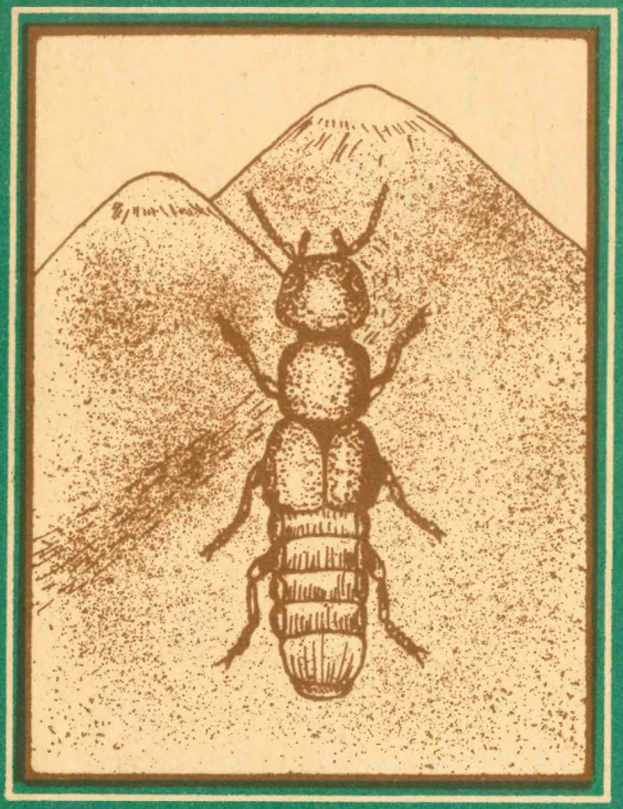
595
Б124

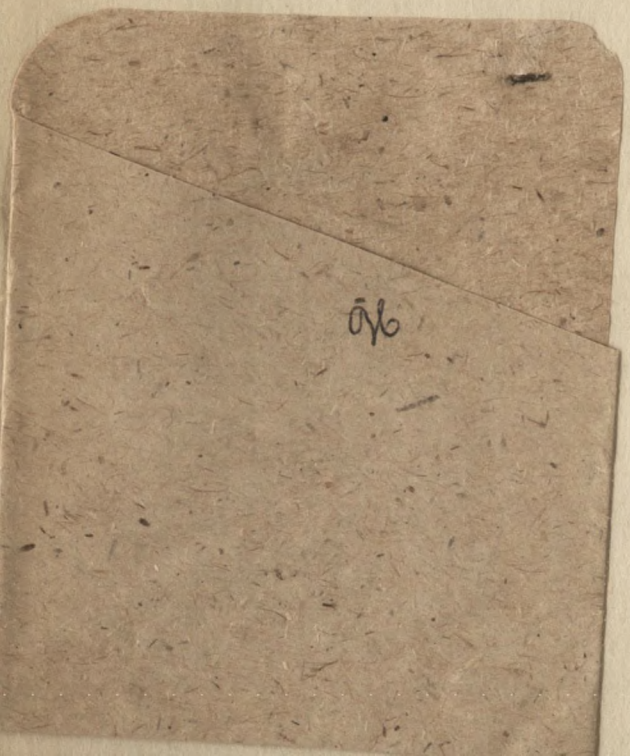
Digital Library Repository
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

# ЭКОЛОГИЯ СТАФИЛИНИД КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ



А. С. Бабенко

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Томский ордена Октябрьской Революции и ордена Трудового
Красного Знамени государственный университет
имени В.В.Куйбышева

А.С. Бабенко

1-955526 хр

# Экология стафилинид Кузнецкого Алатау

Под редакцией доктора биологических
наук Г.С.Золотаренко

Научная библиотека
Для книг
ТГУ

Издательство Томского университета
Томск - 1991

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Биб. 25 экз. Ю 483

УДК 591.5:595.763.33(235.222 + 235.223)

Бабенко А.С. Экология стафилинид Кузнецкого Алатау. - Томск: Изд-во Том.ун-та, 1991 - 191 с. - 300 экз. - 1 р.50 к.
1907000000.

В монографии обобщаются оригинальные и литературные материалы по изучению экологии стафилинид (1979-1987 г г.) на территории Кузнецкого Алатау. Рассматриваются особенности распределения коротконадкрылых жуков в пределах биогеоценозов в различных вертикально-поясных зонах, анализируется структура населения стафилинид массовых экологических групп. Показана специфика динамики суточной и сезонной активности, смены населения стафилинид при восстановлении растительности на просеках, Исследованы основные черты биологии ряда видов и групп стафилинид.

Для энтомологов различного профиля, почвенных зоологов, студентов-биологов и преподавателей биологических специальностей.

Рецензент - кандидат биологических
наук В.В.Реморов

ISBN 5-7511-0407-2

1907000000
Б 177/012/-91 70 - 89

© А.С.Бабенко, 1991 .

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

# ВВЕДЕНИЕ

Рост промышленного потенциала Западной Сибири, связанный в немалой степени с созданием Канско-Ачинского и Кузнецкого топливно-энергетических комплексов, выдвигает среди прочих проблему охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов.

В настоящее время в значительной степени преобразуются природные ландшафты Кузнецкого Алатау: интенсивно ведется добыча полезных ископаемых, строятся линии электропередач, ведется заготовка древесины и т.п. В этой обстановке успешное решение природоохранных проблем во многом зависит от состояния мониторинга окружающей среды.

Сложная структура и многообразие функциональных связей в биоценозах затрудняют наблюдения за их интегральными реакциями на внешние воздействия. Поэтому при практической организации мониторинга очень важен выбор отдельных групп организмов, наиболее чувствительных к антропогенным воздействиям. Одной из таких групп являются коротконадкрылые жуки - стафилиниды. Высокая избирательность большинства видов стафилинид по отношению к условиям среды, выражающаяся в строгой приуроченности их к определенным биотопам, делает их весьма ценным объектом для биоиндикации [Тихомирова А.Л.,1982].

Стафилиниды - одно из самых многочисленных в видовом и количественном отношении семейств жесткокрылых, насчитывающее свыше 25000 видов в мировой фауне и свыше 2000 видов - в фауне СССР. Они заселяют почву, подстилку, гниющие растительные остатки, грибы, падаль, экскременты, встречаются на цветах и листьях растений, в норах и гнездах позвоночных животных и общественных насекомых [Тихомирова А.Л.,1973].

Стафилиниды, обладая широким спектром питания и большой численностью, играют важную роль как в естественных, так и в искусствен-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



но созданных биоценозах. Единственный на русском языке обзор литературы о хозяйственном значении стафилинид приведен в монографии А.Л.Тихомировой (1973); в ряде последующих работ содержатся сведения о стафилинидах, уничтожающих вредителей сельскохозяйственных растений [Vickeman G.P., Sanderland K.D. ,1975; Finlyason D.G., Campbell C.J. ,1976; Manley G.V. ,1977; Богданов Ю.А., 1980; Затямина В.В., Черненко В.Ю., 1981; Boiteau G. ,1983] и стволовых вредителей [Арефин В.С., 1974; Коломиец Н.Г., Богданова Д.А., 1980], о медицинском значении стафилинид р. Paederus ,чья гемолимфа содержит токсины, вызывающие везикулярный дерматит [McCrae A.W., Visser S.A, 1975; Chang F., 1982 ; Frank J., 1987] Стафилиниды р. Aleochara разводятся для борьбы с двукрылыми - вредителями сельского хозяйства [Макаренко Г.Н., 1969; Адашкевич Б.П., Перекрест О.Н., 1973, 1974; Бондаренко В.Н., Сторожков Ю.В., 1974; Сторожков Ю.В., 1975; Pesche K., Fuldner G. ,1977; Бакасова Н.Ф., 1984]. Стафилиниды особенно многочисленны в почве и в подстилке различных лесных насаждений и агроценозов. Сведения о стафилинидах имеются в многочисленных в последнее время работах по фауне и экологии обитателей лесной подстилки [Матвеев В.А., Тихомирова А.Л., 1975; Дмитриенко В.К., Сухинина Л.В., 1978; Kroker H. 1978; Верещагина Т.Н., 1984; Кащеев В.А., 1983; Shakir S.H., Fielder H.J., 1983; Teodoreanu M., 1983; Paramenter R.R., McMacon J., 1984] и сельскохозяйственных угодий [Topp W., 1977; Богач Я., Кощанова Р.Е., 1982; Andersen A. ,1985, 1982; Соболева-Докучаева И.И., Солдатова Т.А., 1983; Богач Я., Поспишил Я., 1984; D'Huster M., Desender K. ,1984], а также мелиорированных болот [Хотько Э.И., 1980]. Многие стенотопные стафилиниды, чутко реагирующие на изменение окружающих условий, могут служить надежными индикаторами определенного типа почв [Szujecki A., 1966; Шуецки, 1968] и отдельных стадий сукцессий в биогеоценозах [Тихомирова А.Л., 1978, 1979; Разумовский С.М. и др., 1981; Богданов Ю.А., 1981]. Большинство

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



жуков сильно подвержены влиянию пестицидов [ Echtedar E,1969; Воронова А.Д.,1971; Самерсов В.Ф. и др.,1978; Kolbe W. ,1980; Дмитриенко В.К.,1978] и могут служить удобными объектами при изучении действия ядов на наземных хищных членистоногих.

Несмотря на важное значение в природе и хозяйственной деятельности человека, видовой состав, распространение и экология стафилинид на значительной части территории Советского Союза изучены ещё далеко недостаточно. На русском языке опубликовано лишь две монографии, посвященные коротконадкрылым жукам. Это определитель личинок стафилинид европейской части СССР В.А.Потоцкой (1967) и работа А.Л.Тихомировой (1973), посвященная изучению морфоэкологических особенностей и филогенеза стафилинид. Последний труд содержит в себе каталог фауны СССР и сопредельных стран.

Имеющиеся в настоящее время определители коротконадкрылых жуков охватывают фауну лишь европейской части СССР или включают только отдельные рода или подсемейства [Киршенблат Я.Д.,1932,1936,1938, 1965; Coiffait H.,1967,1972,1974,1978; Hammond P.,1976; Smetana A., 1976,1978; Schilow W.F.,1977,1981; Dvorak J.,1981] . По отдельным родам, особенно подсемейства Aleocharinae , вообще отсутствуют определительные таблицы на русском языке, так что даже идентификация массового материала зачастую затруднена. В имеющиеся определители не входит часть стафилинид, распространенных на территории Сибири.

Даже с фаунистической точки зрения коротконадкрылые жуки региона изучены очень слабо и неравномерно. В большинстве ранних работ по фауне жуков приводятся лишь списки собранных насекомых, иногда снабженные краткими морфологическими описаниями. Эти публикации являются итогом работ академических экспедиций XIX века, причем большинство описаний новых видов сделано на основании изучения восточносибирской фауны [ Motschulsky V. ,1859,1869; Solsky S. ,1871, 1872,1875; Eppelscheim E. ,1893; Sahlberg J. ,1880,1885,1897 и

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



др.]. Многие названия из данных описаний впоследствии сведены в синонимы.

К первым сведениям о стафилинидах юга Западной Сибири относятся работы Г.К.Маннерхейма [Mannerheim G.,1830] с кратким описанием Omalium sibiricum Mannh.; Ф.В.Меклина [Maeklin F.,1877], описавшего Olophrum limbatum Maeklin, а также Ф.Геблера [Gebler F.,1848], упоминающего новый вид Eucnecosum limbatum Gebl. из предгорий Западного Алтая. В начале XX века появляются описания новых видов с Алтая; это Mycetoporus altaicus [LuseG.,1901], Olophrum brevicolle, Atheta oreophila , A.lederi , Pyroglossa opaca, Gabrius altaicus , Xylodromus opacus, Phyllodrepa atricapilla[Bernhauer M. ,1901,1903,1922]. Несколько видов стафилинид ( Philonthus splendens F.,Staphylinius erythropterus L. , Creophilus maxillosus L. ,Cntholestes murinus L. ) указано в статьях В.В.Внуковского, посвященных фауне жуков бывших Каменского,Кузнецкого и Новониколаевского округов[ Wnukowskij W.W. ,1921,1927,1928 ].

Отдельные сообщения о нахождении стафилинид в ходах стволовых вредителей в таежной зоне Западной Сибири появляются в публикациях, касающихся дендрофильных насекомых и их энтомофагов [Криволуцкая Г.О.,1965; Тарасова Д.А.,1965; Харитонова Н.З.,1972 и др.]. Наиболее полный список стафилинид - обитателей ксилофильных сообществ Сибири (30 видов) приводится в монографии Н.Г.Коломийца и Д.А.Богдановой (1980), посвященной хищникам насекомых-ксилофагов. В книге даны краткие сведения о распространении коротконадкрылых жуков, а для некоторых видов ( Atrecus pilicornis Payk., Nudobius lentus Grav.,Philonthus albipes Grav., Quedius plagiatus Mannh.) отмечаются особенности экологии. Однако в работе ошибочно указано географическое распространение ряда видов, в частности, такие стафилиниды,как Bolitobius lunulatus L. , Philonthus politus L. , Philonthus albipes Grav.,давно известны в Сибири [Якобсон Г.Г.,1905-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



1916] и не являются для нее новыми.

Некоторые сведения о стафилинидах содержатся в публикациях, касающихся изучения почвенной фауны юга Западной Сибири. В работах о животном населении почв Алтая [Гришина Л.Г., 1968; Волковинцер В.В., 1968, 1973] приводятся данные о сравнительной численности стафилинид (без определения видовой принадлежности жуков) в различных почвах Центрального и Юго-Восточного Алтая. В статье Ю.Б.Бызовой и З.В.Чадаевой (1965), посвященной характеристике почвенной фауны пихтового леса в Кемеровской области, упоминаются Quedius fuliginosus Grav., Q.humeralis Steph., Xantholinus tricolor F., Atheta aequata Er., собранные в почвенных пробах, как компонент мезофауны осиново-пихтовой тайги.

Несколько работ с новоописаниями южносибирских стафилинид имеется у иностранных авторов; в частности, с Алтая упоминаются Quedius altaicus Korge [Korge M., 1962], Q.centralasiaticus Coiff. [Coiffait H., 1969], Creostiba frigida Sahlb. [Benick G., 1974]. Из Кемеровской области А.Л.Тихомировой (1976) описан новый вид Lathrobium sachalinensis. В пределах Алтае-Саянской горной системы ряд видов отмечается С.М.Яблоковым-Хнзоряном (1975): Stenus tarsalis Ljungh, Xantholinus tricolor F., Philonthus politus L., P.mongolicus Cziki, P.varians Grav., P.alaiensis Fauv., P.suturalis Nord., P.scribae Fauv., P.khnzoriani Coiff., S.incrassatus Er., Ontholestes tesselatus Four., Tachinus elongatus Gyll., T.jacuticus Popp., T.rufipes Deg., T.laticollis Grav., Atheta frigida Sahlb., A.graminicola Grav., Astilbus canaliculatus F., Aleochara pernigra Schub., A.verna Say, A.bipustulata L., Aleochara sp. . В последние годы два новых вида (Stenus humboldti Puthz, S.altaicus Puthz) описано с Северо-Восточного Алтая [Puthz V., 1984]. Коротконадкрылым жукам подсемейств Staphylininae и Paederinae посвящены заметки о стафилинидах Западного Алтая [Бабенко А.С., 1980, 1981].

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таким образом, сведения о стафилинидах Западной Сибири ограничивались небольшим числом преимущественно систематических либо чисто фаунистических работ, касающихся главным образом фауны Алтая. Специального изучения экологии коротконадкрылых жуков на территории Сибири до последнего времени не проводилось. Целью настоящей работы было комплексное исследование экологии и биологии стафилинид Кузнецкого Алатау, района, характеризующегося с одной стороны, сложными орографическими, климатическими и эдафическими условиями, а с другой стороны - все более усиливающимся уровнем хозяйственного освоения. Основное внимание уделялось изучению распределения стафилинид в пределах биогеоценозов в различных вертикально-поясных зонах, исследованию структуры населения жуков в характерных для них субстратах, познанию закономерностей динамики численности и двигательной активности, выявлению основных черт биологии при различной экологической обстановке.

Автор выражает искреннюю благодарность коллективу лаборатории зоологии наземных беспозвоночных НИИ биологии и биофизики ТГУ, где выполнена большая часть настоящей работы, коллективам лаборатории систематики насекомых Зоологического института АН СССР и зоомузея Биологического института СО АН СССР; А.Б.Рывкину, Я.Богачу (ЧСФР) - за помощь в определении некоторых стафилинид; Е.С.Брюзгиной, С.П.Гурееву, В.Е.Дмитриеву, В.Г.Дягилеву, В.Л.Медведевой, И.В.Мартыненко, Н.А.Пастушенко, В.Н.Романенко, И.Ю.Трошковой - за помощь в сборе материала. Автор особенно благодарен А.Л.Тихомировой за постоянную дружескую поддержку и помощь в работе.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

## ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Кузнецкий Алатау является наиболее северным районом Алтае-Саянской горной страны. Этот хребет, вытянутый в направлении, близком к меридиональному, расположен между 53 и 56° с.ш. и между 86-91° в.д. В административном отношении он находится на территории Кемеровской области и Хакасской автономной области Красноярского края. Кузнецкий Алатау представляет собой совокупность средневысотных массивов с наибольшими абсолютными отметками (свыше 2000 м) в южной части хребта. На западе и востоке к нему примыкают крупные котловины: Кузнецкая и Минусинская. Склоны асимметричны: восточный, обращенный к Минусинской котловине, относительно пологий, западный же круто обрывается в Кузнецкую котловину системой крупных уступов. Главный водораздел проходит ближе к западной окраине. На севере Кузнецкий Алатау, единственный из всех хребтов Алтае-Саянской горной системы, достигает подтаежных лесов и южной тайги лесной зоны Приобья и является, таким образом, единственным переходом между равнинной и горной тайгой Западной Сибири. Географическое положение обусловливает его принадлежность к лесной и лесостепной широтным зонам и, следовательно, к суббореальному классу поясности [Типы лесов..., 1980]. Для Кузнецкого Алатау характерна четко выраженная вертикальная поясность растительного покрова. На участках с абсолютными высотами более 1200-1300 м господствуют тундровые ландшафты и лесотундра, в среднегорье (1000-1200 м) - темнохвойная тайга, которая на высотах 700-1000 м переходит в таежно-черневые леса в северо-западной части хребта и в светлохвойные - в восточной части. Еще ниже (250-700 м) расположена область сильно расчлененных низкогорий, постепенно сливающихся с холмистыми участками Кузнецкой и Минусинской котловин [Трофимов С.С., 1975].

Климат Кузнецкого Алатау неоднороден, и наряду с чертами зональности проявляются азональные особенности, приуроченные к орографическим и ландшафтным границам. Располагаясь меридионально, Кузнецкий Алатау

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

представляет собой препятствие для влажных воздушных масс, поступающих с запада, в результате чего на западных склонах выпадает 550-I200 осадков в год, а на восточных - 400-750 мм. Азональные черты климата проявляются не только в центральной части хребта, но и в предгорных областях, с чем связано сложное чередование степных, лесостепных и таежных ландшафтов. На восточном макросклоне, где климатические показатели по высотному профилю более ярко выражены, лесорастительные пояса имеют более определенные границы. Лето в среднегорье умеренно прохладное, в низкогорье - теплое. Со второй половины мая до конца августа - половины сентября средние суточные температуры превышают I0°С. Сумма температур за теплый период года равна I200-I800°.

Для почвенного покрова лесного пояса Кузнецкого Алатау характерна его однородность, большая мощность почвенных горизонтов, мелкоземистый глинистый механический состав. Нижнюю зону почв образуют светло-серые глубокоподзолистые почвы алтайской черни, распространенные с высоты 200-300 м над ур.м. В верхних горизонтах гор развиты горные слабоподзолистые почвы. В высокогорном поясе встречаются небольшие участки горно-тундровых и несколько чаще горно-луговых почв [Западная Сибирь,I963].

В Кузнецком Алатау выделяются две лесорастительные провинции: западные участки относятся к Салаиро-Западнокузнецкой провинции пихтовых лесов, а на восточном макросклоне представлена Восточно-кузнецко-Минусинская провинция лиственничных и сосновых лесов. На западном и северном склонах базисным поясом является вторичная лесостепь, смыкающаяся на севере с зональными подтаежными лесами. В предгорной части расположены сосново-мелколиственные леса. На высотах от 400 до I000 м распространены черневые, таежно-черневые и горно-таежные леса. В предгольцово-субальпийском поясе (II00-I300 м) участки криволесий и лугов чередуются с зарниками, а выше сменяются горной тундрой.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



На восточном макросклоне базисным поясом служит сухая степь. Лесостепь расположена на различных высотах, достигая по отдельным южным склонам 1100 м. Пояс светлохвойно-мелколиственных лесов пространственно сопряжен с участками лесостепи и занимает высоты 300 - 700 м. Выше распространены горно-таежные леса, в которых фрагменты лиственничных и сосновых лесов встречаются среди массивов темнохвойной тайги. Предгольцовый и гольцовый пояса граничат с гольцами западного склона. В целом субальпийские и тундровые ландшафты формируются на отдельных гольцах на необычно низких высотах ( с 1100м ), что обусловлено в основном континентальностью климата и эдафическими условиями. Субальпийские участки формируются здесь как незональные образования, в отличие от высотно-зональных, климатически обусловленных высокогорных сообществ Алтая и Саян [Шумилова Л.В.,1962].

