

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ

На правах рукописи

КАЦЕЕВ Виталий Александрович

ОКСИТЕДНИИ (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE)
ФАУНЫ БЫВШЕГО СССР
(СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНЕЗИС, 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 биологических наук, профессор

И. Д. МИТЯЕВ

доктор биологических наук, профессор

И. А. КОСТИН

доктор биологических 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

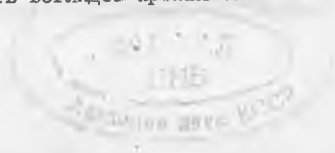
Автореферат разослан "____" февраля 1994 г.

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 малознакомых 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 необработанный 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 прослеживаются несколько характерных типов адаптаций к жизни в почве, проявляющихся 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 изменениям 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 оксителлин; (2) подготовить определитель оксителлин исследуемого региона; (3) изучить строение тела оксителлин и проанализировать гомологию признаков для обоснования

системы подремейства и установления филогенетических связей;
(4) изучить экологические особенности и выявить основные морфо-
экологические типы стафилиид; (5) определить трофические свя-
зи и роль стафилиид в регуляции численности вредителей сель-
ского хозяйства и переносчиков трансмиссивных заболеваний.

Научная новизна. Впервые дано целостное представление
о фауне окоецелин бывшего СССР и определенных территорий, под-
готовлен определитель этого подремейства, описано более 40 но-
вых таксонов. Прослежены закономерности географического расп-
ространения надродовых таксонов в зависимости от ландшафтных
и климатических условий, обсуждены особенности и вопросы гене-
зиса некоторых региональных фаун.

На основании анализа морфологических структур и адаптаци-
онных тенденций предложены изменения в классификации окоецелин.

Выявлены основные тенденции экологической адаптации стафи-
лиид. Впервые для имаго стафилиид предложена система морфо-
экологических типов. Показана зависимость структурных особен-
ностей от способа использования среды, типа передвижения, режи-
мов питания, связи с определенным субстратом и ярусным распре-
делением в нем.

Проведен анализ закономерностей биотопического и внутри-
биотопического распределения стафилиид в широко распростра-
ненных субстратах. Определено место и экосистемная роль ста-
филиид в горных и равнинных биоценозах. Изучены сезонные и
сукцессионные факторы динамики численности. Прослежены эко-
логическая приуроченность и сопряженность биологии и экологии
стафилиид в паразито-хозяйственных отношениях и в системах "хищ-
ник-жертва". Выявлены стафилииды - наиболее эффективные регу-
ляторы численности некоторых вредных беспозвоночных.

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 полевные, 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 морфо-экологических 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 доложены на заседаниях Казахского отделения ВЭО (1980, 1982, 1988, 1990, 1991, 1993), на X-м съезде ВЭО (Ленинград, 1989), на конференциях "животный мир Казахстана" (Алма-Ата, 1982, 1991), на Всесоюзной конференции по паразитологии (Ташкент, 1988), на X совещании по почвенной зоологии (Новосибирск, 1991), на конференциях Института зоологии АН КазССР (1965, 1966, 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

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

Структура работы. Диссертация изложена на 319 страницах машинописи. Она состоит из введения, 8 глав, выводов и списка литературы, в котором приведено 366 названий, в том числе 211 иностранных. Текст иллюстрирован 61 рисунком и 33 таблицами. В качестве приложения к диссертации одужит рукопись "Определителя стафилинид СССР, Ч. I", 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.

I.2. Соостояние 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 Дальнему Востоку. Приведено также обсуждение данных отечественных и зарубежных исследователей по экологическим особенностям и хозяйственному значению стафилинид.

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 10 000 экземпляров, хранящихся в коллекциях крупнейших научных учреждений и ведущих специалистов-колеоптерологов.

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

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 уоиков, ротового аппарата и посткоксальных оклеритов груди. В последних работах для дифференциации подсемейств и родов использованы структурные особенности коко и гениталий стафилинид. Эти и многие другие признаки подробно рассмотрены при обсуждении их значения для систематики оксителин.

