

КАЩЕЕВ Виталий Александрович

**ОКСИТЕЛИНЫ (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE)
ФАУНЫ БЫВШЕГО СССР
(СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ, ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ,
ЭКОЛОГИЯ)**

Специальность – 03.00.09 – Энтомология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Алматы, 1994

Работа выполнена в Институте зоологии НАН Республики Казахстан

Консультант: доктор биологических наук

Г.С. МЕДВЕДЕВ

Ведущая организация:

Институт биологии АН Республики Кыргызстан

Официальные оппоненты:

доктор биологический наук, профессор

И.Д. МИТЯЕВ

доктор биологический наук, профессор

И.А. КОСТИН

доктор, биологический наук

Г.И. САВОЙСКАЯ

Защита состоится "—" апреля 1994 г. в 13 часов на заседании

Специализированного совета Д 53.23.01 при Институте зоологии Национальной академии наук Республики Казахстан.

Адрес: 480032, Алматы, Академгородок, Институт зоологии НАН Республики Казахстан

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии НАН Республики Казахстан

Автореферат разослан "___" февраля 1994 г.

Ученый секретарь Специализированного совета,
доктор биологических наук

Д. ЖАТКАНБАЕВА

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. в последнее время все большее внимание уделяется одному из крупнейших семейств жесткокрылых - стафилинидам, которые, обладая всеветным распространением, включают более 25 000 видов в мировой фауне и 5 000 видов на территории бывшего СССР. Многие из них - важнейшие компоненты почвенных экосистем во всех ландшафтных зонах, иногда достигают плотности 500 экз./м² и выше. Большинство стафилинид - хищники, играющие существенную роль в регуляции численности беспозвоночных, в том числе и вредных. Многие виды прямо или косвенно участвуют в процессах почвообразования. До сих пор Staphylinidae остаются одним из самых малоизученных семейств жесткокрылых. Это объясняется недостатком или недоступностью литературы и методическими трудностями работы в связи с их образом жизни. Вместе с тем, в коллекциях музеев и научных учреждений накопился огромный и практически не обработанный материал по этому семейству. Особые трудности встают перед приступающими к изучению стафилинид из-за невозможности точного диагностирования видов вследствие отсутствия определителей и общих сводок для всей территории бывшего СССР. Без определения видов невозможно изучение их биологии и экологических характеристик, ввиду чего биоценотическая роль и практическое значение стафилинид во многом еще неясны. Многие вопросы их происхождения, генезиса фауны многих регионов, классификации и особенно биологии и экологии представляют важнейшую задачу для изучения этой громадной группы жесткокрылых. Современные исследователи по-разному трактуют объем и структуру Staphylinidae, и наибольшая противоречивость взглядов проявляется

в отношении чрезвычайно морфологически и экологически разнообразного подсемейства Oxytelinae.

Очень скудны, а в подавляющем большинстве случаев совершенно отсутствуют сведения о пищевом режиме стафилинид, однако, несомненно то, что они являются одним из основных факторов естественной регуляции численности вредных организмов. Детальное изучение биологии и экологии перспективных видов, как это было сделано для паразитических *Aleochara* и других копробионтных стафилинид, позволит в дальнейшем наметить пути их практического использования.

У почвообитающих жесткокрылых прослеживается несколько характерных типов адаптаций к жизни в почве, проявляются в их семействах независимо. Выделение и типизация морфоэкологических адаптаций, которые уже разработаны для многих групп животных и растений, дает нам возможность понимания основных этапов освоения стафилинидами внешней среды и становления отдельных родов и групп видов.

Высокая чувствительность многих видов к изменению внешней среды представляет стафилинид пригодными для биоиндикации антропогенных воздействий и мониторинга экосистемных процессов.

Цель и задачи исследований. Цель наших исследований - изучить образ жизни, морфологию, фауну и экологию стафилинид подсемейства Oxytelinae фауны бывшего СССР и сопредельных стран и их значение для систематики и филогении для достижения этой цели были сформулированы следующие основные задачи исследований: (1) изучить фауну и особенности географического и биотопического распределения оксителин; (2) подготовить определитель оксителин исследуемого региона; (3) изучить строение тела оксителин и проанализировать гомологию признаков для обоснования

системы подсемейства и установления, филогенетических связей; (4) изучить экологические особенности и выявить основные Морфоэкологические типы стафилинид; (5) определить трофические связи и роль стафилинид в регуляции численности вредителей сельского хозяйства и переносчиков трансмиссивных заболеваний.

Научная новизна. Впервые дано целостное представление о фауне оксителин бывшего СССР и сопредельных территорий, подготовлен определитель этого подсемейства, описано более 40 новых таксонов. Прослежены закономерности географического распространения надродовых таксонов в зависимости от ландшафтных и климатических условий, обсуждены особенности и вопросы генезиса некоторых региональных фаун.

На основании анализа морфологических структур и адаптационных тенденций предложены изменения в классификации оксителин.

Выявлены основные тенденции экологической адаптации стафилинид. Впервые для имаго стафилинид предложена система морфоэкологических типов. Показана зависимость структурных особенностей от способа использования среды, типа передвижения, режимов питания, связи с определенным субстратом и ярусным распределением в нем.

Проведен анализ закономерностей биотопического и внутрибиотопического распределения стафилинид в широко распространенных субстратах. Определено место и экосистемная роль стафилинид в горных и равнинных биоценозах. Изучены сезонные и сукцессионные факторы динамики численности. Прослежены экологическая приуроченность и сопряженность биологии и экологии стафилинид в паразито-хозяйных отношениях и в системах "хищник-жертва". Выявлены стафилиниды - наиболее эффективные регуляторы численности некоторых вредных беспозвоночных.

- 6 -

Теоретическая и практическая ценность. Результаты исследований являются существенным вкладом в развитие систематики, филогенетики, морфологии и экологии стафилинид. Значительным достижением можно рассматривать определитель стафилинид фауны бывшего СССР, позволяющий диагностировать как полезные, так и вредные в хозяйственной деятельности человека виды стафилинид. Практическое значение имеет расшифровка биоценологических связей стафилинид с организмами медико-ветеринарного значения и вредителями сельского хозяйства, как предпосылка разработки методов биологической борьбы.

Основные положения, выносимые на защиту:

- изменения в классификации Oxytelinae;
- тенденции экологической адаптации стафилинид;
- система морфоэкологических типов имаго стафилинид,
- значение стафилинид как регуляторов численности вредных беспозвоночных в почвенных биоценозах;
- закономерности географического распространения надродовых таксонов в Палеарктике.

Публикации и апробации работы. Основные положения диссертационной работы доложена на заседаниях Казахского отделения ВЭО (1960, 1982, 1988, 1990, 1991, 1993), на X-м съезде ВЭО (Ленинград, 1969), на конференциях "Животный мир Казахстана" (Алма-Ата, 1962, 1991), на Всесоюзной конференции по паразитологии (Ташкент, 1988), на X совещании по почвенной зоологии (Новосибирск, 1991), на конференциях Института зоологии АН КазССР (1985, 1986, 1987). Материалы диссертации неоднократно обсуждались на семинарах лабораторий биоконтроля вредных беспозвоночных и почвенной зоологии Института зоологии НАН Респ. Каз-н. По теме диссертации опубликовано 42 работы, получено

- 7 -

4 авторских свидетельства, 1 патент и подано 3 заявки на изобретение, защищено 32 рацпредложения.

Структура работы. Диссертация изложена на 319 страницах машинописи. Она состоит из введения, 8 глав, выводов и списка литературы, в котором приведено 366 названия, в том числе 211 иностранных. Текст иллюстрирован 61 рисунком и 33 таблицами. В качестве приложения и диссертации служит рукопись "Определителя стафилинид СССР, Ч.1", изложенная на 623 стр., иллюстрированная 800 рисунками и снабженная списком литературы из 733 названий.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМАТИКИ, ФИЛОГЕНИИ И ЭКОЛОГИИ

I.1. *История и основные этапы классификации оксителин*

В главе подробно изложена история изучения и основные этапы классификации, обсуждены варианты системы оксителин.

1.2. Состояние изученности фауны и экологии оксителин территории бывшего СССР

В главе приведен обзор важнейших работ и анализ изученности стафилинид в целом и по отдельным регионам территории - Кавказу, Средней Азии, Казахстану, Сибири и Дальнем Востоке. Приведено также обсуждение данных отечественных и зарубежных исследователей по экологическим особенностям и хозяйственному значению стафилинид.