Сведения о животном мире Кузнецкого Алатау имеются в многочисленных фаунистических публикациях, посвященных главным образом позвоночным животным. Достаточно хорошо изучена фауна некоторых групп насекомых, населяющих те же субстраты, что и стафилиниды. В частности, среди жесткокрылых здесь исследовались щелкуны [Черепанов А.И., 1957], мертвоеды [Ерышов В.И.,Романенко В.Н.,1981], жужелицы [Ерышов В.И.,1984; Ерышов В.И.,Трофимова О.А.,1984], долгоносики [Кривец С.А.,1984 а,б]. В этих работах, основанных в ряде случаев на сборах и наблюдениях на тех же стационарах, где нами изучались коротконадкрылые жуки , , приводятся сведения по фауне и экологии наиболее массовых групп герпето- и педобионтов.

Наши исследования проводились на трех стационарах и в серии маршрутов, охватывающих все основные ландшафты Кузнецкого Алатау (рис.1). В 1980-1981 и 1986 г г. работа проводилась близ с.Ломачевка Ижморского района Кемеровской области, на выположенной предгорной равнине у северо-западной оконечности

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Рис.I. Карта-схема района исследований:
○ – районы стационарных работ;
● – районы маршрутных работ

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



хребта с абсолютными отметками высот 200–290 м. Основным лесным элементом ландшафта являются осиново–березовые и березово–сосновые леса. В 1979,1982–1987 гг. основные исследования охватили район р.п.Берикульский Тисульского района Кемеровской области. Здесь хорошо представлены подтаежные и таежные ландшафты северных отрогов, расположенные на высотах 300–800 м. Стационарные наблюдения проведены также в 1983–1987 г г. в районе с.Малая Сыя Хакасской автономной области. Данный район включает участки щебнистых и луговых степей,перемежающиеся с березово–лиственничными лесами, расположенными на высотах 500–800 м. Выше (700–1000м ) они сменяются кедрово–пихтовыми лесами. Маршрутные исследования проведены в предгорных участках Мариинско–Ачинской лесостепи, в низкогорной степи восточного макросклона, на низкогорных и среднегорных лесостепных участках, в предгольцовых криволесьях и на гольцах.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены сборы и наблюдения автора, проведенные в 1979-1987 г г. в стационарных условиях и при маршрутных обследованиях в различных районах Кузнецкого Алатау. Использованы также коллекционные материалы Зоологического института АН СССР, Биологического института СО АН СССР и литературные данные.

Всего автором обработано около 6300 экземпляров имаго и свыше 1000 яиц, личинок и куколок стафилинид. Основные экологические наблюдения выполнены в вышеназванных стационарах в полевых и лабораторных условиях.

Несмотря на появление в последнее время хороших современных руководств по изучению почвенной фауны [Количественные методы.., 1987] , методы сбора и изучения стафилинид остаются еще недостаточно разработанными и постоянно совершенствуются. Ниже описаны некоторые специфические особенности учетов и наблюдений за коротконадкрылыми жуками, использованные нами в работе.

Основная масса коротконадкрылых жуков собрана при просеивании почвы и подстилки, при обследовании разлагающейся древесины, грибов, навоза, падали, цветущих растений, а также под камнями, корой и разлагающимися растительными остатками. Большая часть стафилинид-герпетобионтов отловлена почвенными ловушками. При учете обитателей почвы и подстилки отбирались пробы площадью 0,0625 $м^2$, что несколько меньше общепринятых [Гиляров М.С.,1975], однако пробы небольшого размера позволяют собирать стафилинид строго в пределах чистых растительных ассоциаций, предварительно оконтуренных по фактическому распределению растений-индикаторов [Тихомирова А.Л., 1979]. Разбор почвенных проб производился с помощью колонки сит с отверстиями 5, 3, 1 и 0,5 мм.

Стафилиниды, активно передвигающиеся в верхних слоях подстилки и по поверхности почвы, собраны с помощью почвенных ловушек.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



В настоящее время на практике применяются преимущественно крупные ловушки, объемом 0,2-I,0 л [Тихомирова А.Л.,I975; Грюнталь С.Ю., I982],и лишь изредка - пробирки с диаметром входного отверстия I8 мм [Шилов В.Ф.,I977]. Нами чаще использовались короткие пробирки и пенициллиновые флаконы глубиной 55-60 мм и диаметром входного отверстия I4 мм. Такие микроловушки обладают рядом существенных преимуществ. Их можно размещать в различных комбинациях на очень близком расстоянии друг от друга, что позволяет более подробно проследить распределение многих быстро передвигающихся обитателей подстилки в пределах конкретного биотопа. В процессе установки микроловушек значительно меньше нарушается подстилка и растительный покров обследуемого участка, а вокруг ловушки не остается свежевырытой почвы, которая может оказывать привлекающее действие на некоторых насекомых. С этой точки зрения удобны также граненые стаканы [Кудрин А.И.,I97I], но микроловушки в отличие от них менее громоздки и не привлекают внимания посторонних людей. Микроловушки удобны именно для сбора стафилинид, так как в них относительно чаще попадаются мелкие беспозвоночные (в том числе практически все коротконадкрылые жуки) и реже - жужелицы и другие крупные представители мезофауны [Бабенко А.С.,I985]. К недостаткам микроловушек относится их сравнительно малая уловистость [Kustor V. , Novak T. , I980] и быстрая заполняемость в период массовой активности беспозвоночных, что требует более частых проверок. В качестве фиксатора в ловушках нами использовался 4% раствор формалина, который является оптимальным фиксирующим веществом для жуков [Феоктистов В.Ф., I980; Waage B.E.,I985], хотя и обладает некоторыми аттрактивными свойствами [Vogel J. ,I983].

Для привлечения стафилинид-некрофилов устанавливались ловушки с трупами птиц и мелких млекопитающих. При сборе жуков с падали и экскрементов применялся в основном метод флотации: исследуемый

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



субстрат помещался в ведро с водой, а всплывшие насекомые фиксировались в 70% спирте.

Для наблюдений за развитием, питанием и поведением стафилинид было заложено 486 садков, в качестве которых использовались чашки Петри различного диаметра, кристаллизаторы и стеклянные банки емкостью 0,2-0,5 л. Для содержания некоторых личинок старшего возраста наиболее удобными оказались короткие пробирки или стеклянные бюксы, которые закрывались ватными тампонами и помещались в эксикатор. Подобная методика рекомендована А.Л.Тихомировой и О.А.Мельниковым (I975) и хорошо зарекомендовала себя при изучении развития стафилинид в лаборатории. В качестве субстрата в садках использовался предварительно прокаленный мелкий песок; необходимая влажность воздуха поддерживалась с помощью смоченных в воде кусочков фильтровальной бумаги. Днем садки находились в полуосвещенном помещении; температура окружающего воздуха в зависимости от целей исследования поддерживалась от I0 до 25°С. В садках хищных жуков кормили разрезанными личинками мучного хрущака (Tehebria molitor), разрезанными тараканами (Periplaneta americana), а также живыми насекомыми. При изучении пищевой специализации хищников им попарно предлагали различных мелких беспозвоночных, отличавшихся по размерам, подвижности и плотности покровов.

При монтировке материала у части самцов извлекался половой аппарат, хранившийся затем в основном в капсулах ленты коррекс. Для идентификации части представителей подсемейства Aleocharinae были изготовлены постоянные препараты лапок, гениталий и лабио-максиллярного комплекса в жидкости Фора.

Осмотр садков с размножающимися стафилинидами проводился ежедневно. При этом в садке у имаго отбирались все отложенные яйца и переносились в отдельные садки, что позволяло, с одной стороны, избегать каннибализма, а с другой - с точностью до суток определять

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



сроки развития яиц. Появившиеся личинки и куколки также помещались в отдельные садки, причем в одном садке содержались личинки лишь одного возраста, что облегчало наблюдения за их поведением и сроками индивидуального развития. Наблюдения за стафилинидами с очень коротким сроком преимагинального развития (Oxyporus maxillosus F. и некоторыми другими мицетофагами) проводились несколько раз в сутки и продолжительность сроков их преимагинального развития прослежена с точностью до 4-6 часов.

Зарисовка яиц, личинок и куколок проводилась с помощью рисовального аппарата РА-7; фотосъемка живых жуков и преимагинальных фаз - с удлинительными кольцами и макрофотоприставкой ПЗФ, съемка препаратов - на микроскопе МБИ-6. Большая часть личинок, куколок и яиц хранилась в 70% спирте, часть экзувиев и оболочек яиц смонтирована в сухом виде.

При определении материала использованы ключи Я.Д.Кирюшкина (1965), А.Сметаны [Smetana A.,1958], Г.Лозе [Lohse G.,1964,1974], А.Шуецкого [Szujecki A. ,1964,1980], А.Куаффе [Coiffait A. ,1967], а также ряд работ, посвященных описаниям родов или групп и имеющих определительные таблицы с включением видов, отсутствующих в крупных сводках [Luse G. ,1901,1906; Zohngon C. ,1968; Ulrich M., Campbell J.,1974; Smetana A.,1976,1978; Hammond P. ,1976; White E. ,1977]. Определение личинок проводилось их выведением до имаго и уточнялось по сводкам В.А.Потоцкой (1967) и Я.Богача [Bohac J.,1982].

926434

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

## СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ СТАФИЛИНИД

### Основные экологические группы

Выделение экологических групп среди животных проводится с использованием различных критериев. Для некоторых представителей напочвенной мезофауны (жужелиц, чернотелок) удобно выделять экогруппы с вычленением определенных видов по принципу предпочтения ими разных участков природных экологических градиентов местообитаний (зональных, вертикальных или катен). Такие экогруппы, или ландшафтно-экологические комплексы, являются удобными единицами при зоологической диагностике почв [Гиляров М.С., 1965; Мордкович В.Г., 1978].

Поскольку стафилиниды кроме почвы и подстилки заселяют разлагающиеся растительные и животные остатки, грибы, цветки и листья растений, гнезда птиц и норы млекопитающих, мы выделяем экологические группы среди коротконадкрылых жуков по принципу предпочтения ими определенных субстратов в пределах различных ярусов биогеоценоза. В каждом из трех вертикальных ярусов (почвенном, напочвенном и надпочвенном) расположены стации определенных экологических групп (рис. 2).

Каждому ярусу свойствен определенный набор биогеогоризонтов, характеризующихся различной плотностью субстрата и трофической базой. Места обитания большинства коротконадкрылых жуков располагаются в напочвенном и почвенном ярусах. В напочвенном ярусе сосредоточена основная часть растительного опада и остатков отмерших животных, протекают процессы их разложения и гумификации [Арнольди К.В., Арнольди Л.В., 1963]. Напочвенный ярус лесного биогеоценоза по классификации К.В.Скуфьина [1977] слагается из двух горизонтов: надподстилочного пленочного и подстилочного. Надподстилочный горизонт характеризуется примерным равенством газообразной и твердой фаз, большой подвижностью обитающих в нем животных, значительными сезонными изменениями их видового состава и численности. Биомасса надподсти-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



лочного горизонта очень непостоянна, так как большинство беспозвоночных используют его для перемещений внутри биогеоценоза.

В подстилочном горизонте твердая и газообразная фазы образуют единую объемную рыхло-губчатую конструкцию. Подстилка характеризуется богатым животным населением, доступным для хищников. Верность обитателей подстилки своему горизонту невысока, так как они часто используют почву для укрытия и прохождения отдельных стадий развития, а надподстилочный горизонт - для латеральных перемещений. В подстилке обитают также многие виды беспозвоночных животных, свойственные минеральному профилю (дождевые черви, энхитреиды, личинки жуков и др.), которые, совершая вертикальные миграции, способствуют формированию органопрофиля почв [Гришина Л.А., 1983]. В то же время подстилка является результатом многих процессов и тесно связана со всеми компонентами лесного биогеоценоза, а не только с почвой. В связи с этим ряд авторов [Дылис Н.В., 1983; Карпачевский Л.О., 1983] предлагают считать её особой подсистемой лесного биогеоценоза.

Изучение обитателей подстилки представляет особый интерес, так как в её относительно тонком слое в большом количестве концентрируются различные загрязняющие вещества. Поэтому беспозвоночные животные, жизненный цикл которых полностью или частично проходит в лесной подстилке, относятся к одному из наиболее уязвимых компонентов лесного биоценоза к действию токсических загрязняющих веществ. Вследствие токсического воздействия загрязняющих веществ на обитателей подстилки могут происходить вторичные биоценотические сдвиги в популяциях других животных, обусловленные нарушениями трофических связей в пищевых цепях [Тихомиров Ф.А., 1983].

Основная масса стафилинид, населяющих подстилку, совершает постоянные миграции, и часть жуков определенное время находится в надподстилочном горизонте. На наш взгляд, разделение напочвенных стафилинид на герпето- и стратобионтов неправомерно, так как активно

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



передвигающиеся по поверхности опада жуки значительно большую часть времени проводят в подстилочном горизонте. По данным А.Л.Тихомировой (1973), выход стафилинид на поверхность ни в коей мере не снижает облигатности их связи со скважинами. На лугах, полях и других биотопах открытого типа стафилиниды большую часть жизни также проводят под различными укрытиями (в отмирающей дернине, под отдельными упавшими растениями, в мусоре и т.п.). Таким образом, стафилинид, населяющих напочвенный ярус, мы рассматриваем как представителей одной экологической группы, учитывая при этом, что в неё входят жуки с различной степенью активности на поверхности в определенный период онтогенеза.

В почвенном ярусе биогеоценоза активное движение крупных беспозвоночных, в том числе многих стафилинид, сильно ограничено. Большинство коротконадкрылых жуков, приуроченных к почвенным горизонтам, обитают преимущественно в различных трещинах и скважинах. Подавляющее большинство стафилинид населяет верхние слои почвы, до глубины 5-10 см. В лесных биогеоценозах плотность стафилинид в подстилке приблизительно та же или чуть ниже, чем в верхнем слое почвы, и специфических почвенных обитателей, не встречающихся в подстилке, практически не найдено. Среди обитателей почвы и подстилки встречаются все массовые и эвритопные виды: Astilbus canaliculatus F., Tachinus rufipes De Geer. , T.marginellus Grav. , T. bicuspidatus J.Sahlb. , Philonthus decorus Grav.и др. Их плотность значительно колеблется в зависимости от типа подстилки, сезона, погодных условий. В среднем на одном квадратном метре встречается от 6 до 24 экз. коротконадкрылых жуков. В почве на глубине 5-10 см численность жуков снижается по сравнению с подстилкой в 3-5 раз, а глубже 10-15 см стафилиниды практически не встречаются (табл. I).

В почве лугов и степных участков численность коротконадкрылых жуков колеблется от 1,8 до 17,4 экз. на квадратный метр, причем и

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



здесь основная масса стафилинид заселяет самые верхние горизонты почвы (табл. 2). Характерными обитателями луговой дернины являются Philonthus lepidus Grav. , Staphylinus fulvipes Scop., S. stercorarius Oliv. , многие представители р.р. Tachyporus и Atheta.

Большинство стафилинид герпето- и педобионтов по типу питания являются хищниками, поедающими мелких беспозвоночных (представители р.р. Philonthus, Ocypus, Tachinus , Quedius, Lathrobium и др.). Для некоторых оксителин (Oxytelus , Trogophloeus) характерны сапрофагия и альгофагия.

Многие подстилочные обитатели регулярно совершают миграции в верхние слои почвы, но лишь в достаточно рыхлой лесной почве крупные стафилиниды (Staphylinus erythropterus L, S.sibiricus Gebler.) могут, по нашим наблюдениям, активно прокладывать ходы, зарываясь на глубину 10-13 см. В более плотной почве коротконадкрылые жуки не прокладывают собственных ходов и обитают исключительно в скважинах. Лишь в хорошо увлажненных пойменных почвах некоторые стафилиниды роют небольшие норки (представители р. Trogophloeus ) или прокладывают ходы глубиной до 30-40 см (жуки р. Bledius). По данным А.Л.Тихомировой (1973), большинство стафилинид могут лишь расширять уже имеющиеся щели и не прокладывают собственных ходов.

Несмотря на то, что в глубине почвы стафилиниды встречаются относительно реже, чем в подстилке, здесь гораздо чаще попадаются личинки коротконадкрылых жуков. В верхних слоях почвы окукливаются не только стафилиниды - обитатели подстилки, но и копрофилы (многие Platystethus , Oxytelus и Philonthus) и мицетофилы (Oxyporus , Bolitobius , Omaliinae). В конце осени и в зимнее время в верхних слоях и в скважинах почвы относительно увеличивается доля стафилинид, активная часть жизненного цикла которых проходит в субстратах напочвенного яруса. В холодный период года в почве для стафилинид создаются наиболее благоприятные условия, обеспечивающие выживание

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица I

Плотность населения стафилинид в почве и подстилке в лесах Кузнецкого Алатау

| Биотоп | Численность жуков (экз./м$^2$) | | | |
|---|---|---|---|---|
| | подстилка | почва | | |
| | | 0-5 см | 5-10 см | 10-15 см |
| Сосняк черничнозеленомошный | 6,2 ± 3,2 | 5,0 ± I,4 | 0,8 ± 0,6 | 0,4 ± 0,2 |
| Сосново-березовый | 9,8 ± 2,6 | ,6 ± 0,3 | 2,0 ± I,2 | 0,8 ± 0,2 |
| Пихтовый мелкотравный | I3,5 ± 2,8 | 4,2 ± I,8 | 0 | 0 |
| Черневой | I0,I ± I,5 | I2,2 ± 5,5 | 2,6 ± I,0 | 0 |
| Осиновый крупнотравный | 22,5 ± 3,8 | I9,8 ± 4,7 | 5,2 ± I,2 | 2,6 ± 0,4 |
| Березово-лиственничный вейниково-брусничный | I6,I ± 6,0 | 8,8 ± 2,2 | 0 | 0 |
| Лиственнично-осиновый брусничнo-осоковый | I7,5 ± 2,5 | I2,0 ± I,0 | 0 | 0 |
| Кедрово-пихтовый крупнотравно-вейниковый | 24,0 ± 6,6 | 20,2 ± 5,5 | I,0 ± 0,2 | - |
| Подгольцовое кедрово-березовое криволесье водянико-лишайниковое | I0,0 ± 4,5 | I2,2 ± 6,0 | 4,0 ± I,5 | - |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 2

Плотность населения стафилинид в почвах
луговых и степных биотопов Кузнецкого Алатау

| Биотоп | Численность жуков (экз./м$^2$) | | |
|---|---|---|---|
| | 0-5 см | 5-10 см | 10-15 см |
| Ковыльная степь | 0,8 ± 0,2 | 1,0 ± 0,2 | 0 |
| Луговая степь | 7,4 ± 1,6 | 3,8 ± 0,6 | 0,8 ± 0,1 |
| Выкашиваемый разнотравно-злаковый луг | 14,8 ± 3,2 | 2,6 ± 0,4 | 0,1 |
| Крупнотравный луг | 11,6 ± 1,2 | 3,2 ± 0,8 | 0,1 |
| Пучковый луг | 10,6 ± 2,2 | 2,4 ± 0,6 | 0 |

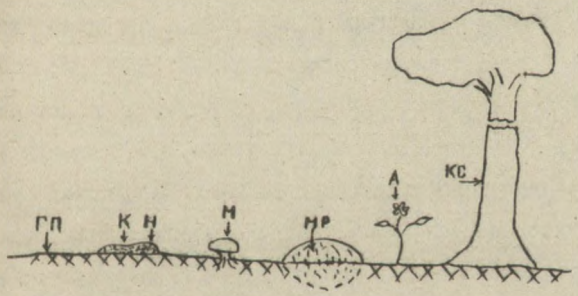



Рис. 2. Размещение основных экологических групп стафилинид в различных ярусах биогеоценоза:
ГП - герпето- и педобионты; К - копрофилы; Н - некрофилы; М - мицетофилы; МР - мирмекофилы; А - антофилы; КС-ксилофилы

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



в условиях сурового климата.

Обитатели эфемерных субстратов напочвенного яруса - навоза и падали - характеризуются в районе исследований сравнительно небольшим видовым разнообразием, достигая при благоприятных условиях огромной численности в сравнительно ограниченном пространстве. Так, в одной "лепешке" коровьего навоза встречается до нескольких сотен экземпляров стафилинид. Большинство копрофилов (Platystethus laqueatus Marsh., Oxytelus rugosus Grav. и др.) в массе встречаются в коровьем и конском навозе, а их количество на различных лесных и луговых участках в значительной степени зависит от интенсивности выпаса крупного рогатого скота.

Жуки-некрофилы в районе исследований представлены сравнительно небольшим числом видов и приурочены в основном к трупам мелких млекопитающих и птиц, встречаясь также в пищевых отбросах близ жилья человека. Наиболее массовые виды (Creophilus maxillosus L. и Ontholestes murinus L.) поедают личинок двукрылых (Muscidae), а более мелкие некрофилы (Aleochara curtula Goezze. и др.) уничтожают яйца трупных обитателей. Кроме того, C. maxillosus питается тканями трупов на начальной стадии разложения.

Ещё один эфемерный субстрат напочвенного яруса - шляпочные грибы - также хорошо освоен короткокрылыми жуками. Стафилиниды заселяют самые разнообразные шляпочные грибы во всех биоценозах Кузнецкого Алатау. Они встречаются как в свежих плодовых телах, так и в находящихся на различных стадиях разложения. Среди стафилинид мицетофилов доминируют Tachyporinae и Aleocharinae (многие Bolitobius, Mycetoporus, Gyrophaena, Atheta, Oxypoda и др.). Облигатными обитателями грибов (мицетобионтами по Benick L., 1952) являются все представители рр. Gyrophaena и Oxyporus.

