

Зоологические исследования в Казахстане (к 50-летию Института зоологии НАН РК)

УДК 595.763.2/3+591.5. (477.544)

В.А. Кашеев

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ СТАФИЛИНИД (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) НА ЮГО-ВОСТОКЕ КАЗАХСТАНА

Стафилиниды - одно из крупнейших семейств жесткокрылых и занимает ведущее место в почвенных экосистемах. Их функции весьма разнообразны - от фитофагов, иногда повреждающих сельскохозяйственные культуры (*Trogophloeus*, *Coprophilus*), схизофаги, участвующих в гумификации растительных остатков (многие *Oxytelinae*) до хищников (большинство стафилинид) и паразитов (*Aleochara*), истребляющих многих почвообитающих членистоногих, в том числе и вредных. Однако их фауна и экологические особенности изучены еще крайне недостаточно и особенно на обширной территории Средней Азии и Казахстана. Многолетние исследования (1978-1991 гг.) на юго-востоке Казахстана позволили установить основные ценоотические взаимосвязи, экологические и этологические адаптации к обитанию в наиболее характерных дисперсных микробитопах и субстратах органического происхождения.

На Юго-востоке Казахстана представлено 9 подсемейств стафилинид - из возможных не найдены только *Leptotyphlinae*. Выявлено 683 вида, это число по всей видимости значительно возрастет при дальнейшей обработке материала и в процессе продолжающихся исследований. Прежде всего это касается *Aleocharinae* и *Staphylininae*. Выявленный видовой состав дает возможность определить основные тенденции географического распространения, биотопического распределения и соотношения различных групп стафилинид в регионе (табл.1). Как видно из представленных данных, повсеместно преобладают представители 4 подсемейств - *Oxytelinae*, *Aleocharinae*, *Paederinae* и *Staphylininae*, а по встречаемости к ним добавляются *Steninae* и *Tachyporinae*.

Из обнаруженных видов стафилинид наибольшее количество относилось к роду *Philonthus* - 46 видов, немного уступают ему *Bledius* - 41, *Atheta* - 49 и *Oxytelus* - 26, далее следовали *Trogophloeus* - 21, *Stenus* - 18, *Oxypoda* и *Quedius* по 11. *Geodromicus*, *Aleochara*, *Astenus* и *Xantholinus* по 10, а остальные 135 родов включали меньшее число видов.

Таблица I. Соотношение различных подсемейств стафилинид на юго-востока Казахстана

Подсемейство	Количество		Доля видового состава (в процентах)
	родов	видов	
Micropeplinae	1	2	0,3
Oxytelinae	42	193	28,3
Tachyporinae	9	41	6
Aleocharinae	53	239	35
Oxyporinae	1	1	0,1
Euaestethinae	1	1	0,1
Steninae	2	18	2,6
Paederinae	17	64	9,4
Staphylininae	22	124	18,1
Итого:	148	683	

Но численности доминирование видов зависит от изучаемого биотопа, так в навозе, как правило, более половины составляют *Philonthus* и *Oxytelus*, на побережьях горных водоемов - *Geodromicus* и *Calodera*, а 80% равнинных стафилинид составляют *Bledius* и *Trogophloeus*, в грибах всегда более 95% - Гугорфаена. Средняя плотность стафилинид также зависит от ландшафтных условий и субстрата (табл.2). Представленные данные отражают средние величины многолетних исследований баз учета преимагинальных стадий. Плотность стафилинид подвержена сильным сезонным колебаниям, очень варьирует и ее максимальные значения резко отличаются от указанной средней плотности. Так, в подстилке побережий равнинных водоемов она достигает до 300 особей/м², в навозе до 800 особей/дм³, а в наносах плотность стафилинид иногда достигает 40000 особей/дм³.

Таблица 2. Средняя плотность в экологических группах стафилинид (на единицу субстрата) ландшафтных участков юго-востока Казахстана

Ландшафтные участки	Экологические группы										
	Страбоионты	Геобионты	Нидиколы	Антобионты	Коргиколы	Мицетобионты	Рипиколы	Симфилы	Нивиколы	Копробионты	Некробионты
Горы:											
горы леса	31	3	17	10	5	100	-	+	-	100	12
Альпийские и субальпийские луга	12	-	3	3	-	-	-	-	-	150	10
Нивальный и субнивный пояса	2	-	-	-	-	-	7	-	20	10	2
Побережья водоемов	49	-	-	-	-	-	100	-	2	100	8
Равнины:											
Степи	2	44	60	-	-	-	-	-	+	200	100
Пустыни	-	-	80	-	-	-	-	-	+	70	13
Тугайные ласа	12	4	20	-	-	2	-	-	+	100	100
Побережья водоемов	71	17	-	-	-	-	150	-	-	80	20

Примечания: Плотность стафилинид вычислялась для копробионтов и некробионтов - на 1 дм³, нидиколов - на 1 раскоп, мицетобионтов - на 1 плодовое тело гриба, остальные группы - на 1 м² субстрата. Плотности симфилов не вычислялась. + - присутствие группы, - - ее отсутствие. Случайные находки не учитывались.

Крайне специфичные и разнообразные условия этого региона определяют особенности географического распространения и высокий процент эндемизма (32,9%) на фоне широко распространенных голарктических, палеарктических и европейско-сибирских элементов. Однако попытки более детального зоогеографического анализа распространения стафилинид затруднены из-за крайней скудности сведений о местонахождениях и, следовательно, отсутствия достоверно установленных ареалов. Высокая требовательность стафилинид к влажности определяет преобладание у них гумидных типов ареалов. Очень резко отличается фауна равнинной части от горной зоны региона, куда проникают европейские равнинные (*Philonthus marginatus* Stroem, *Ph. splendens* Kr. и др.) и циркумбореальные (*Arpedium*, *Eucnecosum*, *Mannerheimia*) элементы.