- 8 -

Глава II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Фактическую основу работы составили около 300 000 экземпляров стафилинид, собранные автором в экспедициях по территории СССР (1970-1993 гг.) и изучение более 10000 экземпляров, хранящихся в коллекциях крупнейших научных учреждений и ведущих специалистов-колеоптерологов.

В главе приведены описания оригинальных методик полевых и экспериментальных исследований, защищенных 4 авторскими свидетельствами на изобретение, 1 патентом и 32 удостоверениями на рацпредложения.

Глава III. ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ИМАГО ОКСИТЕЛИН

III.1. Краткий морфологический очерк подсемейства *Oxytelinae*

В главе приведено описание основных морфологических структур подсемейства и их проявление в трибах и в крупнейших родах.

III.2. Анализ важнейших морфологических признаков надродовых таксонов палеарктических *Oxytelinae*

При разработке важнейших основ семейства Staphylinidae, при выделении крупных систематических единиц исследователи прошлого века, прежде всего, принимали во внимание признаки строения усиков, ротового аппарата и посткоккальных склеритов груди. В последних работах для дифференциации подсемейств и родов использованы структурные особенности кокс и гениталий стафилинид. Эти и многие другие признаки подробно рассмотрены при обсуждении их значения для систематики оксителин.

- 9 -

Для многих групп жесткокрылых определение видовой принадлежности наиболее достоверно лишь при изучении строения гениталий самца как наиболее стабильной и консервативной морфологической структуры, хотя в последнее время в литературе высказываются и некоторые сомнения. Для того чтобы убедиться в этом, нами были изучены эдеагусы достаточно большой серии (по 200 экз.) двух видов - *Bledius tricornis* и *B. furcatus* из удаленных друг от друга участков их ареалов. Наиболее заметны изменения в толщине и относительной длине базальной части, легко объяснимые сравнительно слабой склеротизацией и условиями препарирования. У обоих видов незначительно изменяется изгиб параметры, а у *B. tricornis* заметны отличия в длине и форме апикального и срединного зубца базальной части параметры и форме кондим. Более очевидны отличия и длине выступающей части параметра, в относительной высоте их перекреста (у *B. furcatus*) и величине выступления апикальной части медиальной доли. Однако изменчивость эдеагуса в целом и его частей столь незначительна, что при схематизации или обобщенности рисунков эдеагуса (что применяется в большинстве определительных таблиц) эти различия нивелируются.

III.3. Половой диморфизм и индивидуальная изменчивость.

Вторичные половые признаки у оксителин мы объединяем в пять основных групп:

1. Размерные отличия полов проявляются как в общих размерах, так и в соотношении размеров отдельных частей тела. Эти отличия в большинстве случаев перекрываются индивидуальной изменчивостью, однако, у некоторых оксителин они довольно резки и закономерны;

2. Половой диморфизм иногда проявляется в окраске полов. Так, у самцов *Geodromicus* и некоторых *Pistini*, в отличие от самок, на надкрыльях имеются цветные пятна, а у некоторых *Lesteva* у полов различно окрашено все брюшко или заднегрудь;

3. Половые отличия в строении члеников усиков и щупиков наблюдаются во всех группах стафилинид. У самцов многих оксителин более или менее расширены базальные членики передних лапок;

4. Макроскульптурные отличия полов часто проявляются в наличии у самцов и отсутствии у самок различных структур. Так, у самцов двух подродов *Bledius* на переднем крае переднеспинки расположен вырост в виде рога, иногда достигающий переднего края головы, а у самцов других подродов этого обширного рода гораздо сильнее развиты надглазничные рожки. У самцов некоторых оксителин на переднем крае наличника или лба расположены выросты или рожки (*Piestini*, *Osoriini*, *Anthrophagini*, некоторые *Bledius* и *Oxytelus*);

5. Очень характерными половыми отличиями является вооружение прегенитальных сегментов брюшка.

Географическая и экологическая изменчивость проявляется в цветовых вариациях и крыловых формах, часто проявляются межпопуляционные отличия и в размерах тела.

Глава IV. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И КЛАССИФИКАЦИЯ ОХYTELIINAE

IV.1. *Филогенетические связи подсемейств стафилинид с другими Staphyliinoidea.*

Стафилиниды, вместе с близкими семействами *Pselaphidae*, *Dasiceridae*, *Scaphydiidae*, *Silphidae* *Scydmaenidae*, образуют

монофилетический ряд внутри надсемейства *Staphyliinoidea*. Не вызывает сомнения, что наиболее примитивной группой комплекса является *Silphidae* (в составе которых наиболее примитивны *Bathysciinae*), многие признаки которых плезиоморфны по отношению к другим членам группы.

Одним из доказательств родства стафилинид и сальфид служит промежуточный тип габитуса некоторых *Omalini* (*Camioleum*, *Trigonodemus* и др.), имеющих отчетливый сальфидный облик. Многие синапоморфии свидетельствуют о близком родстве сальфид с *Omalini* и *Trigonurini* (*Apatetica*, *Nodynus*, *Trigonurus*).

Наиболее близки к гипотетическому предку стафилинид примитивные *Oxytelinae*, а среди них наиболее древними представляются *Proteinini*, *Trigonurini* и *Phloeocharini*, филогенетические взаимоотношения которых рассмотрены в следующем разделе.

Наибольшее сомнение у многих авторов вызывает принадлежность к *Staphylinidae* микропеплин. Их морфологическое и экологическое своеобразие действительно говорят об их значительной обособленности, а ряд признаков противоречит основным тенденциям эволюции стафилинид. Однако многие синапоморфии имаго и сходство личинок микропеплин с *Omalini* и *Proteinini* позволяют рассматривать их как резко обособленную группу стафилинид, родственную наиболее примитивным *Oxytelinae*. Наличие многих плезиоморфий (близких к их состоянию у *Silphidae* и *Oxytelinae*) предполагает очень раннее отделение микропеплин от общего ствола стафилинид.

Довольно единообразные внешне, но крайне изменчивые по основным признакам *Tachyporinae*, вероятно, являются сестринской группой *Phloeocharini*, отделилась от общего с *Proteinini* предка и дала начало *Aleocharinae*. Это подтверждается рядом палеонто-

логических данных, свидетельствующих о сравнительной древности тахипорин, довольно разнообразных уже в юрском периоде.

Ряд синапоморфий позволяет выдвинуть гипотезу о непосредственном происхождении алеохарин от оксителин и тогда некоторые признаки, общие с тахипоринами, являются гомоплазиями (тизануроидная форма тела и др.).

Несомненно, близкими являются подсемейства *Steninae*, *Leptotyphlinae*, *Euaestethinae*, *Oxyporinae* и *Megalopinini*, которые были не без оснований объединены Naomi (1988) в группу *Oxyporidae*. Ряд суще-

ственных аутопоморфий отдалают Охуроринае и Мегалопининае от Стенинае, Еуаестетинае, Лептотифлинае, что проявляются и в экологических тенденциях развития этих групп.

Наиболее продвинутыми среди стафилинид является сестринские группы Стафилининае и Паедеринае, имеющие ряд общих тенденций морфологической и экологической специализации.

IV.2. *Филогенетические отношения надродовых таксонов Охителинае*

Разнонаправленность тенденций развития основных конституционных признаков оксителин, самой примитивной и гетерогенной группы, вызывая у многих исследователей противоречивые мнения о статусе таксонов (от отдаленных родов и триб до подсемейства, а иногда и до отдельных семейств), составляющих это подсемейство. Действительно, различия между некоторыми членами Охителинае перекрывают фенетические отличия между другими подсемействами стафилинид.

Proteinini - наиболее близкая из современных групп к ги-

- 13 -

потетическому предку оксителин и стафилинид в целом. Эта группа, наряду с примитивной для стафилинид экологией, сочетает проявление полярностей примитивности морфоклинов конституционных признаков с большим размахом тенденций развития их модальностей, апоморфы которых проявляются во многих более продвинутых группах оксителин.

Близки к Proteinini примитивные Omaliini. Совершенно уникальное расположение и структура защитных абдоминальных желез, расположенных антериально по отношению к 8-му стерниту, широкая изменчивость длины надкрылий и другие синапоморфии позволяют объединить Proteinini, Omaliini и ряд экзотических триб - Microsilphini, Empelini, Neophonini, Glypholomini в монофилетическую надтрибу Omaliitae.

Основными признаками, соотносимыми с Omaliini, являются наличие пары простых глазков на темени, выходы защитных желез перед антериальной границей 8-го стернита, открытые сзади прококсальные впадины, тарзальная формула 5-6-6, наличие на некоторых тергитах парных войлочных пятен, состоящих из перообразно уложенных шипиков, вентрально прикрепленные парамеры эдеагуса. На основании особенностей строения последнего члена челюстных щупиков, ног и формы переднеспинки и особенностей экологии нами выделено три подтрибы Omaliina - 28 родов, Anthophagina и Coryphiina - по 6 родов.