Для многих групп жесткокрылых определение видовой принадлежности наиболее достоверно лишь при изучении строения гени- талий самца как наиболее стабильной и консервативной морфоло- гической структуры, хотя в последнее время в литературе вы- сказываются 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. fuscatus* из удаленных друг от друга участков их ареалов. Наиболее заметны изменения в толщине и относительной длине базальной части, лег- ко объяснимые сравнительно слабой оклеротизацией и условиями препарирования. У обоих видов незначительно изменяется изгиб парамеры, а у *B. tricornis* заметны отличия в длине и форме апи- кального и срединного зуба базальной части парамеры и в фор- ме кондим. Более очевидны отличия в длине выступающей части парамер, в относительной высоте их перекреста (у *B. fuscatus*) и величине выпуклости апикальной части медиальной доли. Одна- ко изменчивость эдеагуса в целом и его частей столь незначи- тельна, что при схематизации или обобщенности рисунков эдеагу- са (что применяется в большинстве определительных таблиц) эти различия нивелируются.

Ш.3. Половой диморфизм и индивидуальная изменчивость

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

I. Размерные отличия полов проявляются как в общих разме- рах, так и в соотношения размеров отдельных частей тела. Эти отличия в большинстве случаев перекрываются индивидуальной изменчивостью, однако у некоторых оксителли они довольно рез- ки и закономерны.

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

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

4. Макрокультурные отличия полов часто проявляются в наличии у самцов и отсутствии у самок различных структур. Так, у самцов двух подродов *Bledius* на переднем крае передне-спинки 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*, *Oseriini*, *Anthophagus*, некоторые *Bledius* и *Styctelus*).

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 ОКУТВЕЛИНАЕ

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

Стафилиниды вместе с близкими семействами *Pselaphidae*, *Dasyseridae*, *Scaphyidiidae*, *Silphidae* и *Scydmaenidae* образуют

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

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

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

Наибольшее сомнение у многих авторов вызывает принадлежность к Staphylinoidea микропеплин. Их морфологическое и экологическое своеобразие действительно говорит о их значительной обособленности, а ряд признаков противоречит основным тенденциям эволюции стафилинид. Однако многие синаноморфии имаго и сходство личинок микропеплин с Omaliini 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 Phloeoscharini, отделились от общего с Proteinini предка и дали начало Aleoscharinae. Это подтверждается рядом палеонто-

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

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

Несомненно близкими являются подсемейства *Steninae*, *Leptotyphlinae*, *Euaestethinae*, *Oxyporinae* и *Megalopininae*, которые были не без оснований объединены Naomi (1985) в группу *Oxyporidae*. Ряд существенных аутопоморфий отделяют *Oxyporinae* и *Megalopininae* от *Steninae*, *Euaestethinae* и *Leptotyphlinae*, что проявляется и в экологических тенденциях развития этих групп.

Наиболее продвинутыми среди стафилинид являются оостригские группы *Staphylininae* и *Paederinae*, имеющие ряд общих тенденций морфологической и экологической специализации.

IV.2. Филогенетические отношения надродовых таксонов *Oxytelinae*

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

Proteinini - наиболее близкая из современных групп к ги-

потетическому предку оксителин и стафилинид в целом. Эта группа, наряду с примитивной для стафилинид экологией, сочетает проявление полярностей примитивности морфоглинов конотитуционных 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 - Microsiphini, 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 5-5-5, наличие на некоторых тергитах парных войлочных пятен, состоящих из перособразно уложенных щипиков, вентрально прикрепленные парамеры эдегуса. На основании особенностей строения последнего членика челюстных щупиков, ног и формы переднеспинки и особенностей экологии нами выделено три подтрибы: Omaliina - 28 родов, Anthophagina и Coryphina - 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 Oxytelini прослеживается лишь по линии Anthophagina - Deleaster. Более обоснованно вести поиск предковой группы Oxytelini по линии Proteinini и Pseudopsini.

Одна из наиболее примитивных групп оксителин, состоящая из двух сестринских триб *Phloeoscharini* 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 *Phloeoscharini*. Однако ряд аутапоморфий и прежде всего, существенные различия в строении передних кокс свидетельствуют о значительной обособленности этих двух групп, причем *Phloeoscharini* более древняя по сравнению с *Olisthaerini*. Подкорный образ жизни, сильно уплощенное тело (*Olisthaerini*) и шаровидные прококс (*Phloeoscharini*) позволяют выводить из них *Piestini*, а чрезвычайное сходство их личинок с примитивными *Trigonurini* позволяют рассматривать *Phloeoscharini* как предковую группу тахинорин.