Относительная холодолюбивость *Oxytelinae* (Тихомирова, 1973) определяет их превалирование к северу и падение видового разнообразия и численности к югу, а у *Staphylininae* и *Paederinae* наблюдается обратная картина. Более сложные закономерности прослеживаются у *Aleocharinae*, которые в южных регионах несравненно более разнообразны, а на севере обладают более высокой численностью, кроме того, при движении с севера на юг происходит смена состава родов и триб. В связи с этим отчетливо прослеживается тенденция смещения активности подсемейств стафилинид на весенне-осенний или летний периоды. Если на севере их распределение более или менее равномерно, то на юго-востоке Казахстана они локализу-

ются либо в горных районах, либо вдоль крупных рек и озер. Закономерности распространения и биотопического распределения стафилинид определяются рядом аспектов, накладывающих существенный отпечаток на структуру их населения - зональный, высотно-поясной, биотопический и субстратный.

Тесная связь подавляющего большинства стафилинид с повсеместно распространенными органическими субстратами определяет широкое распространение связанных с ними стафилинид. Однако видовой состав и распределение стафилинид зависит от зональных и высотных условий различных регионов Казахстана.

Ниже приведены результаты исследований наиболее широко представленных в регионе стафилинид, показывающие сложность и многогранность их роли в различных экосистемах.

Одними из наиболее широко распространенных и характерных для стафилинид биотопов в горах юго-востока Казахстана и Средней Азии в целом являются побережья различных водоемов. Комплекс горных рипиколов на 93-99,7% состоит из *Oxytelinae* и *Aleocharinae*. Длительная изоляция вследствие непреодолимых для стафилинид (особенно нелетающих), препятствий в виде голых скал, снега и льда, привела к высокой степени эндемизма. С другой стороны, побережья горных водоемов Тарбагатая, Саура, Джунгарского, Кетменя, Кунгей, Заилийского, Киргизского и Таласского Алатау населены представителями довольно узкого круга родов - *Geodromicus*, *Lathrobium*, *Calodera*, *Stenus* и *Dianous*. Большинство видов подсемейств - *Tachyporinae*, *Steninae*, *Paederinae* и *Staphylininae* обычны в других биотопах, а на супралиторали случайны и встречаются крайне редко.

Наиболее распространены и многочисленны на берегах горных водотоков представители родов *Geodromicus* и *Lesteva*, часть из которых являются фоновыми для этих биотопов. Практически во всех обследованных водоемах горной зоны юго-востока Казахстана встречаются *G. hauserianus* Bord. и *L. binotata* Rtt. Другие виды сменяют друг друга в зависимости от конкретных экологических условий - температуры и скорости течения воды, структуры почвы береговой кромки и др. Местами очень многочислен *G. pennicilatus* Epp. и узкоареальный *G. luzei* Kastch., которые встречаются выше 3000 м над ур. м. Фауна и экологические особенности горных рипиколов вообще тесно связаны с абсолютной высотой и конкретными особенностями участка (Кашеев, 1992). Их можно разделить на высокогорных, среднегорных и низкогорных, хотя границы этих комплексов часто перекрывают друг друга.

По экологическим особенностям горных рипиколов Казахстана можно разделить на следующие экологические группы:

- петрофильные рипиколы, объединяющие *Geodromicus*, *Lesteva*, *Lathrobium*, *Thinodromus*, *Calodera* и других обитателей каменных россыпей на супралиторали водоемов. и этой группе проявляются смена видового состава в зависимости от размера камней и их расположения;

- роющие рипиколы, предпочитающие небольшие песчаные пляжи и наносы песка на галечниковых островах (*Bledius* и некоторые *Trogophloeus*);

- нивиколы, обитающие у кромки фирновых полей и на вытекающих из-под слега ручейках. В регионе они представлены некоторыми *Coriphium*, *Coprophilus*, *Geodromicus* и *Lesteva*;

Подавляющее большинство стафилинид обитает в субстратах органического происхождения (подстилка, компосты, речные наносы, навоз, падаль и т.ч.), выступающих в качестве опорного для стафилинид элемента внешней среды или входят в состав консорций.

Наиболее богатую и наименее специализированную фауну стафилинид имеют тесно связанные между собой подстилка и верхний слой почвы. Процессы, происходящие в подстилке очень сложны и организмы, участвующие в гумификации растительных остатков, принадлежат ко многим классам большинства типов животных (Чернова, 1966). Эти субстраты широко варьируют в зависимости от географического положения, типа растительных ассоциаций, эдафических и других условий, в которых они находятся (по природно-климатическим зонам, лесные, степные и прибрежные биотопы и т.д.).

Разделение стафилинид на подстилочные и почвенные виды весьма относительно - различия во влажности, плотности и скважности разных типов подстилки и ее слоев для стафилинид могут быть более ощутимы, чем разница между слежавшейся подстилкой и почвой и далее мы будем их рассматривать в качестве единого субстрата. Большое значение для обитающих в подстилке стафилинид имеет ее толщина, структура и тесно связанный с ними гидротермиче-

ский режим. Данные, полученные в течение многих полевых сезонов в различных регионах Казахстана, свидетельствуют об относительной стабильности основных показателей микроклимата, особенно в слое, непосредственно прилегающем к грунту (Кашеев, 1986). Здесь даже в зимнее время возможно сохранение активности некоторых *Omalini*. Стафилиниды различных экологических групп занимают определенное пространственное положение в почвенных и наземных экосистемах (рис. 1). Это позволяет полнее использовать пищевые ресурсы и ослабить пространственную конкуренцию.

Экскременты и трупы позвоночных являются типичными азональными биотопами, имеющими ряд характерных особенностей. Некоторые авторы рассматривают эти субстраты в качестве нестабильных местообитаний, временно внедряющихся в данную экосистему (Vernon, 1983 и др.). Однако широкое распространение, большая плотность, а в результате деятельности человека и повсеместное присутствие (например, на пастбищах) дает основание считать эти микробиоценозы дисперсной, но стабильной экосистемой, объединяемой специфическими трофическими и пространственными связями.