У омалиин, также как и у протеинин, наблюдается значительный разброс тенденций развития производных состояний признаков, Эту группу трудно определить как исходную для наиболее продвинутых оксителин. Более или менее очевидная их связь с Охителини прослеживается лишь по линии Anthophagina - Deleaster. Более обоснованно вести поиск предковой группы Охителини по линии Proteinini и Pseudopsini.

- 14 -

Одна из наиболее примитивных групп оксителин, состоящая из двух сестринских триб Phloeocharini и Olisthaerini является, вероятно, производной от протеинин. Отсутствие шейной перетяжки головы, гипофаринкс, состоящий из двух пар долей, особенности расчленения груди и одна пара латеросклеритов на сегментах брюшка свидетельствуют о монофилии этой группы, и многие авторы объединяют их в одну трибу Phloeocharini. Однако ряд аутопоморфий и, прежде всего, существенные различия в строении передних кокс свидетельствуют о значительной обособленности этих двух групп, причем Phloeocharini более древняя по сравнению с Olisthaerini. Подкорный образ жизни, сильно уплощенное тело (Olisthaerini) и шаровидные прококссы (Phloeocharini) позволяют выводить из них Piestini, а чрезвычайное сходство их личинок с примитивными Trigonurini позволяют рассматривать Phloeocharini как предковую группу тахипорин.

Сильфоидная форма тела, поперечные прококссы, точечные бороздки на надкрыльях и их относительная длина, примитивные треугольные мандибулы, наличие протергостерального шва и другие симплезиоморфии дают возможность рассматривать Trigonurini как сестринскую группу Proteinini и как исходную для Phloeocharini. ряд синапоморфий сближает их с Piestini, что позволило некоторым авторам включать их в состав пиестин в качестве подтрибы.

Pseudopsini, несомненно, являются монофилетической группой на основе аутопоморфий и некоторых плезиоморфий, которые свидетельствуют об относительной древности и обособленности группы на ранних этапах развития стафилинид. В пользу этого говорит, например, малая подвижность брюшка и особенности строения его сегментов. Уникальная структура - "стридуляционный" аппарат, состоящий из

пары латеральных килей 9-го тергита и гребня на

- 15 -

постериальной границе 8-го тергита, не имеет аналогов у других стафилинид и, вероятно, является основной аутапоморфией, подтверждающей гипотезу о монофилии псевдопсин. Однако косые базальные бороздки на абдоминальных тергитах, строение ног и внешний облик этих жуков ограничивают поиски родственных групп в пределах Oxytelini и Piestini.

Род *Euphanius* Fairm., Laboulb. (= *Pholidus* Muls., Rey) помещался авторами в различные группы (Oxytelinae - Oxytelini, Piestini, Phloeocharini) или рассматривался в ранге собственного подсемейства. А. Newton обосновал гипотезу о близости *Pholidus* к *Deleaster* и определял его (вместе с *Oxyptus*) как сестринскую группу Syntomium, с которым его обливает специфичная форма выпуклостей переднеспинки и расположение выходов брюшных желез на 9-м абдоминальном тергите (что характерно для всех Oxytelini). Мы присоединяемся к мнению А. Newton о близости Pholidini к Oxytelini, рассматривая их в ранге трибы, сестринской к Deleasterina. Выделение Pholidini из состава Oxytelini основано на промежуточном состоянии ряда признаков, синапоморфных некоторым Piestini, и аутаморфиях, отделяющих Pholidini от всех близких групп - сильно расширенное брюшко с одной парой хорошо развитых латеросклеритов, наличие базосрединного кия на слитых 2-3-м абдоминальных стернитах и крайне редкие у стафилинид чешуевидные щетинки.

Несомненно, наиболее примитивной группой Oxytelini являются Deleaster, Paraleaster и Syntomium, отделяемых на основании ряда аутапоморфий и плезиоморфного состояния абдоминальных латеросклеритов, утраченного другими оксителинами. Однако эта группа является гетерогенной. Paraleaster имеет ряд черт, сближающих его с Piestini (структура вдавлений на переднеспинке,

- 16 -

строение усиков и некоторые другие), что свидетельствует об общих корнях происхождения Oxytelini, Piestini и Osoriini. С другой стороны, *Deleaster* очень похож внешне и имеет ряд синапоморфий с Anthrophagini, а Syntomium близок и некоторым Proteinini и Pholidini. Исходя из этого, эта группа, несомненно, должна рассматриваться как исходная для формирования всех Oxytelini.

Наиболее продвинутой группой всех Oxytelini является подтриба Oxytelina, включающая крупнейшие космополитические и голарктические роды.

Род *Actocharis* был описан (Fauvel, 1969) в составе оксителин, куда традиционно помещался и многими последующими авторами. Детальное изучение морфологических особенностей единственного доступного мне вида - *Actocharis marina* Fauv. не оставляет сомнения о принадлежности этой группы к подсемейству Aleocharinae.

Род *Dimerus* описан Fiofi (1899) как член семейства Pselaphidae, и лишь Гангльбауэр в результате детального анализа его признаков отнес его к Staphylinidae, что поддерживает и большинство современных авторов. Основным признаком, присущим всем стафилинидам, наблюдаемым и у *Dimerus*, является редукция 1-го и частично 2-го стернитов брюшка. Характерным отличием Pselaphidae является наличие 5-го членика челюстных щупиков, присутствующего у стафилинид лишь у Aleochara. Основание брюшка Dimerini всегда с отчетливым межкоксальным килем, что сближает их с Proteinini и Piestini, а строение тергитов брюшка с одной парой латеросклеритов свидетельствует о близости с некоторыми Omaliini. Строение задних трохантеров и особенно 2-члениковые лапки сближают *Dimerus* с Pholidini и Oxytelini. Все вышесказанное позволяет выделить его в монотипическую трибу Dimerini.

- 17 -

Плезиоморфное состояние многих признаков Piestini свидетельствует об относительной древности этой группы, а ряд синапоморфий с Proteinini и особенно с Trigonurini позволяет многим авторам считать пиестин исходной группой для многих групп других стафилинид. Многие исследователи полностью или частично включают в ее состав Pholidini, Trigonurini, Osoriini и Phloeocharini на основании тех или иных признаков. В том составе, в котором пиестины представлены в настоящей работе, они, на наш взгляд, являются монофилетической группой и имеют тесные связи с Oxytelini, с одной стороны, и Osoriini, с другой.

Многие из плезиоморфных модальностей признаков являются следствием реверсии, связанной с древней приуроченностью пиестин к подкорному образу жизни. Так, у большинства Lispinini, ведущих скважный образ жизни, многие из этих признаков синапоморфны Oxytelini, что позволяет считать эти

две группы сестринскими.

Большое своеобразие *Osoiriini*, возможно, заслуживает их выделение в отдельное подсемейство. Ряд синапоморфных модальностей в строении груди, ног и брюшка позволяет считать сестринскими группами озориин, с одной стороны, *Oxytelini*, а с другой, *Piestini*.

Таким образом, система надродовых таксонов оксителин, встречающихся на территории бывшего СССР и сопредельных стран выглядит следующим образом:

Подсемейство *Oxytelinae*

- 1 триба *Proteinini*: подтрибы *Metopsiina* и *Proteinina*
- 2 триба *Omaliini*: подтрибы *Omaliina*, *Anthophagina*, *Coryphiina*
- 3 триба *Pseudopsini*
- 4 триба *Dimerini*
- 5 триба *Oxytelini*: подтрибы *Deleasterina*, *Actocharina*, *Coprophilina*, *Thinobiina*, *Oxytelina*

- 18 -

- 6 триба *Olisthaerini*
- 7 триба *Phloeocharini*
- 8 триба *Pholidini*
- 9 триба *Osoiriini*: подтрибы *Osoiriina*, *Thoracophorina*
- 10 триба *Piestini*: подтрибы *Piestina*, *Eleusina*, *Leptochirina*, *Lispina*
- 11 триба *Trigonurini*: подтрибы *Apateticina*, *Trigonurina*

Глава V. СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОХУТЕЛИНАЕ ФАУНЫ БЫВШЕГО СССР

Мировая фауна стафилинид насчитывает около 25 000 видов, из них на долю *Oxytelinae* приходится более 3 600 видов, относящихся к 180 родам. Фауна бывшего СССР состоит из 47,5% родов и лишь 32,2 % видов мировой фауны оксителин. По трибам доля родов и видов (в скобках) в процентах распределяется следующим образом: *Proteinini* – 27,3(52,5); *Omaliini* - 85,7(74,7); *Pseudopsini* - 25,1(2,8); *Dimerini* – все; *Oxytelini* - 35,7(22,1); *Osoiriini* - 11,5(1,5); *Piestini* -28,0(2,5); *Trigonurini* - 100(13,6); сведения по *Olisthaerini* и *Phloeocharini* не поддаются подсчету.