Сильфоидная форма тела, поперечные прококс, точечные борозки 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 *Phloeoscharini*. Ряд синапоморфий сближает их с *Piestini*, что позволило некоторым авторам включать их в состав пиестин в качестве подтриб.

Pseudorini, несомненно, являются монофилетической группой на основе аутапоморфий и некоторых плезиоморфий, которые свидетельствуют об относительной древности и обособленности группы на ранних этапах развития стафилинид. В пользу этого говорят, например, малая подвижность брюшка и особенности строения его сегментов. Уникальная структура - "стридуляционный" аппарат, состоящий из пары латеральных килей 9-го тергита и гребня на

ностериальной границе 8-го тергита, не имеет аналогов у других стафилиид 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 *Euphanis* Fairm., Laboulb. (= *Pholidus* Muls., Rey) помещался авторами в различные группы (*Oxytelinae* - *Oxytelini*, *Piestini*, *Phloeoscharini*) или рассматривался в ранге собственного подсемейства. A. Newton обосновал гипотезу о близости *Pholidus* к *Deleaster* и определял его (вместе с *Oxyrius*) как сестринскую группу *Syntomium*, с которым его сближает специфичная форма выпуклостей переднеспинки и расположение выходов брюшных желез на 9-м абдоминальном тергите (что характерно для всех *Oxytelini*). Мы присоединяемся к мнению A. 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, синоморфных некоторым *Piestini*, и аутапоморфиях, отделяющих *Pholidini* от всех близких групп - сильно расширенное брюшко с одной парой хорошо развитых латеросклеритов, наличие базосрединного клада на слитых 2-3-м абдоминальных стернитах и крайне редкие у стафилиид чешуевидные щетинки.

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

строение усиков и некоторые другие), что свидетельствует об общих корнях происхождения *Oxytelini*, *Piestini* и *Oscorini*. С другой стороны, *Deleaster* очень похож внешне и имеет ряд синапоморфий с *Anthrophagini*, а *Syntomium* близок к 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 оксителлин, 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 Fiori (1899) как член семейства *Pselaphidae*, и лишь Ганглобуэр 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 отернитов брюшка. Характерным отличием *Pselaphidae* является наличие 5-го членика челюстных щупиков, отсутствующего у стафилинид лишь у *Aleochara*. Основание брюшка *Dimerini* всегда с отчетливым межкоксальным килем, чтоближает их с *Proteinini* и *Piestini*, а строение тергитов брюшка с одной парой латеросидеритов свидетельствует о близости с некоторыми *Omaliini*. Строение задних трохантеров и особенно 2-члениковые лапкиближают *Dimerus* с *Pholidini* и *Oxytelini*. Все вышесказанное позволяет выделить его в монотипическую трибу *Dimerini*.

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*, *Oscorini* и *Phloeoscharini* 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 *Oscorini*, с другой.

Многие из плезиоморфных модальностей признаков являются следствием реверсии, связанной с древней приуроченностью пиестин к подпольному образу жизни. Так, у большинства *Lisepini*, ведущих окважний образ жизни, многие из этих признаков синапоморфны *Oxytelini*, что позволяет считать эти две группы сестринскими.

Большое своеобразие *Oscorini*, возможно, заслуживает их выделение в отдельное подреиство. Ряд синапоморфных модальностей в строении груди, ног и брюшка позволяют считать сестринскими группами озорлян, с одной стороны, *Oxytelini*, а с другой, *Piestini*.

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

Подреиство *Oxytelinae*

- 1 триба *Proteininae*: подтрибы *Metopsiina* и *Proteinina*
- 2 триба *Omalini*: подтрибы *Omalina*, *Anthophagina*, *Coryphiina*
- 3 триба *Pseudopsini*
- 4 триба *Dimerini*
- 5 триба *Oxytelini*: подтрибы *Deleasterina*, *Acfocharina*, *Coprophilina*, *Tainobliina*, *Oxytelina*

- 6 триба *Olisthaerini*
- 7 триба *Phloeoscharini*
- 8 триба *Pholidini*
- 9 триба *Oscorini*; подтрибы *Oscorina*, *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 отафилиид насчитывает около 25 000 видов, из них на долю *Oxutelinae* приходится более 3 500 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); *Omalini* - 85,7(74,7); *Pseudorvini* - 25,1(2,8); *Dimerini* - все; *Oxutelini* - 35,7(22,1); *Oscorini* - 11,5(1,5); *Piestini* - 28,0(2,5); *Trigonurini* - 100(13,6); сведения по *Olisthaerini* и *Phloeoscharini* не поддаются подсчету.