Проведено изучение копробионтных стафилинид во всех обследованных регионах СССР (см. гл. II). Иллюстрацией сложности этого комплекса может служить анализ основных черт фауны и экологических особенностей копро- и некробионтных стафилинид, проведенный нами (Чильдебаев, Кашеев, Псарев, 1990) в различных регионах Джунгарского Алатау (1986-1990 гг.). Обнаружено 87 видов из 6 подсемейств, среди которых преобладают Staphylininae (42,3-61,5%), немного уступают им Aleocharinae (22,4-32,4%) и Oxytelinae (7,7-14,3%). Копробионтные Tachyroginae, распространены спорадично, составляя от 0,2 до 11,4% в различных ущельях Джунгарского Алатау, Paederinae и Steninae в навозе случайны и встречаются единично. Следует отметить, что *Ph. cruentatus* Gmel., *Ph. agalis* Grav., *Ph. marginatus* Stroem., *Ox. nitidulus* Grav., *Ox. hamatus* Fairm. и *A. bipustulata* L. повсеместно в сумме составляют не менее 60% копробионтных стафилинид в регионе. Oxytelinae в среднем составляют 33% численности копробионтных стафилинид.

Изменения фауны копробионтных стафилинид в зависимости от высоты имеют ряд особенностей в каждом хребте и в каждом ущелье. Так, например, в верховьях реки Толек (3500-3800 м над ур. м.) в навозе резко возрастает доля Aleocharinae (как по обилию, так и по видовому составу) на фоне общего снижения численности других групп. Совершенно исчезают *Oxytelus* и оксителины представлены лишь эндемичным *Omalium kabakovi* Kastch., который ниже не обнаружен. В то же время на больших высотах Кунгей Алатау (Кульбастау, 3700 м над ур. м.) доминируют *Oxytelus hamatus* Fairm., а ниже они немного уступают *Philonthus*, *Aleochara*, а осенью - *Tachinus rufipes* Deg.

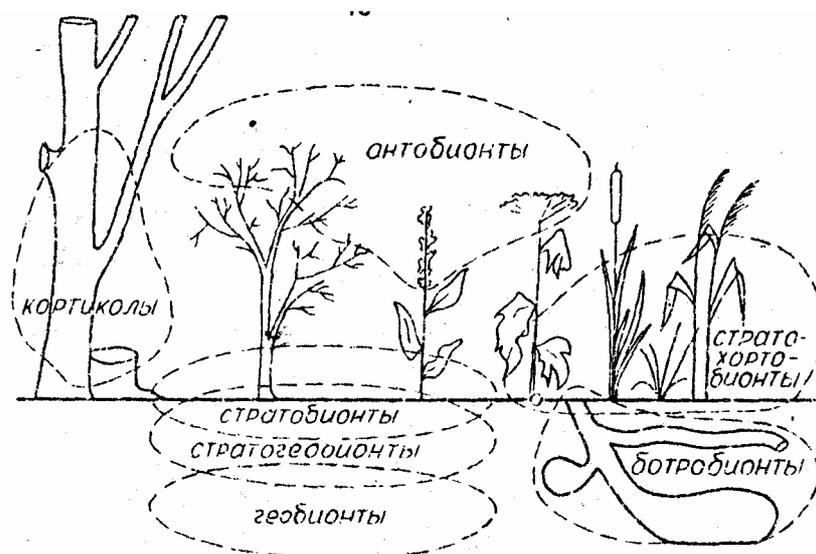


Рис. 1. Схема ярусности обитания стафилинид в почвенных экосистемах.

Изучение сукцессионных изменений показало, что видовой состав стафилинид в помете формируется практически на вторые сутки, но численность стафилинид по мере старения субстрата возрастает, достигая максимума на пятые сутки, затем происходит заметное падение численности. На последних стадиях сукцессии, как правило, добавляются единичные особи факультативных копробионтов, использующих субстрат в качестве убежища или места охоты. Распределение стафилинид в навозе подчиняется довольно сложным закономерностям, определяемым значительными градациями температуры, влажности, распределения пищевых ресурсов и других условий в различных локусах помета животных. Наибольшая масса стафилинид концентрируется на границе навоза и почвы (рис. 2:6,10), проникая по ходам других беспозвоночных довольно глубоко в почву (рис.2:7,11). Большинство стафилинид имеет предпочитаемые микростанции, занимая либо одну из указанных на схеме, либо мигрируют в зависимости от периодически меняющихся условий в нескольких сходных. Так, *Oxytelus laqueatus* Marsh. предпочитают полости под сухой коркой навоза, сообщающиеся с внешней средой через ходы копрофагов (рис.2:2-4), однако при повышении внешней температуры они перемещаются ниже и распределяются по всей массе помета, вплоть до проникновения в уходящие в почву норы жуков-копрофагов. Подавляющее большинство копробионтных стафилинид обладает ярко выраженным геотропизмом, что резко проявляется при нарушении целостности навоза. Многие из них совершают постоянные суточные миграции.

Мелкие виды *Oxytelus* (*tetracarينات* Block, *nitidulus* Grav., *complanatus* Gyll. и др.) наибольшую плотность млеют на подсыхающих участках с большим количеством полупереваренных растительных остатков. С другой стороны, специализированные нематофаги *O. hamatus* Fairm., и *O. fairmairei* Pand. концентрируются в очень влажных локусах с высокой численностью паразитических нематод *Protostrongilidae* и *Cistocaula*. Виды родов *Aploderus* и *Platystethus* скапливаются (иногда в массе) на поверхности конгломератов помета или в ходах мелких копробионтных членистоногих.