V.1. Типы ареалов и особенности распространения оксителин

Оксителины в целом и четыре из 11 составляющих их триб обладают всемирным распространением, однако, не имеют ни одного космополитического вида. Закономерности распространения таксонов оксителин в общих чертах предопределяются приуроченностью подавляющего большинства оксителин к азональным биотопам, гидротермическим режимом биотопов и главное - связью оксителин с повсеместно распространенными субстратами органического происхождения.

- 19 -

V.2. Состав и особенности распространения крупных родов оксителин в фауне бывшего СССР

В главе приведены все имеющиеся данные по географическому распространению, определены закономерности зонального и ландшафтного распределения надродовых таксонов и родов оксителин.

Глава VI. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СТАФИЛИНИД

Относительная холодолюбивость оксителин определяет их преобладание к северу и падение видового разнообразия и численности к югу. В связи с этим в аридных районах отчетливо прослеживается тенденция смещения их активности на весенний и осенний периоды. Кроме того, если на севере их распределение более или менее равномерно, то на юге они локализуются либо в высокогорных регионах, либо

вдоль крупных рек.

VI.1. Закономерности биотопического и стациального распределения на примере некоторых трансзональных экосистем Турана и гор Средней Азии.

Наиболее разнообразную и многочисленную фауну стафилинид имеют поймы рек, вследствие разнообразия и обилия влажных местообитаний, где возникают наиболее благоприятные условия для большинства стафилинид. Особенно отчетливо это проявляется в аридных условиях Турана. В главе на примере крупнейших рек Средней Азии - Или, Сырдарья, Чу, Таласа, Каратала, - и казахстанской части Иртыша и Урала рассмотрены сообщества стафилинид в основных ландшафтных формациях речной поймы. В поймах равнинных рек региона можно выделить следующие экологические группы рипикольных стафилинид:

- супралиторальные эпигеобионты представлены открытоживущими

- 20 -

хищниками *Stenus*, *Paederus* и некоторыми *Philonthus*, укрывающимися в жаркое время в подстилке или в корнях растений;

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

Смена стадий стафилинид на побережьях идет по двум векторам - горизонтальному (по мере удаления от кромки воды в аридных условиях резко изменяется гидротермический режим) и вертикальному (условия меняются в зависимости от типа растительности, мощности подстилки, состава и структуры почвы, глубины и др.). Сезонные изменения комплекса стафилинид направлены в сторону растягивания полосы обитания вслед за уменьшением зеркала воды.

Фауна прибрежных биотопов горных рек значительно отличается от рассмотренной выше. Прежде всего, это следствие сравнительно низкой температуры, заметно более низкой, чем в прилегающих биотопах, что определяет преобладание здесь сравнительно холодолюбивых *Omalini* и высокоспециализированных *Aleocharinae*

- 21 -

ginae (93-99,7%), видовой состав которых стабилен и зависит лишь от географических и климатических особенностей участка исследований. Горных рипиколов Казахстана можно разделить на следующие экологические группы:

- петрофильные рипиколы, объединяющие *Geodromicus*, *Lesteva*, *Lathrobium*, *Thinodromus*, *Calodera* и других обитателей каменных россыпей на супралитерали водоемов. В этой группе проявляется 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 снега ручейках. В регионе представлена некоторыми *Coryphium*, *Coprophilus*, *Geodromicus* и *Lesteva*.

Леса региона очень разнообразны по зональным, ландшафтным и климатическим условиям, но имеют ряд характерных биоценологических характеристик, определяющих фауну и распределение стафилинид. 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 и супралитораль лесных водоемов. В хвойных лесах гораздо более бедное население стафилинид складывается из мицетобионтов, кортиколов, симфилов и немногочисленных обитателей хвойной подстилки. Стафилинофауна смешанных лесов занимает промежуточное положение и подчиняется закономерностям мозаичного распределения.

Тугайные леса, распространенные по всей Туранской провинции и в некоторых других областях региона, весьма специ-

- 22 -

фичны, и их стафилинофауна 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, среднее течение Урала).

VI.2. Структурные особенности населения стафилинид некоторых микробиоценозов и субстратов

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

Экскременты и трупы позвоночных являются азональными биотопами, имеющими ряд характерных особенностей. Широкое распространение, большая плотность, а в результате деятельности человека и постоянная локализация (например, на пастбищах) дают основание считать эти микробиоценозы дисперсной, но стабильной экосистемой, объединяемой специфическими трофическими и пространственными связями.

Видовой состав стафилинид в навозе формируется практически на 2-е сутки, но численность стафилинид, по мере старения субстрата возрастает, достигая максимума на 6-е сутки, затем происходит постепенное падение численности. На последних стадиях сукцессии, как правило, добавляются единичные особи факультативных копробионтов, использующие субстрат в качестве убежища или места охоты.

Наибольшая масса стафилинид концентрируется на границе навоза и почвы, часто проникая по ходам других беспозвоночных

- 23 -

довольно глубоко в почву. Большинство оксителин имеют предпочитаемые микростации или мигрируют в зависимости от периодически меняющихся условий в нескольких сходных. Подавляющему большинству копробионтных стафилинид присущ ярко выраженный геотропизм. Это резко проявляется при нарушении целостности навоза. Многие из них совершают постоянные суточные миграции.

Стафилиниды, встречающиеся на плодовых телах базидиальных грибов, образуют четко обособленный мицетобионтный комплекс видов, отличающийся от фауны близлежащей подстилки более бедным, но специфичным видовым составом.

Оксителины (*Omalium*, *Proteinus*, *Micropeplus* и др.) редко встречаются на здоровых неповрежденных плодовых телах грибов, однако заселяют (иногда в массе) старые и разлагающиеся грибы, пронизанные ходами мицетофагов и заселенные различными мицетобионтными членистоногими. Некоторые грибы при разложении имеют специфический запах и привлекают представителей копро- и некробионтного комплексов - *Oxytelus laqueatus* Marsh., *Platystethus praetermissus* Epp., *O. sculpturatus* Grav., некоторых *Philonthus* и *Aleochara*. У большинства видов мицетобионтных стафилинид прослеживается приуроченность к определенным участкам плодового тела гриба. Так, *Gyrophaga*, питающиеся спорангиями пластинчатых грибов, *Omalium*, *Micropeplus* и хищные *Bolitobius* почти всегда локализуются между пластинками, а *Oxyporus* прогрызает ходы и полости в плодовом теле, в которые часто проникают *Proteinus* и *Megarthritis*. Многие виды оксителин и других стафилинид концентрируются в подстилке у основания ножки гриба, истребляя уходящих на окукливание грибных комариков.

Структура сообществ кортикольных стафилинид зависит,

- 24 -

прежде всего, от типа (т.е. микрофлоры) и стадии разложения древесины и в меньшей степени от породы дерева, видового состава и плотности ксилофагов и других подкорников. Наибольшего разнообразия население стафилинид достигает в области прилегания коры лежащих бревен к почве, где наблюдается значительная влажность и происходит активное развитие дереворазрушающих грибов. Здесь наряду с типичными кортикольными *Olistaeus*, *Acrulia*, *Nudobius* и *Quedius* обнаруживается 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 заселяются *Phloeonomus*, *Siagonium*, *Eleusis*, *Piestoneus* и др. В ходах короедов и других ксилобионтных насекомых формируется комплекс хищников, регулирующих численность ксилофагов - *Placusa*, *Phloeodroma*, *Phloeopora* и др. Еще одну группу составляют виды, заселяющие разлагающуюся древесину и древесную труху (*Osoarius*, *Thoracophorus*, ряд видов *Aleocharinae* и *Staphylininae*).

В сложные биоценотические связи вступают стафилиниды в норных сообществах. Видовой состав стафилинид и их экологические связи определяются общим фаунистическим составом норных животных данной местности, частью которого они являются, и специфическими условиями обитания в норе. Базисную роль здесь играют субстраты органического происхождения (пищевые запасы, гнезда, трупы и экскременты грызунов) и стабильный микроклимат, часто резко отличающийся от экстремальных для стафилинид окружающих условий.