V.1. Типы ареалов и особенности распространения оксителин

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

У.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 УІ. 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 локализованы либо в высокогорных регионах, либо вдоль крупных рек.

УІ.І. Закономерности биотопического и стациального распределения на примере некоторых транзоональных 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 выделять следующие экологические группы рипикольных стафилинид:

- супралиторальные эпигеобиты представлены открытоживущими

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 связаны стратогеобионты, обитающие на границе подстилки и почвы (*Tachyporus*, *Conopoma*, *Medon*). В эту группу мы относим и обитателей различных компостов (навозы и т.п.);

- роющие страто-и геобионты представлены тремя родами - *Bledius*, *Trogophloeus* и *Platystethus*. Часть из них роет 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 волею 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 холодостойких *Omaliini* и высокоспециализированных *Aleochar-*

rinae (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 супралиторали водоемов. В этой группе проявляется смена видового состава в зависимости от размера камней и их расположения;

- рожькие 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 представлены некоторыми *Coryphium*, *Coryphilus*, *Geodromicus* и *Lesteva*.

Леса региона очень разнообразны по зональным, ландшафтным и климатическим условиям, но имеют ряд характерных биоценологических характеристик, определяющих фауну и распределение стафилинад. Наиболее разнообразно и многочисленно население стафилинад 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 стафилинад складывается из мицетобионтов, кортиколов, симфилов и немногочисленных обитателей хвойной подстилки. Стафилинофауна смешанных лесов занимает промежуточное положение и подчиняется закономерностям мозаичного распределения.

Тугайные леса, распространённые по всей Турганской провинции и в некоторых других областях региона, весьма специ-

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).

У1.2. 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 консорций.

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 5-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

довольно глубоко в почву. Большинство оксителин имеют предпочитаемые микростанции или мигрируют в зависимости от периодически меняющихся условий в нескольких соседних. 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 (*Omalius*, *Proteinus*, *Microperlus* 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 комплекса — *Oxytelus laqueatus* Marsh., *Platystethus praetermissus* Epp., *O. sculpturatus* Grav., некоторых *Philonthus* и *Aleochara*. У большинства видов мицетобионтных стафилинид пролеживается приуроченность к определенным участкам плодового тела гриба. Так, *Gyrophana*, питающиеся спорами пластинчатых грибов, *Omalius*, *Microperlus* и хищные *Volitobius* почти всегда локализируются между пластинками, а *Oxytelus* прогрызает ходы и полости в плодовом теле, в которые часто проникают *Proteinus* и *Megarctus*. Многие виды оксителин и других стафилинид концентрируются в подстилке у основания ножки гриба, истребляя уходящих на окукливание грибных комариков.

Структура сообществ кортикальных стафилинид зависит

прежде всего от типа (т.е. микрофлоры) и стадии разложения древесины и в меньшей степени от породы дерева, видового состава и плотности коилофагов 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*, *Acutia*, *Nudobius* и *Quedius* обнаруживается заметная примесь подтипочных видов. Часть видов предпочитает кору со олоем разлагающихся экскрементов коилофагов, пронизанных гифами грибов. Участки с более свежей корой у границы ее плотного прилегания к древесине заселяются *Phloeoporus*, *Siagonium*, *Eleusis*, *Piestoneus* и др. В ходах короедов и других коилобионтных насекомых формируется комплекс хищников, регулирующих численность коилофагов - *Placusa*, *Phloeodroma*, *Phloeopora* и др. Еще одну группу составляют виды, заселяющие разлагающуюся древесину и древесную труху (*Oserius*, *Thoracophorus*, ряд видов *Aleocharinae* и *Staphylininae*).

В оложные биоценоотические оязы вступают стафилиниды в норовых ообществах. Видовой состав стафилинид и их экологические оязы определяются общим фауниотическим составом норовых 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.

