

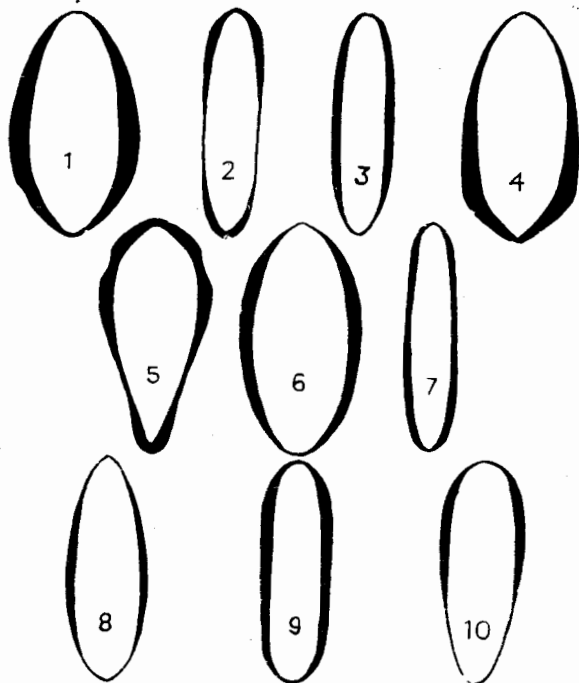
В. А. КАЩЕЕВ

ГАБИТУАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ СТАФИЛИНИД (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) К БИОТОПИЧЕСКИМ И ЦЕНОТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

(Институт зоологии НАН Республики Казахстан)

Подавляющее большинство стафилинид обитает в различных субстратах органического происхождения (подстилка, компосты, речные наносы, навоз, падаль и т. п.), выступающие в качестве опорного элемента среды, или входит в состав консорциев, объединяемых на основе трофических и трофических связей.

Обитание стафилинид в широком диапазоне климатических и микроклиматических условий привело к широкому спектру их морфологических адаптаций и особенностей поведения, выработанных в результате всей предшествующей эволюции группы. Как справедливо указывал М. С. Гиляров (1970), необходимо учитывать не только морфологическую, но и функциональную значимость того или иного признака, являющегося оптимальным в конкретных условиях. Частично эти вопросы рассмотрены в работе А. Л. Тихомировой (1973) и наших работах (Кашеев, 1982, 1989), где показана связь некоторых морфологических структур с экологией вида. Для дальнейшего развития этой темы мы проанализировали многие другие признаки, использованные при выделении морфоэкологических типов.



Обобщенные контуры тела жизненных форм стафилинид: 1 — эпибрионтные бегающие схизофаги; 2 — эпибрионтные и скважные бегающие зоофаги; 3, 5 — скважные бегающие зоофаги; 4 — скважные бегающие схизофаги; 6 — скважные бегающие мицетофаги; 7 — скважные роющие зоофаги; 8 — скважные роющие мицетофаги; 9 — скважные норные схизофаги и зоофаги; 10 — скрытоживущие бегающие зоофаги

Наиболее тесная связь образа жизни и структурных особенностей стафилинид проявляется в общей форме их тела, что отражено на рисунке, где отчетливо видны основные тенденции изменения формы тела в зависимости от условий обитания. Обобщенные контуры тела получены путем наложения и заштриховки области варьирования контуров наиболее характерных представителей (по 10 видов на каждый рисунок) конкретного морфоэкологического типа. Открытоживущие схизофаги 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 *Tachyroginae* 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.

При анализе данных, полученных при измерении частей тела 714 видов 193 родов (табл. 1, часть — по тотальным рисункам из работ отечественных и зарубежных авторов), уверенно вырисовывается тенденция уменьшения общей ширины тела в связи с усилением криптобионтности (см. рис.). Наиболее ярко это проявляется у эпибионтов — самое широкое тело имеют антофильные поллинофаги (*Eusphalerum*) и резко суживающееся у поверхностных хищников, часто встречающихся под различными укрытиями (*Stenus*, *Paederus* и др.). Общие тенденции изменения относительной ширины тела у морфоэкологических типов стафилинид представлены в следующих рядах с использованием знаков (увеличение >, уменьшение <):

Эпибионты > Скважники > Криптобионты;
 Бегающие > Роющие > Норники;
 Мицетофаги > Схизофаги > Зоофаги.

