

Классификация морфоэкологических типов имаго стафилинид

В.А. Кашеев

Институт зоологии АН РК, Академгородок, Алматы, 480060, Казахстан

Выделение жизненных форм, или морфоэкологических типов, - одна из наиболее важных и интересных задач современной экологической и эволюционной морфологии, биоценологии и систематики. Анализ жизненных форм стал рабочим методом экологии и применяется многими специалистами по отдельным систематическим группам как позвоночных, так и беспозвоночных животных. Система жизненных форм может быть использована для глубокой характеристики особенностей биотопа. Особенно наглядно это проявляется при сукцессионных сдвигах или антропогенном воздействии на биоценоз. Это обуславливает возможность использования стафилинид как индикаторов почвенных условий (Гиляров, 1953) или становления энтомофауны в агроценозах. Современные представления о сущности и объеме жизненных форм обсуждаются в работах Д.А. Криволицкого (1967; 1971), М.Н. Нарзикулова (1970) и В.Г. Алеева (1980). Различное толкование этого термина большинством авторов очень затрудняет его использование для общих экологических построений. Наиболее удачные системы жизненных форм для отдельных таксонов насекомых (Арнольди, 1937; Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Медведев, 1970 и др.) основаны на морфологическом обеспечении типа питания, характера движения, активности и ярусного распределения животного в биоценозе.

Одной из важнейших проблем морфоэкологической типизации является выявление конвергенции и параллелизмов внутри таксонов надродового ранга. Исходя из того, что морфология животного более консервативна, чем его экология, а его морфологическая организация позволяет занимать самые разнообразные экологические ниши без заметного изменения строения тела (Криволицкий, 1967), изучение морфоэкологических типов в историческом становлении экофаун позволяет выявлять филогенетические связи изучаемой группы.

В результате огромного разнообразия морфоэкологических адаптации к сходным условиям обитания даже в одной, достаточно крупной систематической группе, мы неизбежно приходим к необходимости создания системы соподчиненных категорий различного объема и смысловой нагрузки.

Принципы классификации морфоэкологических типов стафилинид

У почвообитающих жесткокрылых прослеживается несколько характерных типов адаптации к жизни в почве, причем эти типы проявляются независимо у разных семейств жуков (Гиляров, 1949). Система жизненных форм, как правило, не совпадает с филогенетической системой организмов, но при детальном анализе морфоэкологических адаптации к конкретным условиям среды обитания, мы, с одной стороны, придем к одному или нескольким видам одного рода, а с другой - к экологической нише, которую они занимают. Вероятно, наиболее оправданно выделение жизненных форм внутри одной естественной группы достаточно высокого таксономического ранга, которая в процессе эволюции будет вырабатывать сходные адаптации на основе общей организации организма.

Очень важным в эволюционном отношении является то, что определенные морфоэкологические типы возникают на сходном этапе в филогенезе группы, когда организмы, выработав наиболее важные приспособления общего порядка, переходят к более полному использованию частных особенностей среды (Криволицкий, 1971). Это обстоятельство приводит к тому, что детальная классификация жизненных форм дает нам более тонкий, комплексный инструмент для понимания основных этапов эволюции группы в целом и становления отдельных родов и групп видов. Ввиду того, что стафилиниды, как и большинство других жесткокрылых, в процессе онтогенеза претерпевают значительную перестройку и в морфологии, и в экологической приуроченности, возникает необходимость выявления спектра жизненных форм отдельно для имаго и личинок, как это сделано И.Х. Шаровой (1960; 1974) для жужелиц. Крупные эколого-морфологические типы для личинок стафилинид выделены В.А. Потоцкой (1966; 1971). В работе А.Л. Тихомировой (1973) проведен анализ адаптивных радиации некоторых морфологических структур имаго стафилинид по отношению к среде, на основе которого были прослежены филогенетические отношения стафилинид.

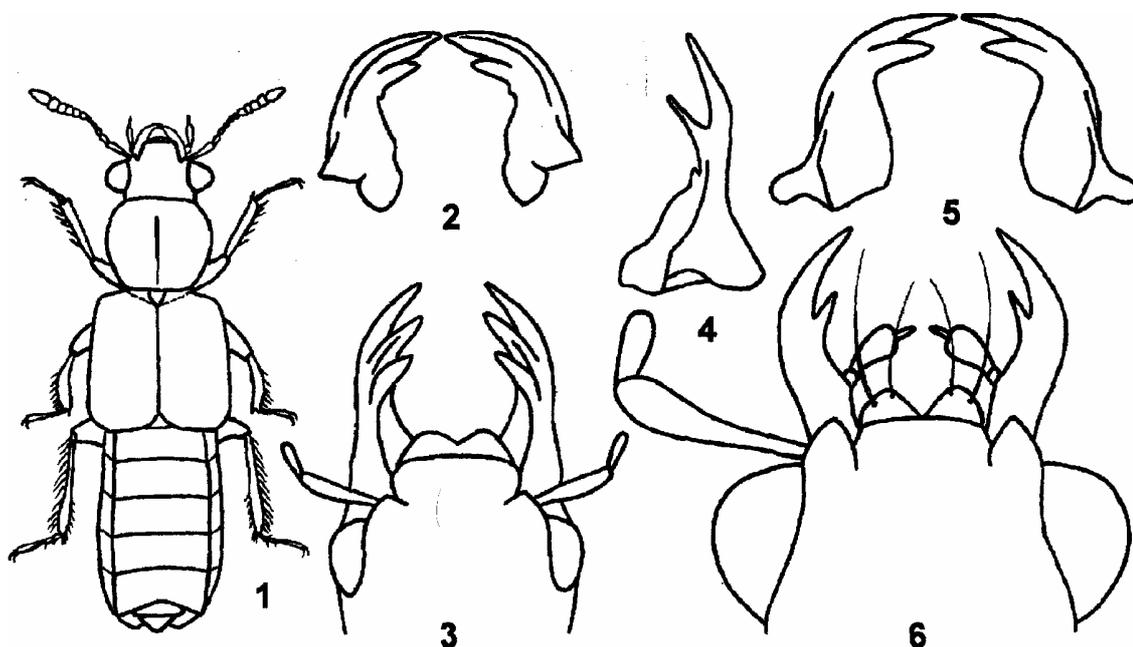


Рис. 1. (Fig. 1). Морфофункциональные особенности мандибул рода *Bledius* Mnnh. (Morphological and functional peculiarities of mandibuls in genus *Bledius* Mnnh.): 1 - рабитус *B. fracticornis* Payk.; Мандибулы: 2 - *B. fracticornis* Payk.; 3 - *B. vlasovi* Kastch.; 4 - *B. verres* Er.; 5 - *B. -tricornis* Herbst.; 6 - *B. frater* Kr.

В основе всякой системы лежит понятие элементарной единицы, и в данном случае мы должны иметь дело с конкретными жизненными формами, которые по принципу сходства адаптации к условиям среды объединяются в морфоэкологические типы более высокого ранга. Принципы такой классификации более подробно разработаны в работах И.Х. Шаровой (1973; 1974; 1981 и др.)

При анализе основных морфоэкологических особенностей стафилинид мы определили наиболее мощные экологические факторы, определяющие существенные эволюционные преобразования морфологических структур. Экология стафилинид и жужелиц во многом сходна, но существенное отличие состоит в том, что стафилиниды в большинстве своем связаны с различными субстратами. Те же группы этих семейств, которые занимают сходные экологические условия, часто обнаруживают конвергентное сходство как во внешнем облике, так и в отдельных элементах морфологии (например, в строении ротового аппарата у хищников).