Глава VII. МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ИМАГО СТАФИЛИНИД

VII. I. Принципы классификации морфо-экологических типов стафилинид

При анализе основных морфо-экологических особенностей стафилинид следует выделить наиболее мощные экологические факторы, определяющие существенные эволюционные преобразования морфо-экологических структур. Мы предлагаем в классификацию морфо-экологических 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 морфо-экологические 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 стафилинидный 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 морфо-экологических 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 оходным 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-, некрофагов и др.

УП.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 *Omaliini* и некоторых *Aleocharinae*. Напротив, у скрытоживущих и скважных зоофагов расширена передняя часть тела (почти все *Tachyroginae* и многие *Aleocharinae*), что связано с активизацией кишечника. 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 вре-

менно существующих субстратов (как например, копро-, некро-, и микробиионты). Супралиторальные петрофилы, живущие по берегам горных водоемов, очень мобильны, однако никогда не удаляются от воды и их покровы сравнительно тонкие и эластичные, что способствует их сбитанию в окоплениях камней. С другой стороны, *Vledius*, обитающие на супралиторали пересыхающих водоемов и связанные с частыми перелетами в поисках подходящих станций, имеют более толстые и жесткие покровы.

У многих эпибионтных форм часто развиваются различные типы предостерегающей или криптирующей окраски (*Ontholestes*, *Staphylinus* и др.). С другой стороны, у скажных и скрытоживущих 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 вытягивания под переднеопянку), 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 летящих на свет видов. Наблюдается уменьшение вплоть до редукции глаз у почвенных спецификов, троглобионтов и симфилов.

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

вышение ширины головы над переднеопинкой (многие Anthophagina, Coryphinae, некоторые Oxytelini 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.

УП.3. Система морфо-экологических типов имаго стафилинид

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

довольно полную характеристику морфо-экологических особенностей конкретного вида, например:

Bledius tricornis Herbst. — скважный роющий норник, оупраланторальный альгофаг

Eleusis coarctata Sharp — роющий подкорный криптобионт, специализированный хищник

УП.4. Характеристика морфо-экологических типов имаго стафилинид

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

Виды, обитающие на цветах, поверхности почвы и в скважинах, 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 макрокультурные элементы покровов (*Microrrepus*, *Pseudopsis*, *Eurhaphis* и др.), создающие, вероятно, криптирующий эффект. Такая сальфидная 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 оуботратов колпос- и некробиионты, имеют очень густой волосистой покров в резких концентрических пятнами (*Bius*, *Strophilus* и в меньшей степени *Otho-*

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*, *Anthrophagus*, *Lesteva*), а у скрывающихся в подстилке или корнях травы тело удлиненное, более или менее приближенное к цилиндрическому (*Paederus*, *Stenus*, *Boeaphilus*, *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 Скважники. Наиболее адаптированным к обитанию в скважинах, вероятно, следует признать габитуальный облик некоторых *Paederinae* (*Lathrobium*, *Doliceon* и др.) 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 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 бегущих *Palagria*, *Tachyusa*, *Aleochara*, и для роющих (*Bledius*, *Platystethus*) скважников. Эти стафилиниды при выходе на поверхность субстрата сильно загибают брюшко на опинную сторону, перемещая центр тяжести к переднему концу тела.

Хищные мицетобионты (*Volitobius*) имеют удлиненное обтека-

емое 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 их представителей. Это *Oxuroginae*, прогрызающие в теле плодовых тел гриба длинные извилистые ходы, и *Cygorphaeinae*, выедающие спорангии в пластинчатых грибах.

III класс Крпптобионты. Подкорники, населяющие узкое пространство между корой и древесной древесиной, имеют удлиненное, dorso-ventralно оплущенное тело (трибы *Plectina*, *Leptochirina*, *Livriina*). У подкорных охизофагов, как правило, сильно развиты мандибулы, имеющие различные выросты и другие скульптурные элементы, позволяющие оскробать разлагающую 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 головой, короткими ногами и мощными мандибулами, что позволяет им прокладывать ходы в рылой, полуразложившейся органике (чаще всего это опилки коллофагов). Для всех кортиколов характерно расширение передней части тела (голова и переднегрудки) по сравнению с задней (надкрылья и брюшко), что особенно ярко наблюдается у *Phloeoscharini* и *Olietaeini*. Стафилииды, встречающиеся в трухе в ходах короедов, имеют более или менее выпуклое (*Trigonurus*) или совершенно цилиндри-

дрическое тело (Ovoiriini).