Подобные ряды построены и для относительной длины брюшка с соответствующими изменениями длины передней части тела (голова + переднеспинка + надкрылья):

Эпибионты < Скважники < Криптобионты;
 Мицетофаги > Схизофаги > Зоофаги.

и обратной корреляции длины надкрылий:

Эпибионты > Скважники > Криптобионты.

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 существующих субстратов (как, например, копро-, некро- и мицетобионты). Плотность покровов и их скульптура связана, вероятно, и со степенью увлажнения биотопов. Супралиторальные петрофилы, живущие по берегам горных водоемов, очень мобильны, однако никогда не удаляются от воды и их покровы сравнительно тонкие и эластичные, что способствует обитанию в камнях. В отличие от них *Vledius*, обитающие на супралиторали пересыхающих водоемов и связанные с частыми перелетами в поисках подходящих станций, имеют

более толстые и жесткие покровы. При детальном анализе этого рода можно выделить группы видов с корреляцией различной степени жесткости покровов и частотой их перелетов.

Таблица 1. Соотношение частей тела морфоэкологических типов стафилинид

Категория морфоэкологических типов: класс, подкласс, серия	Кол-во изученных родов видов	Средние размеры, мм	Соотношение частей тела, % от длины тела			
			Наибольшая ширина тела	Длина		
				передней части тела	надкрылий	брюшка
ЭПИБИОНТЫ						
Бегалющие	36/109	3,6	37,1	67,6	36,7	32,4
Зоофаги	28/59	5,3	25,6	62,1	24,7	37,9
Поллинофаги	2/21	2,4	57,3	89,8	54,2	10,2
Миксофитофаги	6,29	3,2	28,6	51,1	31,2	48,9
СКВАЖНИКИ	105/386	5,3	26,9	57,2	25,0	42,8
Бегалющие	76/273	4,8	35,5	57,4	25,9	42,6
Зоофаги	29/112	8,3	26,0	53,9	25,7	46,1
Схизофаги	43/146	4,1	33,6	57,3	26,3	42,7
Мицетофаги	4/15	2,2	47,0	61,1	25,8	38,9
Роящие	22/79	5,8	19,1	59,0	25,1	41,0
Зоофаги	12/55	7,1	23,1	57,8	21,6	42,2
Схизофаги	8/21	3,1	26,4 ⁴	58,9	28,3	41,1
Мицетофаги	2/3	7,2	27,9	60,4	25,5	39,6
Норники	7/34	5,9	26,0	55,2	24,1	44,8
Зоофаги	5/29	8,1	21,6	55,7	22,2	44,3
Схизофаги	2/5	3,8	30,4	53,7	26,0	46,3
КРИПТОБИОНТЫ	45/179	4,9	22,6	56,4	23,44	43,6
Бегалющие						
Зоофаги	7/19	5,2	25,0	52,4	22,8	47,6
Роящие	29/74	4,5	22,9	59,1	25,9	40,9
Зоофаги	25/62	7,3	19,8	56,9	22,9	43,1
Схизофаги	3/7	2,9	20,9	59,4	31,5	40,6
Мицетофаги	1/5	3,4	28,2	61,1	21,6	38,9
Норники	9/86	5,9	20,0	57,6	21,3	42,4
Зоофаги	7/82	4,4	20,1	54,3	22,0	45,7
Схизофаги	2/6	7,4	20,0	61,0	—	39,0
СИМФИЛЫ						
Паразиты	2/26	3,1	33,3	45,1	22,1	54,9
Мирмекофилы	3/7	5,6	39,3	46,4	21,4	53,6
Термитофилы	2/6	3,4	34,8	54,3	34,3	45,7
Всего	193/714					

По окраске можно судить об образе жизни стафилина — наиболее яркую и броскую окраску имеют некоторые Paederinae и Staphylininae, ведущие поверхностный образ жизни или, по крайней мере, проводящие на поверхности субстратов большую часть времени. У многих эпибионтных форм часто развиваются различные типы предостерегающей или криптирующей окраски (Ontholestes, Staphylinus и др.), а у скважных и скрытоживущих стафилинид окраска черная или буроватая и, как правило, однотонная.