Большая часть жизненого цикла мицетобионтов связана с плодовыми телами шляпочных грибов, в связи с чем численность и распрост-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



ранение жуков в значительной степени определяется обилием и размещением грибов в пределах биотопов. Огромное число стафилинид является временными посетителями грибов, как свежих, так и разлагающихся. Это в основном хищники, привлекаемые сравнительно легко доступными обитающими в грибах насекомыми.

Более подробно особенности экологии массовых групп стафилинид - обитателей подстилки и эфемерных субстратов - будут рассмотрены ниже.

Относительно малым видовым разнообразием характеризуются в районе исследований стафилиниды, относящиеся к экологическим группам мирмекофилов, ксилофилов и антофилов.

Немногочисленный комплекс стафилинид-мирмекофилов представлен облигатными обитателями муравьиных гнезд - симфилами ( Atemeles paradoxus Grav, A.pubicollis Brisont. ), а также стафилинидами рода Zyras Grav., менее продвинутыми по пути эволюции мирмекофилии [по Wheelez ,1910 цит. по Длусскому Г.М.,1967]. Жуки рода Atemeles попадались только единичными экземплярами в муравейниках Formica rufa L. или в непосредственной близости около них в сосновых лесах. Эти стафилиниды полностью внедрены в социальную систему муравьев и не могут существовать вне её. Им свойственны многочисленные морфологические особенности, адаптивные к мирмекофилии (мирмекоподобный габитус, наличие заметных тергальных желез в виде трихом, характерные позы при передвижении). Экскреты этих жуков содержат эфиры, отрицательно действующие на муравьев. Жуки живут в центре гнезда, не подвергаясь нападению со стороны муравьев. Во время передвижения муравьиных колонии стафилиниды переносятся муравьями, причем особи, несущие жуков, держатся в центре колонны [Hölldobler B. ,1969].

Стафилиниды рода Zyras ближе к предковым формам, от которых произошли более специализированные к мирмекофилии жуки [Wasmann E. ,1930]. Они обитают обычно вблизи муравьиных гнезд, хотя

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



в поисках добычи (трупы муравьев, ослабленные особи, отбросы муравейника) могут проникать в муравейники. Стафилиниды р. Zyras в отличие от Atemeles не имеют ярко выраженных морфологических адаптивных черт для симфилии с муравьями. В то же время у жуков имеются тергальные и пигидиальные железы, выделяющие секрет, отпугивающий или "умиротворяющий" муравьев [Kolbe W. ,I97I; Hölldolber B. et al, I98I]. При отсутствии привычной пищи жуки пытаются нападать на муравьев, однако лишь 5% таких попыток заканчиваются успешно. По другим данным [Kolbe W. ,I97I], у Z.humeralis хищничества не наблюдается. Иногда жуки поедают мелких насекомых, перетаскиваемых муравьями [Kistner D.,I979].

Жуки рода Zyras встречаются гораздо чаще, чем Atemeles . В сосновых посадках в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау, а также в березово-лиственичных лесах восточного макросклона хребта Z.humeralis Grav. является одним из доминирующих видов в лесной подстилке (средняя динамическая плотность популяции в середине лета - 6,2 экз./I00 ловушко-сут.), причем отдельные особи встречались на значительном отдалении (более 30 м) от муравьиных гнезд. Кроме вышеназванных стафилинид в муравейниках единично встречались хищники из р.р. Dinarda , Xantholinus , Quedius , отношения которых с муравьями строятся на основе синехтрии.

Для напочвенного яруса характерны стафилиниды двух экологических групп - ксилофилы и антофилы. Обычным компонентом лесных сообществ являются стафилиниды-ксилофилы, на протяжении всего или большей части жизненного цикла связанные с древесиной. Среди них имеются как хищники, так и сапрофаги. Пищевая специализация хищников весьма разнообразна. Мелкие жуки из р. Placusa питаются в основном яйцами короедов и лишь в единичных случаях Placusa depressa Maekt. пытался нападать на личинок I возраста. Представители р. Quedius (Q.plagiatus Mannh. , Q.tenellus Grav. ) истребляют ли-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



чинок короедов и мелких (до 7 мм) дровосеков, а личинки и имаго Nudobius lentus Grav. поедают короедов на преимагинальных стадиях, крайне редко нападая на имаго Ips sexdentatus Boem. В литературе [ПотоцкаяВ.А.,1973; Коломиец Н.Г.,Богданова Д.А.,1980] отмечается, что N.lentus питается также личинками златок (Buprestidae ) и долгоносиков (Curculionidae ). По нашим наблюдениям, роль энтомофагов-подкорников в регуляции численности ксилофагов незначительна, что подтверждает данные других авторов [Васечко Г.И.,1982].

К сапрофагам относятся Platystethus arenarius Four., найденный под корой пихты и кедра, Phloeonomus lapponicus Zett. характерный обитатель сосновых пней, а также Xylodromus depressus Grav. и Conosoma littoreum L. , тяготеющие к ослабленным и поваленным осинам. Стафилиниды-сапрофаги чаще всего приурочены к поваленным деревьям и колодам с влажной, легко отслаивающейся корой, реже встречаются в пнях или усыхающих деревьях. Питаются жуки органическими остатками в разлагающихся частях луба и древесины, отдавая предпочтение загнивающему слою камбия.

Большинство ксилофилов не имеют облигатной связи с деревьями определенных пород. В то же время N. lentus отмечен только под корой хвойных деревьев, P. lapponicus - лишь под корой и в древесине сосны и очень редко кедра, а C. littoreum встречался в поваленных стволах осины и не зарегистрирован на деревьях хвойных пород. Массовый в наших сборах вид P. depressa образует скопления до 40-50 экз.на $1дм^2$ как под корой хвойных (ель, кедр, сосна), так и лиственных (осина, ива) деревьев.

Немногочисленная группа антофилов в Кузнецком Алатау представлена тремя видами. Мелкие оксителины Euspha1erum minutum F., E.florale Panz. найдены на цветущей травяной растительности, преимущественно на крупнотравных лугах. Стафилиниды на цветках встречаются главным образом в первой половине лета, в период массового цве-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



тения эфемеров (с 5-10 июня по 10-15 июля) (табл. 3). Особенно высокой численности (до 20-30 экз. на одном соцветии) достигают стафилиниды на купыре и борщевике. На цветках купальницы численность жуков редко превышает 4-5 экз., обычно они встречаются поодиночке или парами. Стафилиниды р. Eusphalenum питаются растительной пыльцой, иногда повреждая генеративные органы цветков. На цветках встречается также один вид хищных стафилинид - Anthophagus angusticolli Mannh. Имаго этого вида найдены на цветках и листьях крыжовника, где жуки поедали тлей.

## Комплексы напочвенных стафилинид и их распределение в пределах биогеоценозов

Разнообразие природных ландшафтов Кузнецкого Алатау создает сложную мозаику экологических условий для стафилинид, заселяющих почву и подстилку. При изучении территориального размещения жуков были обследованы различные лесные, степные и луговые формации, расположенные в различных вертикально-поясных зонах на абсолютных высотах от 200 до 1400 м над у.м. Во всех исследуемых биогеоценозах были заложены учетные площадки, как правило, - в виде профиля-транссекта с охватом максимального количества стаций, характерных для стафилинид.

На пространственное распределение стафилинид в пределах биогеоценозов большое влияние оказывают особенности микроклимата, которые определяются микрорельефом, структурой растительного покрова, степенью затененности биотопа и т.п. Ранее отмечалось, что стафилиниды, как и некоторые другие хищные напочвенные жесткокрылые, склонны к образованию скоплений, причем у P.decorus склонность к агрегированию проявляется в различных типах леса и не зависит от уровня численности популяций [Дмитриенко В.К., 1979]. Поэтому при учетах стафилинид и выявлении предпочитаемых ими стаций сбор материала производился раздельно на участках с различным микроклиматическим режимом.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 3

Встречаемость **Eusphalerum minutum** на цветках в низкогорьях Кузнецкого Алатау

| Растение | Месяц, пятидневка | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | июнь | | | | | | июль | | |
| | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | | 1 | 2 | 3 |
| Купальница (Trollius asiaticus) | + | + | + | + | + | | + | | |
| Лютики (Ranunculus) | | | + | + | + | | + | + | |
| Мытник (Pedicularis sibirica) | | | | | | | | + | |
| Чина Гмелина (Lathyrus gmelinii) | | | | | + | | + | | |
| Мышиный горошек (Vicia cracca) | | | | | | | + | + | + |
| Борщевик (Heracleum dissectum) | | | | + | + | | + | | |
| Дягиль (Archangelica) | | | | + | + | | + | | |
| Купырь лесной (Anthriscus) | | | | | | | + | + | |
| Лапчатка (Potentilla chrysanta) | | | | | | | | + | |
| Клевер (Tripholium lupinaster) | | | | | | | + | + | |
| Василистник (Thalictrum minus) | | | | | | | | + | + |
| Пион (Paeonia anomala) | | + | + | + | | | | | |
| Подорожник (Plantago) | | | | | + | | + | + | |
| Молочай (Euphorbia pilosa) | | | | + | + | | | | |
| Примула Палласа (Primula pallasii) | + | + | | | | | | | |
| Спирея (Spiraea media) | | | | | | | + | + | + |
| Одуванчик (Taraxacum officinale) | | | | + | + | | + | | |
| Сердечник крупнолистный (Cardamine macrophylla) | | | | | | | | + | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



В северных предгорьях Кузнецкого Алатау (окр. пос.Ломачевка) основными лесными элементами ландшафта являются березово-сосновые, сосновые и осиново-березовые леса, в отдельных местах разреженные, так как используются под выпас и сенокошение. Данный район претерпел наибольшую антропогенную трансформацию среди всех, где нами проводилось изучение стафилинид. Основные учетные площадки заняты следующими лесными и луговыми растительными ассоциациями:

I.Березово-сосновый разнотравный лес. Древостой разновозрастный, двухъярусный сформировался на месте вырубленного соснового леса. Состав: 5Б 5С. Травостой пятнистый, представлен разнотравными сообществами с участием костянки (Rubus saxatilis ), осоки (Carex macroura), купальницы (Trollius asiaticus), девясила (Inula salicina ), бобовых.

2. Березово-осиновый лес с примесью сосны (4Б 5О 1С). В подлеске представлены черемуха, рябина и ива высотой от 3 до 6 м. Травяной ярус сильно разрежен, представлен разнотравными сообществами с участием костянки, ириса (Iris ruthenica ), ежи ( Dactylis glomerata), лесного дудника (Angelica silvestris).

3. Разнотравно-разнозлаковая микроассоциация у границы просеки и березово-соснового леса. Доминируют ежа сборная, костяника, ирис, василистник, купальница, хвощ лесной ( Equisetum silvaticum ), дудник и володушка ( Bupleurum aureum ).

4. Луговозлаковая микроассоциация в центральной части просеки. Основу растительности составляют полевица белая ( Agrostis alba ), пырей ползучий (Agropyron repens ), тимофеевка (Phleum pratense ), овсяница луговая (Fertaca pratensis), мятлик (Poa pratensis). Из разнотравья присутствуют мышиный горошек (Vicia cracca ), девясил, одуванчик (Taraxacum officinale ), зопник (Phlomis tuberosa), душица (Origanum vulgare), чина луговая (Lathynus pratensis).

5. Сосняк-черничник зеленомошный с примесью березы (10С + Б).

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



В подлеске ива и черемуха, среди кустарников доминирует шиповник. В напочвенном ярусе обычны черника (Vaccinium myrtillus ), майник (Maiantenum bifolium ), хвощи и плауны. У стволов деревьев развит покров из зеленых мхов.

Данные биогеоценозы формируются на дерново-подзолистой грунтово-глеевой среднесуглинистой почве.

Видовое разнообразие стафилинид достигает максимума в березово-осиновом лесу (36 видов), а в сосновых формациях и на участках просеки значительно уменьшается (табл. 4). Состав доминантов во всех биогеоценозах сравнительно однороден, хотя в каждом типе леса и луговой формации их доля неравнозначна. В сосновом лесу ведущая роль среди стафилинид принадлежит A. canaliculatus (32% среди всех отмеченных здесь коротконадкрылых жуков). Другие обычные для данного участка виды значительно уступают ему по численности (Xantholinus tricolor-I2,4%, Tachyporus abdominalis - I0,4%). Средняя суммарная плотность стафилинид в почве и подстилке сосняка невелика - I2,4 экз./м$^2$.

В березово-сосновом лесу сохраняется доминирующая роль A.canaliculatus (27,8%), однако возрастает относительная доля субдоминантов - X.tricilor и P.decorus (соответственно I8 и I7,4% среди всех стафилинид). По сравнению с сосняком здесь чаще встречается массовый лесной вид P.decorus , а обычный в сосновом лесу Staphylinus eusthropterus резко снижает свою численность. В сосново-березовом лесу появляются также обычные обитатели подстилки мелколиственных лесов Philonthus rotundicollis и Quedius fuliginosus , отсутствующие в сосняке. Плотность стафилинид в данном лесу выше, чем в сосновом (I7,2 экз./м$^2$), в основном за счет преобладания в пробах мелких тахипорин и некоторых педерин.

В березово-осиновом лесу в разряд доминантов переходит P.decorus (30,8%), а A.canaliculatus встречается почти в два раза реже.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 4

Биогеоценотическое размещение и относительная численность стафилинид в лесах северных предгорий

| Вид | Биогеоценоз | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | березово-сосново-разнотравный | березово-осиновый | разнотравно-разнозлаковый | лугово-злаковый | сосново-черничнно-зеленомошный |
| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Всего видов | 28 | 36 | 23 | I8 | 25 |
| Из них (%): | | | | | |
| Megarthrus sinuatocollis Bois.,Lac. | 0,3 | 0,2 | | | I,0 |
| Deliphrum tectum Pk. | | | | | 0,5 |
| Olophrum consimile Gyll. | 0,6 | | | | |
| Arpedium quadratum Grav. | | + | | | |
| Anthophagus angusticollis Mannh. | | 0,2 | 0,I | | |
| Oxytelus piceus L. | 0,2 | | | | |
| O. nitidulus Grav. | | 0,2 | I,2 | | |
| Mycetoporus splendidus Grav. | 0,6 | | | | 0,4 |
| Conosoma pedicularium Grav. | | 0,4 | 0,5 | 0,6 | 0,3 |
| Tachyporus nitidulus F. | | | | 0,4 | |
| T.obtusus L. | I,2 | I,0 | I,8 | 2,6 | 0,3 |
| T.abdominalis F. | 0,2 | 0,2 | | | I0,4 |
| T.solutus Er. | 0,6 | | | | |
| T.hypnorum F. | | 0,6 | 3,0 | 6,2 | 0,3 |
| T.chrysomelinus L. | 0,9 | I,I | 3,2 | 7,2 | |
| Tachinus marginatus Gyll. | 5,4 | I,3 | | | I,4 |
| T.rufipes Deg. | | | | | 0,4 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Продолжение табл.4

| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|
| T.elongatus Gyll. | | | | | 0,8 |
| Leptusa pulchella Mannh. | 0,2 | 2,6 | | | |
| Sipalia circellaris Grav. | 3,4 | 0,6 | | | 7,2 |
| Atheta ssp. | 6,5 | 9,2 | 4,4 | I,8 | 4,I |
| Astilbus canaliculatus F. | 27,8 | I8,2 | 24,5 | 29,0 | 32,0 |
| Zyras humeralis Grav. | 4,9 | 2,I | 3,2 | 5,0 | 7,6 |
| Phloeopora testacea Mannh. | | 0,2 | | | |
| Aleochara milleri Kr. | | | 0,5 | | |
| A.bilineata Gyll. | | | | | + |
| Stenus comma Lec. | 0,2 | | | | |
| S.clavicornis Scop. | 0,6 | | 0,5 | I,0 | 0,2 |
| S.humilis Er. | | 0,3 | | | |
| S.vastus Benick | + | | | | |
| S.canaliculatus Gyll. | | 0,2 | | | |
| S.cicendeloides Schall. | | | I,5 | | |
| Stilicus orbiculatus Pk. | | 0,4 | 0,7 | I,0 | |
| Lathrobium quadratum Pk. | | | | | 0,4 |
| L.rufipenne Gyll. | 0,I | 0,I | | | |
| L.brunnipes F. | I,2 | I,8 | | | |
| Othius melanocephalus Grav. | + | | | | |
| Gyrohypnus fracticornis Muell. | | 0,5 | 4,0 | 5,6 | |
| G.atratus Heer | | | I,6 | 2,4 | |
| Xantholinus linearis Oliv. | | I,4 | | | |
| X.tricolor F. | I8,0 | 8,2 | 3,6 | 0,8 | I2,4 |
| Philonthus politus L. | I,8 | 2,3 | | | I,2 |
| P.rotundicollis Men. | 3,I | 3,3 | | | |
| P.debilis Grav. | | 0,8 | | | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окончание табл. 4

| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|
| P.decorus Grav. | I7,4 | 30,8 | I4,6 | I2,4 | 8,2 |
| P.varius Gyll. | | | | | 0,2 |
| P.lepidus Grav. | | | I0,4 | 8,4 | |
| P.agilis Grav. | | 0,6 | | | |
| P.sordidus Grav. | | + | | | |
| P.umbratilis Grav. | | 0,7 | | | |
| Gabrius subnigritulus Reitt. | | | | | + |
| Ocypus fulvipennis Er. | | | + | 4,2 | |
| O.ater Grav. | | + | | | |
| O.fuscatus Grav. | I,6 | 4,2 | 2,I | | 0,7 |
| Staphylinus sibiricus Gebl. | + | | | | + |
| S.stercorarius Oliv. | | | | I0,2 | |
| S.erythropterus L. | 0,6 | | 3,7 | 2,0 | 8,8 |
| Quedius fulgidus F. | | + | | | |
| Q.fuliginosus Grav. | 2,0 | 4,2 | | | |
| Q.molochinus Grav. | | 0,2 | | | |
| Q.tenellus Grav. | | | + | | |
| Q.maurorufus Grav. | + | 0,4 | | | 0,2 |
| Q.boops Grav. | | 0,2 | | | |
| Суммарная численность жуков (экз./м$^2$) | I7,2 | 24,5 | I4,8 | II,2 | I2,4 |
| Биомасса (мг/м$^2$) | 20,3 | 45,0 | I9,8 | I0,5 | 34,2 |

+ - единичные находки.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Разнообразие стафилинофауны возрастает здесь за счет присутствия многих Oxytelinae и Staphylininae, не встречающихся в сосняках ( Philonthus debilis, P.agilis, Ocypus ater, Quedius boops) либо играющих там подчиненную роль (Ocypus fuscatus ) В то же время в березово-осиновом лесу резко снижается активность у X.trilolor и не попадается S.erythropterus. Средние показатели численности стафилинид березово-осинового леса 24,5 экз./м$^2$ выше, чем в других близлежащих биогеоценозах. Это достигается за счет повышенной плотности в почве и подстилке стафилинид и ряда оксителин.

Среди двух растительных микроассоциаций просеки березово-соснового леса более благоприятной для проживания стафилинид является разно-травно-разнозлаковая. Это своего рода переходный участок от леса к лугу, так как здесь элементы структуры лесного биогеоценоза сохраняются лучше, чем в центральной части просеки. Весьма близки показатели относительной численности массовых видов ( A.canaliculatus и P.decorus ) в разнотравной ассоциации и на участке березово-соснового леса. Однако изменение экологических условий в сторону большей освещенности напочвенных горизонтов приводит к резкому снижению или полному исчезновению на просеке ряда видов, массовых или обычных в лесу. Так, относительная численность X.tricolor уменьшается в разнотравных ассоциациях в 5 раз по сравнению с березово-сосновым лесом, а Tachinus marginatus , Sipalia circellaris, Q.fuliginosus не встречаются в разнотравно-разнозлаковых микроассоциациях. На просеке выше по сравнению с лесными участками относительная численность Stilicus orbiculatus , Tachyporus obtusus, T.hypnorum , T.chrysomelinus , а Cyrohypnus atratus и Philonthus lepidus встречались только на открытых участках, лишенных древостоя.

Микроассоциация с преобладанием луговых злаков занимает преимущественно центральную часть просеки. Здесь при невысоком разнообразии (18 видов) отдельные стафилиниды встречаются чаще, чем на

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



других участках ( T.chrysomelinus, Ocypus fulvipennis , Stenus clavicornis). Только здесь для данной серии биогеоценозов отмечен Staphylinus stercorarius, а доминантом, как и на всех просеках, является A.canaliculatus .

В целом в предгорьях лесные биогеоценозы характеризуются и более высоким видовым разнообразием стафилинид и их большей плотностью в подстилке и верхних слоях почвы. Как правило, численность и биомасса жуков выше на более затененных участках с хорошо развитым подростом и средней густотой травостоя.

В северных и северо-западных низкогорьях, где господствуют горно-таежные ландшафты, изучение распределения стафилинид проводилось в различных вариантах осиновых и темнохвойных лесов, а также на лугах, имеющих в ряде случаев антропогенное происхождение (вырубки, сенокошение).