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

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

Облигатные надиколы, живущие в гнездах и норах мелких позвоночных, появляются на поверхности лишь во время перелетов. Морфо-экологические типы этой группы габитуально соответствуют бегущим и роющим скавнякам, так как пространства в жилищах позвоночных значительно превышают размеры стафилинад.

У наиболее характерных представителей этой группы - *Philonthus sciribaе*, *Ph. spermophili*, *Ph. psyllorhagus* и *Jugosaekia asphaltina* - крупная голова с широко расставленными мандибулами, очень длинные ноги, как и у облигатных надиколов других семейств.

II класс Симфила. Включает 2 подкласса - мирмекофилов и термитофилов. В Палеарктике известно более 200 видов стафилинад, связанных с муравьями и их жилищами. Обязательные мирмекофилы имеют специальные железы с пучками трихом на брюшке, которые вырабатывают феромоны, влияющие на жизнедеятельность му-

равьев (*Lomechusa*, *Atameles*). Некоторые виды стафилинид-симфилов габитуально сходны с муравьями (*Dinarda*, *Scitophytes*). Другие группы мирмекофильных стафилинид вступают в экологические взаимоотношения с системой "хозяин-гнездо" либо как хищники (*Zyras*, *Quedius*, *Xantholinus*), либо как комменсалы (*Lep-tacinus*, *Atheta*, *Omalius*).

У класса Паразиты. Широко известно паразитирование личинок *Alaeschara* 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.

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

В разделе приведены схемы распределения таксонов стафилинид по категориям морфо-экологических типов.

УШ. РОЛЬ СТАФИЛИНИД В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ВРЕДНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

УШ.1. Роль наземных стафилинид в регуляции численности эктопаразитов грызунов

Основными видами стафилинид, истребляющих эктопаразитов, являются *Sergophilus pennifer* и *S. piceus* для юга и юго-востока Европейской части бывшего СССР, *Quedius citelli*, *Philonthus psyllorhagus*, *Ph. ustulatus*, *S. pennifer*, *S. piceus*, *Ph. soribae*, *Jugeseckia asphaltina*, *Platyprosopus elongatus* для Забайкалья и Приамурья, *Ph. soribae*, *S. pennifer*, *S. solskyi*, *Scyrodia togata*, *S. praethi*, *Medon nidicola*, *Conosoma lineata* для Средней Азии и Казахстана.

Высокая численность и постоянное присутствие стафилинид

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

Стафилииды, 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 демонирующие виды стафилиид, относящиеся к группе облигатных надидиолов - *Philonthus scribae*, *Conosoma lineata*, *Oxypoda togata*, *O. spartani*, *Microglotta nidicola*, *Coprophilus pennifer*, *Falagria medvedevi*, которые уничтожают эктопаразитов на всех стадиях их развития. Часть видов стафилиид поедают санпрофильных личинок блох, развивавшихся в субстратах гнезда.

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

Уш.2. Роль стафилиид 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 *Optholestes murinus*, который в отдельных регионах достигает плотности до 10-15 особей на единицу органического субстрата. Имаго мух, но преимущественно мелких видов, истребляют и неко-

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

Яйцо — наиболее уязвимая фаза развития мух, подвергающаяся 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. agilis*, *A. intricata*; для горных и предгорных районов Казахстана и Средней Азии — *O. murinus*, *Oreophilus maxillosus*, *Ph. politus*, *Ph. splendens*, *Ph. nitidus*, *Ph. cruentatus*, *Ph. dimidiatus*, *Ph. agilis*, *Ph. sanquinolentus*, *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 (пупариев) наиболее защищены от энтомофагов. В зависимости от места окукливания пупарии истребляются либо крупными субстратными хищниками *S. 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 экто- 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 ооинантропных мух. Средняя, суммарная для этих видов степень инвазии в природе составила 18% пупариев мух.

Уш.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 exiqa*, *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*.

Уш.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 оставляет 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*, *Phloeoporus* и некоторые *Aleocharinae*. В горных лесах Тянь-Шаня фауна мицетобийных стафилинид состоит из 55 видов, из которых более 70% хищники, истребляющие мицетофагов.