По нашим наблюдениям, от структуры субстрата и его влажности зависит интенсивность и густота опушения покровов. Чем больше вероятность прилипания жука к частицам субстрата, тем гуще и равномернее опушение, а у видов, живущих в полостях и трещинах, опушение

реже, но сравнительно длиннее. У эпибионтов, как правило, тело голое или скудно опушено (*Stenus*, *Paederus* и др.).

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). Часть видов с необычной формой головы принадлежит к узкоспецифичным группам мирмекофилов, термитофилов или троглобионтов.

Размер, форма и расположение глаз тесно связаны с образом жизни стафилинид. Однако этот признак сильно варьирует на видовом уровне и может быть использован лишь после детального изучения экологии и поведения конкретного вида. 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 летящих на свет видов. Наблюдается уменьшение вплоть до редукции глаз у почвенных спецификов, троглобионтов и некоторых симфилов.

Для быстропередвигающихся хищников характерно сужение переднеспинки, приобретающей сердцевидную форму, коррелирующее с более или менее расширенными к заднему краю надкрыльями. У открытоживущих хищных *Oxytelinae* часто наблюдается резкое обозначение плечевых бугров надкрылий (*Ancygrophorus*) и превышение ширины головы над переднеспинкой (многие *Anthophagina*, *Coelyphiina*, некоторые *Oxytelini* и др.). Самцы двух подродов *Bledius* имеют на переднем крае переднеспинки длинный, направленный вперед рог. Это вторичный половой признак и, вероятно, не несет функциональной нагрузки.

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, тизануroidную 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.

Укорачивание надкрылий стафилинид — основной адаптивный признак обитания в узких пространствах. От длины и жесткости надкрылий зависит степень свободы изгибания брюшка как наиболее массивной и громоздкой части тела жука. Основная функция надкрылий стафилинид, как и у всех других *Coleoptera*, — защита летательного аппарата, и эти две тенденции вступают в противоречие. Поэтому у скажных, скрытоживущих и мало летающих видов (при постоянном наличии пищи, а особенно у бескрылых *Coelyphiina*) надкрылья очень коротки, а иногда и страстаются по шву. Так как у этих стафилинид тергиты не защищены надкрыльями, они становятся жесткими и прочными. У хорошо летающих и открытоживущих стафилинид надкрылья довольно длинные (иногда покрывают все брюшко), достигая максимальной длины у *Eusphalerum* и некоторых *Proteinini*. Большинство *Omalini*, имеющих,

как правило, относительно длинные надкрылья, ведут либо открытый образ жизни, либо живут в полостях, значительно превышающих размеры их тела.

Важнейшее значение при классификации морфоэкологических ти-

Т а б л и ц а 2. Относительные размеры частей ног (%) основных морфологических типов стафилинид

Пара ног	Класс и подкласс жизненных форм	Отношение длины ноги к длине тела	Отношение к общей длине ноги					
			кокса	вертлуг	бедро	голень	лапки	
Передние	ЭПИБИОНТЫ							
	Бегающие	46,9	13,9	6,2	36,8	28,0	21,0	
	СКВАЖНИКИ							
	Бегающие	41,1	23,5	6,1	31,6	23,7	17,4	
	Роющие	40,7	27,5	5,1	30,9	24,8	19,8	
	Норники	41,7	23,5	6,4	34,1	22,2	16,8	
	КРИПТОБИОНТЫ							
	Бегающие	41,0	21,3	6,8	32,9	24,2	15,8	
	Роющие	43,5	18,4	6,3	33,0	28,8	14,7	
	Норники	45,7	22,9	6,3	32,3	29,1	15,5	
	ЭПИБИОНТЫ							
	Бегающие	41,5	9,3	6,4	36,5	32,8	15,1	
	Норники	43,3	23,1	6,2	32,3	27,4	14,5	
	Средние	ЭПИБИОНТЫ						
Бегающие		50,8	11,3	4,8	33,9	29,8	25,0	
СКВАЖНИКИ								
Бегающие		45,6	21,0	6,7	28,3	25,1	20,9	
Роющие		51,5	22,1	3,4	28,9	24,9	23,9	
Норники		41,1	21,9	7,8	27,5	23,8	20,0	
КРИПТОБИОНТЫ								
Бегающие		44,3	19,1	8,8	28,4	26,6	18,7	
Роющие		45,4	14,7	8,7	33,6	26,7	16,4	
Норники		50,5	15,1	7,5	30,2	28,3	18,9	
ЭПИБИОНТЫ								
Бегающие		45,0	15,9	7,2	34,4	25,5	17,1	
Норники		40,7	13,1	11,5	36,1	26,2	13,1	
Задние		ЭПИБИОНТЫ						
	Бегающие	60,0	9,8	5,5	34,8	30,1	25,3	
	СКВАЖНИКИ							
	Бегающие	46,6	11,5	9,0	29,9	27,7	22,5	
	Роющие	56,6	12,0	8,2	28,6	28,7	24,5	
	Норники	39,3	11,6	9,8	32,0	24,5	22,1	
	КРИПТОБИОНТЫ							
	Бегающие	44,0	10,9	9,0	29,3	29,8	21,0	
	Роющие	49,5	15,4	13,5	30,8	21,2	19,2	
	Норники	49,8	11,8	10,3	31,3	27,7	19,2	
	ЭПИБИОНТЫ							
	Бегающие	44,0	9,1	7,6	36,4	31,8	15,2	

