофические группы, содержащие менее четырех видов, из анализа исключались. Для апостериорного анализа использовался HSD-тест Тьюки. Все расчеты выполнены в среде статистического анализа R 3.6 с использованием пакетов *vegan* и *lmPerm* [R Core Team..., 2020]. Исходные данные доступны по адресу: <http://ibiw.ru/upload/staff/267/xylophilous.zip>.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего собрано 1806 особей сапроксильных жесткокрылых, представляющих 96 видов (табл. 1). Виды распределяются по 37 семействам. Наиболее богатыми из них являются Staphylinidae (8 видов), Tenebrionidae (7 видов) и Mycetophagidae (6 видов). По численности преобладают семейства Throscidae (223 особи), Tenebrionidae (183 особи), Staphylinidae (145 особей), Lycidae (131 особь) и Purochroidae (128 особей). Совместная доля особей этих семейств составляет 44,9 % от общего числа собранных экземпляров.

Наиболее многочисленными видами являются *Lygistopterus sanguineus* (131 особь), *Aulonothroscus brevicollis* (128 особей), *Schizotus pectinicornis* (128 особей), *Mycetochara flavipes*

(125 особей), *Triaxagus dermestoides* (78 особей), *Mesosa myops* (74 особи). На долю этих шести видов приходится 36,8 % всех особей. Кроме этих видов в местообитании ИН высокую численность имеют *Triplax russica* и *Tomoxia bucephala*, а в местообитании БО – *Lordithon lunulatus* и *Glischrochilus grandis*.

В обоих местообитаниях найдено практически одинаковое число видов: в ИН поймано 89 видов (92,7 % от общего числа видов), в БО – 88 видов (91,7 %). Индексы Симпсона и Шеннона изученных участков практически равны, но в местообитании ИН несколько выше (см. табл. 1). Таким образом, несмотря на различия в расположении участков и количестве разлагающейся древесины, разница в видовом богатстве обоих изученных участков незначительна.

Древесья первой стадии разрушения отличаются наименьшим видовым разнообразием, ловушками поймано 57 видов и 262 особи сапроксильных жесткокрылых. Наибольшее количество видов (75) и особей (846) обнаружено на второй стадии разрушения. С сильно разрушенной древесиной связано 64 вида (всего 648 особей).

Среди трофических групп по числу видов преобладают мицетофаги, к этой группе относится практически половина всех видов, им заметно уступают сапроксилофаги и зоофаги (табл. 2). Участие ксилофагов и некрофагов в составе комплексов сапроксильных жесткокрылых в обоих местообитаниях незначительно. Количество видов разных трофических групп очень близко в обоих местообитаниях. Все ксилофаги и сапроксилофаги отмечаются в местообитании БО, а мицетофаги – в местообитании ИН.

Практически все трофические группы отмечаются на всех стадиях разрушения, лишь некрофаги найдены только на последней стадии и в небольшом количестве экземпляров (рис. 3). Мицетофаги на всех стадиях разложения преобладают по числу видов, а по количеству особей они заметно доминируют на I стадии разрушения; на II и III стадиях с близкими показателями доминируют мицетофаги и сапроксилофаги. Второй по значению группой на всех стадиях являются сапроксилофаги, число их видов увеличивается по мере разрушения древесины, а наибольшая их численность наблюдается на последней