ВЫВОДЫ

1. На территории бывшего СССР (включая сопредельные страны) установлено 909 видов с 51 подвидом 78 родов *Oxytelinae*, что составило 47,5% родов и 32,2% видов известной к настоящему времени мировой фауны оксителин (более 3500 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./м кв. 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 и 32 видами); *Omalini* (3 подтрибы с 41 родом и 432 видами); *Pseudopsini* (1 вид); *Dimerini* (1 вид); *Oxytelini* (5 подтриб с 15 родами и 411 видами); *Olisthaerini* (2 вида); *Phloeocharini* (3 вида); *Pholidini* (4 вида); *Oseriini* (2 подтрибы с 2 родами и 3 видами); *Piestini* (4 подтрибы с 7 родами и 15 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* и *Pselaphidae*. Анализ гомологии признаков дает основание считать *Pselaphidae* производной группой от стафилинид. *Oxytelinae* - наиболее примитивная и исходная для всех других стафи-

линид 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 соединений 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 морфо-экологических типов имаго стафилинид - эпибионты, скважники, криптобионты, симфилы и паразиты с подклассами бегущих (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. Морфо-экологическая типизация стафилинид может быть использована в их систематике.

6. Подсемейство *Oxytelinae* в целом и 4 из 11 составляющих его триб обладают всесветным распространением, однако не имеют 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, Алтай и Приморье.

7. Подавляющее большинство оксителин и других стафилинид тесно связаны со скоплениями разлагающейся органики, являющимися транслокальными и алопатрическими 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 градиентами гидротермического режима, характером рассредоточения пищевых ресурсов и другими условиями в различных дозах субстрата.

8. Широкий спектр пищевых режимов оксителин проявляет тенденции становления специализации и перехода к зоофагии в наиболее продвинутых эволюционных стволах стафилинид. У оксителин выявлено 45% хищников, 5% мицетофагов, 30% хищников, 16% со смешанным питанием и 5% фитофагов (*Smallini*-поллинофаги и др.).

9. Стафилиниды - облигатные хищники - 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. Кортикальные и мицетобитные стафилиниды играют существенную роль в снижении численности коценофагов и мицетофагов.

Список работ,

опубликованных по теме диссертации

1. Зибницкая Л. В., Кашев В. А., Байтурсинов К. Б., Чильдебаяв М. К. Роль стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в регуляции численности энтогенных фаз развития паразитических нематод // Изв. АН КазССР. 1991. N 1. С. 83-85.

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

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

4. Кашеев В.А. Новые виды жуков-стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) из пустыни Кызылкум // Энтомол.обозр. 1982. № 3. С.31-38.

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

6. Кашеев В.А. Морфологические адаптации нидиколов жилищ мелких позвоночных пустыни Кызылкум // Деп. в ВИНТИ. № 3788. 1982. 26 с.

7. Кашеев В.А. Роль нидиколов в регуляции численности эктопаразитов большой песчанки в пустыне Кызылкум // Деп. в ВИНТИ. № 2734. 1982. 14 с.

8. Кашеев В.А. Жизненные формы беспозвоночных - обитателей нор большой песчанки в пустыне Кызылкум. В кн.: Животный мир Казахстана и прокл. его отраны. 1982. С.93-96.

9. Кашеев В.А. Материалы по фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) центральных и северных Кызылдумов // Деп. в ВИНТИ. № 6349. 1982. 16 с.

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

11. Кашеев В.А. К фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) долины нижнего течения реки Или // Изв. АН КазССР.

1984. № 1. С.24-29.

12. Кашев В.А. Материалы по фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) побережий Капчагайского водохранилища // Деп. в ВИНИТИ. № 769. 1984. 34 с.

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

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

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

16. Кашев В.А. Динамика численности энтомофагов в прибрежных биотопах Юго-Восточного и Центрального Казахстана. В кн.: Перспект.рег.числ. гноса. Алма-Ата. 1986. 43. С.108-117.

17. Кашев В.А. Морфологические абберации систематических признаков у некоторых видов рода *Bledius* (Coleoptera, Staphylinidae) // Деп. в ВИНИТИ. № 34. 1987. 10 с.

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

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

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

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

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

23. Кашеев В.А. Два новых вида и определительная таблица подрода *Elbidus* (Coleoptera, Staphylinidae) фауны СССР // Энтомол. обозр. 1991. Выд. I. С.109-114.