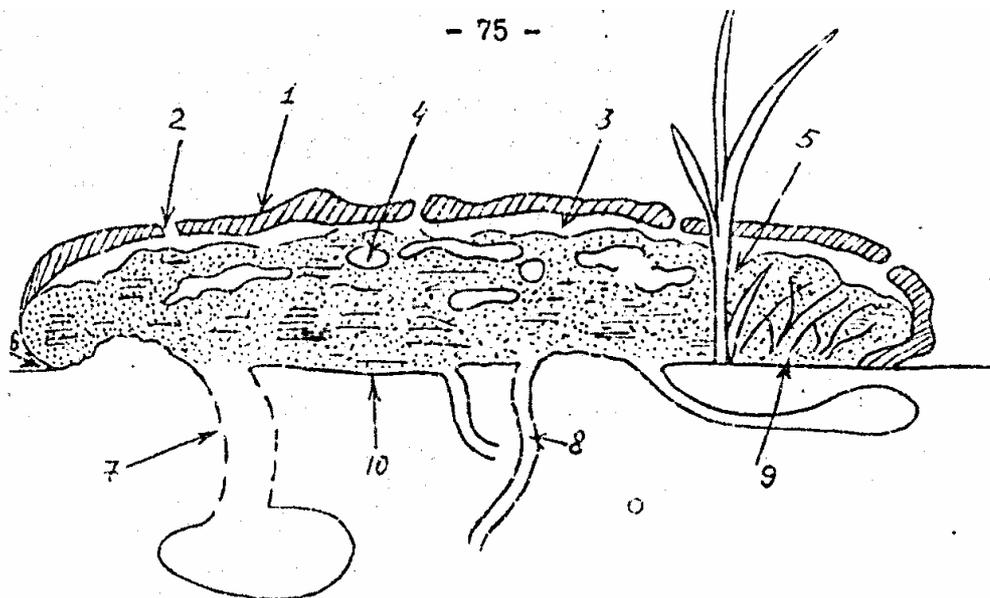


Рис. 2. Схема внутрибиотопического распределения копробионтных стафилинид (коровий навоз, возраст 72 часа, Джунгарский Алатау). 1 - сухая корка, предохраняющая навоз от высыхания; 2 - отверстия нор копрофагов; 3 - полости под сухой коркой; 4 - ходы и полости, проложенные копрофагами; 5 - корни и стебли травянистых растений; 6 - зазор между почвой и коркой навоза; 7 - норы крупных навозных жуков с компостированным навозом; 8 - норы мелких копробионтных членистоногих; 9 - элементы подстилки под навозом; 10 - граница навоза и почвы.

Большая часть копробионтных стафилинид обладает очень широким распространением и лишь в высокогорье и некоторых других условиях встречаются немногочисленные узкоареальные или эндемичные виды. Многие виды копробионтных стафилинид истребляют в навозе личинок синантропных и зоофильных мух (Чильдебаев, 1990), экзогенные фазы развития гельминтов и их промежуточных хозяев (Зибницкая и др., 1991а, 1991б), являясь таким образом одним из основных профилактических факторов эпизоотий сельскохозяйственных животных.

Фауна стафилинид горных лесов с одной стороны подчинена закономерностям распределения по высотным поясам, а с другой - по типам ласа. Видовой состав стафилинид значительно варьирует не только в зависимости от географического положения, абсолютной высоты и горной системы, но и от конкретного участка в отдельных ущельях. Особенно наглядно это проявляется на примере мицетобионтных *Omalini*, *Gyrophaena*, *Bolitobius* и подкорных *Oxytelinae*. В горных лесах широко развит эндемизм не только на видовом, но и на родовом уровнях - так, *Murathus montanus* Kastch. найден лишь в нескольких ущельях Кунгей Алатау, а *Coriphoides* известен из хребтов Южного Казахстана.

Распределение стафилинид по лесным станциям неравномерно ввиду большой чувствительности стафилинид к мозаичности условий в пределах каждого участка леса. Так, в лесной подстилке плотность и состав стафилинид меняется в зависимости от высоты и густоты травяного покрова, толщины слоя опавших листьев и структуры прилегающего грунта. Однако, и в пределах этих микростанций нами отмечена смена видового состава в зависимости от экспозиции, влажности и температуры субстрата. Кроме того, многие стафилиниды совершают сезонные и суточные миграции в подстилке или из почвы в подстилку. Население стафилинид в лесной подстилке хвойных, смешанных и лиственных лесов отличается как по видовому составу, так и по общей и видовой численности. Наиболее разнообразно и многочисленно население стафилинид в лиственных формациях, особенно по берегам рек и озер. Здесь, в свою очередь, наиболее заселены поляны, опушки, заболоченные понижения микрорельефа: супралитораль лесных водоемов. В хвойных лесах гораздо более бедное население стафилинид складывается из мицетобионтов, кортиколов, симфилов и немногочисленных спецификов хвойной подстилки. Даже супралитораль водоемов в хвойных лесах заселена стафилинидами значительно беднее. Стафилофауна смешанных лесов занимает промежуточное положение и подчиняется закономерностям мозаичного распределения.

Население стафилинид лесов юго-востока Казахстана можно распределить по следующим экологическим группам:

- геобионты, роющие норки или прокладывающие ходы в верхних слоях почвы (*Xantholinus*, *Lathrobium*, *Geostiba* и другие *Aleocharinae*).
- лесные стратобионты, населяющие всевозможные типы подстилки от листового опада до старого слежавшегося мха. Как укрытие подстилку используют антобионты и мицетофаги;
- стратохортобионты, обитатели подстилки часто встречающиеся на растениях, куда они поднимаются в поисках добычи - *Tachyporus*, *Stenus*, возможно нахождение в регионе *Anthrophagus*, многочисленных севернее (Алтай) и южнее (горы Южного Казахстана и Средней Азии);
- антобионты (*Eusphalerum*, *Phyllodrepa*, *Amphichroum*) заселяют цветы травянистых и кустарниковых растений, как правило, на лесных прогалинах и полянах. В Кунгей Алатау численность первых двух родов достигает нескольких сотен особей на один цветок зонтичных (главным образом борщевника), а в Киргизском хребта на аспарагусе;
- мицетобионты широко представлены во всех лесах, где растут шляпочные грибы (Кашеев и др., 1989). облигатные мицетобионты *Oxurogus* в регионе встречаются исключительно редко, найдено лишь несколько особей юго-восточнее Алма-Аты;
- кортиколы в регионе представлены *Nudobius*, некоторыми *Quedius*, *Phloeonomus*, *Placusia* и другими *Aleocharinae*.
- копробионты несколько отличающиеся по составу в медвежьих, барсучьих, оленьих экскрементах и заметно отличающиеся от равнинных экосистем.

Стафилиниды, встречающиеся на плодовых телах высших базидиальных грибов, образуют четко обособленный мицетобионтный комплекс видов, отличающийся от фауны близлежащей подстилки более бедным, но специфичным и очень плотным населением стафилинид. В боль-

шинстве случаев облигатные мицетофаги или хищники, трофически тесно связанные с мицетофагами. Факультативные и случайные мицетобионты используют шляпочные грибы как укрытие или место питания одной из стадий онтогенеза.