Список видов сапроксильных жуков и их распределение по местообитаниям

Вид	Семейство	Трофическая группа	Местообитание		Всего
			ИН	БО	
1	2	3	4	5	6
<i>Pterostichus minor</i> (Gyllenhal, 1827)	Carabidae	Z	1	3	3
<i>Eblisia minor</i> (P. Possi, 1790)	Histeridae	Z	6		6
<i>Platysoma deplanatum</i> (Gyllenhal, 1808)	Histeridae	Z	1		1
<i>Anisotoma humeralis</i> (Fabricius, 1792)	Leiodidae	M	3	6	9
<i>Anisotoma orbicularis</i> (Herbst, 1792)	Leiodidae	M	2	5	7
<i>Rybaxis longicornis</i> (Leach, 1817)	Staphylinidae	M	6	6	12
<i>Lordithon lunulatus</i> (Linnaeus, 1760)	Staphylinidae	M	12	36	48
<i>Sepedophilus bipustulatus</i> (Gravenhorst, 1802)	Staphylinidae	M	16	9	25
<i>Scaphisoma agaricinum</i> (Linnaeus, 1758)	Staphylinidae	M	12	25	37
<i>Scaphisoma assimile</i> Erichson, 1845	Staphylinidae	M	3	5	8
<i>Scaphisoma balcanicum</i> Tamanini, 1954	Staphylinidae	M	4	3	7
<i>Scaphisoma inopinatum</i> Löbl, 1967	Staphylinidae	M	1	3	4
<i>Scaphidium quadrimaculatum</i> Olivier, 1790	Staphylinidae	M	3	1	4
<i>Dorcus parallelipipedus</i> (Linnaeus, 1758)	Lucanidae	SX	4	4	8
<i>Cetonia aurata</i> (Linnaeus, 1761)	Scarabaeidae	SX	5	3	8
<i>Microrhagus lepidus</i> (Rosenhauer, 1874)	Eucnemidae	SX	21	8	29
<i>Melasis buprestoides</i> (Linnaeus, 1761)	Eucnemidae	X	18	1	19
<i>Aulonothroscus brevicollis</i> (Bonvouloir, 1859)	Throscidae	SX	45	83	128
<i>Trixagus carinifrons</i> (Bonvouloir, 1859)	Throscidae	M	6	11	17
<i>Trixagus dermestoides</i> (Linnaeus, 1767)	Throscidae	M	22	56	78
<i>Ampedus cinnabarinus</i> (Eschscholtz, 1829)	Elateridae	Z	19	36	55
<i>Ampedus nigroflavus</i> (Goeze, 1777)	Elateridae	Z	10	3	13
<i>Ampedus pomorum</i> (Herbst, 1784)	Elateridae	Z	5	3	8
<i>Ampedus sanguinolentus</i> (Schrank, 1776)	Elateridae	Z		4	4
<i>Melanotus villosus</i> (Geoffroy, 1785)	Elateridae	Z	17	6	23
<i>Prosternon tessellatum</i> (Linnaeus, 1758)	Elateridae	Z	3	4	7
<i>Lygistopterus sanguineus</i> (Linnaeus, 1758)	Lycidae	SX	88	2	90
<i>Orphilus niger</i> (P. Rossi, 1790)	Dermestidae	N	2		2
<i>Ctesias serra</i> (Fabricius, 1792)	Dermestidae	N	4	2	6
<i>Ptinus rufipes</i> A. Olivier, 1790	Ptinidae	SX	24	18	42
<i>Xestobium rufovillosum</i> (DeGeer, 1774)	Ptinidae	SX	1	2	3
<i>Ptilinus fuscus</i> (Geoffroy, 1785)	Ptinidae	SX		2	2
<i>Oligomerus brunneus</i> (A. G. Olivier, 1790)	Ptinidae	SX	6	3	9
<i>Dorcatoma dresdensis</i> Herbst, 1792	Ptinidae	M	27	29	56
<i>Elateroides dermestoides</i> (Linnaeus, 1761)	Lymexylidae	SX	1	1	2
<i>Ostoma ferruginea</i> (Linnaeus, 1758)	Trogossitidae	SX	5	1	6
<i>Dasytes niger</i> (Linnaeus, 1767)	Dasytidae	Z	24	9	33
<i>Axinotarsus marginalis</i> (Castelnau, 1840)	Malachiidae	Z	1		1
<i>Glischrochilus grandis</i> (Tournier 1872)	Nitidulidae	M	6	54	60
<i>Glischrochilus hortensis</i> (Geoffroy, 1785)	Nitidulidae	M	2	11	13
<i>Glischrochilus quadriguttatus</i> (Fabricius, 1777)	Nitidulidae	M	2	7	9
<i>Soronia grisea</i> (Linnaeus, 1758)	Nitidulidae	M	4	12	16
<i>Rhizophagus oblongicollis</i> Blatch & Homer, 1892	Monotomidae	Z	2	2	4
<i>Rhizophagus bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)	Monotomidae	M	2	4	6
<i>Rhizophagus fenestralis</i> (Linnaeus, 1758)	Monotomidae	Z	2	5	7
<i>Silvanus unidentatus</i> (Olivier, 1790)	Silvanidae	M	6	3	9
<i>Uleiota planatus</i> (Linnaeus, 1761)	Silvanidae	M	5	5	10
<i>Cucujus cinnaberinus</i> (Scopoli, 1763)	Cucujidae	SX	3	1	4
<i>Dacne bipustulata</i> (Thunberg, 1781)	Erotylidae	M	6	2	8
<i>Triplax collaris</i> (Schaller, 1783)	Erotylidae	M	1	1	1
<i>Triplax rufipes</i> (Fabricius, 1787)	Erotylidae	M	4	9	13
<i>Triplax russica</i> (Linnaeus, 1758)	Erotylidae	M	38	8	46
<i>Bothrideres bipunctatus</i> (Gmelin, 1790)	Bothrideridae	Z	6	1	7
<i>Cerylon fagi</i> C. N. F. Brisout de Barneville, 1867	Cerylonidae	M	1	1	2
<i>Cerylon histeroides</i> (Fabricius, 1792)	Cerylonidae	M	6	22	28
<i>Leiestes seminiger</i> (Gyllenhal, 1808)	Endomychidae	M	1		1