24. Кашеев В.А. Ландшафтно-экологический анализ стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) гор Южного Казахстана // Мат.-лы X совещ. по почв. зоологии. Новосибирск, 1991. 62 с.

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

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

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

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

29. Кашеев В.А., Дубяцкий А.М. Естественная регуляция численности эктопаразитов большой песчанки надикольными энтомофагами и паразитоидами в Южном Казахстане // Деп. в ВИНИТИ. № 6349. 1982. 26 с.

30. Кашеев В.А., Зибницкая Л.В., Чильдебаев М.К. Роль

копробионтных жесткокрылых в регуляции численности гельминтов сельскохозяйственных животных // Мат.-лы Всес.копф.по паразитол. Ташкент. 1988. С.94.

31. Кашев В.А., Зибницкая Л.В., Чильдебаяев М.К. Материалы по фауне мицетобионтных стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) горных лесов Северного Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау // Изв. АН КазССР. 1989. № 2. С.35-38.

32. Кашев В.А., Исаков Б.В. Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) из колоний большой песчанки (Rhopalum opimum Licht.) в пустыне Кызылкум // Изв. АН КазССР. 1981. № 5. С.35-40.

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

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

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

36. Кашев В.А., Чильдебаяев М.К. Ловушка для насекомых // Авт.свид. № 1505488. 1989.

37. Кашев В.А., Чильдебаяев М.К., Поарев А.М. Двухкамерный эксгаустер для отлова членистоногих // Авт.свид.№ 1662461. 1991.

38. Кашев В.А., Чильдебаяев М.К. Ловушка для насекомых // Авт. свид. № 1687787. 1991.

39. Кашев В.А., Чильдебаяев М.К., Поарев А.М. Устройство для сбора цуариен мух // Авт. свид. № 1821114. 1992.

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

41. Чилдибаев М.К., Кащеев В.А., Поарев А.М. Фауна копро- и некробионтных стафилинид Джунгарского Алатау // Доп. в ВИНИТИ, № 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.

Кадеев Виталий Александрович

Бұрынғы ССРО - дағы оксителиндер (Coleoptera, Staphylinidae, Oxyselinae) фаунасы

(түйіні)

Тұңғыш рет бұрынғы ССРО мен көршілес елдердегі оксителиндер фаунасына толықтай мәліметтер беріліп, олар жайында анықтама жасалып, 40-тан астам жаңа таксондар сипатталған. Тұмс үсті таксондардың жер бедері мен климат жағдайларына байланыста таралуы заңдылықтары көрсетіліп, кейбір аймақтық фаунаның шығу тегінің ерекшеліктері қарастырылған, алғашқы рет оксителиндер зоогеографиясына шолу жасалған.

Морфологиялық құрылысын және бейімдеушілігін талдай отырып, трибадағы ете ерекше топтарды біріктіретін оксителиндер классификациясы ұсынылған. Бұлардың гомологиялық белгілерін зерттеу Oxyselinae барлық басқа стафилинид тобының алғашқы және ете қарапайым құрылысты жәндіктер екендігін көрсетті. Оксителиндер ішінде ең қарапайымдылары шығу тегі бір, Trigostigini -ға жақын - Proteclini, Phloeosagariini және Silphidae. Морфологиялық және филогенетикалық зерттеулер Acocharina-ның Aleocharinae-ның құрамына кіретіндігі туралы толықтай айтуға негіз береді.

Стафилинидтердің экологиялық бейімдеушілігін білдіретін ең күшті факторлар анықталған. Бірінші рет ересек стафилинидтер үшін морфоэкологиялық типтер жүйесі ұсынылған. Құрылыс ерекшеліктері жәндіктің белгілі бір субстратта және онда орналасу ретіне қарай, тіршілік ортасын пайдалануына, қимыл-қозғалыс түрлері мен қоректену тәртібіне тәуелді болатындығы көрсетілген.

Жіні көзделетін субстраттарда стафилинидтердің белгілі бір биотоптар мен олардың ішінде таралу заңдылықтары талданған. Стафилинидтердің тау мен жазық жерлердегі биоценоздарда алатын орны мен экосистемалық ролі анықталған.

Kastcheev Vitaliy Aleksandrovich

Oxytelinae (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 a zoogeographical 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 close to Silphidae. Morphological and philogenetical 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 imagoes of Staphylinidae for the first time.