Такое сходство наблюдается у личинок жужелиц и стафилинид (Шарова, Потоцкая, 1972) и в пределах комплекса Staphyloidea (Потоцкая, 1982) Чаще всего это обусловлено не столько определенным типом питания, сколько спецификой герпетобияльного образа жизни всей почвенной фауны. Исходя из этого, мы предлагаем в классификацию жизненных форм ввести наиболее крупную категорию - тип Герпетобий, который наряду с типами гидробия, фитобия, геобия может рассматриваться как общий образ жизни для большой группы организмов. В тип герпетобия можно отнести все организмы, связанные с верхним слоем почвы на границе с воздушной средой и обладающие морфоэкологическими адаптациями к ней. Совершенно очевидно, что конкретные приспособления к почвенным условиям зависят от линейных размеров тела животного, и мы суживаем понятие герпетобия введением подтипа Мезофауна, отделяя этим группы жизненных форм позвоночных и микроорганизмов. Однако группы членистоногих мезофауны герпетобия в своем историческом развитии шли различными путями. По нашему мнению, это, прежде всего, способ использования среды. У стафилинид тесная связь с субстратом и верхним слоем почвы выработала общий облик организма с укороченными надкрыльями и удлиненным брюшком, что позволяет использование различных трещин и полостей.

Выделение И.Х. Шаровой (1981 и др.) типа питания, как основного фактора, определяющего конституциональные особенности организма, представляется сомнительным по трем причинам: во-первых, типичные хищные представители разных систематических групп членистоногих резко отличаются не только габитуально, но и целым комплексом жизненно важных морфоэкологических особенностей; во-вторых, у эволюционно близких групп стафилинид (даже внутри отдельных крупных родов), характеризующихся очень сходным габитусом и местообитаниями, тип питания может быть различным; в-третьих, многие группы обладают смешанным питанием. Это можно наглядно проиллюстрировать (рис.1) на примере представителей рода *Bledius*, среди которых есть типичные хищники (подроды *Astycops* и *Pucerus*), сапрофаги (*Hesperophilus*) и альгофаги (часть *Hesperophilus*, *Bledius* s. str., *Elbidus* - по литературным данным). Адаптивная радиация мандибул рода мало отражается на характерном габитусе всех представителей рода, ведущих скважный образ жизни и роющих норки на супралиторали водоемов.

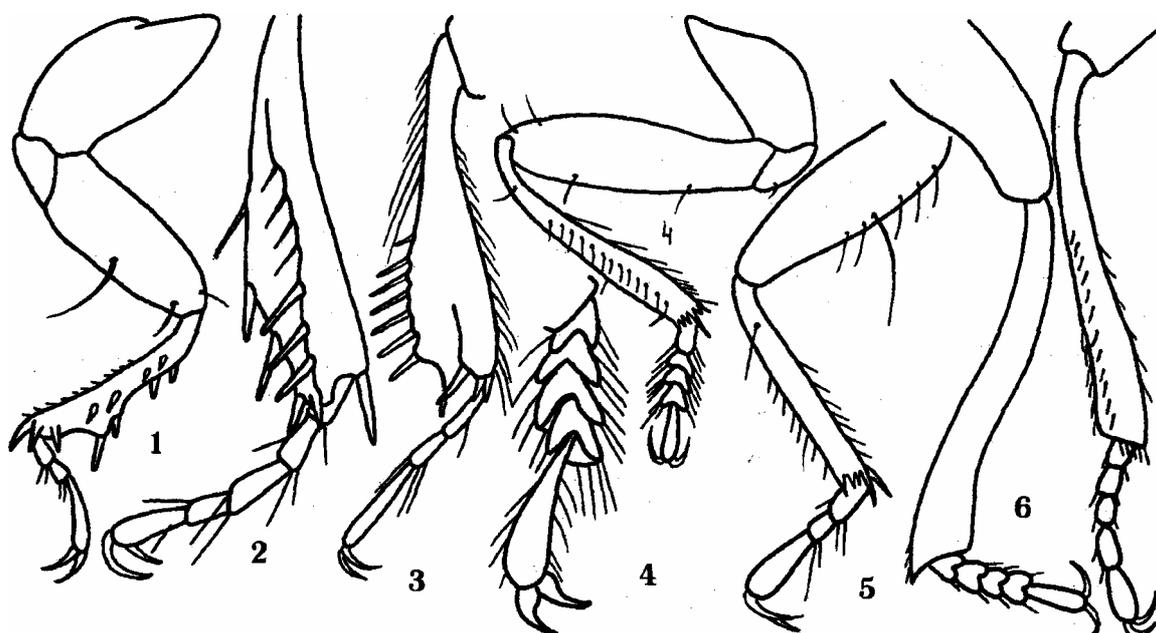


Рис. 2. (Fig. 2). Адаптивная радиация передних ног Oxytelinae (Adaptive radiation of fore legs of Oxytelinae): 1 - *Platystethus cornutus* Grav.; 2 - *Eugenius zarudnyi* Kasch.; 3 - *B. vilis* Maekl.; 4 - *Deleaster bactrianus* Sem.; 5 - *Syntomium aeneum* Muel.; 6 - *Boreaphilus heiningsianus* Sahib.; 7 - *Geodromicus pennicilatus* Luze

Исходя из этого, наиболее важным для организма является способ использования среды в почвенных условиях, на основании которого мы выделяем классы жизненных форм. Имаго стафилинид распределяются по четырем классам: эпибионты (открытоживущие), скважники (или каверниколы), криптобионты (скрытоживущие), и симфилы, связанные с хозяевами или с микроклиматическими условиями гнезд общественных насекомых.

Следующим по адаптивному значению мы считаем тип передвижения, определяющий не только адаптацию органов движения, но и сопутствующее изменение габитуальных особенностей. Морфологическое обеспечение типа передвижения проявляется прежде всего в мультифункциональном строении ног (рис. 2). Группы жизненных форм стафилинид, обладающих сходным типом активности, объединены в категорию подклассов: бегающие (или ходящие), роющие и норники.

В серии жизненных форм объединены стафилиниды, обладающие сходным типом трофических связей, причем здесь возможно выделение промежуточных категорий, например, подсерий по специализации к определенному виду пищи. Так, в серии схизофагов можно выделить

сапро-, детрито-, копро-, некро- и других фагов.

Большое влияние на морфологию и экологию стафилинид оказывает связь с определенным типом субстрата и ярусное распределение в нем. Здесь проявляется высокая избирательность стафилинид к гидротермическим условиям, составу и структуре субстрата, становятся ясными биоценоотические связи с компонентами конкретного микробиоценоза.