1	2	3	4	5	6
<i>Enicmus rugosus</i> (Herbst, 1793)	Latridiidae	M	1	5	6
<i>Corticicara gibbosa</i> (Herbst, 1793)	Latridiidae	M	1	5	6
<i>Litargus connexus</i> (Geoffroy, 1785)	Mycetophagidae	M	4	8	12
<i>Mycetophagus ater</i> Reitter, 1879	Mycetophagidae	M	1	1	2
<i>Mycetophagus atomarius</i> (Fabricius, 1787)	Mycetophagidae	M	3	2	5
<i>Mycetophagus decempunctatus</i> Fabricius, 1801	Mycetophagidae	M	10	4	14
<i>Mycetophagus piceus</i> (Fabricius, 1777)	Mycetophagidae	M	8	19	27
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (Linnaeus, 1760)	Mycetophagidae	M	16	14	30
<i>Dircaea quadriguttata</i> (Paykull, 1798)	Melandyriidae	SX	14	7	21
<i>Hypulus quercinus</i> (Quensel, 1790)	Melandyriidae	SX		1	1
<i>Melandyria barbata</i> (Fabricius, 1787)	Melandyriidae	SX	5	26	31
<i>Orchesia micans</i> (Panzer, 1794)	Melandyriidae	M	2	1	3
<i>Bitoma crenata</i> (Fabricius, 1775)	Zopheridae	M	19	10	29
<i>Mordellaria aurofasciata</i> (Comolli, 1837)	Mordellidae	SX	1	4	5
<i>Mordellistena humeralis</i> (Linnaeus, 1758)	Mordellidae	SX	4	6	10
<i>Tomoxia bucephala</i> (Costa, 1854)	Mordellidae	SX	38	13	51
<i>Uloma culinaris</i> (Linnaeus, 1758)	Tenebrionidae	SX	3	12	15
<i>Diaperis boleti</i> (Linnaeus, 1758)	Tenebrionidae	M	3	3	6
<i>Corticeus bicolor</i> (A. G. Olivier, 1790)	Tenebrionidae	M	2		2
<i>Mycetochara axillaris</i> (Paykull, 1799)	Tenebrionidae	M	1	1	1
<i>Mycetochara flavipes</i> (Fabricius, 1792)	Tenebrionidae	M	54	71	125
<i>Bolitophagus reticulatus</i> (Linnaeus, 1767)	Tenebrionidae	M	6	16	22
<i>Upis ceramboides</i> (Linnaeus, 1758)	Tenebrionidae	SX	8	3	11
<i>Schizotus pectinicornis</i> (Linnaeus, 1758)	Pyrochroidae	SX	54	74	128
<i>Salpingus planirostris</i> (Fabricius, 1787)	Salpingidae	M	1		1
<i>Salpingus ruficollis</i> (Linnaeus, 1760)	Salpingidae	M	1		1
<i>Anaspis frontalis</i> (Linnaeus, 1758)	Scraptiidae	SX	8	3	11
<i>Rhagium mordax</i> (DeGeer, 1775)	Cerambycidae	SX	1	1	2
<i>Rhagium sycophanta</i> (Schrank, 1781)	Cerambycidae	SX	2	4	6
<i>Leiopus linnei</i> Wallin, Nylander et Kvamme, 2009	Cerambycidae	SX	1	2	3
<i>Mesosa myops</i> (Linnaeus, 1761)	Cerambycidae	X	51	23	74
<i>Saperda scalaris</i> (Linnaeus, 1758)	Cerambycidae	X		8	8
<i>Platyrhinus resinosus</i> (Scopoli, 1763)	Anthribidae	SX	1		1
<i>Platystomos albinus</i> (Linnaeus, 1758)	Anthribidae	SX		1	1
<i>Hylesinus varius</i> (Fabricius, 1775)	Curculionidae	X		1	1
<i>Scolytus ratzeburgii</i> E. W. Janson, 1856	Curculionidae	X	2	1	3
<i>Anisandrus dispar</i> (Fabricius, 1792)	Curculionidae	M	2	1	3
<i>Xyleborinus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	Curculionidae	M	7	4	11
<i>Trypodendron signatum</i> (Fabricius, 1792)	Curculionidae	M	3		3
<i>Magdalis carboria</i> (Linnaeus, 1758)	Curculionidae	SX		1	
Общее количество особей			864	942	1806
Общее количество видов			89	86	96
Simpson 1-D			0,9632	0,9615	
Shannon			3,763	3,72	

П р и м е ч а н и е. Z – зоофаги; M – мицетофаги; SX – сапроксилофаги; X – ксилофаги; N – некрофаги; ИН – Инжавино; БО – Боброво.

Т а б л и ц а 2

Количество видов сапроксильных жесткокрылых в составе трофических групп изученных местообитаний

Трофическая группа	Местообитание		
	ИН	БО	Всего
Ксилофаги	3	5	5
Сапроксилофаги	24	26	28
Мицетофаги	47	44	47
Зоофаги	13	11	14
Некрофаги	2	1	2

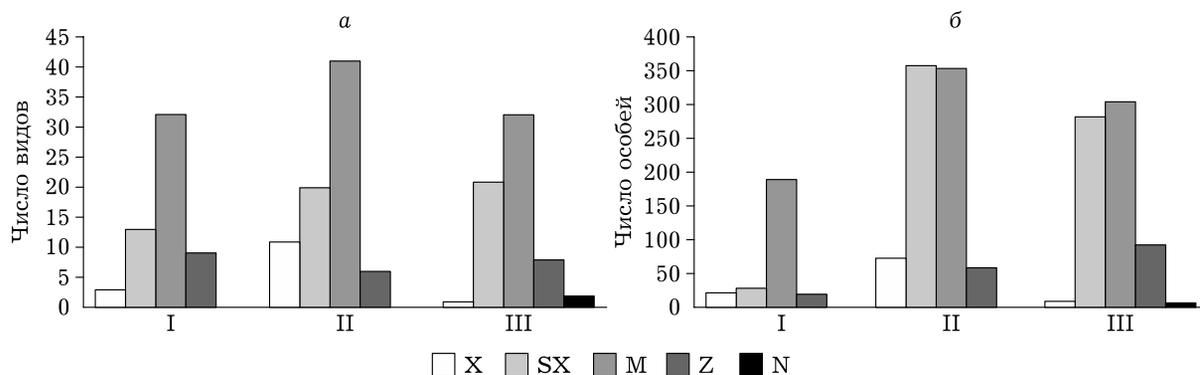


Рис. 3. Количество видов (а) и особей (б) различных трофических групп на разных стадиях разрушения древесины берез. Обозн. см. в табл. 1

стадии разложения. Для зоофагов наибольшее видовое разнообразие, но с минимальным количеством особей отмечается на первой стадии разложения деревьев, постепенно увеличиваясь к III стадии. Ксилофаги отмечаются на всех стадиях, самое большое число видов и особей обнаружено на II стадии.