Основу микробиоценоза высших грибов по численности и многообразию составляют грибные комары *Mycetophagidae*, близкие к ним *Bolitophagidae* и жуки семейства *Staphylinidae*, трофически связанные с тканями гриба. Численность мицетофагов, часто встречающихся в огромных количествах (до 500 особей *Gyrophaena gentilis* Kr. на одном грибе рода *Russula*), регулируется хищными и паразитическими членистоногими, среди которых важнейшая роль принадлежит стафилинидам.

Оксителины (*Omalium*, *Proteinus*, *Micropeplus* и др.) редко встречающиеся на здоровых неповрежденных грибах, однако заселяют (иногда в массе) старые и разлагающиеся плодовые тела, пронизанные ходами мицетофагов (*Oxyporus* и др.) и заселенных различными мицетобионтными членистоногими. Многие грибы на последних стадиях разложения имеют специфический запах и привлекают представителей копро- и даже некробионтного комплексов - *Oxytelus laqueatus* Marsh., *O. sculpturatus* Grav., *Platystethus praetermissus* Epp., некоторые *Philonthus* и *Aleochara*. У большинства мицетобионтных стафилинид прослеживается приуроченность к определенным участкам плодового тела гриба (рис. 3). Так, *Gyrophaena*, питающиеся спорангиями пластинчатых грибов *Omalium*, *Micropeplus* и хищные *Bolitobius* почти всегда располагаются между пластинками, а *Oxyporus* прогрызает ходы и полости в плодовом теле, в которых часто встречаются *Proteinus* и *Megarthritis*. Многие виды оксителин и других стафилинид концентрируются в подстилке у основания ножки гриба, истребляя уходящих на окукливание грибных комариков (рис. 3:1-6).

Видовой состав стафилинид под корой и гниющей древесине отчетливо зависит от породы дерева, степени разложения древесины, видового состава и плотности ксилофагов и ксилотрофов. Микростации кортикольных оксителин на первый взгляд довольно однообразны, однако различия в отдельных участках настолько существенны, что довольно жестко определяют приуроченность видов стафилинид к конкретным условиям под корой сухостойных и поваленных деревьев и пней (рис.4).

Наибольшего разнообразия население стафилинид достигает в области прилегания коры лежащих бревен к почве (рис.4:1), где наблюдается значительная влажность и активное развитие дроворазрушающих грибов. Здесь наряду и типичными кортикольными *Olisthaerus*, *Acrulia*, *Nudobius* и *Quedius* наблюдается заметная примесь подстилочных видов. Часть видов предпочитает кору со слоем разлагающихся экскрементов ксилофагов, пронизанных гифами грибов. Участки с более свежей корой у границы ее плотного прилегания к древесине (рис.4:6,7) заселяют *Phloeonomus*, *Siagonium*, *Eleusis* и др. Они часто встречаются вдоль продольных трещин на отмерших участках коры живых деревьев. В ходах короедов и других ксилобионтных насекомых формируется комплекс хищников, регулирующих численность ксилофагов (Малахова, 1962; Потоцкая, 1967; Shedl. 1961 и др.) - *Placusa*, *Phloeodroma*, *Phloeopora* и др. Еще одну группу составляют виды, заселяющий разлагающуюся древесину и древесную труху (*Osorius*, *Thoracophorus*, ряд видов *Aleocharinae* и *Staphylininae*).

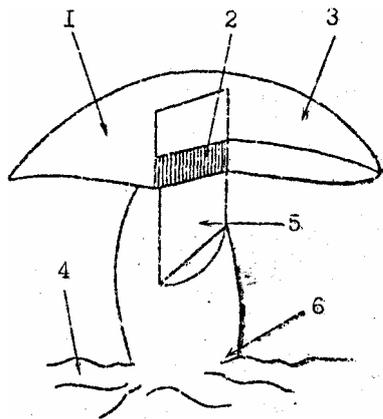


Рис. 3. Микростанции стафилинид на плодовом теле шляпочных грибов. 1 - поверхность шляпки; 2 - пластинчатые или трубчатые спорангии; 3 - внутренняя часть шляпки; 4 - подстилка у основания гриба, пронизанная гифами; 5 - внутренняя часть ножки; 6 - "корень" плодового тела гриба.

В равнинной части юго-востока Казахстана преобладают аридные ландшафты - сухие предгорные степи и крупные песчаные массивы – Сарыесикатырау, Таукум и Муюнкум. В этих условиях богатое в целом население стафилинид жестко распределяется по отдельным экотопам с достаточной влажностью. Наиболее разнообразную и многочисленную фауну стафилинид имеют поймы рек, вследствие обилия и разнообразия влажных местообитаний, соответствующих гигропреферендуму стафилинид. Население стафилинид побережий крупнейшей реки Семиречья - Или крайне неоднородно и определяется ландшафтно-экологическими условиями конкретных участков. В среднем течении к реке часто вплотную примыкают пески и стафилинид можно обнаружить лишь на узкой полосе вдоль берега. В других местах находятся довольно обширные пойменные луга - стафилиниды здесь значительно многочисленнее и их плотность на супралиторали достигает до 300 особей на м².

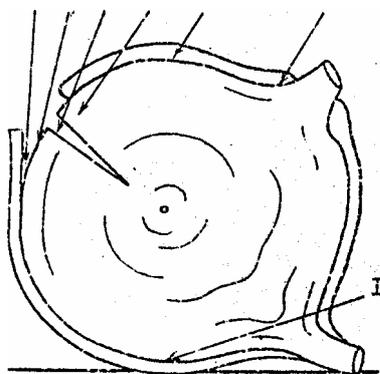


Рис. 4. Микростанции стафилинид на лежащем бревне. 1 - часть коры, прилегающая к почве; 2 - место отставания коры от древесины; 3 - поверхность древесины, лишенная коры; 4 - трещина; 5 - обрез плотно прилегающей коры; 6 - обрез коры у сухих сучков; 7 - ходы ксилофагов.