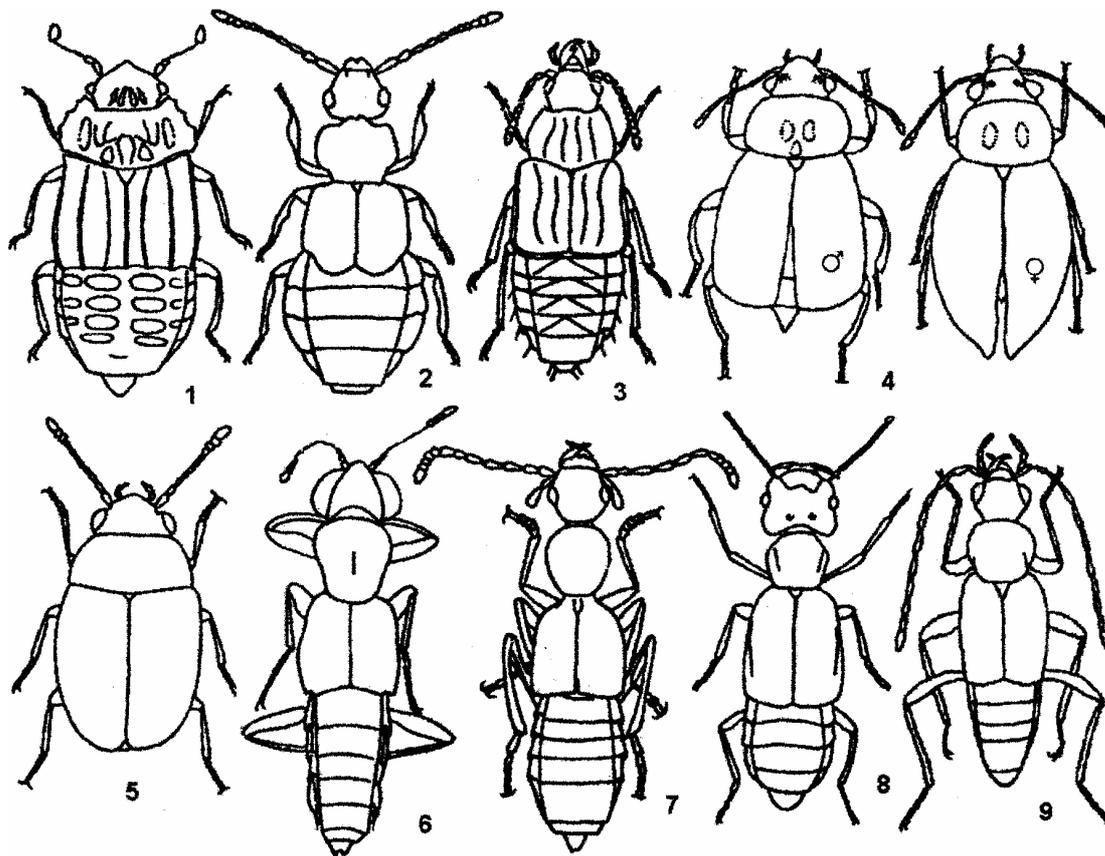


Рис. 3. (Fig. 3). Габитус (Habitus): 1 - *Micropeplus marietti* Duval; 2 - *Euphaniuus pusanovi* Blist.; 3 - *Pseudopsis sulcata* Neum.; 4 - *Eusphalerum bergi* Kirsch.; 5 - *Silphotelus nitidus* Broun (no Steel, 1956); 6 - *Stenus clavicornis* Scop.; 7 - *Paederus ruficollis* F.; 8 - *Bo-reaphilus velox* Heer; 9 - *Derops coreanus* Watanabe

Характеристика классов морфоэкологических типов стафилинид

Класс Эпибионты. К этой категории жизненных форм относится сравнительно небольшая группа стафилинид, ведущих открытый образ жизни на поверхности почвы, субстратов и на растениях. Этот способ использования среды хотя и включает множество экологических ниш, вызывает проявление ряда общих габитуальных тенденций. Открытоживущие стафилиниды, особенно хищные формы, имеют хорошо развитые глаза на отчетливо прогнатной голове, сильную склеротизацию покровов и относительно короткое и широкое или приближающееся к цилиндрическому брюшко с меньшей подвижностью, чем у скважников или криптобионтов. Специализация габитуса идет в основном в трех направлениях.

Виды, обитающие на цветах, поверхности почвы и в скважинах, значительно превышающих их линейные размеры, имеют широкое, несколько дорзовентрально уплощенное тело с коротким, малоподвижным брюшком, и как следствие этого относительно длинными надкрыльями (рис. 3:

1-5). У этой группы стафилинид довольно часто встречаются макроскульптурные элементы покровов (*Micropeplus*, *Pseudopsis*, *Euphaniuus* и др.), создающие, вероятно, криптирующий эффект (рис. 3: 1-3). Такая сильфоидная форма тела обычно коррелирует с миксофитофагией

(Тихомирова, 1973). Антобионты характеризуются укороченной головой и относительно короткими ногами и часто расширенными члениками лапок, снабженными длинными ресничками (рис. 3: 1,2).

Внешний облик этих стафилинид (рис. 3: 1,4,5) утрачивает стафилиноидный облик и обладает чертами жуков других таксономических групп, ведущих сходный образ жизни.

Хищники, а также бегающие по поверхности субстратов копро- и некробионты имеют густой волосяной покров с резкими контрастными пятнами (*Emus*, *Creophilus* и в меньшей степени *Ontholestes*), разбивающими контур хищника. Эти стафилиниды охотятся на имаго мух, развивающихся в субстратах. В связи с этим у них выработались специфические поведенческие реакции: очень высокая скорость бега, моментальный взлет и резкие, порывистые броски, позволяющие успешную охоту на мух. Особенно характерны в этом плане *Ontholestes* (Чильдебаев, Кашеев, 1990). Специфической чертой этой группы стафилинид является расширение головы, позволяющее широко разводить мандибулы для захвата крупной добычи (рис. 5: 5). Этим свойством обладают и некоторые крупные *Philonthus* (*Ph. politus* L., *Ph. nitidus* F.). Они локализуются на границе субстрата и почвы, подстерегая и резким броском схватывая добычу (рис. 4: 1).