Количество видов и численность сапроксильных жесткокрылых в исследуемых местообитаниях заметно отличаются на разных стадиях разрушения (рис. 4). На I стадии в местообитании БО отмечается заметно большее количество видов и особей жесткокрылых. На II стадии, напротив, большее число видов и особей наблюдается в местообитании ИН. На III стадии количество видов в изученных местообитаниях практически одинаково, а численность жуков выше в местообитании БО. Данные по отдельным местообитаниям демонстрируют аналогичное распределение, ми-

цетофаги обладают наибольшим видовым разнообразием и высокой численностью на всех стадиях разрушения.

На I стадии разрушения доминирующие виды в разных местообитаниях не совпадают, но все они являются мицетофагами (табл. 3). На II стадии разрушения общими доминантами для изучаемых местообитаний являются *Aulonothroscus brevicollis* и *Lygistopterus sanguineus*. Кроме них в местообитании ИН доминируют *Tomoxia bucephala* и *Mesosa myops*, а в местообитании БО – *Lordithon lunulatus*. На III стадии разрушения в обоих сообществах преобладают по численности *Lygistopterus sanguineus* и *Mycetochara flavipes*, для местообитания ИН в состав доминирующего комплекса также входит *Schizotus pectinicornis*.

Результаты показывают, что для 37 видов сапроксильного комплекса березы прояв-

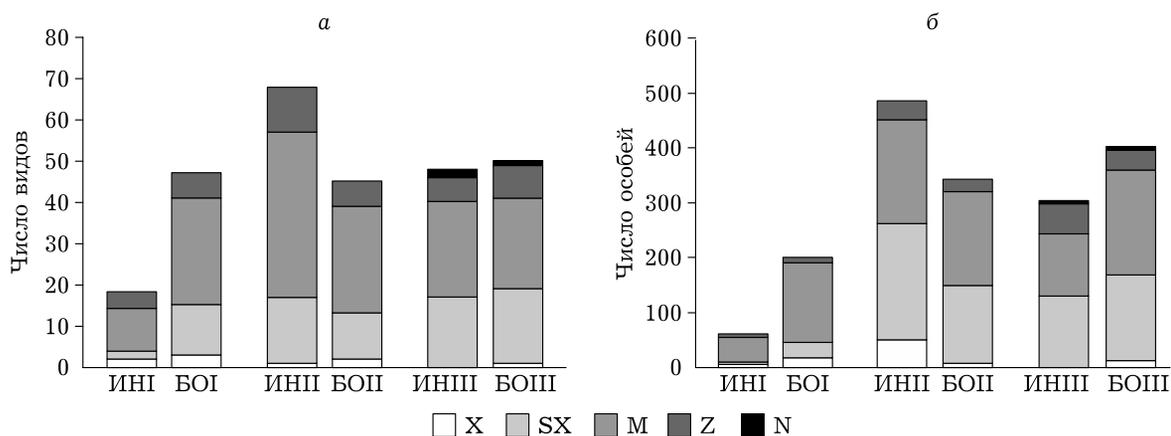


Рис. 4. Количество видов (а) и экземпляров (б) сапроксильных жесткокрылых различных трофических групп на разных стадиях разложения древесины берез в обследованных биотопах. Римские цифры – стадии разложения. Обозн. см. табл. 1

Доминирующие виды (%) к числу особей, найденных в сообществе на данной стадии

Стадия разложения	Местообитание	
	ИН	БО
I	<i>Sepedophilus bipustulatus</i> – 24,6 (M) <i>Triplax russica</i> – 18 (M) <i>Xyleborinus saxesenii</i> – 9,8 (M)	<i>Glischrochilus grandis</i> – 25,9 (M) <i>Trixagus dermestoides</i> – 7,5(M)
II	<i>Aulonthroscus brevicollis</i> – 7,8 (M) <i>Lygistopterus sanguineus</i> – 9,2 (SX) <i>Tomoxia bucephala</i> – 7,4 (SX) <i>Mesosa myops</i> – 9,6 (X)	<i>Aulonthroscus brevicollis</i> – 17,7 (M) <i>Lygistopterus sanguineus</i> – 11,3 (SX) <i>Lordithon lunulatus</i> – 9,6 (M)
III	<i>Lygistopterus sanguineus</i> – 13,9 (SX) <i>Mycetochara flavipes</i> – 16,6 (M) <i>Schizotus pectinicornis</i> – 8,3 (SX)	<i>Schizotus pectinicornis</i> – 14,6 (SX) <i>Mycetochara flavipes</i> – 14,4 (M)

П р и м е ч а н и е. В скобках указаны трофические группы.

ляется приуроченность к определенной стадии разрушения древесины (табл. 4). I стадию разрушения предпочитают в местообитании ИН один вид – *Sepedophilus bipustulatus*, а в местообитании БО – четыре вида: *Glischrochilus grandis*, *Glischrochilus hortensis*, *Soronia grisea* и *Saperda scalaris*. Среди этих видов только *S. scalaris* является ксилофагом, а остальные – мицетофаги.