пов имеет длина и вооружение ног, а также соотношение их частей. Физиономическим критерием для оценки длины ног может служить степень их выступания за вершину брюшка и передний конец головы. Для более точной оценки мультифункциональных особенностей строения ног морфоэкологических типов стафилинид нами были проведены замеры отделов ног у наиболее характерных представителей, суммарные показатели которых представлены в табл. 2. Из представленных данных совершенно очевидно, что у мобильных эпибионтных хищников ноги очень длинные и сравнительно тонкие. С одной стороны, это дает возможность быстрого бега, а с другой — увеличивает площадь опоры, уменьшая удельное давление на поверхность субстрата. Хорошим признаком бегающих эпибионтов и скважников могут служить задние ноги, которые составляют 50—70% по отношению к длине тела и значительно длиннее, чем у всех других групп. Для этой группы также характерны удлинённые

средние и задние лапки, часто равные по длине голени или, по крайней мере, не короче $\frac{2}{3}$ ее длины. У быстрых активных хищников отчетливо проявляется тенденция к удлинению бедра, что увеличивает вынос колена в стороны, тем самым увеличивает ход голени и расстояние между точками отталкивания.

У субстратных схизофагов ноги значительно короче, что позволяет жукам передвигаться в узких ходах и трещинах. Обычно все три пары ног этой группы имеют простое строение и равномерно опушены. Бедрa этих форм составляют около трети общей длины ноги и лишь немного длинее голеней, а часто равны им по длине. Лапки, как правило, тонкие и обычно составляют $\frac{1}{2}$ или менее длины голени. У роющих видов передние и средние голени имеют различные типы приспособлений к рытью, состоящие из различных зубцов, шипов или толстых щетинок. У *Vledius* и некоторых других *Oxytelini* передние и средние голени имеют желобок между двумя рядами шипиков для вкладывания лапок, что предохраняет их от повреждений.

У хортобионтов, некоторых супралиторальных видов и стафилинид, часто ползающих по наклонным плоскостям, предпоследний членик лапки раздваивается и образует две лопасти, увеличивая площадь опоры ноги. У *Geodromicus* эта же цель достигается вытягиванием нижней поверхности предпоследнего членика в длинную лопасть.

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, далеко вынося вертлужное сочленение подвижности бедра (Тихомирова, 1973).

Таким образом, габитуальные особенности стафилинид находятся в тесной связи с типом, структурой и способом использования ими органических субстратов, определяемым режимом питания и способом передвижения жука.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970.
2. Кащеев В. А. Классификация жизненных форм имаго стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae). Мат-лы X съезда ВЭО. Л., 1989.
3. Кащеев В. А. Морфоэкологические адаптации индиколов жилищ мелких позвоночных пустыни Кызылкум. Деп. в ВИНТИ № 3788—82. 1982. С. 1—25.
4. Тихомирова А. Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). М.: Наука, 1973. С. 1—190.

Резюме

Қысқа қанатты қоңыздардың морфоэкологиясы олардың тіршілік ортасының ерекшелігіне байланысты болады. Қысқа қанаттылардың сыртқы пішіні олардың тамақтануына, қозғалуына және тіршілік ортасына бейімделуіне байланысты екені қаралған.

Summary

Habitat of Staphylinid's majority of different substrata of organic origin defines their morpho-ecological peculiarities. Interconnection of Staphylinids appearance with regular diet, mode of motion and lifecycle is given.