Численность стафилинид значительно колеблется в течение всего сезона в зависимости от ландшафтно-экологических условий в отдельных участках поймы. Ниже (табл. 3) приведены данные по численному соотношению стафилинид с другими почвообитающими членистоногими в пяти стационарных точках на всем доступном протяжении Или. Результаты исследований отражены как среднее значение многих количественных проб по каждой точке в течение нескольких лет. Из приведенных данных видно, что в пойменных биотопах стафилиниды - одна из фоновых групп насекомых.

Таблица 3. Доля (в процентах) стафилинид в количественных пробах в пойме реки Или

Участки поймы	Среднее за месяц (1982-1988 гг.)					
	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Среднее течение Или (окр. пос. Айдарлы)	20,3	25,4	27,5	6,9	12,9	15,1
Капчагайское водохранилище	?	17,4	18,3	12,6	11,8	9,9

(все побережье)

Нижнее течение Или (окр. пос. Карагач)	21,3	18,3	29,2	8,0	13,4	12,6
Дельта Или (окр. пос. Акколь)	?	15,6	21,4	8,8	12,4	?
Пойменные водоемы в среднем течении Или	21,2	29,9	18,1	17,4	9,1	10,7

Видовой состав стафилинид поймы Или резко отличается от прилегающих участков предгорной степи, безводных гор (Малайсары, Тасмурун) и песчаных пустынь (Сарыесикатьрау, Таукум). На этих участках существуют только локальные микробиоценозы нор грызунов и побережий различных водоемов, в состав которых входят стафилиниды (Кашеев, Искаков, 1981; Кашеев, 1982). Побережья водоемов, находящихся даже далеко от реки, обнаруживает много сходных черт с фауной непосредственно поймы – ряд общих видов *Bledius*, *Oxytelus*, *Coprophilus*, *Trogophloeus*, *Philonthus* и *Aleochara*.

Доминирование видов значительно варьирует по станциям различных биотопов. В результате микробиотопического сравнения выделено 8 типов станций (Кашеев, 1985). В различных участках поймы основные станции замещают друг друга. Доминирующие в долине Или виды – *Oxytelus nitidulus* Grav., *Bledius atricapillus* Germ., *Trogophloeus corticinus* Grav., *Thinobius brevipennis* Kiesw., *Paederus fuscipes* Curt., *Stenus longipes* Heer, *Falagria concinna* Kr., *Philonthus agilis* Grav. преобладают в большинстве станций, что часто сменяется полным отсутствием или крайне низкой численностью в других частях биотопа. Так, на заливных лугах с ивняками доминируют *Stenus incanus* Er., но на кромке берега, особенно на участках с суглинистыми почвами, преобладают роющие норки *Trogophloeus*, *Bledius*, *Platystethus*, плотность которых здесь очень высока. То же можно сказать и о прибрежных копробионтах – их плотность в навозе достигает 1000 особей на 1 м², но в пересчете на среднюю плотность в биотопа она невелика.

Кромка берега реки рядом особенностей отличается от супралиторали пойменных водоемов. Это проявляется и в видовом составе – на берегу реки доминируют *Bledius* и *Trogophloeus*, а берега протоков и озер заселены двумя видами *Platystethus*. Пойменные водоемы по своим ландшафтно-экологическим условиям распределяются по нескольким типам, характеризующимся специфичным видовым составом обитателей супралиторали. По берегам соленых и солоноватых водоемов обитают галофильные *Trogophloeus*, *Bledius*, *Philonthus* и *Aleochara haemoptera* Kr., обычно представленных единичными особями. Фауна пресных водоемов зависит от их местоположения и характера прибрежной растительности. Ранее нами подробно рассмотрены особенности фауны прибрежных станций на одном из водоемов в среднем течении Или (Кашеев, 1986). Верховья Или находятся в Китае, однако нами обследованы пойменные водоемы рек Текес и Баянкол, которые являются притоками Или в ее верхнем течении. Их особенности и, соответственно, основные черты населения стафилинид соответствуют таковым на других горных водоемах, рассмотренных выше. Что касается водоемов в нижней пойме и в дельте, то при сохранении закономерностей заселения станций, происходит заметное превалирование плавней и луговых формаций, с одной стороны, и значительное увеличение их объема, с другой. Так, в отдельных местах низовий Или плавни часто непрерывны от одного водоема к другому, а учитывая большое число и небольшие расстояния между водоемами, плавни иногда занимают площади в десятки га. В связи с этим здесь наблюдается массовая численность супралиторальных стафилинид, часто при лете на свет полностью забивают и прожектора – на речных судах и буровых установках. Для плавной характерны роющие в грунте норки виды подрода *Bledius* s. str. и *Trogophloeus*. Их норки имеют вид вертикальных и горизонтальных извилистых ходов. В густом травостое и мощной подстилке зарослей осок роющие виды *Trogophloeus* и *Bledius* сменяются подстилочными. Фоновые виды здесь — *T. bilineatus* Steph. и *T. nitidus* Vaudí. В осокорниках и в густом разнотравье лугового типа, в небольших углублениях различного происхождения часто встречаются большие скопления (до 200 особей на м²) *Paederus* и *Stenus*. Фауна обсыхающих илистых берегов, покрытых слоем разлагающейся водной растительности, складывается из роющих видов *Bledius*, *Trogophloeus* и *Platystethus* и копробионтных *Oxytelus*, *Falagria*, *Aleochara* и *Philonthus*. На песчаных и илистых берегах, лишенных растительности, обитают представители двух групп – роющие и открытоживущие хищные формы -- *Bledius*, *Trogophloeus*, *Paederus* и *Stenus*. Фауна стафилинид скоплений гниющей рас-

тельности в виде наносов сходна с рассмотренной выше группой компостных видов. В подсыхающих наносах преобладают мезофильные элементы.

Смена стадий стафилинид на побережьях пойменных водоемов и в большинстве формаций побережий реки идет по двум векторам - горизонтальному - по мере удаления от кромки воды в аридных условиях резко изменяется гидротермический режим, и вертикальному - по типу растительности и мощности слоев подстилки, составу и структуре почвы, глубине обитания и др. Кроме того, население стафилинид в этих стадиях претерпевает сезонные и миграционные изменения. Доминирующие виды в большинстве случаев являются фоновыми насекомыми этих участков и превосходят по численности экологически близкие группы обитателей супралиторали. Сезонные сукцессии комплекса стафилинид направлены в сторону растягивания полосы обитания вслед за уменьшением зеркала воды. Границу между участками побережий становятся все более расплывчатыми и неопределенными (Кашеев, 1985).