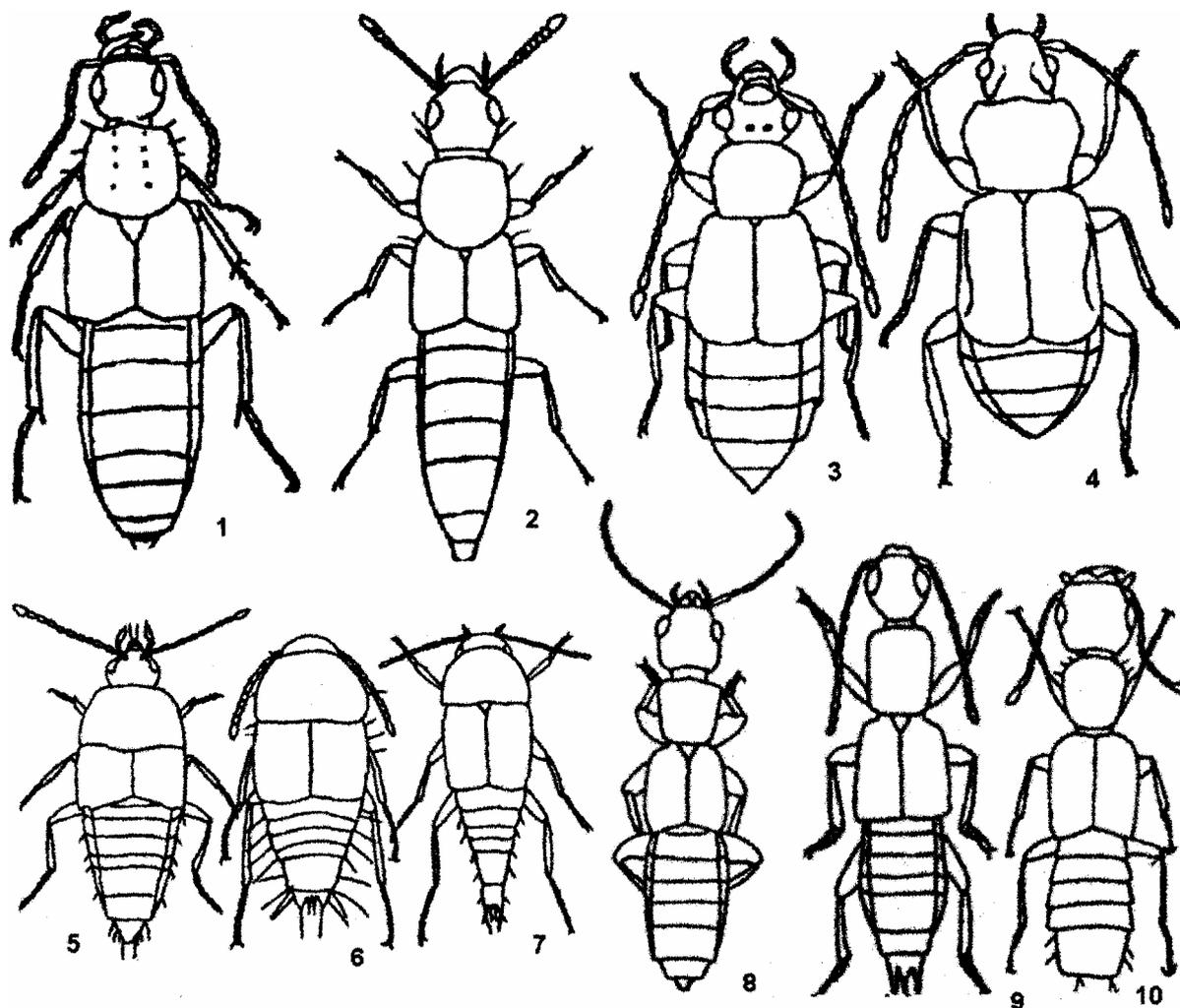


Рис. 4. (Fig. 4). Габитус (Habitus): 1 - *Philonthus politus* L.; 2 - *Heterothops niger* Kr.; 3 - *Anthophagus caraboides* L.; 4 - *Geodromicus convexus* Khnz.; 5 - *Myllaena insomnis* Casey (no Klimaszewski, 1981); 6 - *Tachyporus chrysomelinus* L.; 7 - *Conosoma littoreum* L.; 8 - *Achenium depressum* Grav.; 9 - *Lathrobium quadratum* Payk.; 10 - *Astenus angustatus* Payk.

Для быстро передвигающихся хищников характерно дорзовентрально уплощенное, очень легкое тело на широко расставленных ногах, придающих устойчивость на поверхности грунта. Морфологическая специализация, связанная с активизацией хищничества и быстрым передвижением, на наш взгляд, обусловлена характером укрытий, используемых хищниками. Виды, обычно встречающиеся под камнями или другими плотными укрытиями (рис. 4: 3,4,9), имеют карабодный облик (*Geodromicus*, *Anthopagus*, *Lesteva*), а скрывающиеся в подстилке или корнях травы имеют удлиненное, более или менее приближенное к цилиндрическому тело (*Paederus*, *Stenus*, *Boreaphilus*, *Tachyusa* и др.). Общие тенденции этой группы, независимо от систематического положения, проявляются в сужении переднеспинки и удлинении ног, позволяющем, с одной стороны, быстрый бег, а с другой - приподнимающими тело над субстратом (рис. 5: 4).

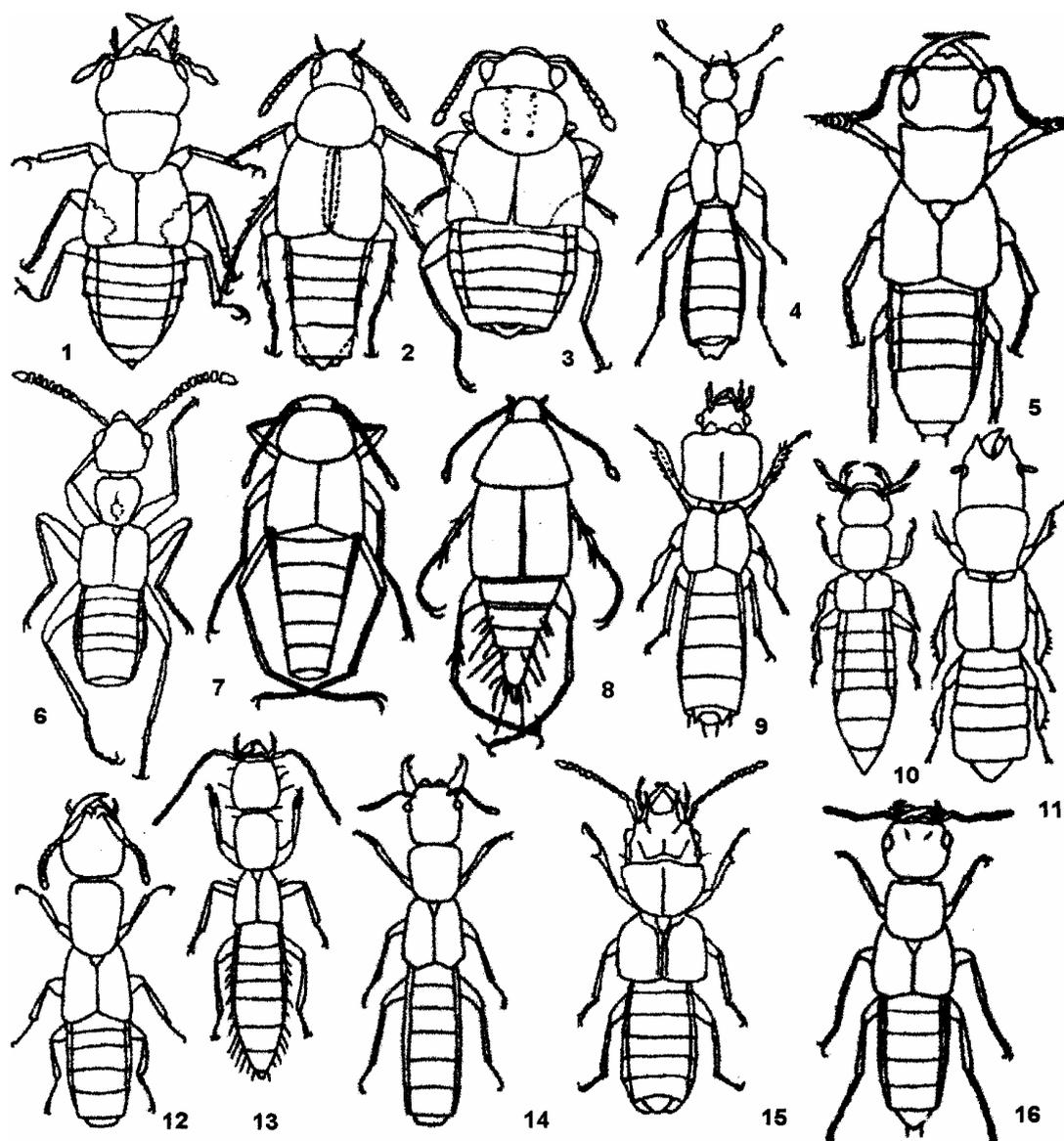


Рис. 5. (Fig. 5). Габитус (Habitus): 1 - *Oxyporus rufus* L.; 2 - *Bolitobius trimaculatus* Payk.; 3 - *Gyrophæna a f finis* Sahib.; 4 - *Tachyusa constricta* Er. (no Lohse, 1964); 5 - *Ontholestes murinus* L.; 6 - *Falagria medvedevi* Kastch.; 7 - *Aleochara jacobsoni* Kirsch.; 8 - *Conosoma lineata* Kastch.; 9 - *Bledius macrothorax* Kastch.; 10 - *Octavius spiniphallus* Orousset (no Orousset, 1981); // - *Osorius taurus* Sharp; 12 - *Xantholinus linearis* Oliv.; 13 - *Lathrobium (Glyptomerus) settei* Pace (no Pace, Zanneti, 1982); 14 - *Physethops tataricus* Sem. 15 - *Platystethus cornutus* Grav.; 16 - *Philonthuis scribae* Fauv.