- 25 -

Глава VII. МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ИМАГО СТАФИЛИНИД

VII.1. Принципы классификации морфо-экологических типов стафилинид

При анализе основных морфоэкологических особенностей стафилинид следует выделить наиболее мощные экологические факторы, определяющие существенные эволюционные преобразования морфо-экологических структур. Мы предлагаем в классификацию морфоэкологических типов ввести наиболее крупную категорию - тип герпетобий, который наряду с типами гидробия, фитобия, геобия может рассматриваться как образ жизни для большой группы организмов. В тип герпетобия можно отнести все организмы, связанные с верхним слоем почвы на границе с воздушной средой. Совершенно очевидно, что конкретные приспособления к почвенным условиям зависят от линейных размеров тела животного, и мы суживаем понятие герпетобия введением подтипа "мезофауна", отделяя этим Морфоэкологические типы позвоночных и микроорганизмов. Однако группы членистоногих мезофауны герпетобия в своем историческом развитии имели различные тенденции адаптации к условиям среды. Тесная связь с субстратами и верхним слоем почвы выработала стафилиноидный облик организма с укороченными надкрыльями и удлиненным брюшком, который позволяет использование различных трещин и полостей.

Наиболее важным для организма является способ использования среды в почвенных условиях, на основании которого выделены классы морфоэкологических типов.

Следующим по адаптивному значению мы считаем тип передвижения, определяющий не только адаптацию органов движения, но и сопутствующее изменение габитуальных особенностей. Группы жизненных форм стафилинид, обладающих сходным типом активности

- 26 -

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-, некрофагов и др.

VII.2. Структурные адаптации к биотопическим и ценотическим условиям обитания

Наиболее тесная связь образа жизни и структурных особенностей стафилинид проявляется в общей форме их тела. Открытоживущие и скважные мицетофаги наибольшую ширину имеют в средней части тела. Адаптивные тенденции у сравнительно мелких обитателей поверхности и верхнего слоя подстилки проявляются в расширении задней половины тела, что характерно для большинства *Omalini* и некоторых *Aleocharinae*. Напротив, у скрытоживущих и скважных зоофагов расширена передняя часть тела (почти все *Tachyporinae* и многие *Aleocharinae*), что связано с активизацией хищничества. У роющих и норных стафилинид, независимо от систематического положения, тело более или менее параллельностороннее на фоне общего сужения тела.

Плотность покровов тела стафилинид тесно связана с особенностями среды, в которой обитают те или иные виды и со способом передвижения в ней. Так, малоподвижные, живущие в толще почвы или органического субстрата стафилиниды имеют тонкие мягкие покровы, что коррелирует также с бледной

однотонной окраской (Leptotyphlinae, некоторые Aleocharinae). Этими же особенностями, на наш взгляд, обладают все те стафилиниды, которые не связаны с постоянным поиском пищи или временно

- 27 -

существующих субстратов (как, например, копро-, некро-, и мицетобионты). Супралиторальные петрофилы, живущие по берегам горных водоемов, очень мобильны, однако никогда не удаляются от воды и их покровы сравнительно гонкие и эластичные, что способствует их обитанию в скоплениях камней. С другой стороны, *Bledius*, обитающие на супралиторалях пересыхающих водоемов и связанные с частыми перелетами в поисках подходящих стадий, имеют более толстые и жесткие покровы.

У многих эпибионтных форм часто развиваются различные типы предохраняющей или криптирующей окраски (*Ontholestes*, *Staphylinus* и др.). С другой стороны, у скважных и открытоживущих стафилинид окраска черная или буроватая и, как правило, однотонная.

Общая форма головы связана с режимом питания (определяя место прикрепления и угол атаки мандибул), способом потребления пищи (сочленение головы и груди, положение головы по отношению к оси тела и степень втягивания под переднеспинку), способом прокладки ходов в субстрате (при использовании головы для раздвигания частиц субстрата).

Хищные, мобильные эпибионты имеют крупные и, как правило, сильно выступающие глаза (особенно ярко это выражено у *Stenus* и *Paederus*). Общим правилом можно считать и крупные глаза у летающих на свет видов. Наблюдается уменьшение вплоть до редукции глаз у почвенных спецификов, троглобионтов и симфилов.

Для быстро передвигающихся хищников характерно сужение переднеспинки, приобретающей сердцевидную форму, что коррелирует с более или менее расширенными к заднему краю надкрыльями. У открытоживущих хищных Охытелинае часто наблюдается резкое обозначение плечевых бугров надкрылий (*Ancygophorus*) и пре-

- 28 -

вышение ширины головы над переднеспинкой (многие Anthophagina, Coryphiina, некоторые Охытелини и др.).

Степень подвижности сочленения переднегруди с ее другими отделами находится в прямой зависимости от способа передвижения в субстрате. Наиболее подвижно оно у почвообитающих, особенно роющих видов (*Bledius*), у которых между отделами груди образуется своеобразный перехват - "талиа". У стафилинид, имеющих каплевидную, тизануроидную форму тела, переднеспинка очень крупная и довольно жестко сочленена с надкрыльями, накрывая их основание. Голова представителей этой группы часто сильно (до уровня глаз) втягивается под переднеспинку и может двигаться лишь по горизонтальной оси. У субстратных стафилинид переднеспинка обычно заметно шире головы, малоподвижна в сочленении с надкрыльями, но голова, как правило, имеет шейный перехват, позволяющий движение в горизонтальной и вертикальной плоскостях.

Важнейшее значение при классификации жизненных форм стафилинид имеют длина и вооружение ног, а также соотношение их частей. Выпячивание передних тазиков из переднегруди очень важно при повышении скорости передвижения жука, способствуя уменьшению трения бедер о нижнюю поверхность тела. Задние тазики имеют тенденцию к образованию конической структуры, отчего далеко выносятся вертлужное сочленение бедер и тем самым удлиняются ноги и увеличивается степень подвижности бедра.

VII.3. Система морфоэкологических типов имаго стафилинид

Система включает 5 классов, разделенных на подклассы, серии и группы морфоэкологических типов. Предлагаемая система жизненных форм имаго стафилинид позволяет дать в краткой форме

- 29 -

довольно полную характеристику морфоэкологических особенностей конкретного вида, например:

Bledius tricornis Herbst, – скважный роющий норник, супралиторальный альгофаг
Eleusis coarctata Sharp – роющий подкорный криптобионт, специализированный хищник

VII.4. Характеристика морфоэкологических типов имаго стафилинид

I класс Эпигионты. Открытоживущие стафилиниды, особенно хищные формы, имеют хорошо развитие глаза на отчетливо прогнатной голове, сильно склеротизированные покровы и относительно короткое и широкое или приближающееся к цилиндрическому брюшко с меньшей степенью подвижности, чем у скавжников или криптобионтов.

Виды, обитающие на цветах, поверхности почвы и в скажинах, значительно превышающих их линейные размеры, имеют широкое, несколько дорзо-вентрально уплощенное тело с коротким малоподвижным брюшком и, как следствие этого, относительно длинными надкрыльями. У стафилинид этой группы довольно часто встречаются макроскульптурные элементы покровов (*Microreplus*, *Pseudopsis*, *Eurhania* и др.), создавшие, вероятно, криптирующий эффект. Такая сальфоидная форма тела обычно коррелирует с миксофитофагией и относительно мелкими размерами. Антобионты, кроме того, характеризуются укороченной головой и относительно короткими ногами и часто расширенными члениками лапок, снабженными длинными ресничками.

Хищные, бегающие по поверхности субстратов копро- и некробионты, имеют очень густой волосяной покров и резкими контрастными пятнами (*Emus*, *Greophilus* и в меньшей степени *Ontho-*

- 30 -

lestes), разбивающими контур хищника. Еще одной специфической чертой этой группы стафилинид является расширение головы, позволяющее широко разводить мандибулы для захвата крупной добычи. Хищные эпигеобионты, обычно встречаемые под камнями или другими плотными укрытиями, имеют карабонидный облик (*Geodromicus*, *Anthophagus*, *Lesteva*), а у скрывающихся в подстилке или корнях травы тело удлиненное, более или менее приближенное к цилиндрическому (*Paederus*, *Stenus*, *Boreaphilus*, *Tachyusa* и др.). Общие тенденции этой группы независимо от систематического положения проявляются в сужении переднеспинки и удлинении ног, что позволяет насекомым быстро бегать и приподнимать тело над субстратом.

II класс Скавжники. Наиболее адаптированным к обитанию в скажинах, вероятно, следует признать габитуальный облик некоторых Paederinae (*Lathrobium*, *Dolicoon* и др.) и Othiini, которые при движении по скажинам 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 и в различных естественных полостях и в ходах, проложенных другими субстратными членистоногими, и могут сами прокладывать их.