В осинниках исследовались следующие биогеоценозы:

I. Осиновый крупнотравный лес, 40-50-летний (IO 0). Сомкнутость крон 0,4-0,5. Травостой хорошо развит, его проективное покрытие - 50-60%, высота - до I,4-I,8 м. Доминируют купырь лесной, борщевик, герань, лук победный(Allium sativum ), папоротник; в нижнем ярусе - кислица.

Хорошо развит горизонт подстилки из полуразложившихся остатков древесной и травянистой растительности.

2. Молодой осиновый лес (I2-I5-летний), с хорошо развитым кустарниковым горизонтом из малины, кислицы. Встречаются отдельные деревья рябины. Сомкнутость крон - 0,7-0,8. Травостой разреженный, пятнистый, при доминировании глухой крапивы (Lamium album), молочая, борца, мышиного горошка, герани, будры.

3. Осиновый подрост на вырубке 5-6-летнего возраста, сильно захламленной стволами деревьев. В травостое доминируют как крупнотравные (борец, скерда, борщевик), так и злаковые (вейник) элементы.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Сохранились отдельные кустарники, входившие ранее в состав подлеска: черемуха и таволга. У поваленных стволов деревьев остался I типично лесной вид папоротника ( Phegopteris connectilis ) и напочвенный покров из мхов.

4. Поляна в березово-осиновом лесу (4Б+6О) с сомкнутостью крон 0,4-0,5. В первом травяном ярусе с проективным покрытием 80% доминирует мышиный горошек. В нижнем ярусе травостоя присутствуют лук победный, клевер луговой, вороний глаз ( Paris quadrifolia ). Напочвенный покров образуют мхи.

Осинники в своем развитии связаны с горной серой лесной тяжелосуглинистой маломощной почвой.

Среди осиновых формаций наибольшими показателями видового разнообразия, численности и активности коротконадкрылых жуков характеризуется спелый крупнотравный лес (табл.5). Для данного биогеоценоза характерно доминирование на протяжении всего сезона одного вида ( P.decorus ), хотя он попадается преимущественно в подстилке и не проникает в почву глубже чем на 3-5 см. Личинки P.decorus также встречаются преимущественно в подстилке, но они менее активны и относительно реже, чем имаго, попадаются в ловушки, а собраны в основном при просеивании почвы и подстилки. Относительная численность других обычных для старого осинника стафилинид не превышает 8-10% ( Tachinus rufipes ). Биомасса коротконадкрылых жуков в данном осиннике также достаточно велика (56,7 мг/м$^2$) по сравнению с биомассой стафилинид в почве и подстилке во всех биогеоценозах предгорий и низкогорных ландшафтов. В крупнотравном осиновом лесу микроклиматические условия для проживания большинства стафилинид наиболее благоприятны: хорошо развитый горизонт подстилки, постоянно высокое количество опада и обилие микропонижений рельефа создают относительно благоприятный гидротермический режим для стафилинид и массы мелких беспозвоночных, которыми питаются жуки.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Таблица 5

Биогеоценотическое размещение и относительная численность стафилинид в осиновых лесах низкогорий

| Вид | Биогеоценоз | | | |
|---|---|---|---|---|
| | крупнотравный осинник | молодой осинник | подрост осины на вырубке | поляна в березово-осиновом лесу |
| I | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Всего видов | 37 | 23 | 23 | 27 |
| Из них ( % ): | | | | |
| Megartnrus affinis Er. | 0,2 | | | |
| Omalium sp. | 0,4 | | | |
| Proteinus ovalis Er. | | 0,2 | | |
| Olistaerus substriatus Gyll. | 0,I | | | |
| Oxytelus rugosus F. | I,2 | | I,8 | 3,2 |
| O.sculpturatus Grav. | | 0,6 | 0,3 | |
| Mycetoporus brunneus Marsh. | I,0 | 0,I | | |
| Tachyporus obtusus L. | + | 2,2 | 2,4 | 4,0 |
| T.hypnorum F. | | | | 0,I |
| T.chrysomelinus L. | | | 6,0 | |
| T.macropterus Steph. | 0,I | 2,4 | 3,0 | 5,0 |
| Tachinus pallipes Grav. | 0,I | | | |
| T.rufipes Deg. | 9,8 | | 4,2 | I0,6 |
| T.laticollis Grav. | 7,0 | | | |
| T.marginellus Grav. | 2,6 | | | |
| Atheta fungi Grav. | + | | | |
| A.linearis Grav. | | | | 0,I |
| A.elongatula Grav. | + | | | |
| A.sp.1 | + | | | |
| A.sp.2 | | | 3,2 | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Продолжение табл.5

| I | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|
| A.sp.3 | | | 0,3 | |
| Astilbus canaliculatus F. | 9,3 | I8,2 | 20,3 | I2,I |
| Zyras humeralis Grav. | I,0 | 6,2 | 5,0 | 4,4 |
| Oxypoda sp. | | | 0,3 | |
| Stenus humilis Er. | | | | 0,4 |
| Lathrobium brunnipes F. | + | | | |
| L.quadratum Pk. | I,0 | | | |
| L.fulvipenne Grav. | | + | | |
| L.elongatum L. | + | | | |
| Xantholinus tricolor F. | 3,2 | 7,6 | | 2,3 |
| X.longiventris Heer. | | | 0,3 | |
| Neobisnius procerulus Grav. | I,0 | 0,8 | | |
| Philonthus nitidus F. | 0,6 | 0,2 | | 0,2 |
| P.suturalis Nord. | + | | | |
| P.politus L. | I,0 | 3,I | 0,3 | 2,8 |
| P.chalceus Steph. | | | | + |
| P.addendus Sharp | + | | | 0,6 |
| P.carbonarius Gyll. | I,0 | | | 0,I |
| P.rotundicollis Men. | + | | | |
| P.ebeninus Grav. | | | | 0,I |
| P.concinnus Grav. | | | | 0,2 |
| P.decorus Grav. | 58,7 | 40,6 | I2,3 | 38,2 |
| P.latiusculus Mochh. | 0,3 | | + | |
| P.fuscipennis Mannh. | | 3,0 | I0,9 | 0,6 |
| P.varius Gyll. | 0,2 | 0,4 | | |
| P.lepidus Grav. | | 0,6 | I,2 | 2,6 |
| P.gilis Grav. | 0,4 | 0,2 | | |
| P.binotatus Grav. | + | | | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окончание табл. 5

| I | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|
| Ocypus fuscatus Grav. | I,I | 2,0 | 3,5 | 6,2 |
| O.picipennis F. | | 0,8 | 0,4 | |
| O.ater Grav. | 0,7 | | | I,6 |
| Staphylinus pubescens Deg. | 0,4 | | 0,6 | |
| S.stercorarius Oliv. | | | 0,2 | 0,I |
| S.erythropterus L. | | 0,I | 0,I | 0,4 |
| S.fulvipes Scop. | | | | 3,2 |
| Quedius fuliginosus Grav. | 4,0 | 8,2 | 0,3 | 2,4 |
| Q. molochinus Grav. | + | | | |
| Q. tenellus Grav. | | + | | |
| Q. boops Grav. | 0,2 | 0,6 | | |
| Heterothops sp. | | | | 0,2 |
| Суммарная численность жуков (экз./м$^2$) | 25,0 | 18,4 | 15,0 | 176 |
| Биомасса (мг/м$^2$) | 56,7 | 29,8 | 21,1 | 23,5 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



В молодом осиновом лесу сохраняется доминирование P.decorus (40,6%) и вдвое увеличивается относительная численность эврибионтного A.canaliculatus . Среди общего количества собранных здесь коротконадкрылых жуков увеличивается доля таких видов, как X.tricolor и Q.fuliginosus . Уменьшение видового разнообразия стафилинид по сравнению со старым осинником происходит за счет исчезновения многих видов р.р. Tachinus. , Atheta и Philonthus . Однако в молодняке присутствуют P.fuscipennis и P.lepidus – виды, тяготеющие к открытым ландшафтам и довольно редко попадающиеся в лесах. Общая плотность стафилинид в молодом осиннике заметно ниже, чем в старом (18,4 экз./м$^2$), а биомасса меньше почти в 2 раза, так как доля многих крупных хищников здесь сравнительно ниже, чем в крупнотравном осиннике. Уменьшению общей плотности и исчезновению целого ряда обитателей лесной подстилки способствует более сильная антропогенная нагрузка на многие участки молодого осинника. Он значительно чаще посещается людьми, время от времени используется под выпас крупного рогатого скота. В результате этого нарушается травяной покров, тонкий слой подстилки вытаптывается, а многие участки почвы значительно уплотняются. Ухудшение условий местообитания сказывается на численности и видовом разнообразии стафилинид.

На зарастающей захламленной вырубке общая плотность стафилинид несколько ниже, чем в молодом осиннике (15 экз./м$^2$). Здесь резко уменьшается доля P.decorus , доминирующего во всех низкогорных лесах, а в разряд доминантов переходит Astilbus canaliculatus .

Для данного биогеоценоза характерна максимальная неравномерность в пространственном размещении коротконадкрылых жуков. У поваленных стволов деревьев и на участках с сохранившимся горизонтом подстилки обычны T.chinus rufipes , P.decorus, Ocypus fuscatus . На открытых местах с преобладанием в травостое злаков доминируют Tachyporus obtusus , T.chrysomelinus , A.canaliculatus . Для крупнотрав-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

ных микроассоциаций характерен P. lepidus и P. fuscipennis , достигающий здесь максимальной относительной численности. Обилие загнивающей древесины способствует оттоку некоторых обычных обитателей подстилки в стации ксилофилов, куда стафилиниды привлекаются обилием и сравнительно легкой доступностью добычи.

На поляне в березово-осиновом лесу структура населения стафилинид близка к таковой в крупнотравном осиннике. Здесь сохраняется доминирующее положение P. decorus, T. rufipes и A. canaliculatus однако видовой состав представителей семейства гораздо беднее, а плотность в почве и в подстилке ниже, чем в осиннике, за счет отсутствия многих Tachinus и Lathrobium . В то же время на поляне относительно чаще встречаются крупные хищники из р.р. Ocypus и Philonthus , а Staphylinus fulvipes и Stenus humilis характерны только для данного биогеоценоза и отсутствуют в других осиновых формациях низкогорий.

В темнохвойных лесах низкогорий Кузнецкого Алатау изучение стафилинид проводилось на четырех основных участках:

I. Пихтовый мелкотравный лес (ІОП), сомкнутость крон - 0,5. Подрост из молодых пихт. В подлеске рябина, черемуха, смородина темно-пурпуровая (Ribes atropurpureum ). Проективное покрытие травостоя - ІО-І5% при доминировании кислички ( Oxalis acetosella ). Подстилка из остатков древесины, хвои, листьев, мха, её мощность 2-3 см. Пихтовый лес является наиболее увлажненным биотопом с длительным застойным переувлажнением почв, что находит отражение в интенсивном проявлении глеевого процесса. Почва здесь горная дерново-глеевая глинистая.

2. Крупнотравная поляна в кедрово-пихтовом лесу. Высота травостоя - І-І,5 м, проективное покрытие ІОО%. В травостое выделяется 3 яруса. В первом доминирует бодяк разнолистный ( Cirsium heterophyllum), присутствуют также купырь лесной, вейник, лабазник (Filipen

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



dula ulmaria ), чемерица, реброплодник(Pleurospermum ), бор развесистый (Milium effusum ). Во втором ярусе доминирует гравилат (Geum rivale) и купальница. Кроме того,во второй ярус входят синюха ( Polemonium coemleum ), подмаренник ( Galium uliginosum ), луговик дернистый (Deschamsia caespitosa ), чина Гмелина. В нижнем ярусе - вороний глаз, кисличка, лук победный.

3. Разнотравно-злаковый луг около кедрово-пихтово-осинового леса. Проективное покрытие травостоя - 65-70%, высота - до 0,7 м. Доминируют луговые злаки.

В понижении рельефа пятнами встречается лук победный. Луг ежегодно выкашивается. Почва буро-серая среднесуглинистая.

4. Кедрово-пихтово-березово-осиновый лес. В подросте - пихта и береза, в подлеске - черемуха, рябина и смородина. Проективное покрытие травостоя - 10-15% при доминировании герани, подмаренника, кисличка. Подстилка из хвои, листьев, мха под кронами кедра и пихты достигает 5-6 см, в межкроновом пространстве - 2-3 см.

Для пихтача характерно высокое видовое разнообразие стафилинид (38 видов) при их относительно небольшой плотности(в среднем 17,5 экз./м$^2$). Лишь у трех видов (P. decorus,S. circellaris и T. marginellus ) относительная численность превышает 10%. Здесь высока относительная численность многих жуков р. Tachinus , некоторых Atheta и Lathrobium (табл. 6). В то же время обычные на более открытых участках эвритопные виды A.canaliculatus и Tachyporus встречаются в переувлажненном пихтаче сравнительно редко. Нижняя часть профиля, заложенного в пихтовом лесу, подходит к ручью; здесь найдены наиболее гигрофильные Omalium excavatum , Philonthus binotatus, P.punctus. В верхней, более сухой части профиля чаще встречаются X. tricolor и Mycetoporus sp., причем последний найден только в толще подстилки у прикорневой части пихты.

На крупнотравном лугу в темнохвойном лесу видовое обилие стафили-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 6

Биогеоценотическое размещение и относительная численность стафилинид в темнохвойных лесах низкогорий

| Вид | Биогеоценоз | | | |
|---|---|---|---|---|
| | пихтач мелкотравный | крупнотравная поляна | разнотравно-злаковый луг | черневой лес |
| I | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Всего видов | 38 | 28 | 2I | 4I |
| Из них (%): | | | | |
| Omalium excavatum Steph. | 0,5 | | | |
| Olophrum consimile Gyll. | 2,2 | | 0,6 | |
| Acidota crenata F. | I,0 | 2,0 | | 3,0 |
| Deliphrum tectum Pk. | I,0 | | | 0,2 |
| Oxytelus nitidulus Grav. | | 0,5 | 0,8 | |
| Mycetoporus sp. | 0,5 | | | I,2 |
| Bryocharis cingulata Grav. | 0,4 | 3,0 | 0,2 | |
| Bolitobius bicolor Cliv. | 2,0 | | | 0,2 |
| Conosoma littoreum L. | 3,6 | 2,0 | | 0,3 |
| Tachyporus obtusus L. | | I,4 | 3,0 | |
| T.abdominalis F. | I,0 | 3,6 | | 0,2 |
| T.chrysomelinus L. | | | 8,8 | 0,2 |
| Tachinus discoideus Er. | 0,2 | | | + |
| T.elongatus Gyll. | 0,I | | | 0,6 |
| T.bicuspidatus Sahlb. | 3,2 | | | 0,6 |
| T.pallipes Grav. | 3,0 | | | |
| T.rufipes Deg. | 5,4 | 6,0 | 3,0 | 3,2 |
| T.laticollis Grav. | 4,6 | 2,2 | | 4,4 |
| T.marginellus Grav. | II,6 | | | I0,0 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Продолжение табл.6

| I | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|
| Sipalia circellaris Grav. | I4,0 | 0,5 | + | 7,5 |
| Atheta sp.1 | I,0 | 4,0 | | |
| A.sp.4 | 2,2 | | | 0,I |
| A.sp.5 | 0,I | | | 0,2 |
| Astilbus canaliculatus F. | 6,6 | I9,5 | I2,0 | II,3 |
| Zyras humeralis Grav. | | 4,0 | 6,2 | |
| Oxypoda sp. | | I,0 | + | 2,0 |
| Stenus tarsalis Lj. | | | 0,4 | |
| Astenus angustatus Pk. | 0,8 | 2,0 | | 0,6 |
| Stilicus angustatus Pk. | 0,I | I,0 | 2,2 | |
| Lathrobium elongatum L. | 2,0 | I,7 | [illegible] | 0,4 |
| L.volgense Hochh. | | | 3,2 | 0,2 |
| L.brunnipes F. | 0,I | 0,2 | | 3,0 |
| L.latum Tich. | 2,I | | | 0,3 |
| Atrecus pilicornis Pk. | | | | 0,5 |
| Xantholinus tricolor F. | 6,0 | 6,5 | 9,0 | 6,0 |
| X.longiventris Heer | 0,4 | | | |
| Philonthus splendens F. | | + | 0,5 | + |
| P.nitidus F. | | 3,0 | I,0 | 0,2 |
| P.chalceus Steph. | | 0,3 | 3,0 | + |
| P.addendus Sharp | 2,0 | | | + |
| P.rotundicollis Men. | I,2 | | | 3,2 |
| P.setosus Sahlb. | | | | 0,5 |
| P.decorus Grav. | I8,4 | 23,4 | I9,3 | 36,6 |
| P.lepidus Grav. | | 2,0 | 4,6 | |
| P.cruentatus Gmel. | + | 0,5 | | 0,2 |
| P.binotatus Grav. | 0,6 | | | + |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окончание табл. 6

| I | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|
| P.punctus Grav. | 0,2 | | | I,0 |
| Gabrius nigritulus Grav. | | | | 0,5 |
| Ocypus fuscatus Grav. | + | I,6 | 6,0 | 0,4 |
| O.fulvipennis Er. | | I,0 | 3,2 | |
| O.ater Grav. | + | | | 0,4 |
| Staphylinus fulvipes Scop. | 0,2 | 4,0 | | 0,I |
| Quedius fuliginosus Grav. | 0,I | 3,0 | | 0,6 |
| Q.cincticollis Er. | | | | + |
| Q.boops Grav. | 0,8 | | | |
| Суммарная численность жуков (экз./м$^2$) | I7,5 | 15,9 | 14,3 | 24,9 |
| Биомасса(мг/м$^2$) | 29,8 | 32,2 | 25,0 | 37,6 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

нид сокращается до 28 видов за счет выпадения многих обитателей лесной подстилки из подсемейств Oxytelinae и Tachyporinae . Здесь преобладают эвритопный A.canaliculatusи X.tricolor. Близ муравейников обычен Z.humeralis, а в луговой дернине – Philonthus lepidus и Tachyporus obtusus . На поляне увеличивается по сравнению с лесными биогеоценозами относительная численность таких крупных хищников, как Staphylinus fulvipes , Ocypus fuscatus и Philonthus nitidus , причем последний встречается только в гниющих растительных остатках и в навозе. По средней плотности населения стафилинид (I5,9 экз./м$^2$) поляна лишь немного уступает пихтовому лесу, а по биомассе ( 32,2мг/м$^2$) даже превосходит его. В целом микроклиматические условия крупнотравной поляны более однородны на всем протяжении биогеоценоза, чем в лесу, что способствует увеличению относительной доли эврибионтов в общей массе стафилинид.

На разнотравно-злаковом выкашиваемом лугу учеты стафилинид проводились на профиле, расположенном от границы луга со смешанным лесом до заболоченного понижения, где травяной покров сильно разрежен. Близ границы леса в массе попадается доминирующий в данном биогеоценозе P. decorus , а также обычны здесь X.tricolor и Ocypus fuscatus . В центральной части луга доминируют Tachyporus chrysomelinus , P. lepidus , A. canaliculatus , Ocypus fulvipennis . На заболоченном участке в понижении рельефа найдены Oloph consimile , Oxytelus nitidulus , Stenus tarsalis. Хотя видовое разнообразие стафилинид на лугу относительно невелико, средняя плотность жуков находится на достаточно высоком уровне в основном благодаря большой численности мелких тахипорин. Относительно высокая численность Z. hameralis объясняется большим количеством муравьиных гнезд, расположенных как на лугу, так и в близлежащем лесу.

Наиболее богата фауна стафилинид кедрово–пихтово–березово–осинового (черневого) леса (4I вид). Хорошие условия затенения и слож-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



ный микрорельеф биотопа создают разнообразные микроклиматические условия, что способствует проживанию здесь многих коротконадкрылых.

Как и в большинстве лесных биогеоценозов, доминирующую роль среди стафилинид черневого леса играет P.decorus (36,6% от общего количества собранных коротконадкрылых жуков). Остальные виды значительно уступают ему по общей численности, хотя на отдельных участках могут доминировать. В подстилке у корней темнохвойных деревьев обычен T.marginellus , несколько реже встречаются другие представители р. Tachinus и Q.fuliginosus . Во влажных микрозападинах относительно высока численность Acidota crenata и Philonthus rotundicollis . Преимущественно в лиственном опаде и в почве близ осин попадается Lathrobium brunnipes и Mycetoporus sp. Средняя суммарная плотность стафилинид на участке черневой тайги (24,9 экз./м$^2$) выше, чем в любом другом темнохвойном и производном от него биогеоценозе.

В целом в низкогорных ландшафтах северных отрогов Кузнецкого Алатау наиболее благоприятные условия для напочвенных стафилинид складываются в коренных лесах со сложной структурой древесной и травянистой растительности, хорошо сформированным горизонтом подстилки и разнотравными формами микрорельефа. Несмотря на различия в численности и видовом составе стафилинид на отдельных участках, общие показатели видового богатства и обилия максимальны в коренных темнохвойных и осиновых биогеоценозах.

Лесные формации восточного макросклона Кузнецкого Алатау представлены различными вариантами мелколиственно-лиственничных лесов и темнохвойной тайгой. Участки, где проводилось изучение стафилинид, слабее затронуты хозяйственной деятельностью человека по сравнению с северными отрогами низкогорий. Сбор жуков проводился в следующих типах леса:

I. Лиственничник осоково-разнотравный (Л9 1Б), разреженный (сом

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



кнутость крон 0,2). Подрост с преобладанием лиственницы, его сомкнутость - 0,8. В травостое доминируют осока (Carex macroura ) и вейник ( Calamagrostis obfuscata).