Стафилиниды, встречающиеся на стеблях растений, имеют либо особенности предыдущей группы (*Paederus*, *Stenus*, *Lesteva*}, либо отчетливо выраженный тизануроидный облик, со смещенным к переднему концу тела центром тяжести (*Tachyporus*, ряд *Aleocharinae*). Каплевидная форма тела довольно универсальна, и ее обладатели занимают ряд экологических ниш во всех четырех классах, (рис. 4: 5-7).

Класс Скважники. В этом классе объединяется подавляющее большинство жизненных форм стафилинид. Общие тенденции формирования габитуса связаны со спецификой субстрата и способом передвижения в нем.

Длинное и узкое тело с узкой переднеспинкой и надкрыльями, с относительно короткими ногами и очень подвижным, обычно суженным к вершине брюшком, позволяет передвижение по всевозможным трещинкам и полостям.

Наиболее адаптированным к обитанию в скважинах, вероятно, следует признать габитуальный облик (рис. 4: 2,8-10) некоторых *Paederinae* (*Lathrobium*, *Dolicaon* и др.), *Xantholinini* и *Othiini*, которые при движении по скважинам способны раздвигать частицы субстрата, прокладывая таким образом ходы. Стафилиниды, обладающие такой формой тела, населяют сравнительно плотные субстраты или верхний слой почвы. Более универсальна и менее специализирована форма многих *Philonthini* и всех *Quedini*, которые живут в различных естественных полостях и в ходах, проложенных другими субстратными членистоногими, и сами могут прокладывать их. Некоторые виды, обладающие этим типом габитуса, часто встречаются на поверхности субстратов (рис. 5: 5), вторично приспособившись к открытому образу жизни (*Ontholestes*, *Creophilus*). Отдельную группу скважников составляют *Staphylinus* и *Ocyopus*, обитающие в подстилке и на поверхности почвы между корнями густой травы. Характерным местообитанием этой группы являются специфические условия лежащих на почве укрытий (бревна, камни и т.п.). Некоторые *Staphylinini* (*Cafius*) приспособились к обитанию в наносах морских побережий.

Ряд форм имеют расширяющееся, утяжеленное к вершине брюшко. Это характерно и для бегающих (*Falagria*, *Tachyusa*, *Aleochara*), и для роющих (*Platystethus*) скважников. Эти стафилиниды при выходе на поверхность субстрата сильно загибают брюшко на спинную сторону, перемещая центр тяжести к переднему концу тела. Особенно отчетливо смещение центра тяжести с каплевидной формой тела. Такая форма удобна во многих условиях, в частности, в текучем грунте (песок, лессовая пыль) у нидиколов (Кашеев, 1982). Очень функциональна она при движении в рыхлой подстилке и под различными укрытиями.

Ботриобионты ведут относительно скрытый образ жизни. Облигатные нидиколы, живущие в норах и гнездах мелких позвоночных, появляются на поверхности лишь во время перелетов. Морфоэкологические типы этой группы (Кашеев, 1982) вполне соответствуют бегающим и роющим скважникам, так как пространства в жилищах позвоночных значительно превышают размеры стафилинид и не оказывают непосредственного влияния на их габитус (рис. 5: 5,7,16).

Хищные мицетобионты (*Bolitobius*) имеют удлиненное обтекаемое тело (гораздо более длинное, чем у других *Tachyporinae*), позволяющее свободное передвижение по ходам, прогрызенным мицетофагами, и переползание через пластинки гриба. Этому способствует и наличие длинных, косо направленных назад абдоминальных хет. Другую группу хищных мицетобионтов (*Bolitochara* и другие *Aleocharinae*) составляют виды с центром тяжести у середины тела.

Мицетофаги представлены двумя экологическими группами, имеющими характерный облик их представителей (рис. 5: 1-3). Это *Oxuroginae*, прогрызающие в плодовом теле гриба длинные извилистые ходы, и *Gyrophaena*, выедающие спорангии в пластинчатых грибах.

Очень функционален при скважном образе жизни и тизануроидный тип габитуса, высшим проявлением которого следует считать облик некоторых *Tachyporinae* (*Conosoma*) и *Aleocharinae* (*Myllaena* и др.) с телескопически втягивающимся брюшком, что значительно расширяет их экологическую пластичность в отношении размеров и формы каверн в субстратах (рис. 4: 5-7).

Класс Крпптобионты. Габитуальные особенности скрытоживущих стафилинид широко варьируют в зависимости от конкретных условий обитания. Тенденции габитуальной адаптации этой группы идут в том же направлении, что и у ведущих полускрытый образ жизни скважников, но достигают крайней специализации в резко специфических условиях (рис. 5,6).

Подкорники, населяющие узкое пространство между корой и древесиной деревьев, имеют удлиненное тело, сплющенное дорзовентрально (*Piestina*, *Leptochirina*, *Lispinina*). У подкорных схизофагов, как правило, сильно развиты мандибулы, позволяющие соскребать разлагающуюся

органику с луба и коры. У этих видов часто неодинаково развиты левая и правая мандибулы, что, вероятно, связано с необходимостью подгрести пищевую массу к перетирающим органам и ротовому отверстию. Наиболее ярко это выражено у многих *Leptochirinae* и *Piestinae*. Хищные кортиколы имеют плоское тело с укороченными ногами (*Phloeonomus*, некоторые *Aleocharinae*), или удлиненное, типичное для большинства *Xantholinini*, но уплощенное тело (*Nudobius*) с укрупненной головой, короткими ногами и мощными мандибулами. Это позволяет им прокладывать ходы в рыхлой полуразложившейся органике (опилки ксилофагов). Укрупнение головы наблюдается и у *Olisthaerus*, с довольно широким и более плоским телом (рис. 6: 5).