Приуроченность ко II стадии разложения выказывают 20 видов, из них *Scaphisoma agraricinum*, *Microrhagus lepidus*, *Aulonthroscus brevicollis*, *Lygistopterus sanguineus*, *Bitoma creta*, *Bolitophagus reticulatus* характерны для II стадии в обоих местообитаниях. Из остальных видов 12 характерны для этой стадии на участке ИН, и только *Lordithon lunulatus* характерен для местообитания БО. Предпочтения к этой стадии обнаруживаются у видов четырех трофических групп, преобладают сапроксилофаги и мицетофаги.

Для последней стадии разрушения отмечается приуроченность у 15 видов. Такие виды, как *Rybaxis longicornis*, *Ampedus cinnabarinus*, *Mycetochara flavipes*, *Schizotus pectinicornis*, предпочитают эту стадию на всех участках, в местообитании ИН приуроченность к III стадии оказывают *Ampedus nigroflavus*, *Melanotus villosus*, *Lygistopterus sanguineus*, *Dircaea quadriguttata*, *Upis ceramboides*, в местообитании БО – *Aulonthroscus brevicollis*, *Trixagus carinifrons*, *Dorcatoma dresdensis*, *Cerylon histeroides*, *Melandrya barbata*, *Uloma culinaris*. Виды, приуроченные к этой стадии,

относятся к трофическим группам сапроксилофагов, мицетофагов и зоофагов.

Для видов *Ampedus cinnabarinus*, *Aulonthroscus brevicollis*, *Lygistopterus sanguineus*, *Schizotus pectinicornis* отмечается приуроченность к II и III стадиям разрушения, виды, характерные для I и II стадий разрушения, отсутствуют.

На уровне семейств приуроченность к определенной стадии разрушения проявляется слабо (табл. 5). Для местообитания ИН установлена приуроченность к I стадии разрушения семейства Curculionidae, предпочтение II стадии разрушения выявлено у семейства Мусетопхгаиде, III стадии – у Elateridae. Интересным является выявленная приуроченность семейства Nitidulidae. В местообитании БО его представители являются характерными для стадии I, а в местообитании ИН больше связаны со стадиями II и III. На участке БО также выявлена приуроченность семейства Staphylinidae ко II стадии разрушения.

Среди трофических групп явная приуроченность ко II и III стадиям разрушения выявлена у мицетофагов и сапроксилофагов. Остальные трофические группы приуроченности не проявляют.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленный в результате исследований комплекс сапроксильных жесткокрылых безрезы отличается более низким видовым разнообразием по сравнению с сообществами

Виды, значимо приуроченные к одной из групп древесины при уровне значимости 0,005

Вид	ИН				БО			
	<i>N</i>	χ^2	<i>p</i> -value	group	<i>N</i>	χ^2	<i>p</i> -value	group
<i>Eblisia minor</i>	6	12	0,00248	II	0			
<i>Rybaxis longicornis</i>	6	12	0,00248	III	6	12	0,00248	III
<i>Lordithon lunulatus</i>	12	4,5	0,1054		36	55,5	0	II
<i>Sepedophilus bipustulatus</i>	16	26,38	0	I	9	6	0,04979	
<i>Scaphisoma agaricinum</i>	12	9,5	0,00865	II	25	29,84	0	II
<i>Microrhagus lepidus</i>	21	36,29	0	II	8	16	0,00034	II
<i>Melasis buprestoides</i>	18	36	0	II	1	2	0,36788	
<i>Aulonothroscus brevicollis</i>	45	58,8	0	II	83	66,1	0	II, III
<i>Trixagus carinifrons</i>	6	7	0,0302		11	16,55	0,00026	III
<i>Trixagus dermestoides</i>	22	17,82	0,00014	II	56	3,25	0,19691	
<i>Ampedus cinnabarinus</i>	19	19,05	0,00007	III	36	24,5	0	II, III
<i>Ampedus nigroflavus</i>	10	20	0,00005	III	3	6	0,04979	
<i>Melanotus villosus</i>	17	18,47	0,0001	III	6	4	0,13534	
<i>Lygistopterus sanguineus</i>	88	44,27	0	II, III	43	63,81	0	II
<i>Ptinus rufipes</i>	24	32,25	0	II	18	10,33	0,0057	
<i>Oligomerus brunneus</i>	6	12	0,00248	II	3	6	0,04979	
<i>Dorcatoma dresdensis</i>	28	9,07	0,01072		29	36,69	0	III
<i>Glischrochilus grandis</i>	6	3	0,22313		54	96,44	0	I
<i>Glischrochilus hortensis</i>	2	1	0,60653		11	16,55	0,00026	I
<i>Soronia grisea</i>	4	2	0,36788		12	24	0,00001	I
<i>Silvanus unidentatus</i>	6	12	0,00248	II	3	6	0,04979	
<i>Bothrideres bipunctatus</i>	6	12	0,00248	II	1	2	0,36788	
<i>Cerylon histeroideus</i>	6	7	0,0302		22	28,45	0	III
<i>Mycetophagus decempunctatus</i>	10	14,6	0,00068	II	4	3,5	0,17377	
<i>Mycetophagus piceus</i>	8	16	0,00034	II	19	8	0,01832	
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i>	16	32	0	II	14	7,43	0,02437	
<i>Dircaea quadriguttata</i>	14	28	0	III	7	8,86	0,01193	
<i>Melandrya barbata</i>	5	2,8	0,2466		26	36,08	0	III
<i>Bitoma crenata</i>	19	38	0	II	10	20	0,00005	II
<i>Tomoxia bucephala</i>	38	70,16	0	II	13	7,54	0,02307	
<i>Uloma culinaris</i>	3	6	0,04979		12	24	0,00001	III
<i>Mycetochara flavipes</i>	54	85,78	0	III	71	72,54	0	III
<i>Bolitophagus reticulatus</i>	6	12	0,00248	II	16	32	0	II
<i>Upis ceramboides</i>	8	16	0,00034	III	3	6	0,04979	
<i>Schizotus pectinicornis</i>	54	27,44	0	II, III	74	68,3	0	III
<i>Mesosa myops</i>	51	85,06	0	II	23	1,39	0,49875	
<i>Saperda scalaris</i>	0				8	16	0,00034	I