2. Березово-лиственничный вейниково-брусничный лес (4Л 6Б), сомкнутость крон 0,4. В подросте - осина, береза, лиственница и незначительная примесь кедра; его сомкнутость - 0,7. В травостое наряду с вейником доминируют костяника и брусника.

3. Лиственнично-березовый осочково-крупнотравный лес (4Л6Б), сомкнутость крон 0,4. В подросте значительное место занимают темнохвойные породы (1П 2Л 2Б 5Е), его сомкнутость - 0,5. Травостой образован в основном осокой, василистником, борцом (Aconitum borealis) и фиалкой ( Viola uniflora).

4. Лиственнично-осиновый брусничнo-осочковый лес (Л 3О +К +Б), сомкнутость крон 0,4-0,5. В подросте равномерно представлены береза и осина с незначительной примесью пихты и ели. Подлесок не сомкнут, преобладает Bronicera altaica , рябина (Sorbus sibirica ) и таволга. В травостое доминируют брусника, осока ( C.macroura ), василистник, княжник сибирский ( Atregene sibirica ), подмаренник ( Galium boreale ), чина ( Lathyrus gmelinii и L.vernus ), борец и бубенчик ( Adenophora liliopholia ). Мхи занимают до 70% площади биотопа; задернелость - 90%.

5. Кедрово-пихтовый крупнотравно-вейниковый лес (2К 8П), сомкнутость крон - 0,7; в подросте - пихта от 0,5 до 6 м, в подлеске преимущественно таволга. Смоховение биотопа (за счет Mnium и Ptilium ) достигает 100%. Доминант травостоя - Calamagrostis obfuscata. В первом ярусе травостоя преобладают герань (G.pseudosibiricum и G.sylvaticum ), чина, чемерица ( Veratrum lobelianum ), борец и молочай ( Euphorbia pilosa ), во втором ярусе - кислица, майник, черемша, анемона и фиалка.

Мелколиственно-лиственничные леса формируются на горно-дерновых лесных почвах.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Фауна стафилинид лиственничного леса небогата (19 видов) и складывается в основном за счет эвритопных элементов и обитателей подстилки, не слишком требовательных к высокой степени затенения биотопа (Tachyporus obtusus , T.hypnorum , A.canaliculatus , X.tricolor). На участках с относительно более мощной подстилкой и в понижениях обычны Mycetoporus longicornis , Leptusa pulchella , некоторые Stenus и Atheta . Обилие муравейников способствует поддержанию высокой численности в подстилке Z.humeralis (табл. 7).

В более сложном по структуре растительности березово-лиственничном лесу видовое разнообразие и численность стафилинид выше, чем в лиственничнике, в основном за счет присутствия многих представителей р. Tachinus , причем T.bicuspidatus входит в число доминантных видов. Наряду с ним в данном биогеоценозе обычны A.canaliculatus, X.tricolor , O.fuscatus , P.decorus , Q.boops . Для березово-лиственничного леса характерна полидоминантная структура населения стафилинид, так как относительная доля всех перечисленных выше видов составляет 6-9%. В отличие от лиственничника здесь отсутствуют тяготеющие к открытым местообитаниям P.lepidus , O.picipennis и S.stercorarius.

В более увлажненном лиственнично-березовом лесу в разряд доминантов входит P.decorus (19,7%). Другие представители рода также увеличивают свою относительную численность в этом биогеоценозе. Только здесь для лиственничных лесов отмечен P.addendus , встречаются также P.politus , P.latiusculus , P.varius и др. Увеличивается численность жуков р. Quedius и большей части Tachinus . Практически исчезают характерные для луговых и разреженных лесных биогеоценозов виды р. Tachyporus и P.lepidus . Плотность населения стафилинид в подстилке и почве лиственнично-березового леса немного больше, чем в березово-лиственничном, а вот показатели биомассы жуков возрастают более чем в 1,5 раза благодаря высокой численности

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Таблица 7

Биогеоценотическое размещение и относительная численность стафилинид в среднегорных лесах восточного макросклона Кузнецкого Алатау

| Вид | Биогеоценоз | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | лиственничник осоково-разнотравный | березово-лиственничный | лиственнично-березовый | лиственнично-осиновый | кедрово-пихтовый |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Всего видов | I9 | 22 | 27 | 22 | 28 |
| В том числе ( %): | | | | | |
| Olopnrum consimile Pk. | | | | I,0 | 2,I |
| Geodromicus plagiatus Gyll. | | | | | 4,0 |
| Oxytelus laqueatus Marsh. | | | 2,3 | 2,0 | |
| O.rugosus F. | | | | 3,4 | 2,0 |
| Mycetoporus longicornis Maekl. | 2,2 | 5,0 | 2,0 | | |
| Bolitobius lunulatus L. | 3,4 | | | | |
| Tachyporus hypnorum F. | 4,2 | 4,0 | | | |
| T.obtusus L. | 9,8 | I,4 | | | |
| Tachinus proximus Kr. | I,2 | 4,0 | | | |
| T.bicuspidatus Sahlb. | | 8,4 | 4,3 | 4,6 | 5,0 |
| T.apterus Maekl. | | | | | 2,0 |
| T.rufipes Deg. | | 3,6 | 6,8 | 4,0 | 6,2 |
| T.pallipes Grav. | | | | 0,6 | 2,0 |
| T.marginatus Grav. | | 3,2 | 2,6 | | |
| T.laticollis Grav. | | | 4,0 | 4,2 | 5,0 |
| T.marginellus Grav. | | | 2,0 | 3,0 | 8,6 |
| Atheta sp.1 | 9,2 | 8,I | 7,8 | 7,6 | 7,8 |
| A.sp.3 | | 2,0 | 6,2 | 9,2 | 8,2 |
| Astilbus canaliculatus F. | I0,6 | 8,0 | 6,0 | 2,8 | 2,8 |
| Zyras humeralis Grav. | 7,2 | 3,8 | 0,6 | | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Продолжение табл. 7.

| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|
| Leptusa pulchella Mannh. | 8,8 | | | | |
| Oxypoda sp.1 | | | | 2,0 | |
| O.sp.2 | | | | 9,0 | I,6 |
| Stenus clavicornis Scop. | 4,4 | 2,2 | | | |
| S.similis Hbst. | 2,0 | | | | |
| Astenus angustatus Pk. | | 3,0 | 2,0 | | |
| Stilicus orbiculatus Pk. | 3,I | | | | |
| Lathrobium quadratum Pk. | | 5,2 | 3,0 | | 5,0 |
| L.latum Tich. | | | | 2,0 | 3,2 |
| L.elongatum L. | | | 2,0 | I,6 | I,0 |
| Xantholinus tricolor F. | 8,0 | 8,I | 5,6 | 3,6 | |
| Philonthus suturalis Nord. | | | + | | + |
| P.politus L. | | 3,0 | 3,0 | 2,6 | 2,2 |
| P.addendus Sharp | | | 2,8 | | |
| P.carbonarius Gyll. | 6,0 | | | | |
| P.ebeninus Grav. | | | 3,0 | | 2,I |
| P.decorus Grav. | | 8,9 | I9,7 | 23,8 | I6,I |
| P.latiusculus Hochh. | | | 0,8 | | + |
| P.varius Gyll. | | | 3,6 | 4,4 | 2,0 |
| P.lepidus Grav. | 2,6 | 0,2 | | | |
| Gabrius sp. | | | | | 0,8 |
| Ocypus fuscatus Grav. | | 6,2 | 3,4 | 3,2 | I,6 |
| O.picipennis F. | 3,0 | | | | |
| O.sp. | | | 2,7 | | I,8 |
| Staphylinus stercorarius Oliv. | 0,8 | | | | |
| S.erythropterus L. | 2,2 | I,4 | | | |
| S.sp. | | | I,8 | | 2,0 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окончание табл. 7

| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|
| Quedius fuliginosus Grav. | | | I,2 | I,8 | I,0 |
| Q.boops Grav. | 5,0 | 6,0 | 3,0 | | |
| Q.molochinus Grav. | | | 3,2 | | |
| Q.tenellus Grav. | | | | 4,2 | I,6 |
| Q.paraboos Coiff. | | + | | | |
| Суммарная численность жуков (экз./м$^2$) | I7,8 | 23,6 | 26,2 | 26,7 | 29,8 |
| Биомасса (мг/м$^2$) | 22,6 | 30,4 | 46,7 | 40,5 | 42,2 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

доминантного вида и некоторых других крупных представителей подсемейства Staphylininae.

Среди стафилинид лиственнично-осинового леса, представленных 22 видами, сохраняется тот же состав доминантов, что и в лиственнично-березовом лесу. Однако здесь увеличивается относительное обилие алеохарин ( Atheta и Oxypoda ), встречающихся во мху в отдельных дерновинах. Во влажных понижениях рельефа с более мощным, чем в целом по биотопу, слоем опада присутствуют относительно холодолюбивые Olophrum consimile, O.rugosus и O.laqueatus. По численности и биомассе стафилинид лиственнично-осиновый лес практически не отличается от лиственнично-березового.

Участок кедрово-пихтового леса, где проводились учеты коротконадкрылых жуков, расположен выше всех других биогеоценозов среднегорья (около 1000 м над у.м.) и характеризуется значительной концентрацией подстилки и опада под кронами и в прикорневой части крупных деревьев. По сравнению с другими биогеоценозами здесь относительно выше доля влаголюбивых и холодоустойчивых видов. В частности, в толще подстилки отмечены Geodromicus plagiatus, Tachinus apterus, Gabrius sp. Во мху, обильно представленном в напочвенном покрове, обычны Tachinus marginellus, Olophrum consimile. На всем протяжении изучаемого участка в подстилке встречаются характерные для других лесных формаций виды: P.decorus, T.rufipes, T.bicuspidatus, T.laticollis и др. В кедрово-пихтовом лесу резко снижается относительная численность эвритопного A.canaliculatus и не попадается обычный в мелколиственно-лиственничных лесах X.tricolor. Благоприятные в целом микроклиматические условия биогеоценоза и обилие оптимальных экологических ниш способствуют тому, что плотность стафилинид достигает здесь максимума (29,8 экз./м$^2$) при достаточно высоком видовом разнообразии.

Таким образом, в среднегорных лесах Кузнецкого Алатау плотность

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



коротконадкрылых жуков в почве и в подстилке лесных биогеоценозов не ниже, а в ряде мест выше, чем в низкогорьях. В то же время видовое разнообразие стафилинид в среднегорных лесах ниже за счет отсутствия ряда теплолюбивых видов и резкого уменьшения численности некоторых эвритопных и луговых форм. Поскольку в горных лесах юга Сибири прослеживается тенденция увеличения запасов подстилки от подтаежно-лесостепного пояса к таежному [ Красильников Ю.Н., Куклин В.В., 1983 ], можно предположить, что высокая численность стафилинид в кедрово-пихтовом лесу связана с хорошо развитым там горизонтом подстилки.

Остепненные участки, на которых проводилось изучение стафилинид , характерны преимущественно для нижнего пояса среднегорий (500-700 м), где они занимают склоны южной экспозиции. На высотах 1000-1400 м представлены элементы подгольцового и гольцового поясов. Сборы стафилинид проводились на следующих открытых участках среднегорий и высокогорий:

1. Щебнистая степь. Травяной покров редкий, доминируют осока стоповидная и володушка многожильчатая (Bupleurum multineura) Почва горно-степная карбонатная.

2. Луговая степь. Проективное покрытие травостоя 90-100%, при доминировании володушки, осоки, мышиного горошка, чины. Почва горная черноземовидная.

3. Остепненный склон юго-западной экспозиции. Проективное покрытие травяного яруса -45%, высота -до 30 см. Доминант - осока ( Carex pediformis ). Среди травостоя обычны полынь, оносма ( Onosma simplicissium ), горошек, василистник, подмаренник, ирис.

4. Подгольцовое кедрово-березовое криволесье водянико-лишайниковое. Представлено стелющейся формой кедра и березой ( Betula pendula ) высотою до 3 м, а также ивой ( Salix glauca ). Травостой редкий, при доминировании шикши ( Empetrum nigrum ) и

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



патриции сибирской ( Patrinia sibirica), кроме того, встречаются типично высокогорные виды: Anemone narcissiflora, Dryas oxydontha и др. До 90% площади биотопа покрывают лишайники. Почва горно-тундровая примитивная.

На участках щебнистой степи найдено всего 5 видов стафилинид, причем почти половина из них приходится на долю S.stercorarius (42,5%). Плотность коротконадкрылых жуков в почве очень низкая (I,5 экз./м$^2$), а большинство из них встречается только под крупными камнями или в трещинах почвы. В луговой степи видовое разнообразие стафилинид вдвое выше, чем в щебнистой, а численность жуков в почве достигает I0,4 экз./м$^2$(табл.8 ). Здесь доминируют крупные Staphylinus и Ocypus , однако в луговой дернине и в верхних слоях почвы относительно высока доля Tachyporus obtusus, T.abdominalis и A.canaliculatus . В данном биогеоценозе стафилиниды распределены относительно равномерно в отличие от щебнистых участков, где практически все жуки концентрируются в микростациях с подходящим гидротермическим режимом.

На остепненном склоне горы юго-западной экспозиции, расположенном ниже массивов мелколиственно-лиственничных лесов, плотность стафилинид достигает I7,4 экз./м$^2$, а в состав доминантов входят те же виды, что и в луговой степи. Как и на участках луговой степи, основная масса стафилинид заселяет здесь верхние горизонты почвы и распределяется в пределах биотопа достаточно равномерно. Исключение составляют Gyrohypnus atratus и Zyras humerali, тяготеющие к муравьиным гнездам. На более затененных участках и в микропонижениях рельефа, где накапливается опад, преобладают Leptacinus batychrus, X.tricolor и алеохарины.

В высокогорных ландшафтах Кузнецкого Алатау видовое разнообразие стафилинид относительно невелико. В подгольцовом кедрово-березовом криволесье нами отмечено I4 видов жуков, которые

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Таблица 8

Биогеоценотическое размещение и относительная численность стафилинид на остепненных участках среднегорий и в высокогорьях Кузнецкого Алатау

| Вид | Биогеоценоз | | | |
|---|---|---|---|---|
| | щебнистая степь | луговая степь | остепненный склон юго-западной экспозиции | подгольцовое криволесье |
| I | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Всего видов | 5 | II | I4 | I4 |
| Из них (%): | | | | |
| Acidota crenata F. | | | | 3,0 |
| Geodromicus plagiatus Gyll. | | | | 5,0 |
| Olophrum sp. | | | | 8,2 |
| Tachyporus obtusus L. | | 8,0 | 6,2 | |
| T.abdominalis F. | | 4,5 | 6,4 | |
| Tachinus laticollis Grav. | | | | 6,0 |
| T.apterus Maekl. | | | | 5,4 |
| T.bicuspidatus Sahlb. | | | | 9,0 |
| Falagria nigra Grav. | | | 3,2 | |
| Astilbus canaliculatus F. | | I0,0 | II,3 | |
| Zyras humeralis Grav. | | 2,0 | 9,9 | 0,5 |
| Atheta sap. | I2,0 | 5,5 | 8,I | I8,8 |
| Astenus angustatus Pk. | | | I,3 | 6,4 |
| Lathrobium brunnipes F. | | | | 9,3 |
| Leptacinus batychrus Gyll. | | | 8,I | |
| Gyrohypnus atratus Heer. | | 0,5 | 4,8 | |
| Xantholinus tricolor F. | | | 6,3 | 7,2 |
| Philonthus decorus Grav. | | | | 6,0 |
| Ocypus fulvipennis Er. | | 6,3 | | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окончание табл. 8

| I | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|
| O.sp. | 20,0 | I7,2 | 8,5 | |
| Staphylinus stercorarius Cliv. | 42,5 | 29,0 | I8,0 | |
| S.erythropterus L. | 6,5 | 8,0 | 7,5 | 7,I |
| Quedius fuliginosus Grav. | | | | 9,6 |
| Q.boops Grav. | I9,0 | 9,0 | | |
| Суммарная численность жуков (экз./м$^2$) | I,5 | I0,4 | I7,4 | 23,2 |
| Биомасса (мг/м$^2$) | 4,5 | 26,5 | 37,2 | 38,6 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



в подстилке и в верхних слоях почвы достигают высокой численности (в среднем 23,2 экз./м$^2$). Здесь в отличие от нижерасположенных лесных участков в понижениях рельефа плотность населения стафилинид очень низка и они представлены немногими относительно холодолюбивыми видами (Tachinus apterus, некоторые Olophrum ). Это объясняется гораздо более суровыми климатическими условиями в подгольцовой зоне по сравнению с нижерасположенными лесными формациями. Здесь снег в западинах рельефа сохраняется до конца июня, а заморозки возможны в любой из летних месяцев. В связи с этим основная масса коротконадкрылых жуков заселяет более открытые, хорошо прогреваемые участки. Обычными для подгольцового криволесья видами являются Tachinus laticollis, T.bicuspidatus, Lathrobium brunnipes, Quedius fuliginosus . На гольцах, где растительность развита очень скудно или полностью отсутствует на некоторых участках, стафилиниды встречаются редко. В июле - начале августа под камнями и эфемерными органическими остатками здесь найдены Omalium sp. Phyllodrepa floralis , некоторые Acidota и Olophrum . Изредка на цветущих эфемерах, в частности на водосборе ( Aquilegia millefolia), встречались антофильные Euaphalerum.

Таким образом, результаты изучения распределения коротконадкрылых жуков в биогеоценозах различных склонов и поясных зон Кузнецкого Алатау показывают, что наиболее благоприятные условия для напочвенных стафилинид создаются в лесных биогеоценозах с достаточно хорошо развитой структурой древостоя. Как правило, численность жуков тем выше, чем мощнее слой подстилки и опада, сложнее микрорельеф местности и лучше условия затенения биотопа. Исключение составляют наиболее холодные предгольцовые и гольцовые участки, где стафилиниды заселяют лучше прогреваемые стации. Подобная смена местообитаний закономерна в целом для насекомых,

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



в том числе и почвенных [Бей-Биенко Г.Я., 1966; Гиляров М.С., 1971].

Для выявления степени видового сходства населения стафилинид, обитающих в почве и в подстилке различных лесных формаций, нами использован коэффициент Жаккара [Чернов Ю.И., 1975]. В целом комплексы напочвенных стафилинид довольно специфичны для каждого типа леса, и поэтому большинство индексов фаунистического сходства имеют незначительные показатели (табл.9). Довольно высокая степень общности комплексов стафилинид наблюдается между лесами со сходным характером растительности и расположенными в одинаковой вертикально-поясной зоне. В частности, между сосновым и сосново-березовым лесом в предгорьях коэффициент общности равен 0,43, между пихтовым и черневым лесом в низкогорьях - 0,64, а между кедрово-пихтовым и лиственнично-осиновым в среднегорье - 0,51. Определенное число общих видов имеется также между сходными по древостою растительными формациями, расположенными в различных отрогах хребта и на разной абсолютной высоте над уровнем моря. Так, относительно велики коэффициенты видового сходства между сосновым и лиственничным лесом, а также между осинником в низкогорье и всеми среднегорными лесами, за исключением лиственничного. Имеется ряд видов, заселяющих практически все типы леса, причем в нескольких из них эти стафилиниды входят в состав доминантов или субдоминантов. Это прежде всего Philonthus decorus, характерный для лесов всех вертикально-поясных зон и не попадающийся лишь в лиственничнике, Astilbus canaliculatus, особенно многочисленный в предгорьях, Xantholinus tricolor, отсутствующий лишь на молодых вырубках и в кедрово-пихтовых лесах среднегорий и Tachinus rufipes, постоянно присутствующий во многих лесных формациях и относительно редко встречающийся лишь в предгорных лесах. Высокая степень общности населения стафилинид осинового леса с другими низко- и среднегорными формациями во многом обусловлена присутствием в них ряда общих видов рода Tachinus ( T.rufipes, T.bicuspidatus,

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 9

Коэффициенты фаунистического сходства стафилинид лесных формаций Кузнецкого Алатау

| Сравниваемые типы леса | Предгорье | | Низкогорье | | | Среднегорье | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | сосновый | березово-сосновый | осиновый | пихтовый | черневой | лиственничный | лиственнично-березовый | лиственничный осиновый | кедрово-пихтовый |
| Сосновый | X | 0,43 | 0,18 | 0,10 | 0,08 | 0,23 | 0,13 | 0,14 | 0,12 |
| Березово-сосновый | | X | 0,16 | 0,16 | 0,09 | 0,12 | 0,12 | 0,13 | 0,13 |
| Осиновый | | | X | 0,28 | 0,24 | 0,13 | 0,25 | 0,24 | 0,27 |
| Пихтовый | | | | X | 0,64 | 0,09 | 0,21 | 0,22 | 0,24 |
| Черневой | | | | | X | 0,04 | 0,15 | 0,16 | 0,19 |
| Лиственничный | | | | | | X | 0,15 | 0,08 | 0,06 |
| Лиственнично-березовый | | | | | | | X | 0,36 | 0,25 |
| Лиственнично-осиновый | | | | | | | | X | 0,51 |
| Кедрово-пихтовый | | | | | | | | | X |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



T.marginellus ). Относительно низкие показатели общности видового состава стафилинид черневого леса с другими формациями обусловлены присутствием в нем ряда специфичных видов, попадающихся лишь здесь и в пихтовом лесу. В целом наибольшие черты сходства в фауне стафилинид наблюдаются либо между лесами в пределах одной вертикально-поясной зоны (низкогорные осиновые и темнохвойные), либо между лесами со сходным микроклиматическим режимом (различные варианты темнохвойных лесов).