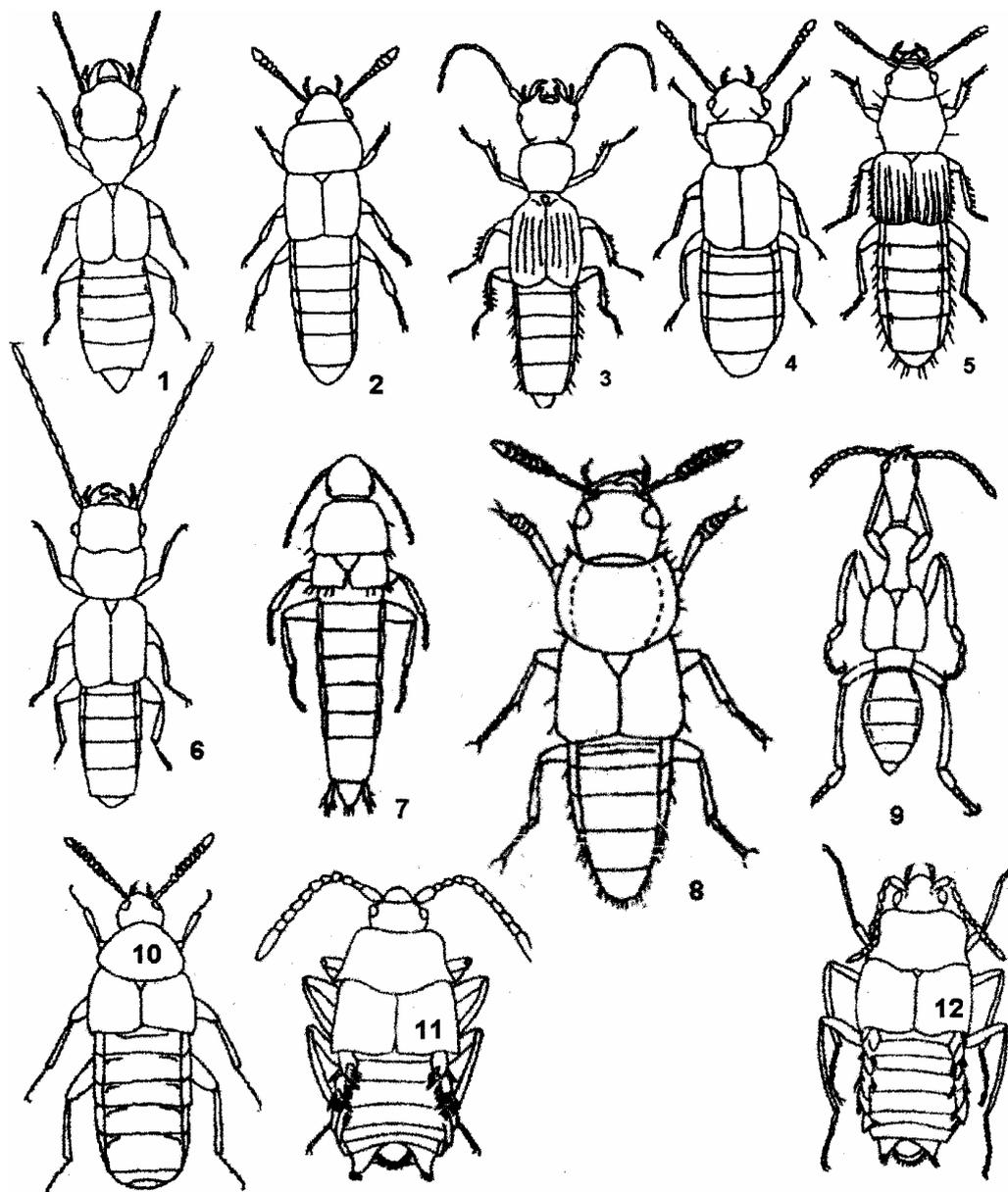


Рис. 6. (Fig. 6). Габитус (Habitus): 1 - *Eleusis coarctata* Sharp; 2 - *Phloeocharis subtilissima* Mnnh.; 3 - *Siagonium vitatum* Fauv.; 4 - *Phloeonomus lapponicus* Zett.; 5 - *Olisthaerus substriatus* Gyll.; 6 - *Piestoneus lewisii* Sharp; 7 - *Amblyopinus* sp. (no Machado-Allison, Barrera, 1964); 8 - *Velleius dilatatus* F.; 9 - *Ecitophytes coniceps* Wasm.; 10 - *Aleochara curtula* Goeze; 11 - *Atemeles emarginatus* Payk.; 12 - *Atemeles paradoxus* Grav.

Для всех кортиколов характерно расширение передней части тела (голова и переднеспинка) по сравнению с задней (надкрылья и брюшко), что особенно ярко проявляется у Phloeocharini и Olisthaerini (рис. 6: 2,5). Стафилиниды, встречающиеся в трухе и ходах короедов, имеют относительно выпуклое или совершенно цилиндрическое тело (Osoriini).

Троглобионты характеризуются слабо склеротизированными и бледно окрашенными покровами (*Blepharrrhy menus*, *Troglocyphodas* и др.). У многих пещерников редуцированы глаза. Редукция глаз наблюдается также у некоторых эндогеиных форм (Leptotyphlinae, *Lathrobium* подрод *Glyptomerus*, некоторые *Leptolinus*).

Скрытоживущие геобионты (рис. 5: 10,12-14) обладают очень узким и длинным телом с очень подвижным брюшком, относительно короткими надкрыльями (*Geostiba*, *Leptusa*), приспособленными к рывку мультифункциональными ногами (*Xantholinus*, *Gauropterus* и др.) и, как правило, большой плоской головой (особенно у *Metoponcus* и *Leptolinus*). Облигатные геобионты и скрытоживущие норники имеют цилиндрическое (Leptotyphlinae) или близкое к нему (*Bledius*) в сечении тело (рис. 5: 9).

Ботробионты ведут относительно скрытый образ жизни. Облигатные нидиколы выходят из нор только во время перелетов. Характерный для нидикольных стафилинид признак - сравнительно длинные ноги, наблюдающийся у представителей разных подсемейств (рис. 5: 6-8,16).

Хищным нидикольным стафилинидам присущи два типа ловли добычи. Быстрые и резкие в движениях хищники, обычно сравнительно крупные (*Philonthus scribae* Fauv., *Ph. spermophili* Ganglb., *Ph. psyllophagus* Kirsch. *Jureceki* *asphaltina* Er.), имеют крупную голову с широко расставленными мандибулами. Малоподвижную добычу типа личинок блох и клещей хищники выхватывают из субстрата, и для этого особая быстрота не нужна. Эту группу составляют мелкие, средней подвижности хищники - *Falagria meduedevi* Kastch., *Medon nidicola* Kastch., *Aleochara clavicornis* Reidtb.

Класс **Симфили**. Стафилинид, сожительствующих с общественными насекомыми, можно разделить на группы по степени связи с хозяином или его гнездом. Специальные морфологические структуры в наибольшей степени проявляются у облигатных симфилов, а у факультативных и, тем более, у случайных, адаптации к симфилии носят, как правило, поведенческий характер.

Среди стафилинид только в Палеарктике известно более 200 видов, связанных с муравьями и их жилищами. Облигатные мирмекофилы (рис. 6: 11,12) имеют специальные железы с пучками трихом на брюшке, которые вырабатывают феромоны, влияющие на жизнедеятельность муравьев (*Lomechusa*, *Atemeles*). Некоторые виды стафилинид-симфилов (рис. 6: 9) габитуально сходны с муравьями (*Dinarda*, *Ecitophytes*). Другие группы мирмекофильных стафилинид вступают в экологические взаимоотношения с системой хозяин-гнездо либо как хищники (*Zyras*, *Quedius*, *Xantholinus*}, либо как комменсалисты (*Lep-tacinus*, *Atheta*, *Omalius*).

Облигатные термитофилы имеют как морфологические, так и поведенческие реакции, позволяющие им вступать в тесные симбиотические связи с термитами. Эта экологическая группа представлена в основном в тропиках и субтропиках. Габитуально довольно различные представители трибы Termitodiscini и подтрибы Termitondina трибы Murgmedonini имеют ряд коррелирующих морфоэкологических адаптации (например, в строении мандибул и реакции выпрашивания пищи), обусловленных сходством занимаемых ими экологических ниш.

Личинки рода *Velleius* (в Палеарктике 4 вида) живут в гнездах складчатокрылых ос (Vespidae). В нашей фауне известен лишь *V. dilatatus* F. (рис. 6: 8), личинки которого живут в гнездах шершня *Vespa crabro* L. Взрослые жуки часто встречаются в подстилке под гнездом и по морфологическим особенностям являются типичными скважниками, но перешедшими к обитанию и охоте в специфических условиях.