Ряд форм имеют расширяющееся, утяжеленное к вершине брюшко. Это характерно и для бегающих (*Falagria*, *Tachyusa*, *Aleochara*), и для роющих (*Bledius*, *Platystethus*) скавжников. Эти стафилиниды при выходе на поверхность субстрата сильно загибают брюшко на спинную сторону, перемещая центр тяжести к переднему концу тела.

Хищные мицетобионты (*Bolitobius*) имеют удлиненное обтекаемое

- 31 -

тело (гораздо более длинное, чем у других Tachyroginae), позволяющее, с одной стороны, свободно передвигаться по ходам, прогрызенным мицетофагами, а с другой, переползать через пластинки гриба. Этому же, вероятно, способствует наличие длинных, косо направленных назад хет на брюшке. Другую группу хищных мицетобионтов (*Bolitochara* и другие Aleocharinae) составляют виды с центром тяжести у середины тела.

Мицетофаги представлены двумя экологическими группами, имеющими характерный облик для всех и представителей. Это Охурогины, прогрызающие в теле плодовых тел гриба длинные извилистые ходы, и Бугорхаена, выедающие спорангии в пластинчатых грибах.

III класс Криптобионты. Подкорники, населяющие узкое пространство между корой и древесиной деревьев, имеют удлиненное, дорзо-вентрально сплющенное тело (трибы *Piestina*, *Leptochirina*, *Lispiina*). У подкорных схизофагов, как правило, сильно развиты мандибулы, имеющие различные выросты и другие скульптурные элементы, позволяющие соскребать разлагающуюся органику с луба и коры. Хищные кортиколы имеют плоское тело с укороченными ногами (*Phloeonomus*, некоторые Aleocharinae) или уплощенное, типичное для большинства Xantholinini, но уплощенное тело (*Nudobius*) с укороченной голо-

вой, короткими ногами и мощными мандибулами, что позволяет им прокладывать ходы в рыхлой, полу-разложившейся органике (чаще всего это опилки ксилофагов). Для всех кортиколов характерно расширение передней части тела (голова и переднеспинка) по сравнению с задней (надкрылья и брюшко), что особенно ярко наблюдается у Phloeocharini и Olisataerini. Стафилиниды, встречающиеся в трухе и ходах короедов, имеют более или менее выпуклое (*Trigonurus*) или совершенно цилиндрическое тело (*Osoiini*).

- 32 -

дрилеское тело (*Osoiini*).

Троглобионты характеризуются слабо склеротизованными и бледно окрашенными покровами (*Blepharrhymenus*, *Troglocyphodas* и др.). У многих пещерников редуцированы глаза. Редукция глаз наблюдается также у некоторых почвенных спецификов (*Leptotyphlinae*, *Lathrobium* - подрод *Blyptomerus*, некоторые *Leptolinus*).

Скрытоживущие геобионты характеризуются очень узким и длинным телом с очень подвижным брюшком, относительно короткими надкрыльями (*Geostiba*, *Leptusa*), приспособленными к рытью (*Xantholinus*, *Gauropterus* и др.) и, как правило, большой плоской головой (особенно *Metoponcus* и *Leptolinus*) и укороченными средними и задними ногами. Облигатные геобионты и открытоживущие норники имеют цилиндрическое (*Leptotyphlinae*) или близкое к нему (*Bledius*) в сечении тело.

Облигатные нидиколы, живущие в гнездах и норах мелких позвоночных, появляются на поверхности лишь во время перелетов. Морфоэкологические типы этой группы габитуально соответствуют бегающим и роющим скважникам, так как пространства в жилищах позвоночных значительно превышают размеры стафилинид.

У наиболее характерных представителей этой группы - *Philonthus scribae*, *Ph. spermophili*, *Ph. psyllophagus* и *Jurecekiia asphaltina* - крупная голова с коротко расставленными мандибулами, очень длинные ноги, как и у облигатных нидиколов других семейств.

IV класс Симфилы. Включает 2 подкласса - мирмекофилов и термитофилов. В Палеарктике известно более 200 видов стафилинид, связанных с муравьями и их жилищами. Облигатные мирмекофилы имеют специальные железы с пучками трихом на брюшке, которые вырабатывают феромоны, влияющие на жизнедеятельность муравьев

- 33 -

(*Lomechusa*, *Atemeles*). Некоторые виды стафилинид-симфилов 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 (*Leptacinus*, *Atheta*, *Omalium*).

V класс Паразиты. Широко известно паразитирование личинок *Aleochara* на пупариях короткоусых двукрылых. Тропическая группа *Amblyorini* в стадии имаго паразитирует на позвоночных. Они имеют ряд специфических морфологических особенностей и заслуживают выделения в особый класс.

VII.5. Соотношение классификации и системы морфо-экологических типов имаго стафилинид

В разделе приведены схемы распределения таксонов стафилинид по категориям морфоэкологических типов.

Глава VIII. РОЛЬ СТАФИЛИНИД В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ВРЕДНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

VIII.1. Роль нидикольных стафилинид в регуляции численности эктопаразитов грызунов

Основными видами стафилинид, истребляющих эктопаразитов, являются *Coprophilus pennifer* и *C. piceus* для юга и юго-востока Европейской части бывшего СССР, *Quedius citelli*, *Philonthus psyllophagus*, *Ph. ustulatus*, *C. pennifer*, *C. piceus*, *Ph. scribae*, *Jurecekiia asphaltina*, *Platyprosopus elongatus* для Забайкалья и Прикаспия, *Ph. scribae*, *C. pennifer*, *C. solskyi*, *Oxyopoda togata*, *O. spaethi*, *Medon nidicola*, *Conosoma lineata* для Средней Азии и Казахстана.

Высокая численность и постоянное присутствие стафилинид

в норových микробиоценозах представляют их одним из важнейших лимитирующих факторов возникновения и распространения эпизоотий грызунов в аридных условиях Средней Азии и Казахстана. При попадании в кишечник жука возбудитель чумы погибает и, следовательно, сами они хранителями инфекции не являются.

Стафилиниды, обитающие в норах грызунов обладают удлиненными ногами с очень длинными лапками, более или менее компактным телом и быстрыми и резкими движениями, позволяющими догонять и схватывать прыгающих блох. Хищники концентрируются в местах скопления эктопаразитов. Наибольшее значение в истреблении эктопаразитов имеют доминирующие, виды стафилинид, относящиеся к группе облигатных нидиколов - *Philonthus scribae*, *Conosoma lineata*, *Oxypoda togata*, *O. spaethi*, *Microglotta nidicola*, *Coprophilus pennifer*, *Falagria medvedevi*, которые уничтожают эктопаразитов на всех стадиях их развития. Часть видов стафилинид поедают сапрофильных личинок блох, развивающихся в субстратах гнезда.

При полупроизводственных испытаниях с повышенной плотностью хищных стафилинид в локальных микроочагах удавалось полностью истреблять важнейших переносчиков, что свидетельствует о их несомненной перспективности в профилактике, особо опасных инфекций.

VIII.2. Роль стафилинид в регуляции численности синантропных и зоофильных мух.

Имаго синантропных мух становятся доступными для субстратных хищников во время откладки яиц и питания. Наиболее активно их истребляют широко распространенный в Палеарктике *Ontholestes murinus*, который в отдельных регионах достигает плотности до 10-16 особей на единицу органического субстрата. Имаго мух, но преимущественно мелких видов, истребляют и некоторые

виды рода *Philonthus* (*cruentatus*, *marginatus*, *politus*, *nitidus* и др.).

Яйцо - наиболее уязвимая фаза развития мух, подвергаясь истреблению не только со стороны хищников, но и некоторых схизофагов. Наиболее эффективно истребляют яйца мух мелкие виды *Philonthus* и ряд видов *Oxytelus*, *Aleochara*, которые заселяют субстрат на ранних стадиях его сукцессии. В толще навоза, особенно по его краям, на границе с почвой яйца истребляют *Xantholinus* и *Leptacinus*.

Проведенные исследования позволили установить наиболее эффективных регуляторов численности личинок мух: для степной и пустынной зоны это *O. murinus*, *Ph. cruentatus*, *Ph. dimidiatus*, *Ph. agillis*, *A. intricata* для горных и предгорных районов Казахстана и Средней Азии - *O. murinus*, *Creophilus maxillosus*, *Ph. politus*, *Ph. splendens*, *Ph. nitidus*, *Ph. cruentatus*, *Ph. dimidiatus*, *Ph. agilis*, *Ph. sanquinolenthus*, *Ph. marginatus*, *A. intricata*, *Tachinus rufipes*. Прожорливость крупных *Ph. splendens*, *Ph. politus*, *Ph. fuscipennis* уравнивается значительно большей численностью *Ph. marginatus*, *Ph. cruentatus*, *Ph. dimidiatus*, на долю которых приходится около 70% истребленных личинок.