Комплексы стафилинид в разлагающихся животных остатках

Эфемерные остатки животного происхождения - экскременты и падаль - встречаются повсеместно и их утилизация невозможна без участия насекомых. Если в природе мы достаточно редко сталкиваемся с трупами и испражнениями животных, то в этом немалая заслуга некро- и копрофилов. Копрофилы особенно многочисленны близ жилья человека, в местах выпаса крупного рогатого скота, и на пастбищах их доля среди прочих герпетобионтов возрастает в десятки раз по сравнению с естественными лесными и луговыми биотопами.

Стафилиниды являются постоянным и одним из наиболее многочисленных компонентов фауны навоза, составляя (по видовому составу) более 50% всего населения жесткокрылых в данном субстрате. Они заселяют коровий навоз уже через несколько минут после откладки [Finne D. , Desiere M. ,1971]. Изучение экологии стафилинид-копрофилов проводилось в основном в Западной Европе [Koskela H.,1972, 1979; Koskela H. , Hanski I. ,1977; Hanski I. ,Koskela H. ,1978, 1979], в США [Kessler H., Balsbaugh E. ,1972], а в Советском Союзе - на Украине [Корж К.П. и др.,1984; Мищенко А.А. и др.,1981].

Изучение населения стафилинид-копрофилов проводилось нами преимущественно в северо-восточных отрогах хребта, в поясе таежного низкогорья. Стафилиниды заселяют экскременты всех крупных млекопитающих, однако помет диких животных в природе встречается в

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



достаточно рассеянном состоянии. В результате этого основная масса копрофилов концентрируется в коровьем навозе. Места выпаса крупного рогатого скота в районе исследований охватывают различные варианты луговых ассоциаций, а также находящиеся относительно близко от жилья человека лесные участки. При изучении пространственно-временного распределения копрофилов сборы и наблюдения проводились на разнотравно-злаковом лугу и на участке пихтового леса с прилегающей дорогой.

Копрофилы заселяют свежеотложенный навоз, ориентируясь на запах [Koskela H. , Hanski I. ,1977]. Стафилиниды появляются в коровьем навозе в первые сутки, но их численность в это время невелика. В первые сутки навоз привлекает и копрофагов и хищников, причем последние не остаются в субстрате продолжительное время. В двух-трехдневном навозе численность стафилинид приближается в максимуму, причем подавляющее большинство по численности составляют копрофаги (табл. 10 ). Численность хищников колеблется в значительных пределах и зависит в основном от наличия трофической базы (преимагинальных стадий двукрылых и других постоянных обитателей навоза). В первые дни встречаются преимущественно мелкие энтомофаги, питающиеся яйцами и самыми мелкими личинками (Philonthus quisquiliarius , P.parvicornis и др.). Относительно крупные стафилиниды в достаточном количестве заселяют навоз на 5-7-й день, хотя отдельные экземпляры таких хищников, как Philonthus addendus и P.splendens, отмечались нами и на свежем навозе.

Копрофаги остаются в навозе на более короткое время по сравнению с хищниками, что неоднократно отмечалось ранее [Kessler H. , Balsbaugh E. ,1972; Koskela H. ,1972]. В то же время в отдельных, преимущественно мелких "лепешках" хищники вообще не встречаются или представлены немногими жуками одного-двух видов. По всей видимости, мелкая "лепешка" как микробиотоп не устраивает большинство хи-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Таблица I0

Относительная численность стафилинид в коровьем навозе различного возраста на разнотравно-злаковом лугу

| Вид | Возраст навоза(сут ) и относительная численность жуков(%) | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9-I0 |
| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | I0 |
| Megarthrus nitidulus Kr. | 3,2 | 4,4 | | | | | | | |
| M.affinis Mill. | 8,4 | 8,6 | 7,4 | | | | | | |
| Oxytelus piceus L. | 0,5 | | I,0 | | | | | | |
| O.laqueatus Marsh. | 29,5 | I4,3 | 9,0 | 0,2 | | | | | |
| O.tetracarinatus Block. | 9,6 | 2,2 | 3,2 | I,0 | | | | | |
| O.nitidulus Grav. | 6,2 | 4,3 | 3,3 | 2,5 | | | | | |
| O.sculpturatus Grav. | I0,0 | I2,0 | 9,3 | 4,5 | 2,0 | | | | |
| Platystethus capito Heer | | 0,4 | 0,2 | | | | | | |
| Aploderus caelatus Grav. | 6,4 | 0,8 | 0,8 | I,0 | | | | | |
| Deliphrum tectum Pk. | 2,3 | | | 0,2 | | | | | |
| Platystethus arenarius Four. | I4,2 | 24,0 | I9,6 | 6,5 | I,2 | | | | |
| Aleochara moerens | | 4,6 | | 3,3 | | | | | |
| A. milleri | | | 2,0 | 3,3 | | | | | |
| Gyrohypnus fracticornis Muell. | 0,2 | 3,7 | 4,0 | I4,0 | 4,0 | | | | |
| Philonthus addendus Sharp | | 2,4 | | 2,0 | I,2 | | | | |
| P.quisquiliarius Gyll. | 5,0 | 5,4 | 2,0 | I,2 | I,4 | 0,2 | | | |
| P.politus L. | 0,2 | | 2,0 | 5,5 | 2,0 | 2,0 | | | |
| P.splendens F. | 0,2 | | 0,2 | 2,5 | | 0,8 | | | |
| Oxytelus rugosus F. | 4,3 | 3,0 | | I,8 | I,0 | | 3,0 | | |
| Aleocnara curtula Goeze | | 2,4 | 4,7 | 3,0 | 3,0 | I,2 | | | |
| A.bilineata Gyll. | | 6,9 | 9,8 | I6,6 | I0 | 6,2 | | | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окончание табл. 10

| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| P.concinnus Grav. | | 0,4 | 5,6 | 8,8 | I4,3 | I0,6 | I0,0 | 9,3 | |
| P.parvicornis Grav. | | | 3,8 | 4,0 | 2,2 | 6,I | 5,0 | 6,0 | |
| P.albipes Grav. | | | 5,3 | 6,2 | 8,7 | 8,3 | 3,9 | 4,0 | |
| Atheta ssp. | | | 2,5 | 5,2 | 7,0 | 8,0 | I4,5 | I8,4 | 26,5 |
| Philonthus varians Grav. | | | | 4,0 | 3,6 | 6,0 | 6,0 | | |
| P.cruentatus Grav. | | | | 2,0 | 6,0 | 4,8 | 6,4 | 9,0 | 6,0 |
| P.cephalotes Grav. | | | | 0,5 | I,0 | 9,8 | 8,0 | 4,0 | |
| P.rectangulus Sharp | | | | | I4,3 | I7,0 | I9,2 | I3,5 | 7,0 |
| P.nitidus F. | | | | | I,0 | 6,0 | 8,2 | 8,0 | 6,4 |
| P.marginatus Ström. | | | | | I,0 | 2,4 | 8,2 | 8,2 | 4,4 |
| Cntholestes murinus L. | | | | | 0,8 | 4,6 | 8,0 | 6,6 | 4,0 |
| O.tesselatus Four. | | | | | | | 2,0 | 0,5 | |
| Tachinus laticollis Grav. | | | | | | | 2,0 | 6,2 | 8,0 |
| Philonthus tenius F. | | | | | | | | 2,0 | 2,6 |
| Tachinus fulipes Deg. | | | | | | | | I,4 | 2,4 |
| Lathrobium latum Tich. | | | | | | | | 0,5 | I,0 |
| Staphylinus pubescens Deg. | | | | | | | | 2,0 | 4,0 |
| Xantholinus linearis Oliv. | | | | | | | | | 0,2 |
| Tachyporus chrysomelinus L.* | | | | | | | | | 2,0 |
| T.obtusus L. | | | | | | | | | 4,8 |

* - только в сухом навозе

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



щиков (с точки зрения постоянного местообитания) из-за относительной скудности трофической базы и неподходящих условий для размножения. В этих случаях стафилиниды в навозе представлены только копрофагами, причем немногими (обычно 3-4 вида).

Значительное влияние на структуру населения стафилинид в навозе и её динамику оказывают гидротермические условия окружающей местности, определяемые прежде всего биотопом, где оказался навоз, и погодными условиями в период его разложения. Выбранные нами для наблюдения участки различаются довольно существенно по условиям микроклимата, что обусловливает специфику сукцессионных процессов в навозе.

Пастбище на разнотравно-злаковом лугу является полностью "открытым" биотопом, с мало затененной почвой из-за сравнительно невысокой травянистой растительности. Навоз, находящийся под прямыми солнечными лучами, при сухой погоде быстро покрывается плотной коркой, что в определенной степени препятствует проникновению в него насекомых. В сухую, ясную погоду свыше половины коротконадкрылых жуков (от общего количества стафилинид на протяжении всего существования "лепешки") отмечено в первые трое суток. На 5-6 сутки численность стафилинид резко падает и остается на относительно низком уровне до окончательного высыхания навоза (рис. 3А). В дождливую или относительно прохладную и пасмурную погоду численность стафилинид достигает максимума в 3-4-дневном навозе, а снижение плотности коротконадкрылых жуков происходит более плавно по сравнению с условиями сухой погоды.

Участок пихтового леса, где проводилась вторая серия наблюдений, характеризуется почти полной сомкнутостью крон деревьев, почти постоянным полумраком и очень редкой травянистой растительностью. Здесь плотность стафилинид в навозе плавно возрастает вплоть до 4-х суток, а резкое уменьшение численности жуков наблюдается на 6-е сутки.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



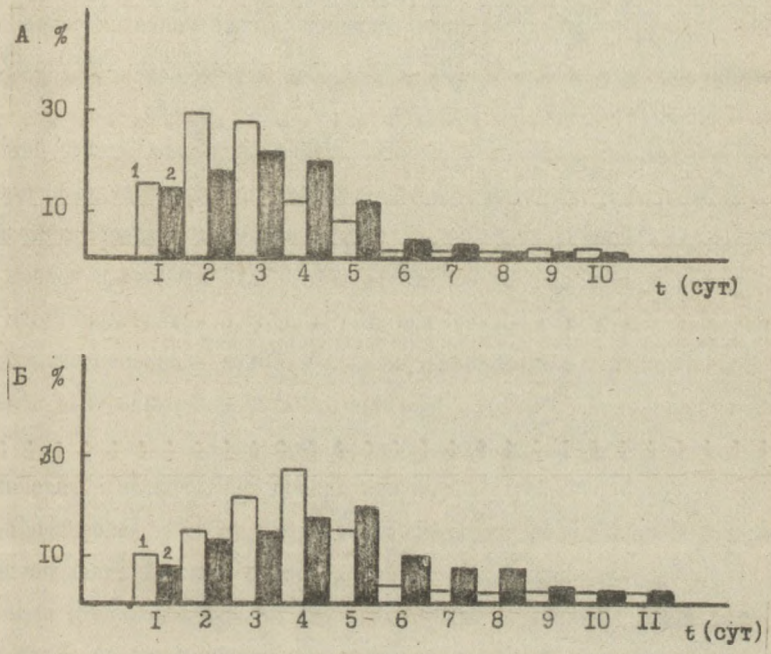



Рис.3. Относительная численность стафилинид в коровьем навозе на лугу (А) и в пихтовом лесу (Б):

I - сухая, ясная погода; 2 - дождливая погода

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



В дождливую погоду характер изменения численности стафилинид-копрофилов по мере старения навоза остается неизменным и лишь сдвигается в среднем на сутки (рис. 3Б). Так же, как и на лугу, численность стафилинид в навозе при дождливой погоде меняется более плавно, а в подсыхающих "лепешках" жуки встречаются достаточно долго в небольшом количестве.

Сравнение видового разнообразия стафилинид - обитателей навоза в лесу и на лугу не выявило существенных различий в видовом составе и степени богатства фауны. На лесных участках в навозе эпизодически встречаются многие обитатели подстилки, шляпочных грибов и даже некоторые подкорные обитатели. На лугу относительная доля случайных обитателей навоза ниже, хотя и здесь в экскрементах попадаются стафилиниды, обычно заселяющие дернину и верхние слои почвы ( многие Tachyporus , Tachinus и Philonthus ).

При подсыхании навоза имаго стафилинид разлетаются в поисках свежего. Личинки стафилинид-копрофагов развиваются непосредственно в навозе, а окукливание может происходить в верхних слоях почвы под "лепешкой". Личинки хищных стафилинид зачастую покидают навоз на различных стадиях и обычно завершают преимагинальное развитие в почве (в том случае, если "лепешка" оказывается достаточно толстой, чтобы к моменту окукливания не полностью высохнуть, личинки окукливаются непосредственно под ней). В мелких, быстро высыхающих "лепешках" стафилиниды не размножаются.

Навоз служит достаточно надежным убежищем для коротконадкрылых жуков в период зимовки. Осенью наблюдается концентрация стафилинид под лепешками, превышающая летнюю в 2-3 раза.

Изучение комплексов стафилинид-некрофилов проводилось на трупах мелких млекопитающих (мышевидные грызуны, бурундуки) и крупных птиц (вороны, сороки, кедровки) в низкогорных и среднегорных районах Кузнецкого Алатау. В районе исследований среди стафилинид нами

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



не найдено облигатных некрофилов, обитающих только на падали. Большинство некрофильных коротконадкрылых жуков обнаружены также в навозе ( O.murinus , P.politus , P.splendens , S.pubescens , C.maxillosus ); реже на трупах встречаются обитатели подстилки (P.nordidus , O.fuscatus , Lathrobium brunnipes).

Заселение трупов некрофилами происходит в определенной последовательности. Первыми на падаль прилетают двукрылые, откладывающие в различных частях трупа яйца, из которых через 1-2 дня отрождаются личинки. Стафилиниды в первый день отмечаются на трупах единично, а в дождливую или прохладную погоду вообще не отмечаются в это время. Массовое заселение стафилинидами трупов мелких млекопитающих происходит на 2-3-е сутки. Трупы птиц несколько позже заселяются стафилинидами (на 3-4-е сутки), что, по всей видимости, связано с более поздним появлением здесь личинок двукрылых. Максимальной численности хищные стафилиниды (P.politus , P.chalceus , C.murinus ) достигают на 5-6-й день на трупах млекопитающих и на 7-8-й день - на трупах птиц.

Крупный хищник - Creophilus maxillosus - единственный в районе исследований стафилинид, которого удавалось наблюдать в роли некрофага. Имаго заселяют свежие или слегка разложившиеся трупы млекопитающих и питаются мягкими и жидкими тканями трупа. В то же время жуки охотно поедали достаточно крупных (до 11 мм) личинок двукрылых и подолгу содержались в садках на диете из живых личинок насекомых. По ранее опубликованным данным [Корж П.К., 1984], за сутки C.maxillosus съедает 19-20 личинок III возраста комнатной мухи.

Труп мелкого млекопитающего уничтожается всей массой некрофилов за 6-10 суток (в зависимости от погоды и степени нарушенности кожного покрова). Стафилиниды практически не встречаются на падали после исчезновения мягких частей тела, и срок их пребывания на трупе редко превышает неделю (табл. II). Трупы птиц разлагаются мед-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Таблица II

Относительная численность стафилинид на трупах мелких млекопитающих

| Вид | Возраст трупа(сут.) и относительная численность жуков (%) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7-8 |
| Creophilus maxillosus L. | 28,0 | 20,4 | 6,5 | 2,0 | | |
| Ontholestes murinus L. | 23,0 | I4,0 | I5,5 | I2,0 | 3,0 | |
| C.tesselatus Four. | 6,5 | 5,0 | 9,5 | I,6 | 2,0 | I,0 |
| Philonthus splendens F. | I4,5 | 20,0 | I3,0 | I0,0 | 2,5 | |
| Platystethus arenarius Four. | 2,5 | 6,6 | 0,5 | 0,8 | | |
| Oxytelus sculpturatus Grav. | 0,5 | I,2 | 2,0 | 0,6 | I0,5 | |
| Philonthus politus L. | I0,0 | I8,2 | 20,5 | I9,4 | 4,5 | 8,0 |
| P.chalceus Steph. | 9,5 | 8,0 | I0,0 | I4,2 | 6,5 | 7,0 |
| Oxytelus rugosus F. | I,5 | 2,0 | 3,0 | 4,0 | 8,0 | 6,5 |
| Atheta ssp. | 4,0 | 2,8 | 5,0 | I0,8 | I2,0 | I4,5 |
| Staphylinus pubescens Deg. | | 0,8 | 4,0 | I,0 | 3,0 | |
| Aleochara bilineata Gyll. | | I,0 | 3,5 | 5,0 | I2,5 | I0,5 |
| A.curtula Goeze | | | 7,0 | I8,8 | I0,5 | I0,0 |
| Ocypus fuscatus Grav. | | | | 0,6 | 3,0 | 4,5 |
| Philonthus sordidus Grav. | | | | | 0,5 | 2,0 |
| Lathrobium brunnipes F. | | | | | | 3,0 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

леннее, и коротконадкрылые жуки встречаются на падали 15-20-дневной давности. Преимагинальное развитие стафилинид-некрофилов вследствие эфемерности субстрата происходит в основном в верхних слоях почвы под трупом.

Комплексы стафилинид в шляпочных грибах

Коротконадкрылые жуки являются важной составной частью фауны шляпочных грибов, заселяя плодовые тела представителей семейств Boletaceae и Agaricaceae во всех биогеоценозах Кузнецкого Алатау.

Сведения по фауне и экологии стафилинид-мицетофилов для большинства регионов Советского Союза отсутствуют. Данные о нахождении стафилинид в тех или иных грибах приводятся преимущественно в работах, касающихся всего комплекса грибных обитателей [Höfler K. ,1960; Eisfelder I. ,1970; Островерхова Г.П.,1972; Халидов А.Б.,1975,1984]. Более подробно экология стафилинид-мицетофилов рассмотрена в монографии, посвященной обитающим в грибах жукам [Benick L. ,1952], а также в статьях по биологии стафилинид неарктического рода Phanerota [Ashe J.,1981b].

Как и любой быстро разлагающийся органический субстрат, шляпочные грибы привлекают внимание самых разнообразных насекомых. Среди жесткокрылых по видовому разнообразию и плотности населения в плодовых телах стафилиниды, бесспорно, занимают ведущее место. Их доля в колеоптерофауне грибов составляет в среднем 85-90%. Они заселяют как свежие грибы, так и находящиеся на разных стадиях размножения и высыхания. Изучение стафилинид-обитателей грибов проводилось во всех основных лесных и луговых формациях Кузнецкого Алатау. Численность и видовое обилие стафилинид во многом определяются как численностью и разнообразием грибов, так и микроклиматическими условиями окружающего биотопа. В лесных формациях, где грибы встречаются чаще, фауна стафилинид богаче и они населяют плодовые тела практически всех видов грибов.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Строгой привязки определенных видов коротконадкрылых жуков к конкретным видам грибов в настоящее время не выявлено, однако морфологические особенности плодовых тел играют существенную роль в выборе грибов стафилинидами. Пластинчатые грибы (Russula azurea, R.emetica, R.vesca, Lactarius resimus, L.necator, L.torminosus, Amanita muscaria, A.mappa и др.) заселяются преимущественно мелкими, уплощенными стафилинидами подсемейства Aleocharinae. Самыми массовыми среди них являются жуки р. Gyrophaena, обладающие как достаточно богатым видовым разнообразием, так и высокой численностью (табл. I2). Первые герофены поселяются в грибах вскоре после раскрытия гименофора и постоянно держатся между пластинками. Их численность в крупных грибах может достигать огромной величины; так, в грузде с диаметром шляпки около I3 см обнаружено свыше 350 ямаго G.pulchella, причем среди них было I0–I2 копулирующих пар. В одном плодовом теле могут существовать гирофены различных видов: так, даже в сравнительно небольших шляпках сыроежек и волнушек встречались одновременно G.affinis, G.pulchella и G.angustata. В волнушках, сыроежках и мухоморах среднего размера (диаметр шляпки около 4–6 см) могут одновременно проживать до 50–60 мелких Gyrophaena. Гораздо реже в свежих пластинчатых грибах встречаются другие стафилиниды. Из них следует отметить мелких жуков Brachida exiqua, которые встречались в отличие от гирофен поодиночке, и Oxyporus maxillosus, предпочитающий трубчатые грибы.

Трубчатые грибы (Boletus edulis, B.granulatus, B.luteus, Leccinum aurantiacum и др.) в свежем состоянии относительно слабее заселяются стафилинидами. Основными мицетофагами, поедающими мицелий, являются жуки рода Oxyporus (O.rufus, O.maxillosus, O.mannerheimi). Наиболее часто в грибах лесных формаций Кузнецкого Алатау встречается O.maxillosus. Особенно многочисленны жуки

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 12

Встречаемость стафилинид в пластинчатых грибах лесных биогеоценозов Кузнецкого Алатау

| Вид | Биогеоценоз | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | сосновый | березово-сосновый | пихтовый | осиновый | кедрово-пихтово-осиновый | лиственнично-березовый |
| Megarthrus nitidulus Kr. | + | | | | | |
| M.sinuatocollis Bois. et Lac. | + | | + | | | |
| Gyrophaena affinis Sahlb. | + | | | + | | |
| G.pulchella Heer. | + | + | + | + | | + |
| G:obsoleta Gangl. | | + | + | + | + | + |
| G.munsteri Strand | | + | | | | |
| G.bihamata Thoms. | | | + | | | |
| G.strictula Kr. | + | + | | | | |
| Atheta sp. | + | + | + | + | + | + |
| Amisha sp. | | | | | + | |
| Oxyporus maxillosus F. | | | | + | + | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



в сосновых, березово-сосновых и черневых биотопах (табл. I3). Среди хищных стафилинид доминирующей группой в грибах являются представители рода Bolitobius ( Lordithoa ). Среди представителей рода в районе исследований массовыми были B. lunulatus, B.pulchellus , B.trimaculatus и B.pygmaeus . Другие короткопадкрылые жуки в свежих трубчатых грибах встречаются относительно реже.