Большее влияние на фауну и количественное распределение стафилинид оказывает удаление занимаемой стадии от воды, причем как правило, заметные изменения происходят на протяжении нескольких сантиметров. На поверхности воды стафилиниды попадают случайно - при перелетах или сдуваются ветром с растений. Исключение составляют лишь некоторые *Stenus*, которые работая рудиментарными крыльями, быстро скользят по пленке поверхностного натяжения, что позволяет им заселять все побережье и острова. Урез воды с полосой суши вдоль него, заселен гигрофильными стратобионтами и мезофильными эпигеобионтными хищниками, встречающимися даже на полупогруженных в воду растительных остатках. Мощность травянистой подстилки колеблется от нескольких миллиметров до 30-40 см, а ее ширина вдоль уреза воды - 10-100 см. Эти условия определяют значительное варьирование населения стафилинид, но со стабильным экологическим составом. Высокой плотности стафилиниды достигают в различных углублениях на супралиторали (следы животных, остатки нор грызунов и др.). Специфичную фауну стафилинид имеет листовая спад в куртинках туранги и джиды.

Распределение стафилинид в подстилке зависит от ее типов и количества отличающихся друг от друга слоев. В поймах рек наиболее распространена подстилка, состоящая из остатков травянистых растений в плавнях и луговых ассоциациях (преимущественно из стеблей и листьев крупных околородных злаков). в тугайных зарослях встречается подстилка из листового спада. Ранее нами; подробно рассмотрены закономерности стациального распределения стафилинид на примере пойменных водоемов в среднем течении Или (Кашеев, 1986).

Самый верхний слой подстилки занимают стафилиниды, обитающие под различными укрытиями (превалируют виды *Tachyporus* и некоторые *Aleocharinae*) и открытоживущие хищники, которые нередко поднимаются и на стебли живых растений (*Paederus* и *Stenus*). Наименее заселенный слой подстилки - сухие листья и трава генерации текущего года, а затем по мере углубления и степени разложения растительных остатков их численность и видовой состав возрастает, достигая максимума в приграничном с грунтом слое. Здесь фауна стафилинид наиболее богата по сравнению со всеми другими стадиями, что связано с обилием пищи как для сапрофагов, так и для хищников. Специфичен видовой состав стафилинид в подстилке у комлей деревьев, что, вероятно, связано с существенными отличиями микроклимата.

Аналогичные результаты получены и при обследовании других равнинных рек региона - Сырдарьи, Чу, Таласа, Каратала. Суммируя рассмотренные структурные особенности населения прибрежных биотопов, в поймах равнинных рек региона можно выделить следующие экологические группы рипикольных стафилинид:

- супралиторальные эпобионты представлены открытоживущими хищниками - *Stenus*, *Paederus* и некоторыми *Philonthus*, укрывающимися в жаркое время в подстилке или в корнях растений. Редкий *Euphanius pliginskii* Bernh. встречается на поверхности выброшенной на берег подсыхающей нитчатки и некоторых других водорослей;

- стратохортобионты, часто поднимающиеся по стеблям травянистых растений - *Stenus*, *Paederus*, *Trogophloeus*. Иногда некоторые *Stenus* образуют большие скопления в пазухах листьев крупных околородных злаков;

- супралиторальные стратобионты состоят из двух трофических групп - зоофаги (*Scopaeus*, *Astenus*, *Philonthus*) и схизофаги (многие *Oxytelinae* и *Aleocharinae*). С этой группой тесно смыкаются стратогеообионты, обитающие на границе подстилки и почвы (*Tachyporus*, *Conosoma*,

Medon). В эту группу мы относим и обитателей различных компостов (наносы и т. п.);

- роющие страто- и геобионты представлены тремя родами - *Bledius*, *Trogophloeus* и *Platystethus*. Часть из них роют норки в почве, а другие прокладывают ходы в слежавшейся подстилке и верхнем слое почвы.

На побережьях водоемов встречаются, как правило, и представители других экологических комплексов стафилинид – копробионты, некробионты, нидиколы и симфилы. Однако состав стафилинид в этих дисперсных биотопах не изменяется в зависимости от места расположения.

Тугайные леса, распространенные по всей Туранской провинции и в некоторых других областях нашей страны весьма специфичны и их стафилофауна испытывает значительное влияние рассмотренных выше прибрежных биотопов с одной стороны и прилегающих аридных областей с другой. Элементы типично лесной фауны стафилинид представлены фрагментарно лишь в крупных массивах тугаев (пойма Сырдарьи и среднее течение Урала).

В сложные биоценотические связи вступают стафилиниды в норковых сообществах, что нами уже рассматривалось на примере колоний большой песчанки в пустыне Кызылкум. (Кашеев, Искаков, 1981; Кашеев, 1982, 1983 и др.). Видовой состав стафилинид и их экологические связи определяются общим фаунистическим составом животных данной местности, частью которого они являются и специфическими условиями обитания в норе. Базисную роль здесь играют субстраты органического происхождения (пищевые запасы, гнездо, трупы и экскременты грызунов) и стабильный микроклимат, часто резко отличающийся от экстремальных для стафилинид окружающих условий.

Пищевые запасы в кормовой камере и выстилка гнезда, достигающие иногда мощности 1 м³, наиболее плотно заселены нидиколами; и в том числе, стафилинидами, относящимися к двум трофическим группам. Здесь локализуется большинство хищных стафилинид (*Conosoma*, *Medon*, *Philonthus*, *Quedius*), питающихся блохами и клещами. Нижние слои растительной массы заселены сапрофагами и истребляющими их хищниками. Наиболее богата и разнообразна фауна гнездовой камеры зимой, верхние ярусы подземного лабиринта охлаждаются, а гнездовая камера и глубинные ходы сохраняют достаточно высокую температуру и влажность, вследствие чего многие компоненты микробиоценоза перемещаются и концентрируются в глубинной части норы. Из стафилинид здесь обычны *Oxytelus nitidulus* Grav., *O. bernhaueri* Ganglb., *Coprophilus pennifer* Motsch., *Philonthus scriba* Fauv., виды родов *Xylodromus* и *Aleochara*.