Куколки короткоусых двукрылых (пупарии) наиболее защищены от энтомофагов. В зависимости от места окукливания пупарии истребляются либо крупными субстратными хищниками *C. maxillosus*, *Ph. politus*, *Ph. nitidus*, *Ph. cruentatus*, либо почвенными спецификами *Xantholinus*, *Leptacinus* и некоторыми *Aleocharinae*. Среди паразитов пупариев основная роль принадлежит личинкам паразитического рода *Aleochara*, являющимся экзо- и эндопаразитами куколок короткоусых двукрылых. Выделена группа видов (*Aleochara curtula*, *A. intricata*, *A. milleri*,

A. bilineata, *A. verna* и *A. bipustulata*, выполняющих важную роль в регуляции численности синантропных мух. Средняя, суммарная для этих видов степень инвазии в природе составила 18% пупариев мух.

VIII.3. Роль стафилинид в регуляции численности гельминтов во внешней среде

В истреблении паразитических нематод во внешней среде важнейшая роль принадлежит специализированным (*Oxytelus hamatus*, *O. fairmairei*) и факультативным (*Tachinus rufipes*, *Atheta exiqua*, *Nehemitropia sordida* и др.) стафилинидам-нематодофагам, экологически сопряженным со стадиями жизненного цикла нематод, проходящими в экскрементах их хозяина.

В истреблении яиц цестод первостепенное значение имеют *Philonthus rectangulus*, *Ph. cruentatus*, *Ph.*

marginatus и *Aleochara intricata*, немного уступают им *Ontholestes mirinus* и *Tachinus rufipes*.

VIII.4. Роль стафилинид в регуляции численности мицетофагов и ксилофагов

Наиболее эффективен в Казахстане как регулятор численности личинок короедов *Nudobius collaris*, численность которого (имаго и личинок) в пересчете на 1 м² коры составляет в среднем 3,8 экз. В опыте один жук *N. collaris* истреблял до 10 куколок и личинок короедов старшего возраста. Не менее существенную роль в истреблении ксилофагов в регионе играют кортикольные *Quedius*, *Phloeonomus* и некоторые Aleocharinae. В горных лесах Тянь-Шаня фауна мицетобионтных стафилинид состоит из 55 видов, из которых более 70% хищники, истребляющие мицетофагов.

- 37 -

ВЫВОДЫ

1. На территории бывшего СССР (включая сопредельные страны) установлено 909 видов с 51 подвигом 78 родов Oxytelinae, что составило 47,5% родов и 32,2% видов известной к настоящему времени мировой фауны оксителин (более 3600 видов 180 родов) и соответственно 23,4% родов и 21,8% видов мировой фауны стафилинид. В количественных пробах из различных местообитаний оксителины составляют от 10 до 84% численности стафилинид, а их плотность в органических субстратах достигает 500 экз./м² и выше.

2. Глубокая дифференциация группы на отдельные ветви и широкий размах изменчивости конституционных признаков служат формальной причиной разделения Oxytelinae на ряд самостоятельных подсемейств. Однако, сравнительный анализ структурных особенностей имаго и личинок свидетельствует в пользу объединения этих резко обособленных групп в пределах одного подсемейства и придания им статуса триб. В фауне бывшего СССР, таким образом, Oxytelinae представлены 11 трибами: Proteinini (2 подтрибы с 3 родами в 32 видами); Omaliini (3 подтрибы с 41 родом и 432 видами); Pseudopsini (1 вид); Dimerini (1 вид); Oxytelini (6 подтриб с 16 родами и 411 видами); Olisthaerini (2 вида); Phloeocharini (3 вида); Pholidini (4 вида); Osoriini (2 подтрибы с 2 родами и 3 видами), Pistini (4 подтрибы с 7 родами и 16 видами), Trigonurini (3 рода с 3 видами).

3. Семейство Staphylinidae входит в секцию Brachelytra надсемейства Staphylinoidea с гипотетическим предком, близким к Silphidae, и сестринскими группами Scaphidiidae, Scidmaenidae, Pselaphidae. Анализ гомологии признаков дает основание считать Pselaphidae производной группой от стафилинид. Oxytelinae - наиболее примитивная и исходная для всех других

- 38 -

стафилинид группа. Внутри оксителин наиболее примитивны Proteinini, Phloeocharini и Trigonurini с гипотетическим предком, близким к Proteinini. На основе филогенетического анализа подтриба Actocharina выведена из состава Oxytelinae.

4. Адаптационные тенденции морфологических структур стафилинид направлены в сторону уплощения и общего удлинения тела, модификации ротового аппарата и кокс, увеличения подвижности головы, груди и особенно брюшка (за счет мембранизации склеритов груди и межсегментных соединения брюшка), укорачивания надкрылий, редукции жилкования крыльев и 2-го абдоминального стернита. В пределах Oxytelinae наблюдается примитивное состояние многих признаков, тенденции, развития которых реализуются в эволюции более продвинутых подсемейств стафилинид.

5. Определены наиболее мощные экологические факторы, направляющие эволюционные преобразования морфологических структур. На основе способа использования среды выделено пять классов морфоэкологических типов имаго стафилинид - эпибионты, скважинки, криптобионты, симфилы и паразиты с подклассами бегающих (или ходящих), роющих и норников. Виды, обладающие сходством трофических связей, объединены в серии, в каждой из которых выделены экологические группы, связанные с определенным типом субстрата и ярусным распределением в нем. Морфоэкологическая типизация стафилинид может быть использована в их систематике.

6. Подсемейство Oxytelinae в целом и 4 из 11 составляющих его триб обладают всеветным распространением, однако, не имеет ни одного космополитического вида. В фауне бывшего СССР преобладают широко распространенные голарктические, палеарктические, европейско-сибирские и средиземноморско-туранские элементы, которые в сумме составляют 65,4% родов и 15% видов. Наибольшим

эндемизмом на родовом уровне обладает юг Дальнего Востока России, а на видовом – Карпаты, Кавказ, аридные и горные регионы Средней Азии, Алтая и Приморье.

7. Подавляющее большинство оксителин и других стафилинид тесно связаны со скоплениями разлагающейся органики, являющимися трансзональными и азональными дисперсными биотопами и выступающими для них как опорный элемент среды. Пространственное распределение стафилинид определяется ландшафтно-экологическими условиями, а в субстратах подчиняется сложным закономерностям в связи со значительными градациями гидротермического режима, характером рассредоточения пищевых ресурсов и другими условиями в различных локусах субстрата.

8. Широкий спектр пищевых режимов оксителин проявляет тенденцию становления специализации и перехода к зоофагии в наиболее продвинутых эволюционных стволах стафилинид. У оксителин выявлено 45% схизофагов, 5% мицетофагов, 30% хищников, 15% со смешанным питанием и 5% фитофагов (Omaliini – поллинофаги и др.

9. Стафилиниды - облигатные нидиколы - один из сдерживающих факторов эпизоотий грызунов, истребляя имаго, сапрофильных личинок и яйца эктопаразитов. Хищные и паразитические виды уничтожают в среднем 60-70% популяции субстратных мух. Они активно истребляют в навозе паразитических нематод и некоторых цестод. Кортикольные и мицетобионтные стафилиниды играют существенную роль в снижении численности ксилофагов и мицетофагов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. *Зибницкая Л. В., Кащеев В. А., Байтурсинов К. В., Чильдебаев М. К.* Роль стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в регуляции численности экзогенных фаз развития паразитических нематод - Изв. АН КазССР. 1991. N 1. С.83-85.

2. *Зибницкая Л.В., Кащеев В.А., Кабак И.И.* К вопросу о регуляции численности промежуточных хозяев гельминтов на юго-востоке Казахстана - Изв. АН КазССР. 1991. № 2. С.34-38.

3. *Зибницкая Л.В., Кащеев В. А.* К вопросу об элиминации яиц цестод копробионтными жесткокрылыми – Изв. НАН РК. Сер. биол., № 3. 1993.

4. *Кащеев В.А.* Новые вида жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) из пустыни Кызылкум - Энт. томол. обзор. 1982. № 3. С.31-38.

5. *Кащеев В.А.* Структура микробиоценоза норы большой песчанки в северных и центральных Кызылкумах - Изв. АН КазССР, 1982. № 3. С.31-38.