Плотность населения стафилинид в трубчатых грибах колеблется в широких пределах. В грибах среднего размера (шляпка диаметром 6-7 см) поселяется не более 4-5 представителей рода Oxyporus F. (при отсутствии других грибных обитателей). Численность жуков из родов Mycetoporus Mannh. и Bolitobius Mannh. в одном грибе может доходить до I3-I5 экз., а мелкие алеохарины в трубчатых грибах среднего размера встречаются в количестве до 20-25 экз.

Рассмотренные выше грибные обитатели населяют преимущественно неповрежденные грибы или находящиеся на начальной стадии разложения. По мере старения плодовых тел видовой состав и численность грибных жуков в значительной степени меняются. Согласно классификации, предложенной Л.Беником [Benick L. ,I952], свежие грибы заселяют преимущественно мицетобионты, то есть насекомые, на всех стадиях онтогенеза связанные с плодовыми телами грибов. К мицетофилам относятся жуки, питающиеся в грибах, но не зависящие при индивидуальном развитии от плодовых тел. И, наконец, мицетоксены являются случайными посетителями гриба и используют его как укрытие.

По мере разложения гриба относительная численность мицетобионтов резко уменьшается и в гнющих плодовых телах доминируют мицетофилы. Среди них в Кузнецком Алатау обычны Mycetoporus splendidulus Marsh M.longicornis Pk., Acrulia inflata Er., Philonthus cyanipennis F. Bryocharis cingulata Gyll. . К мицетоксенам в широком смысле слова можно отнести многих обычных обитателей подстилки и разлагающихся субстратов животного и растительного происхождения.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 73

Встречаемость стафилинид в трубчатых грибах лесных биогеоценозов Кузнецкого Алатау

| Вид | Биогеоценоз | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | сосновый | березово-сосновый | пихтовый | осиновый | кедрово-пихтово-осиновый | лиственнично-березовый | лиственнично-осиновый |
| Bolitobius Lunulatus L. | + | + | | | | + | |
| B.pulchellus Grav. | + | + | + | + | + | | |
| B.trimaculatus Grav. | + | + | | | | + | + |
| B.pygmaeus Steph. | | | + | | + | | |
| Mycetoporus sp. | + | + | + | + | + | | |
| Bryocharis cingulata Gyll. | | | + | + | + | | |
| Oxyporus rufus L. | + | + | | + | + | | |
| O.maxillosus F. | + | + | + | + | + | + | + |
| O.mannerheimi Gyll. | + | + | | + | + | | + |
| Atheta fungi Grav. | | + | + | + | + | + | |
| Brachida exuqia Er. | | + | + | | | | + |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Сравнительно часто в грибах встречаются такие виды, как Philonthus chalceus, P.politus, P.addendus, P.decorus, Tachinus rufipes, T.marginellus, Oxytelus rugosus, O.tetracarinatus, O.nitidulus. Если у мицетобионтов имеется определенная приуроченность к отдельным группам грибов, то мицетофилы и мицетоксены при заселении плодовых тел ориентируются главным образом на численность потенциальной добычи - личинок двукрылых и некоторых других насекомых.

Сезонные колебания численности стафилинид-мицетобионтов сильно зависят от сезонных изменений количества плодовых тел грибов в том или ином биогеоценозе. Как правило, жуки встречаются в массе во второй половине лета - начале осени. В период роста плодовых тел грибов происходит преимагинальное развитие мицетобионтов, а зимуют они преимущественно в лесной подстилке в фазе имаго.

Стафилиниды-мицетобионты играют определенную роль в разложении плодовых тел шляпочных грибов. Помимо прямого поедания мицелия при прокладывании ходов такие жуки, как O. maxillosus , способствуют проникновению внутрь плодовых тел гнилостных микроорганизмов, вызывающих ускорение разложения гриба [Халидов А.Б., 1984].

Касаясь населения стафилинид древесных грибов, следует отметить, что данный субстрат жуки осваивают на более длительный срок, чем быстро разлагающиеся тела агариковых. В связи с этим имеются стафилиниды (некоторые Gyrophaena и Atheta ), которые полностью проходят жизненный цикл внутри или на поверхности древесного гриба. Оптимальные условия для коротконадкрылых жуков создаются в достаточно молодых грибах, которые обладают высокой гигроскопичностью и служат для мелких алеохарин надежным укрытием и постоянным источником пищи. Старые, высыхающие и разрушающиеся древесные грибы меньше привлекают стафилинид. Здесь появляются неспециализированные хищники (Philonthus, Quedius , Gyrohypnus, Xantholinus, Ocypus и др.), которые обследуют грибы в поисках добычи, но

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



не связаны с плодовыми телами трутовиков на какой-либо преимагинальной стадии.

Содержание в шляпочных грибах различных биологически активных веществ, внешне выражающееся в их разделении на съедобные и ядовитые, влияет на количество и видовое многообразие коротконадкрылых жуков, встречающихся в плодовых телах. В наиболее многочисленных съедобных грибах стафилиниды попадаются гораздо чаще, чем в ядовитых. Ядовитые грибы в районе исследований практически не посещаются хищными стафилинидами и крупными мицетофагами, и лишь некоторые алеохарины ( Gyrophaena и Atheta) в небольшом количестве заселяют мухоморы и ложные опята.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

# ДИНАМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ НАПОЧВЕННЫХ СТАФИЛИНИД

## Ритмы активности

Для стафилинид, как и для всех насекомых, характерны определенные ритмы в течение периодически повторяющихся промежутков времени (сутки, год), связанные с особенностями образа жизни имаго и личинок, сроками размножения и зимовки.

Подобные ритмы жизнедеятельности организмов являются автономными колебаниями и, кроме того, поддаются синхронизации периодическими факторами среды. Наиболее просто регистрируются и изучаются на различных объектах ритмы локомоторной активности. Локомоция осуществляется разными животными ритмически для различных адаптивных целей. В природе такая активность возникает обычно в ответ на прямую внешнюю стимуляцию – понижение интенсивности освещения, изменение окружающей температуры, появление запахов и др. [Биологические ритмы,1984].

Большинство стафилинид, являясь хищниками, в процессе жизнедеятельности вынуждены значительную часть времени находиться в поисках добычи, что требует относительно высокого уровня двигательной активности. Как отмечалось А.Л.Тихомировой [1967], активность стафилинид различных подсемейств и родов различается как уровнем, так и периодичностью, что определяется их местообитанием и уровнем эволюционной продвинутости. Двигательная активность напочвенных стафилинид должна находиться на оптимально-минимальном уровне, чтобы обеспечивать все потребности организма при минимуме энергетических затрат. В связи с этим, познание суточных и сезонных ритмов двигательной активности коротконадкрылых жуков представляется весьма интересным, прежде всего с точки зрения адаптации жуков к условиям обитания в подстилке – горизонте, подверженном сильным колебаниям различных экологических факторов (влажность, температура и др.).

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Одним из ведущих факторов, определяющих активность стафилинид, является температура окружающей среды. При понижении температуры до определенного значения жуки впадают в оцепенение и не способны к локомоции. Индивидуальные пороги температур, в пределах которых проявляется двигательная активность стафилинид, варьируют в широких пределах.

Нами проведены наблюдения за поведением ряда обычных для Кузнецкого Алатау стафилинид-герпетобионтов при различных температурных режимах. Особое внимание уделялось изучению поведения жуков при низких положительных температурах, поскольку данные условия создаются для коротконадкрылых жуков практически на протяжении всего жизненного цикла: даже в летний период в горах температура воздуха определенную часть суток остается низкой. Наблюдения проводились в садках (при практически постоянной 100% влажности воздуха и равномерной слабой освещенности) и в естественной обстановке.

Двигательная активность стафилинид оценивалась по 5-балльной шкале: 0 - жуки абсолютно неподвижны и не реагируют на раздражение, усики и ноги подогнуты на нижнюю часть тела;

I - жуки неподвижны, лишь конечности слегка подергиваются, при раздражении слегка шевелятся;

2 - жуки медленно, с частыми остановками, передвигаются по поверхности субстрата, не реагируя на других особей своего вида;

3 - жуки активно передвигаются, питаются и спариваются;

4 - жуки находятся в непрерывном быстром движении, резко меняя направление бега и совершая попытки взлететь.

Такая система оценки активности стафилинид до известной степени условна, однако с её помощью выявились существенные различия в способности жуков к локомоции при различных температурных режимах (табл.14 ).

Среди всех стафилинид, находившихся под наблюдением, самыми

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Таблица I4

Двигательная активность стафилинид
при различной температуре

| Вид | Температура воздуха (°С) | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I-2 | 3-4 | 5-6 | 7-9 | I0-I2 | I3-I5 | I6-I8 | I9-22 | 23-25 |
| Oxytelus Laqueatus Marsh. | 0 | 0 | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 |
| Conosoma littoreum L. | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 |
| Tachyporus obtusus L. | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 |
| Tachinus bimspidatus Sahlb. | 0 | 0 | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | - |
| Bryocharis cingulata Mannh. | 0 | 0 | I | 2 | 3 | 3 | 3 | - | - |
| Tusphalerum minutum F. | 0 | 0 | 0 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| Stilicus orbiculatus Pk. | 0 | 0 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | - | - |
| Astenus angustathus Pk. | - | 0 | I | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| Lathrobium brunnipes F. | - | 0 | I | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | 4 |
| Octhephilum fracticorne Pk. | - | 0 | 0 | 2 | 2 | 3 | 3 | - | - |
| Stenus clavicornis Scop. | - | 0 | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | - |
| Philonthus splendens F. | - | 0 | I | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | - |
| P. decorus Grav. | - | 0 | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 |
| P. concinnus Grav. | - | 0 | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| Gabrius nigritulus Grav. | - | - | 0 | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| Staphylinus fulvipes Scop. | - | 0 | 0 | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | - |
| Astilbus canaliculatus F. | - | 0 | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | - |
| Aleochara curtula Goeze | - | 0 | I | I | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| Xantolinus tricolor F. | - | - | 0 | I | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| X. longiventris Heer. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | I | 3 | 3 | 3 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



пластичными по термопреферендуму оказались представители р.Conosoma. Содержавшиеся в садках C.littoreum были нормально активны в широком интервале температур (5–I8°C) и лишь при температуре выше I9°C и ниже 20°C испытывали все признаки угнетения: становились малоподвижными и скрывались во влажном субстрате. В условиях Кузнецкого Алатау C.littoreum и C.pedicularium заселяют (всегда в небольшом количестве) мох и влажную подстилку темнохвойных лесов. Характерным местом обитания коносом являются погреба, небольшие заброшенные шахты – только здесь они встречаются группами, концентрируясь в основном на участках древесины, покрытых плесенью. В погребах колебания температуры и влажности в течение года незначительны и, наверное, поэтому коносомы активны здесь практически круглогодично.

Среди других тахипорин наиболее холодолюбивы представители р.Tachyporus . Так, T.obtusus активно питается и спаривается уже при 5–6°C. Эти жуки весной после исчезновения снежного покрова одними из первых начинают передвигаться по поверхности почвы и относительно долго сохраняют активность осенью.

Среди оксителин, известных своей относительной холодолюбивостью [Тихомирова А.Л., 1973], под наблюдением находились O.Laqueatus и Euphalerum minutum . Оксителюсы нормально активны при температуре воздуха выше 7°, а при более низких температурах перестают передвигаться. Обитающий на цветах E.minutum начинает двигаться при 7–8°C, а к питанию приступает при повышении температуры воздуха внутри цветка до IC°. В этом случае данные лабораторных опытов подтверждены наблюдениями в естественной обстановке за жуками, населяющими цветки купальниц ( Trollius asiaticum ). Верхняя температурная граница подвижности для данного вида – не менее 26°. При такой температуре жуки активно питались и спаривались на открытых цветках (лютики), не защищенных от прямых солнечных лучей.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Стафилиниды подсемейства Paederinae проявляют двигательную активность при 5–6°(S.orbiculatus ). Наиболее часто встречающиеся в районе исследований представители р. Lathrobium питаются и спариваются при температуре не ниже I0–I3° , так же как и O.fracticorne. Сравнительно широк температурный интервал активности у S. comma, однако при температуре 3–I0°жуки передвигаются очень медленно, с частыми остановками и не преследуют свою обычную добычу. Спаривание у них наблюдалось лишь при I4–I9°.

Массовые в районе исследований виды р. Philonthusпроявляют двигательную активность при сравнительно высокой температуре. Так, P.decorus нормально активны лишь при I0–I2°. Характерно, что при низких положительных температурах филонтусы (особенно мелкие) собираются в группы до I0–I2 экз. и в таком состоянии сохраняют двигательную активность при температуре 3–7°, чего не наблюдается у одиночных особей. Особенно характерен"эффект группы" для стафилинид р. Aleochara. Наблюдавшиеся нами особи A.cultura, для которых характерен довольно высокий уровень термопреферендума ( по данным А.Л.Тихомировой (I973) – I9,9°), были нормально активны при температуре не ниже I0°. При 5–7° и ниже жуки образуют скопления в десятки особей, которые сохраняют двигательную активность вплоть до 0°.

Наиболее требовательным к температурным условиям оказался, по нашим наблюдениям, Xantholinus longiventris . При температуре I0–I2° и ниже жуки полностью неподвижны, лежат на субстрате свернувшись"калачиком", то есть голова полностью подогнута на брюшную сторону, брюшко изогнуто к голове. Лишь при достаточно интенсивном раздражении жуки начинают медленно расправлять лапки и приподнимать вверх усики. При I6° и выше жуки нормально активны.

Верхняя температурная граница, при которой наступает тепловое оцепенение, отмечена нами только для некоторых относительно холо-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



долюбивых форм. В условиях Кузнецкого Алатау в субстратах, где обитают стафилиниды, температура окружающей среды практически никогда не достигает значений, при которых основная масса коротконадкрылых жуков испытывает дискомфорт от перегрева. Поэтому, если не учитывать другие факторы, локомоторная активность стафилинид в целом выше в наиболее теплый период года.

Суточная динамика локомоторной активности

Суточные ритмы активности являются ведущими в жизни организмов. В течение суток происходят закономерные перепады освещенности, температуры и влажности – факторов, определяющих жизненную стратегию всех наземных организмов.

Работы по изучению суточной активности стафилинид-герпетобионтов проводились ранее в Чехословакии [Spičarova N. ,1978,1981, 1982], ФРГ [Löser S. ,1980]; ряд сведений о динамике суточной активности представителей семейства имеется в работах, посвященных изучению экологии всего комплекса герпетобионтов [Руденская Л.В., 1981; Dennison D. ,Hodkinson I. ,1983] и др.

По данным большинства авторов, основная масса стафилинид-герпетобионтов активна в светлое время суток. Так, по наблюдениям, проведенным в Чехословакии, отмечалось, что осенью в растительной подстилке жуки проявляют максимальную двигательную активность с 15 до 17 часов, а ночью перемещаются крайне редко [Spicarova N. , 1978]; в речных наносах основная часть массовых видов стафилинид (Oxytelus rugosus ,Amisha analis , Stenus biguttatus и др.) поймана в светлую часть дня [Spičarova N. ,1981]. Обобщая результаты, автор делает предположение, что уровень двигательной активности жуков определяется освещенностью биотопа и температурой окружающего воздуха [Spičarova N.,1982].

При сравнительном изучении суточной активности жужелиц и стафилинид отмечалось, что у последних пик активности приходился на

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



I8 часов на полянах и на I2 - под пологом леса, в то время как для жужелиц характерна ночная активность [Руденская Л.В.,I98I]. При изучении комплекса хищных напочвенных жесткокрылых в Великобритании отмечена положительная корреляция между размерами жуков и уровнем ночной активности и отрицательная корреляция между размерами жука и уровнем дневной активности. При этом в теплые периоды года активность всего сообщества хищных жуков разделяется симметрично между днем и ночью, а в холодный период преобладает дневная активность [Dennison D., Hodkinson I. ,I983]. В то же время имеются стафилиниды, ведущие исключительно ночной образ жизни. К ним, в частности, относится Thinopinus pictus - типичный ночной подстерегающий хищник, прячущийся днем в песчаных норках [Craig P. ,I970;Richards L., I984].

Изучение суточных ритмов локомоторной активности напочвенных стафилинид проводилось нами в I983 и I986-I987 гг. в северных и восточных отрогах Кузнецкого Алатау на участках пихтово-кедрового, березово-соснового, лиственнично-березового леса, а также на разнотравно-злаковом и щучковом пойменном лугах. В каждом биотопе устанавливалось по 30 почвенных микроловушек без фиксатора. Ловушки располагались в канавке, вырытой в виде замкнутого кольца диаметром 4-5 метров. В течение суток герпетобионтов выбирали из ловушек с интервалом в 2-3 часа. Учеты проводились в середине июня, в июле, в начале [illegible] и в конце августа. На рис.4-6 приведены усредненные показатели относительной активности и хода температуры подстилки в ряде наблюдений.

Преимущественно дневной характер суточной динамики активности жуков отмечен нами на просеке березово-соснового леса в северо-западных предгорьях хребта. Здесь стафилиниды (среди которых 42% составлял A.canaliculatus ) были активны преимущественно в первой половине светлого времени суток, с I0 до I3 часов. Хотя отдельные

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



жуки попадались единично на протяжении всех суток ( Ocypus fuscatus, Staphylinus erythropterus , Philonthus lepidus ). Очень низка локомоторная активность стафилинид в ранние утренние часы. Если в июне-июле ночью жуки ещё встречаются в ловушках ( A.canaliculatus, Z.humeralis ), то в августе их локомоторная активность практически не проявляется. По всей видимости, это связано со значительным понижением ночных температур, особенно заметным в конце лета.

Под пологом березово-соснового леса стафилиниды более равномерно активны на протяжении суток, хотя и здесь большая часть жуков попадается в ловушки в дневное время. По сравнению с просекой локомоторная активность жуков сдвинута на середину и вторую половину светлого времени суток. Среди массовых видов A.canaliculatus встречался приблизительно в равных пропорциях как днем, так и ночью (рис. 4).

Сумеречный характер активности отмечался в предгорьях у массовых видов копрофилов, преимущественно у оксителин. Весной и в начале лета при повышении температуры воздуха до 10-12°С начинается массовый лет таких стафилинид, как Aploderus caelatus , Oxytelus nitidulus, O.sculpturatus, O. rugosus, O.tetracarinatus, Platystethus arenarius, P.capito . Они, а также Philonthus quisquiliarius , P. sanguinolenthus на протяжении лета прилетают ночью к источникам света, причем наиболее интенсивный лет происходит через 1,5-2 часа после захода солнца и при отсутствии ветра.

В низкогорных ландшафтах изучение суточных ритмов активности проводилось в расположенных рядом пихтово-кедровом лесу и разнотравно-злаковом лугу. В кедрово-пихтовом лесу показатели активности стафилинид (без учета сезонных особенностей) были выше, чем на лугу. Здесь стафилиниды относительно равномерно встречаются на протяжении суток, хотя в утренние часы их двигательная активность постоянно очень низка. В целом коротконадкрылые жуки несколько чаще

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



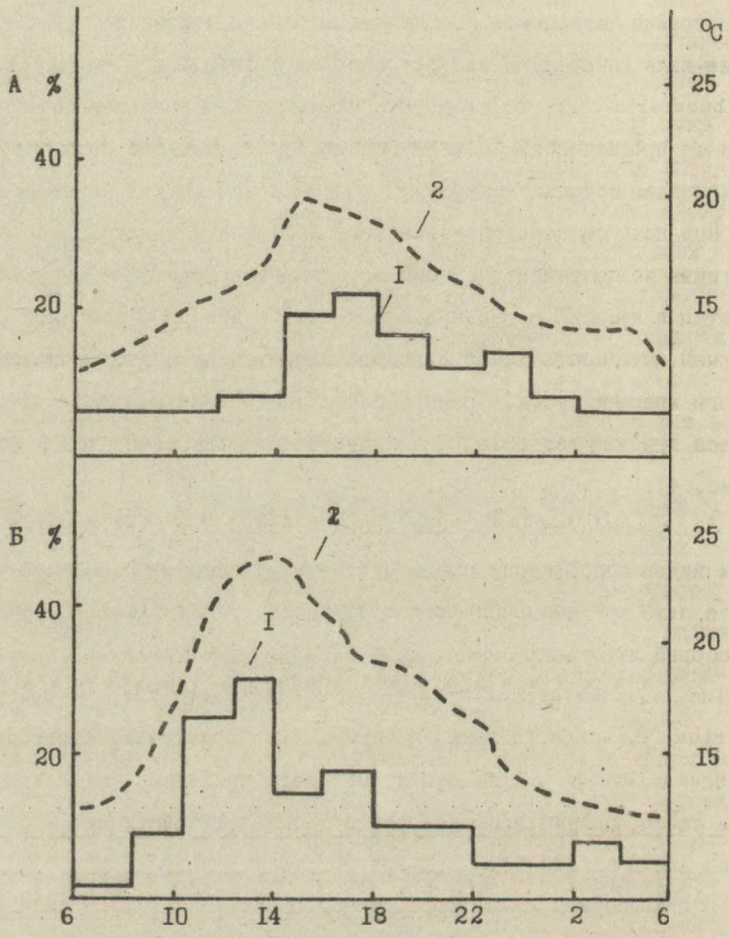



Рис.4. Суточная динамика активности стафилинид в предгорьях
(А - березово-сосновый лес; Б - просека)

Здесь и на рис.5-6: I - относительная численность жуков; 2 - температура подстилки

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



попадаются в ловушки в светлое время суток. В то же время представители другой доминирующей группы герпетобионтов - жужелицы - наиболее активны в вечернее и ночное время. Так, в первой половине светлого времени суток поймано лишь 20%, а ночью - около 50% жужелиц. Следует отметить, что активность крупных стафилинид ( P.decorus ), сходных по типу питания с жужелицами, проявляется преимущественно в светлое время суток, а мелкие коротконадкрылые жуки ( Aleocharinae, Tachyporinae ) встречаются в основном ночью. Таким образом, разобщенный характер суточной активности двух групп жуков, сходных по типу питания, способствует, по всей видимости, снижению конкурентных отношений между ними. Общее понижение активности герпетобионтов в ранние утренние часы связано, скорее всего, со значительным снижением температуры припочвенного слоя воздуха в данное время суток (рис. 5А).