Класс **Паразиты**. Широко известно паразитирование личинок *Aleochara* на pupариях короткоусых двукрылых (рис. 6: 10). Тропическая группа Amblyorini в стадии имаго паразитирует на позвоночных (рис. 6: 7). Они имеют ряд специфических морфологических особенностей и заслуживают выделения в особый класс.

Система морфоэкологических типов имаго стафилинид

тип ГЕРПЕТОБИЙ
подтип МЕЗОФАУНА
комплекс Стафилиноидный

I класс **Эпигеобионты**1 подкласс **Бегающие**

Серия а - Зоофаги

- стратохортобионты (*Stenus*, *Tachyporus*, *Paederus*)
- антобионты (*Lesteva*, *Amphichroum*, некоторые *Aleocharinae*)
- эпигеобионты (*Geodromicus*, *Lesteva*, *Paederus*, *Stenus*)
- копробионты (*Ontholestes*, некоторые *Philonthus*)
- некробионты (*Emus*, *Creophilus*)

Серия b - Поллинофаги

- антобионты (*Eusphalerum*, часть *Phyllodrepa*)

Серия e - Миксофитофаги

- стратохортобионты (*Trogophloeus*, *Ancyrophorus*)
- эпистратобионты (*Micropeplus*, *Syntomium*)

II класс **Скважники**1 подкласс **Бегающие**

Серия а - Зоофаги

- стратобионты (*Astenus*, *Mycetoporus*, многие *Oxurodini* и *Mugmedonini*)
- стратогеобионты (*Conosoma*, *Tachyporus*, *Mycetoporus*, *Rugilis*)
- геобионты (*Leptolinus*, *Othius*, *Leptacinus*)
- мицетобионты (*Bolitobius*, *Borboropora*, *Bolitochara*)
- копробионты (*Oxytelus*, *Leptacinus*, многие *Philonthus*)
- некробионты (*Aleochara*, *Philonthus*)
- нидиколы (*Coprophilus*, *Oxypoda*)

Серия b - Схизофаги

- стратобионты (*Olophrum*, *Thinobius*, многие *Calicerini*)
- геобионты (*Geostiba*, *Leptusa*)
- копробионты (*Megarthritis*, *Acrolocha*)
- некробионты (*Atheta*, *Oxytelus*)

Серия с - Мицетофаги

- мицетобионты (*Oxyporus*, *Gyrophaena*)

2 подкласс **Роющие**

Серия а - Зоофаги

- стратогеобионты (*Xantholinus*, *Dolicaon*)
- геобионты (*Platystethus*, *Trogophloeus*)
- копробионты (*Oxytelus*, *Leptacinus*)

Серия b - Схизофаги

- стратогеобионты (*Amischa*, *Atheta part.*)

- геобионты (часть *Xantholinus*, *Lathrobium*)

- копробионты (*Oxytelus*, *Atheta*)

- нидиколы (*Xylodromus*, *Atheta part.*, *Oxytelus*)

3 подкласс **Норники**

Серия а - Зоофаги

- геобионты (*Planeustomus*, *Eugenius*, *Bledius*, *Physethops*)

Серия b - Схизофаги

- геобионты (*Trogophloeus*, *Thinobius*)

III класс **Криптобионты**1 подкласс **Бегающие**

Серия а - Зоофаги

- кортиколы (*Piestus*, *Siagonium*, *Eleusis*)
- троглобионты (*Tricolpochila*)
- ботробионты (*Coprophilus*, *Jugeseckia*, некоторые *Medon*, *Falagria*)

2 подкласс **Роющие**

Серия а - Зоофаги

- подкорники (*Xantholinus*, *Nudobius*)
- геобионты (*Xantholinus*, *Gauropterus*, некоторые *Paederinae*)

Серия b - Схизофаги

- подкорники (*Osorius*, *Priochirina*)
- троглобионты (*Atheta*, *Troglocyphodas*)
- геобионты (*Leptotyphlinae*, *Geostiba*)

Серия с - Мицетофаги

- подкорники (*Phloeonomus*)

3 подкласс **Норники**

- подкорники, живущие в ходах короедов (*Metoponcus*, *Placusa*, *Phloeopora*)

IV класс **Симфилы**1 подкласс **Мирмекофилы**

- облигатные (*Lomechusa*, *Atemeles*, *Zyras*, *Notomoeusa*)

- факультативные (*Zyras*, *Lamprinoides*, *Notonecta*, *Dinarda*)

- случайные (*Leptacinus*, *Quedius*, *Oxytelus*, *Philonthus*)

2 подкласс **Термитофилы**

- облигатные (*Termitodiscini*, *Termitontina*, *Myrmedonia part.*)

V класс **Паразиты**1 подкласс **Эктопаразиты** (*Amblyopini*)

Соотношение естественной классификации и морфо-экологической типизации имаго стафилинид

Современная классификация Staphyloidea в целом и семейства Staphylinidae в частности, претерпевает значительные изменения. В последнее время появился ряд работ (Naomi, 1985 и др.), пересматривающих объем и филогению не только отдельных подсемейств, но и Staphylinidae в целом. В них делаются попытки введения в состав семейства других семейств стафилиноидного комплекса с одной стороны, или разделения стафилинид на ряд новых семейств. В предлагаемой работе мы рассматриваем стафилинид в объеме классической системы таксонов.

Система жизненных форм в историческом развитии тесно связана с естественной классификацией стафилинид, но на современном этапе эволюции группы было бы неверным отождествлять эти две системы из-за вторичности многих морфоэкологических адаптации. В большинстве случаев, чем крупнее рассматриваемая таксономическая группа, тем большее разнообразие категорий жизненных форм к ней относится (табл. 1,2,3). В то же время, комплекс коррелирующих адаптации позволяет объединить представителей нескольких крупных таксонов в одну категорию жизненных форм.

Спектр категорий жизненных форм в более мелких таксонах значительно сокращается, что логически следует из предпосылок эволюционной экологии группы. При анализе триб Oxytelinae (табл. 2), а затем родов трибы Oxytelini (табл.3) четко прослеживается обособленность реликтовых и тупиковых групп Proteini, Pseudopsini или узко специализированных форм Piestini, Phloeocharini, Osoriini, Olisthaerini, занимающих экологические ниши одного порядка.

Таблица 1. Спектр жизненных форм подсемейств стафилинид Палеарктики

Подсемейства	Класс под-класс Серия	I			II						III					IV		V	V I	
		1			1			2		3		1	2			3	1	2	1	
		a	d	e	a	b	c	a	b	a	b	a	a	b	c	a				
Micropeplinae				+																
Oxytelinae		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	
Leptotyphlinae									+											
Oxyporinae																				
Megalopinae					+															
Euaesthetinae					+	+														
Steninae		+			+			+			+									
Pygosteninae		+			+			+			+									
Paederinae		+			+			+			+									
Staphylininae		+			+			+			+							+	+	
Tachyporinae		+			+	+					+							+	+	
Aleocharinae		+		+	+	+	+	+	+	+	+							+	+	+

Примечание: В этой и последующих таблицах обозначение категорий жизненных форм соответствует обозначениям в системе жизненных форм на странице 166.