В туалетных камерах, заполненных многолетними накоплениями экскрементов грызунов, формируется комплекс схизофагов, некоторые компоненты которого приурочены к обитанию только в этой части подземного жилища и в других участках встречаются только при перемещениях. Стафилиниды представлены здесь хищными (*Philonthus*, *Quedius*) и схизофагами (*Oxytelus* и некоторыми *Aleocharinae*). Условия туалетной камеры благоприятствуют развитию сапрофитных грибов, которыми питаются мицетофильные личинки *Omaliini*. В норах грызунов - замкнутый сукцессионный цикл с постоянным пополнением свежими субстратами туалетной, гнездовой и кормовой камер.

Проходящие весь жизненный цикл в норе облигатные или отдельные стадии развития - факультативные нидиколы играют существенную роль в сдерживании численности эктопаразитов грызуна. Богатая в видовом отношении, но малочисленная фауна случайных нидиколов не оказывает заметного влияния на комплекс постоянных обитателей норы вследствие кратковременности их контакта и отсутствия стабильных трофических связей. Состав стафилинид этой группы находится в тесной связи с населением окружающих биотопов. У побережий водоемов нередко представители супралиторальной фауны (некоторые *Trogophloeus*, *Bledius*, *Philonthus* и *Paederus*) и копробионтного комплекса (*Oxytelus nitidulus* Grav., *O. hamatus* Fairm., многие *Philonthus* и *Aleochara*), возможно входящих в состав населения туалетных камер зверьков.

Таким образом, юго-восток Казахстана имеет богатейшую и экологически разнообразную фауну, где представлены почти все надродовые таксоны стафилинид Палеарктики. В засушливых условиях равнинной части региона стафилиниды распределяются мозаично по биотопам и станциям с достаточной влажностью. Они вступают в сложнейшие топические и трофические взаимоотношения с другими членами экосистем. Подавляющее большинство стафилинид - хищники и повсеместная многочисленность представляет их как один из важнейших факторов, сдерживающих численность вредителей сельского хозяйства и переносчиков трансмиссивных

заболеваний человека и домашних животных.

Литература

- Зибницкая Л.В., Кащеев В.А., Кабак И.И.** К вопросу о регуляции численности промежуточных хозяев гельминтов на юго-востоке Казахстана - *Изв. АН КазССР, сер. биол., 1991а., № 2. С. 34-38*
- Зибницкая Л.В., Кащеев В.А., Байтурсинов К.Б., Чильдебаев М.К.** Роль стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в регуляции численности экзогенных фаз развития паразитических нематод - *Изв. АН КазССР, сер. биол., 1991б, № 1.*
- Кащеев В.А.** Новые виды жуков-стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) из пустыни Кызылкум - *Энтомолог. Обзор., 1982а, 61, 3, С. 537-541.*
- Кащеев В.А.** Структура микробиоценоза норы большой песчанки в Северных и Центральных Кызылкумах - *Изв. АН КазССР, сер. биол., 1982б, № 3. С.31-38.*
- Кащеев В.А.** Роль нидиколов в регуляции численности эктопаразитов большой песчанки (*Rhombomys opimus* Liht.) в Южном Казахстане - *Автореф. канд. дисс., Алма-Ата, 1983. 25 с.*
- Кащеев В.А.** К фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) долины нижнего течения реки Или - *Изв. АН КазССР, сер. биол., 1984. №1, С.24-29.*
- Кащеев В.А.** Распределение стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в поденных биотопах среднего и нижнего течения реки Или - *Изв. АН КазССР, сер. биол., 1985, № 2. С. 42-47.*
- Кащеев В.А.** Пространственное распределение хищников (Coleoptera, Staphylinidae) на побережьях водоемов в пойме среднего течения реки Или - *В кн.: Перспективные регуляторы численности гнуса. Алма-Ата, 1986.*
- Кащеев В.А.** Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) побережий горных водотоков Казахстана - *Изв. АН КазССР, сер. биол., 1992, №4. с.46-53.*
- Кащеев В.А., Искаков Б. В.** Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) из колоний большой песчанки (*Rhombomys opimus* Liht.) в пустыне Кызылкум - *Изв. АН КазССР, сер. биол., 1981 № 5, С. 35-40.*
- Кащеев В.А., Зибницкая Л.В., Чильдебаев М.К.** Материалы по фауне мицетобионтных стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) горных лесов Северного Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау - *Изв. АН КазССР, сер. биол., 1989, № 2.*
- Малахова В.П.** Некоторые данные о видовом составе энтомофагов стенографа в Приморье - *Сообщ. Дальневост. фил. сб. отд. АН СССР, 1962, 15. С. 89-94.*
- Потоцкая В.А.** Определитель личинок коротконадкрылых жуков Европейской части СССР. Наука. 1967. С. 1-120.
- Тихомирова А.Л.** Морфо-экологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). Наука, 1973. С.1-90.
- Чернова Н.М.** Зоологическая характеристика компостов. М., Наука. 1966. С.
- Чильдебаев М.К.** Экологические аспекты регуляции численности синантропных мух некоторыми хищными и паразитическими членистоногими на юго-востоке Казахстана - *Автореф. канд. дисс., 1990. С.1-23.*
- Чильдебаев М.К., Кащеев В.А., Псарев А.М.** Фауна копро- и некробионтных стафилинид Джунгарского Алатау – *Деп. В ВИНИТИ, №3284-890, 1990, С. 1-21.*
- Shedl K.** Foratentomologische Beitrage aus dem Kongo. Familie Staphylinidae (Coleoptera) – *Abhandl. Ber. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden, 1961, 26. P. 17-168.*
- Vernon Ph.** Dacomposition en periode estivale de cadavres de micromamiferec dans uno formation pionniere de a lande armoricaine - *Rev. ecol. et biol. soil., 1983, 20, N 3. P. 317-347.*