6. *Кащеев В.А.* Морфологические адаптация нидиколов жилищ мелких позвоночных пустыни Кызылкум – Деп. В ВИНТИ. № 3788. 1982. 26 с.

7. *Кащеев В.А.* Роль нидиколов в регуляции численности эктопаразитов большой песчанки в пустыне Кызылкум - Деп. в ВИНТИ. №2734, 1982. 14 с.

8. *Кащеев В.А.* Жизненные формы беспозвоночных - обитателей нор большой песчанки в пустыне Кызылкум. - В кн.: Животный мир Казахстана и пробл. его охраны, 1982, С. 93-96.

9. *Кащеев В.А.* Материалы по фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) центральных и северных Кызылкумов - Деп. в ВИНТИ. № 6349. 1982. 16 с.

10. *Кащеев В.А.* Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) из подстилки широколиственных лесов Полтавской области - Деп. в ВИНТИ, № 770. 1984. 14 с.

11. *Кащеев В.А.* К фауне стафилинид.(Coleoptera, Staphylinidae) долины нижнего течения реки Или - Изв. АН КазССР. 1984. № 1. С.24-29.

12. *Кащеев В.А.* Материалы по фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) побережий Капчагайского водохранилища - Деп. в ВИНТИ. № 769. 1984. 34 с.

13. *Кащеев В.А.* Распределение стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в пойменных биотопах среднего и нижнего течения реки Или - Изв. АН КазССР, 1985. №2. С.42-47.

14. *Кащеев В.А.* Новые виды стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) из Юго-восточного Казахстана - Изв. АН КазССР. 1986. № 1. С.49-53.

15. **Кащеев В.А.** Пространственное распределение хищников (Coleoptera, Staphylinidae) на побережье водоемов в пойме среднего течения реки Или. В кн.: Перспект. рег. числ. гнуса. Алма-Ата. 1986. 43. С. 118-133.

16. **Кащеев В.А.** Динамика численности энтомофагов в прибрежных биотопах Юго-восточного и Центрального Казахстана. В кн.: Перспект. рег. числ. гнуса. Алма-Ата, 1986. 43. С.108-117.

17. **Кащеев В.А.** Морфологические аберрации систематических признаков у некоторых видов рода *Bledius* (Coleoptera, Staphylinidae) - Деп. в ВИНТИ. №34. 1987. 10 с.

18. **Кащеев В.А.** Новый род и новые виды стафилинид трибы *Oxytelini* (Coleoptera, Staphylinidae) из СССР и Ирана - Энтотомол. обзор., 1988. 67. 4. С.780-789.

19. **Кащеев В.А.** Два новых вида *Bledius* (Coleoptera, Staphylinidae) из Казахстана - Изв. АН КазССР. 1988. № 5. С.38-42.

20. **Кащеев В.А.** Два новых вида стафилинид рода *Bledius* (Coleoptera, Staphylinidae) из Средней Азии - Изв. АН КазССР, 1988. № 1. С. 34-37.

- 42 -

21. **Кащеев В.А.** К фауне *Oxytelinae* (Coleoptera, Staphylinidae) Монгольской народной республики. В кн.: Насекомые Монголии. 1989. 10. С. 279-295.

22. **Кащеев В.А.** Жизненные формы имаго стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) - Мат-лы X съезда ВЭО. Л.,1989.С.65-67.

23. **Кащеев В.А.** Два новых вида и определительная таблица подрода *Elbidus* (Coleoptera, Staphylinidae) фауны СССР - Энтотомол. обзор. 1991. Вып.1. С. 109-114.

24. **Кащеев В.А.** Ландшафтно-экологический анализ стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) гор Южного Казахстана) - Мат-лы X совещ. по почв. Зоологии. Новосибирск, 1981. 62 с.

25. **Кащеев В.А.** Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) побережий горных водотоков Казахстана - Изв. АН КазССР. 1992. № 4. С.46-53.

26. **Кащеев В.А.** Сравнительный анализ фауны стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) обсыхающих побережий Аральского моря и верхнего течения реки Сырдарья - Мед. соц. и эвол. проблемы Приаралья. Алма-Ата. 1992. С. 120-121.

27. **Кащеев В.А.** Структурные, особенности населения стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) юго-востока Казахстана. - В кн.: Зоологические исследования в Казахстане. Алматы. 1993.

28. **Кащеев В.А.** Габитуальные адаптации стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) к биотопическим и ценоотическим условиям обитания - Изв. АН РК. 1993. №1. С. 36-41.

29. **Кащеев В.А., Дубицкий А.М.** Естественная регуляция численности эктопаразитов большой песчанки нидикольными энтомофагами и. паразитоидами в Южном Казахстане - Деп. в ВИНТИ. №6349. 1882. 26 с.

- 43 -

30. **Кащеев В.А., Зибницкая Л.В., Чильдебаев М.К.** Роль копробионтных жесткокрылых в регуляции численности гельминтов сельскохозяйственных животных - Мат-лы Всес. конф. по паразитол. Ташкент, 1988. С.94.

31. **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. 1989. №2. С.38-38.

32. **Кащеев В.А., Искаков Б.В.** Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) из колоний большой песчанки (*Rhombomis opimus* Licht.) в пустыне Кызылкум - Изв. АН КазССР. 1981. № 5. С.35-40.

33. **Кащеев В.А., Искаков Б.В.** Фауна и основные ландшафтно-экологические группировки стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Южного Казахстана - Изв. АН РК, 1992. № 3. С. 36-42.

34. **Кащеев В.А., Конев А.А.** Материалы по фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) заповедника Барсакальмес и других островов Аральского моря - Деп. в ВИНТИ, № 4477. 1984. 16 с.

35. **Кащеев В.А., Таранов Б.Т.** К вопросу о влиянии антропологических факторов на почвенную мезофауну (каз.). - В кн.: Казак Тілі - гылым тілі. 1990.

36. **Кащеев В.А., Чильдебаев М.К.** Ловушка для насекомых. - Авт. свид. №1505488, 1989.

37. **Кащеев В.А., Чильдебаев М.К., Псарев А.М.** Двухкамерный эксгаустер для отлова членистоногих - Авт. свид. № 1662461. 1991.

38. **Кащеев В.А., Чильдебаев М.К.** Ловушка для насекомых - Авт. свид. №1667787. 1991.

39. **Кащеев В.А., Чильдебаев М.К., Псарев А.М.** Устройство для сбора пупариев мух - Авт. свид. № 1821114. 1992.

40. **Кривохатский В.А., Кащеев В.А.** Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) из нор грызунов и других местообитаний Репетекского заповедника - Изв. АН ТССР. 1986. № 3. С. 26-31.

41. **Чильдебаев М.К., Кащеев В.А., Псарев А.М.** Фауна копро- и некробионтных стафилинид Джунгарского Алатау - Деп. в ВИНТИ, № 3284. 1990. 20 с.

42. **Чилдибаев Д., Кащеев В.А., Ахметбекова Р.Т.** Фауна энтомофагов основных мест выплода кровососущих двукрылых в пойме реки Или. - В кн.: Паразитические клещи и насекомые Казахстана. Алма-Ата. 1985. 42. С.59-77.

Резюме на казахском языке

Kastcheev Vitaly Aleksandrovich

***Oxytelinae (Coleoptera, Staphylinidae, Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae)*
in the Fauna of the former USSR**

(Abstract)

For the first time an integral idea of the *Oxytelinae* fauna in the former USSR and adjacent territories is given; an index of this subfamily has been prepared and more than 40 new taxa described. The natural regularities of the geographical distribution of supergeneric taxa have been retraced in dependence of landscape and climate, and the particularities, and problems of genesis of some regional faunas. Also for the first time an ecological review of the *Oxytelinae* fauna has been carried out.

On the basis of an analysis of morphological structures and adaptational tendencies a classification of *Oxytelinae* uniting sharply separated groups in the rank of tribes has been proposed.

The study of indices homology gives reason to consider the *Oxytelinae* as the most primitive and initial group for all the other *Staphylinidae*. With in the *Oxytelinae* the most primitive tribes are *Proteinini*, *Phloeocharini* and *Trigonurini*, with a hypothetical ancestor cloae to *Silphidae*. Morphological and phylogenetical research suggests the inclusion of *Actocharina* in *Aleocharinae*.

The most powerful ecological factors determining the main trends of ecological adaptation of *Staphylinidae* have been brought to light.

A system of morphoecological types has been proposed for the imagos of *Staphylinidae* for the first time.

АО «Тусма», заказ 65, тираж 100