Таблица 2. Спектр жизненных форм в подсемействе Oxytelinae (по Палеарктике)

Трибы	Число видов	Классы	Под-классы	Серии	Морфоэкологические типы
<i>Proteini</i>	36	II	1	b,c	страто-гео- копробионты
<i>Omalini</i>	435	все	1,2	все	все
<i>Pseudopsini</i>	1	II	1	b	страто-копробионты
<i>Pholidini</i>	5	II	1	b	стратогеообионты
<i>Piestini</i>	20	III	1,2	a,b	подкорники
<i>Phloeocharini</i>	3	III	2	b	подкорники
<i>Olisthaerini</i>	2	III	2	b	подкорники
<i>Oxytelini</i>	414	все	все	все	все
<i>Osoriini</i>	3	III	2		подкорники

Таблица 3 Спектр жизненных форм трибы Oxytelini (по фауне СССР и сопредельных стран)

Роды	Число видов	Классы	Подклассы	Серии	Морфоэкологические типы
<i>Syntomium</i>	1	II	1	a	стратобионт
<i>Deleaster</i>	3	I	1	a	эпигеобионт
<i>Derops</i>	1	I	1	a	антобионт?
<i>Coprophilus</i>	13	II,III	1	a	страто-ботробионт
<i>Acrognathus</i>	1	II	2	a	стратогеообионт
<i>Eppelscheimius</i>	5	II	3	a	геобионт
<i>Planeustomus</i>	6	II	3	a	геобионт
<i>Ancyrophorus</i>	22	II	2	a	стратобионт
<i>Thinobius</i>	76	II	1	a,b	страто-геобионт
<i>Trogophloeus</i>	78	II	все	Б,е	страто-хорто-копробионт
<i>Aploderus</i>	4	II	2	a	страто-копробионт
<i>Oxytelus</i>	68	II	2	a,b	страто-копро-бионт
<i>Platystethus</i>	26	II	2,3	a,b	стратогео-копробионт
<i>Bledius</i>	110	II	2,3	a,Б,с	стратогеообионт

Предлагаемая система жизненных форм имаго стафилинид позволяет дать в краткой форме довольно полную характеристику морфоэкологических особенностей конкретного вида. Ниже приводим несколько примеров таких характеристик:

Bledius tricornis Herbst. - скважный роющий норник, супралиторальный альгофаг

Eleusis coarctata Sharp. - роющий подкорный криптобионт, специализированный хищник

Ontholestes murinus L. - бегающий эпибионт, активный копробионтный хищник

Xantholinus linearis Oliv. - роющий геобионтный скважник, хищник

Современный уровень знаний экологических особенностей многих стафилинид не позволяет с полной уверенностью отнести их к определенному морфоэкологическому типу. Между многими категориями жизненных форм существует ряд более или менее отчетливо выраженных переходных форм, однако система соподчиненных категорий дает возможность более или менее приближенной характеристики практически каждого вида, исходя из его основных морфологических параметров.

Литература

Алеев Ю.Г., 1980. Жизненная форма как система адаптации. *Успехи совр. биол.*, т. 90, вып. 3(6). С.462-477

Арнольди К.В., 1937. Жизненные формы у муравьев. *ДАН СССР*, 16, вып. 6.

Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л., 1951. Саранчовые фауны СССР., ч.1. *Изд-во АН СССР, М.-Л.* 378 с.

Гиляров М.С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. *Изд-во АН СССР, М.-Л.* 279 с.

Гиляров М.С., 1953. Почвенная фауна байрачных лесов и ее значение для диагностики почв. *Зоол. журн.*, 32, вып. 3. С. 328-347.

Кашеев В.А., 1982. Морфоэкологические адаптации нидиколов жилищ мелких позвоночных пустыни Кызылкум. *Деп. в ВИНТИ, № 3788, 26 с.*

Кашеев В.А., 1990. Классификация жизненных форм имаго стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae). *Мат-лы. X съезда ВЭО. С. 65-67*

Криволицкий Д.А., 1967. Понятие "жизненная форма" в экологии животных. *Журн. общ. биол.*, т. 28, вып. 2. С.155-162.

Криволицкий Д.А., 1971. Современные представления о жизненных формах животных. *Экология*, вып. 3. С.19-25.

- Медведев Г.С., 1970.** Эколого-морфологические типы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии. В кн.: "Фауна и экология насекомых Средней Азии", Душанбе. С.26-44.
- Нарзикулов М.Н., 1970.** О жизненных формах, их становлении и эволюции. В кн.: "Фауна и экология насекомых Средней Азии", Душанбе С.5-25.
- Потоцкая В.А., 1966.** Морфо-экологические типы личинок стафилинид. *Матер. II Всес.совещ.по пробл. почв.зоол.*, М. С.102-105.
- Потоцкая В.А., 1971.** Морфо-экологические типы личинок (Staphylinidae, Coleoptera). *Зоол. журн.*, т. 50, вып.11. С.1665-1675.
- Потоцкая В.А., 1982.** Морфо-экологические типы личинок Staphyloidea (Coleoptera). В кн.: *Морфо-эколог. адаптации насекомых в наземных сообществах.* "Наука", М. С.37-58.
- Тихомирова А.Л., 1973.** Морфо-экологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). "Наука", М. 190 с.
- Шарова И.Х., 1960.** Морфо-экологические типы личинок жужелиц (Carabidae). *Зоол.журн.*, т.34, вып.5. С.691-708.
- Шарова И.Х., 1973.** Жизненные формы и значение конвергенции и параллелизмов в их классификации. *Журн.общ.биол.*, т.34, вып. 4. С.565-570.
- Шарова И.Х., 1974.** Жизненные формы имаго жужелиц (Col., Carabidae). *Зоол.журн.*, т.55, вып.5. С.692-709.
- Шарова И.Х., 1981.** Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М. 355 С.
- Шарова И.Х., Потоцкая В. А., 1972.** Параллелизм и конвергенция у личинок Carabidae и Staphylinidae (Coleoptera). *Журн. общ. биол.*, т.33, вып. 2 С. 187-195.
- Naomi S.J., 1985.** The phylogeny and higher classification of the *Staphylinidae* and their allied groups (Col., Staphyloidea). *Esakia*, n. 24. P. 1-27.

Summary

Kastcheev V.A. Classification of eco-morphological types of adult staphylinids.

Institute of Zoology, Akademgorodok, Almaty, Kazakhstan, 480060

One of the big problems of morpho-ecological classification is the revealing of convergation and parallelisms inside taxa of super-genus rank. The study of morpho-ecological types in history of ecofaunas allows to reveal phylogenetic connections of investigated group, because the morphology of an animal is more conservative, than animal ecology, and morphological structure allows to occupy the diversified ecological niches without appreciable change of body structure. Soil beetles show some characteristic types of adaptations for soil life. These types are shown independently in different families of the Coleoptera. The system of the vital forms is not the same with phylogenetic system of organisms. In detailed analysis of morphoecological adaptations for concrete environmental conditions we shall come, on the one hand, to one or few species of one genus, and, in other hand, to an ecological niche, which they occupy.

It is very important for understanding of evolution of this group, that these morphoecological types are originated at the similar stage of group phylogenesis, when organisms, developed the most important general adaptations, pass to more complete use of concreat features of environment.

The most important character for organism is the manner of soil conditions, on the basis of which we distribute imagoes of staphylinids on four classes - epibionts (living in open area), semi-cryptobionts, cryptobionts and symphils, connected with the hosts or with microclimatic conditions of nests of social insects.

The next on adaptive significance we consider a type of movement determining not only structure of movement organs, but also accompanying change of habitus. The morphological base of a movement type is shown first of all in a multifunctional structure of legs. The groups of the staphylinids, having the similar activity type, are incorporated in a category of subclasses - running (or going), digging staphylinids and hole-maker.

Staphylinids are incorporated in series of the morpho-ecological types on the base of the similar type of trophic connections. It is possible to allocate the intermediate categories. For example - subseries on specialization to the certain kind of food. So, the series of schisofags can be divided on sapro-, detrit-, copro-, necro- and others - phagous.