П р и м е ч а н и е. Здесь *N* – общее число найденных экземпляров; χ^2 – значение критерия; *p*-value – уровень значимости; group – предпочитаемая стадия разрушения древесины. Жирным шрифтом выделены виды, у которых предпочитаемая группа древесины совпала на участках Инжавино (ИН) и Боброво (БО).

Семейства и трофические группы, значимо приуроченные к одной из стадий разложения древесины при уровне значимости 0,05

Семейство	ИН				БО			
	<i>N</i>	<i>n</i>	<i>p</i> -value	group	<i>N</i>	<i>n</i>	<i>p</i> -value	group
Curculionidae	14	6	0,013	I	8	6	0,057	
Elateridae	54	6	0,017	III	56	6	0,34	
Мycetophagidae	42	6	0	II	48	6	0,414	
Nitidulidae	14	4	0,023	II, III	84	4	0,001	I
Staphylinidae	57	8	0,82		88	8	0,031	II
Трофическая группа								
М	345	46	0,0096	II, III	503	46	0,8735	
SK	343	28	0,0152	II, III	327	28	0,1392	

П р и м е ч а н и е. *n* – число видов в семействе или трофической группе. Ост. обозн. см. в табл. 4.

жесткокрылых березовых лесов, расположенных в центральной части ареала березы повислой [Никитский и др., 1996; Sawoniewicz, 2013]. Снижение видового разнообразия следовало ожидать в связи с фрагментацией местообитаний [Fahrig, 2003] и небольшой общей площадью, занимаемой березовыми лесами на территории заповедника, что снижает возможности некоторым видам найти подходящий для заселения субстрат. Прежде всего, это отразилось на специализированных видах, развивающихся исключительно или преимущественно на березе. Среди найденных видов к специализированным относятся только *Scolytus ratzeburgii* и *Upis ceramoides*. Все остальные способны развиваться на широком круге деревьев и обладают широким распространением в лесах Европы. Среди семейств больше всего снизилось количество видов у Staphylinidae, разнообразие которых может составлять до 50 % от всего комплекса сапроксильных жесткокрылых [Sawoniewicz, 2013].

Важным фактором, оказывающим решающее влияние на состав видовых комплексов в разлагающейся древесине, является влажность заселяемого субстрата [Мамаев, 1977]. Однако, несмотря на различные микроклиматические условия, состав видов в обследованных местообитаниях оказался весьма близким. Установленные различия в видовом составе приходится в основном на виды, представленные единичными особями в сборах. Таким образом, видовой состав комплексов сапроксильных жесткокрылых березы не определялся микроклиматическими условиями местообитаний. Некоторые исследования показывают, что скорость микогенного разрушения отмершей древесины березы может не зависеть от влажности местообитаний [Капица и др., 2012]. Вероятно, слой коры, сохраняющийся на фрагментах стволов берез, позволяет сохранить влажность древесного субстрата, что в то же время способствует развитию ксилотрофных грибов и заселению разлагающегося субстрата сапроксильными жесткокрылыми.

Стадия разрушения также оказывает первостепенное влияние на видовой состав и трофическую структуру комплекса сапроксильных жесткокрылых. Анализ структуры доминирования также показал возрастание

сходства в структуре видовых ассоциаций разных местообитаний по мере разрушения древесины. Состав доминирующих видов полностью различается на I стадии разрушения, но обладает высоким сходством на II и III стадиях. На I стадии разрушения состав доминантов почти полностью представлен мицетофильными видами, связанными с ксилотрофными грибами, только *Xyleborinus saxesenii* является обитателем толщи древесины. На последующих стадиях разрушения в состав доминирующего комплекса входят преимущественно виды, развивающиеся в древесных тканях. Это совпадает с известными данными, что по мере разрушения тканей дерева происходит сукцессионная смена сапроксильных видов, а на последних стадиях разрушения основная роль переходит к сапроксилофагам, потребляющим сильно разрушенные ткани дерева [Мамаев, 1977].

Интересными являются результаты изучения приуроченности видов к определенным стадиям. Выявленная приуроченность видов к стадиям разрушения совпадает с литературными данными [Мамаев, 1977; Никитский и др., 1996; Никитский и др., 2008]. Приуроченность к I стадии разрушения выказывают немногие виды, в то же время на II и III стадиях разрушения отмечается заметно большее число характерных видов. При этом отмеченные на I стадии разрушения виды привлекаются преимущественно не древесными тканями, а поселяющимися на деревьях ксилотрофными грибами или же вытекающим древесным соком и продуктами его разложения. К таким видам относятся представители семейств Erotylidae, Nitidulidae, многие Staphylinidae и Mucetophagidae. Например, некоторые из мицетофагов были найдены и на всех стадиях разрушения древесины. Не понятны причины высокой численности *Mesosa tyops* на II стадии разрушения, которая не является пищевым объектом имаго и пригодным субстратом для развития личинок этого вида [Никитский и др., 1996].

Важной особенностью трофической структуры выявленного комплекса сапроксильных видов является значительное обилие мицетофагов на всех стадиях разрушения как по числу видов, так и по количеству особей. В работах других авторов, изучавших состав сапроксильных комплексов березы, отмече-

но, что мицетофаги имеют второстепенное значение и по числу видов уступают ксилофагам и сапроксилофагам [Неволина, 2006; Sawoniewicz, 2013]. Это объясняется общим низким числом видов ксилофагов и сапроксилофагов в исследованных местообитаниях.

Несмотря на то что в составе изученного комплекса не выявлено редких и охраняемых видов, береза может являться значимой породой для сохранения видового разнообразия сапроксильных жесткокрылых на территории заповедника. Благодаря сохранению влажности в древесных тканях, разрушающиеся стволы берез могут предоставлять субстрат для развития многих сапроксильных организмов.

Авторы выражают благодарность персоналу природного заповедника “Воронинский” за оказанную помощь в организации исследования. Также благодарны А. А. Прокину (Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок) за ценные замечания, сделанные в ходе подготовки статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Государственный природный заповедник “Воронинский” / отв. ред. Воробьев. Тамбов: ИПЦ ООО “Тамбовский вестник”, 2004. 56 с.

Золотухин А. И., Занина М. А. Состояние, эколого-ценотическая характеристика и перспективы лесных культур березы повислой (*Betula pendula* Roth, Betulaceae, Dicotyledones) в степном лесоразведении // Поволж. экол. журн. 2014. № 2. С. 208–215.

Капица Е. А., Трубицына Е. А., Шорохова Е. В. Биогенный ксилолиз стволов, ветвей и корней лесообразующих пород темнохвойных северотаежных лесов // Лесоведение. 2012. № 3. С. 51–58.

Кузнецова Н. Ф., Сауткина М. Ю. Состояние лесов и динамика их породного состава в Центральном федеральном округе // Лесохозяйственная информация. 2019. № 2. С. 25–45.

Мамаев Б. М. Биология насекомых – разрушителей древесины // Итоги науки и техники, ВИНТИ. Энтомология. Т. 3. М.: ВИНТИ, 1977. 214 с.

Неволина Н. Б. Сообщества ксилобионтов, их биоиндикационная и биоценотическая роль // Лесн. вестник. 2006. № 2. С. 46–51.

Никитский Н. Б., Осипов И. Н., Чемерис М. В., Семенов В. Б., Гусаков А. А. Жесткокрылые – ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области) // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. Т. 36. 197 с.

Никитский Н. Б., Бибин А. Р., Долгин М. М. Ксилофильные жесткокрылые (Coleoptera) Кавказского государственного природного биосферного заповедника и сопредельных территорий. Сыктывкар, 2008. 452 с.

Полевой А. В., Никитский Н. Б., Мандельштам М. Ю., Хумала А. Э. К познанию комплексов насекомых, за-

селяющих древесину на начальной стадии разложения // Изв. Санкт-Петербург. лесотехн. академии. 2017. № 220. С. 33–45.

Попов В. К. Березовые леса Центральной лесостепи России. Воронеж: Воронеж. гос. лесотехн. академия, 2003. 424 с.

Савин И. Ю., Баргалева С. А., Лупян Е. А., Толпин В. А., Медведева М. А., Плотников Д. Е. Спутниковый мониторинг воздействия засухи на растительность (на примере засухи 2010 года в России) // Современ. проблемы дистанцион. зондирования Земли из космоса. 2011. Т. 8, № 1. С. 150–162.

Синадский Ю. В. Береза, ее вредители и болезни. М.: Наука, 1973. 216 с.

Черных Д. В. Сохранение природного наследия России в контексте наследования идей и традиций: без права на забвение // Изв. Алт. отд-ния РГО. 2017. № 2 (45). С. 73–80.

Щеглов Д. И., Брехова Л. И. Государственный природный заповедник “Воронинский” // Почвы государственных заповедников и национальных парков Российской Федерации. М.: Фонд “Инфосфера” – НИА-Природа, 2012. С. 107–109.

Abrahamsson M., Lindbladh M., Jonsell M., Niklasson M. Saproxylic beetle assemblages in artificially created highstumps of spruce (*Picea abies*) and birch (*Betula pendula/pubescens*) – does the surrounding landscape matter? // Insect Conservat. and Diversity. 2009. Vol. 2, N 4. P. 284–294.

Alexander K. N. A. Tree biology and saproxylic Coleoptera: issues of definitions and conservation language // Revue d'Ecologie (Terre Vie). 2008. Sup. 10. P. 9–13.

Beck P., Caudullo G., de Rigo D., Tinner W. *Betula pendula*, *Betula pubescens* and other birches in Europe: distribution, habitat, usage and threats // European atlas of forest tree species. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2016. P. 70–73. doi: 10.2788/4251

Bouget C., Nageleisen L. M. (Eds.). Forest insect studies: Methods and techniques. Key consideration for standardisation. An overview of the reflections of the “Entomological Forest Inventories” working group (Inv. Ent.For.). Les dossiers forestiers 19. Office National des Forêts, 2009. 144 p.

Buse J., Entling M. H., Ranius T., Assmann T. Response of saproxylic beetles to small-scale habitat connectivity depends on trophic levels // Landscape Ecology. 2016. Vol. 31. P. 939–949. doi:10.1007/s10980-015-0309-y

Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Revised and Updated Edition. Vol. 1. Archostemata – Muxophaga – Adephaga / Eds. I. Löbl, D. Löbl. Stenstrup: Brill, 2017. 1443 p.

Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Revised and Updated Edition. Vol. 2. Hydrophiloidea – Staphylinoidea. Stenstrup: Brill, 2015. 1702 p.

Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Revised and Updated Edition. Vol. 3. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea / Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Brill, 2016. 984 p.

Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4. Elateroidea – Derodontoidea – Bostrichoidea – Lymexyloidea – Cleroidea – Cucujoidea / Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books, 2007. 935 p.

Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionidea / Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books, 2008. 670 p.

- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea / Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books, 2010. 924 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 7. Curculionioidea I / Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books, 2011. 373 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 8. Curculionioidea II / Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Brill, 2013. 700 p.
- Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity // Annual Rev. Ecol. Evolut. and Systemat. 2003. Vol. 34. P. 487–515.
- Horak J., Pavlicek J. Tree level indicators of species composition of saproxylic beetles in old-growth mountainous spruce–beech forest through variation partitioning // J. Insect Conservat. 2013. Vol. 17. P. 1003–1009.
- Kaila L., Martikainen P., Punttila P. Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest // Biodiversity and Conservat. 1997. Vol. 6. P. 1–18.
- Lindhe A., Lindelöw A. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles // Forest Ecol. and Management. 2004. Vol. 203. P. 1–20.
- Mico E., Ramilo P., Thorn S., Müller J., Galante E., Carmona C. P. Contrasting functional structure of saproxylic beetle assemblages associated to different microhabitats // Sci. Reports. 2020. Vol. 10. P. 15–20.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2020. URL: <https://www.R-project.org/>
- Sawoniewicz M. Beetles (Coleoptera) occurring in decaying birch (*Betula* spp.) wood in the Kampinos National Park // Forest Research Papers. 2013. Vol. 74, N 1. P. 71–85.
- Schmidl J., Bußler H. Ökologische Gilden xylobionter Käfer Deutschlands // Naturschutz und Landschaftsplanung. 2004. Bd. 36. S. 202–218.
- Siitonen J. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example // Ecol. Bull. 2001. Vol. 49. P. 11–41.
- Simila M., Kouki J., Martikainen P., Uotila A. Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages // Biol. Conservat. 2002. Vol. 106, N 1. P. 19–27.
- Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G. Biodiversity of dead wood. New York: Cambridge University Press, 2012. 521 p.

The communities of saproxylic beetles of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the natural reserve “Voroninsky”

A. N. VOLODCHENKO¹, D. G. SELEZNEV²

¹*Balashov Institute of Saratov State University
412309, Balashov, Karl Marx str., 29
E-mail: kimixla@mail.ru*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS
152742, Yaroslavl Region, village Borok*

This study was conducted to examine the diversity and community structure of saproxylic beetles inhabiting silver birch (*Betula pendula* Roth) in the State Nature Reserve “Voroninsky”. Beetles were caught using interception traps that were located on the trunks of birch trees in different decomposition stages. The result of this study showed that a total 1806 individuals of saproxylic beetles, belonging to 96 species and 37 families were sampled. The largest number of species is found in the families Staphylinidae, Tenebrionidae and Mycetophagidae. The largest number of specimens is found in the families Throscidae, Tenebrionidae, Staphylinidae, Lycidae, and Pyrochroidae. Most of the species are facultative inhabitants of the birch tree and are able to develop on other types of trees. More than a third of all the collected specimens belong to six species *Lygistopterus sanguineus*, *Aulonthroscus brevicollis*, *Schizotus pectinicornis*, *Mycetochara flavipes*, *Trixagus dermestoides* and *Mesosa myops*. The species composition and trophic structure of the complex of beetles at different stages of wood decomposition in the surveyed habitat is characterized by high similarity, but the distribution of species and quantitative abundance at different destruction stages differ. In general, complexes of saproxylic beetles at decomposition stages II and III are more taxonomically diverse, which shows the importance of dead wood for maintaining the species diversity of forest communities. Almost all trophic groups were observed at all decomposition stages, only necrophagous ones were found at decomposition stage III. In terms of species and number abundance, mycetophagous ones prevail at all decomposition stages, saproxylophagous ones take a noticeable part in the composition of the complex at the last decomposition stages. The dominant complex includes both mycetophages and saproxylophages ones. The composition of the dominant complexes of different habitats differs at stage I of wood destruction. The analysis reveals connectedness in time to certain stages of wood destruction in 37 species and 5 families. The least pronounced connectedness is at decomposition stage I; the subsequent decomposition stages are preferred by a greater number of species.

Key words: birch forests of the temperate zone, trophic structure, dead wood, substrate preferences, biotopic distribution.