На разнотравно-злаковом лугу двигательная активность стафилинид была заметно ниже, чем в темнохвойном лесу. Их численность в ловушках снижается почти в I,5 раза, а видовое разнообразие - вдвое (с I5 видов в лесу до 8 - на лугу). Для луговых стафилинид характерна преимущественно дневная и вечерняя активность ( Philonthus fuscipennis , Gyrohypnus atratus и др.), а среди жуков, активных ночью, доминировал Z.humeralis . В ночные и ранние утренние часы активность стафилинид минимальна. Значительно большая амплитуда температур в течение суток на лугу по сравнению с лесным участком, и сильное прогревание биотопа способствует резкому повышению локомоторной активности коротконадкрылых жуков во второй половине светлого времени суток (рис. 5Б).

В среднегорье суточная динамика активности стафилинид изучалась на участке лиственнично-березового леса, расположенном на террасе, и на щучковом лугу в пойме р. Малая Сыя. Данные биотопы характеризуются более низкими среднесуточными температурами подстилки и

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



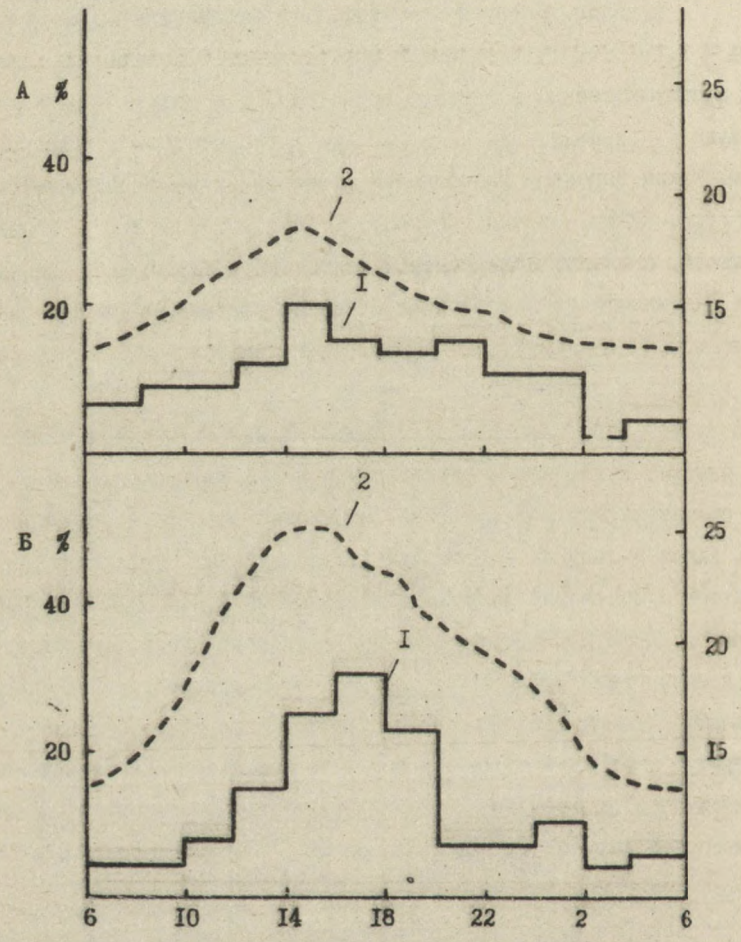



Рис.5. Суточная динамика активности стафилинид в северных низкогорьях:

А - пихтово-кедровый лес; Б - разнотравно-злаковый луг

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



припочвенного слоя воздуха. В лиственнично-березовом лесу амплитуда колебаний температуры значительно ниже, чем в других биогеоценозах, и она достигает максимальных значений во второй половине светлого времени суток. Стафилиниды активны здесь довольно равномерно на протяжении всех суток (рис. 6). В июле такие жуки, как Tachinus bicuspidatus , T.rufipes , многие Philonthus и Quedius встречаются в ловушках как днем, так и ночью, а в июне и в конце августа в ночное время были активны лишь Tachyporus chrysomelinus и единично попадались представители р. Olophrum . Таким образом, в прохладные ночные часы были активны лишь некоторые наиболее холодоустойчивые стафилиниды, что подтверждается лабораторными наблюдениями (см.табл.I4).

На лугу при более низкой общей активности короткокрылых жуков наблюдается усиление их локомоции с I4 до I9 часов, а в августе стафилиниды активны только в это время и не попадаются в другие часы суток. Здесь в дневные часы отмечаются такие стафилиниды, как Stenus clavicornis, S.pumilio , а ночью - некоторые Aleocharinae (Atheta, Leptusa, Zyras ) . Сдвиг активности стафилинид в среднегорье на вторую половину светлого времени суток во многом объясняется поздним прогреванием биотопов из-за их высокой затененности, вызванной особенностями рельефа местности и большим количеством дней с туманами в утренние часы.

В целом, несмотря на пластичный характер суточной активности, стафилиниды в основном являются группой с дневной активностью. Особенно это касается крупных хищников ( Philonthus , Ocypus , Staphylinus ). Другие хищные герпетобионты со сходными трофическими связями ( Carabidae ) в районе исследований активны преимущественно в темное время суток. Несовпадение периодов локомоторной активности у двух ведущих групп хищных герпетобионтов в лесной подстилке, несомненно, способствует снижению пищевой конкуренции между ними. Лишь

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



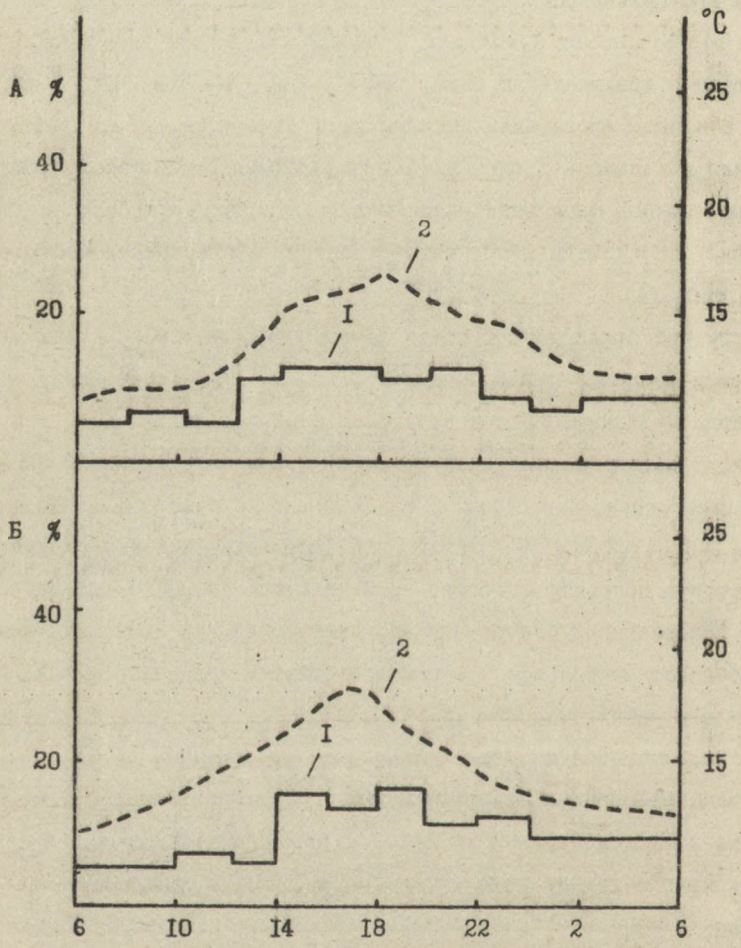



Рис.6. Суточная динамика активности стафилинид в среднегорье:

А – лиственнично-березовый лес; Б – пойменный луг

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



в тот период, когда ночные температуры опускаются ниже 2-3°С, у всех напочвенных жуков наблюдается дневная активность.

Сезонная динамика активности

Для стафилинид, как и для других наземных беспозвоночных, характерна определенная ритмика локомоторной активности в течение года, определяемая прежде всего физиологическим состоянием жуков и комплексом окружающих абиотических факторов. Изучение сезонной динамики активности коротконадкрылых жуков проводилось ранее в некоторых районах европейской части СССР и южного Зауралья (Тихомирова А.Л. и др., 1972, 1973), а также в некоторых странах Западной Европы и в Канаде (Obrtel R. ,1968; Aitchuson C.,1979; Brän H. ,1980; Богач Я.,Поспишил Я.,1984). В Сибири подобная работа проводилась на юге равнинной части таежной зоны (Бабенко А.С., 1984а).

В условиях Кузнецкого Алатау большинство стафилинид-герпетобионтов активно передвигаются лишь в теплый период года, когда отсутствует снежный покров и поверхность почвы достаточно прогревается. Продолжительность такого периода зависит в основном от высоты над уровнем моря и микроклиматических особенностей биотопов. В предгорных районах он продолжается ориентировочно с середины апреля до середины октября, в низкогорье - с конца апреля - до начала октября, а на участках предгольцового криволесья - со второй половины мая по конец сентября. В отдельные годы начало и конец периода активности могут варьировать за счет погодных аномалий.

В зимний период большинство стафилинид изучаемого района находятся в состоянии покоя, концентрируясь в подстилке, верхних слоях почвы, под корой деревьев, в навозе. Раскопки почвы зимой показали, что даже на тех участках, где почва не промерзает и под толщей снега удерживается низкая положительная температура (0-2°С),

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



двигательная активность стафилинид практически не проявляется. В этих условиях лишь Quedius boops Grav. и Atheta sp. медленно, с остановками перемещались. Таким образом, зимняя активность коротконадкрылых жуков в Кузнецком Алатау практически отсутствует. В других более теплых и менее континентальных регионах в зимнее время сохраняется активность некоторых обычных для Кузнецкого Алатау жуков. В частности, в Центральной Европе преимущественно поздней осенью и зимой встречаются Proteinus brachypterum F. и Tachinus fimetarius Grav. , а стафилиниды из р.р. Atheta , Falagria , Tachyporus , Heterothops сохраняют двигательную активность в условиях Южной Канады в ноябре вплоть до температуры -3°С (Heydemann B., 1956; Aitchuson C. , 1979; Späh H. , 1980).

Большинство отмеченных нами стафилинид зимует в имагинальной фазе (представители р.р. Xantholinus , Philonthus , Ocypus , Staphylinus , Lathrobium , Stenus , Oxyporus , многие Aleocharinae , Tachyporinae), реже - в фазе личинки (жуки из р.р. Tachyporus , Tachinus , некоторые Quedius ). Однако есть виды, у которых зимуют и имаго и личинки старшего возраста ( Astilbus canaliculatus), а у Philonthus decorus в отдельные годы с прохладным летом часть жуков не успевает завершить цикл развития и на зимовку наряду с имаго также уходят личинки старшего возраста ( Бабенко А.С., 1935, 1987). Стафилинид, зимующих на стадии куколки, обнаружить не удалось.

Сроки выхода жуков с мест зимовки определяются комплексом факторов и прежде всего прогреваемостью подстилки и почвы. В связи с этим большое влияние на сроки начала локомоции оказывают условия биотопа, который населяют стафилиниды.

В 1981-1987 г г. нами проводились учеты сезонной динамики двигательной активности стафилинид в предгорьях (сосновые и сосново-березовые леса), в низкогорьях (разнотравно-злаковые луга, осино-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



вые, пихтовые и черневые леса) и среднегорье (березово-лиственничные и кедрово-пихтовые леса, фрагменты луговой степи). На каждом из участков в течение сезона устанавливалось по 10 пробирок-ловушек с формалином, проверявшихся 1 раз в 5 суток. В отдельных случаях при низкой активности стафилинид во второй половине лета ловушки проверялись 1 раз в 10 дней.

В сосняке чернично-зеленомошном и смешанном березово-сосновом лесу в северных предгорьях Кузнецкого Алатау изучение сезонной динамики активности коротконадкрылых жуков проводилось в 1981 и 1986 г г.

Условия лета 1981 г. (очень теплая и влажная весна и относительно прохладное и сухое лето) способствовали раннему выходу стафилинид с мест зимовки. Поэтому к моменту начала наблюдений (2-я декада июня) активность жуков была уже близка к максимальной. В сосновом лесу первый пик активности стафилинид приходился на начало третьей декады июня (55 экз./100 лов.-сут ), а в начале июля численность жуков в ловушках снизилась почти в 3 раза (рис. 7 ). Второе, менее выраженное повышение активности, связанное с выходом жуков нового поколения, наблюдалось в середине августа. В начале лета доминируют стафилинины ( Philonthus , Quedius ), а в 3-й декаде июня возрастает и остается на стабильном уровне активность A.canaliculatus . Высокая численность жуков в ловушках во второй половине лета сохраняется за счет растянутого выхода жуков, часть популяций которых зимует в фазе личинки ( A.canaliculatus , некоторые Atheta ). Для соснового леса характерна очень низкая активность тахипорин на протяжении всего периода наблюдений. 1986 г. характеризовался прохладной весной и очень теплыми второй половиной июня и июлем. Этим, очевидно, объясняется более позднее нарастание максимума активности стафилинид. Численность жуков в ловушках остается на достаточно высоком уровне до 3-й декады июля, а в

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

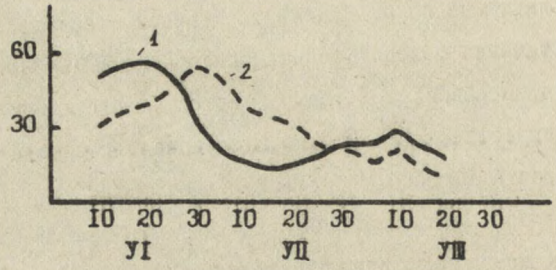



Рис.7. Сезонная динамика активности стафилинид в сосновом лесу

На оси ординат здесь и на рис.8–14 – активность жуков (экз./100 лов.-сут.); на оси абсцисс – месяцы и декады:

1 – 1981 г.; 2 – 1986 г.

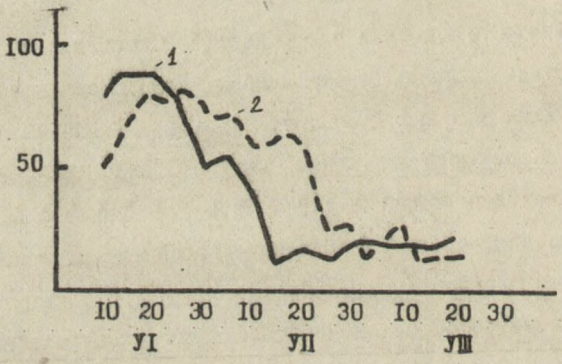



Рис.8. Сезонная динамика активности стафилинид в березово-сосновом лесу:

1 – 1981 г.; 2 – 1986 г.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



августе, после затяжных дождей, она значительно понижается. Доминантные виды в 1986 г. были те же, что и в 1981-м.

В сосново-березовом папоротниково-разнотравном лесу динамическая плотность популяций массовых видов стафилинид гораздо выше, чем в сосняке, и достигает в период максимума (вторая половина июня) 85-90 экз./100 лов.-сут. (рис. 8 ). По сравнению с сосновым лесом здесь в первой половине лета была значительно выше активность P.decorus , активность A.canaliculatus проявлялась более равномерно в течение сезона. Кроме того, здесь в ловушки попадались некоторые тахинорины ( Tachinus marginellus Gyll. и др.), не проявляющие двигательной активности в сосняке. Сравнительный анализ различий в сезонной динамике активности коротконадкрылых жуков за два года наблюдений показывает, что в сосново-березовом лесу наблюдается та же зависимость характера активности жуков от погодных условий: высокие весенние температуры и быстрое прогревание подстилки стимулируют ранний выход жуков с мест зимовки и высокий уровень локомоторной активности и, наоборот, длительные похолодания снижают подвижность большинства жуков массовых видов, обладающих высоким уровнем термопреферендума.

Наиболее длительные (4-летние) наблюдения за сезонной динамикой активности стафилинид проводились в 1983-1986 гг. на разнотравно-злаковом лугу, участках черневой тайги и пихтового и осинового лесов, а также в молодом осиннике на месте 12-15-летней вырубки.

На ежегодно выкашиваемом разнотравно-злаковом лугу динамическая плотность популяций стафилинид остается относительно низкой на протяжении всего вегетационного периода. За все годы наблюдений численность жуков в ловушках не превышала 10 экз./100 лов.-сут вплоть до 2-й декады июня (рис. 9 ). В годы с ранней весной и высокими июньскими температурами активность стафилинид достигает максимума во второй половине июня. В случае продолжительной и про-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



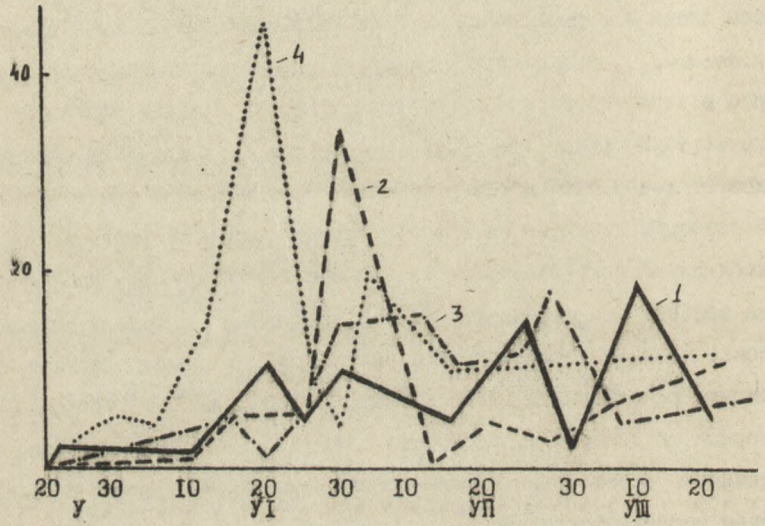



Рис.9. Сезонная динамика активности стафилинид на разнотравно-злаковом лугу.

Здесь и на рис.10-13: 1 - 1983 г.; 2 - 1984 г. ; 3 - 1985 г.; 4 - 1986 г.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



хладной весны максимум активности жуков сдвигается на 10-15 суток или проявляется во второй половине лета. В целом колебания уровня активности стафилинид здесь невелики как на протяжении отдельных сезонов, так и в многолетней динамике.

В пихтовом лесу активность стафилинид резко повышается в конце июня, в июле происходит её снижение в среднем более чем в два раза (рис. 10). Чаще всего в начале августа наблюдается новое повышение активности коротконадкрылых жуков. В это время пик активности может находится на уровне июньского (1984 г.), быть менее выраженным (1986 г.) или почти впятеро превышать июньский максимум (224 экз./ /100 лов.-сут в 1985 г.). В 1983 г. численность стафилинид в ловушках во второй половине лета находилась на очень низком уровне. Первый максимум активности в пихтаче обусловлен высокими показателями динамической плотности популяций Philonthus decorus , а высокая активность жуков в конце июля-начале августа обеспечивалась за счет большой подвижности тахипорин ( Tachinus rufipes, T.marginellus ). Из-за холодной весны в 1983 г. первый пик активности жуков проявился сравнительно поздно, а затем динамическая плотность популяций стафилинин снижалась постепенно, и на их фоне активность тахипорин была незначительной. Другие стафилиниды в ловушки, установленные в пихтовом лесу, попадались единично.

Участок кедрово-пихтово-березово-осинового леса, где проводились учеты сезонной динамики активности стафилинид, характеризуется сильной затененностью и его поздним по сравнению с другими биотопами освобождением от снежного покрова. Активность стафилинид, сравнительно невысокая в конце мая - первой половине июня, стремительно возрастает в конце июня-начале июля (с 15-40 экз./100 лов.-сут в третьей пятидневке июня до 100-180 экз. в шестой пятидневке июня - первой пятидневке июля) (рис.11 ).

Затем происходит общий спад активности, хотя в отдельные годы

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



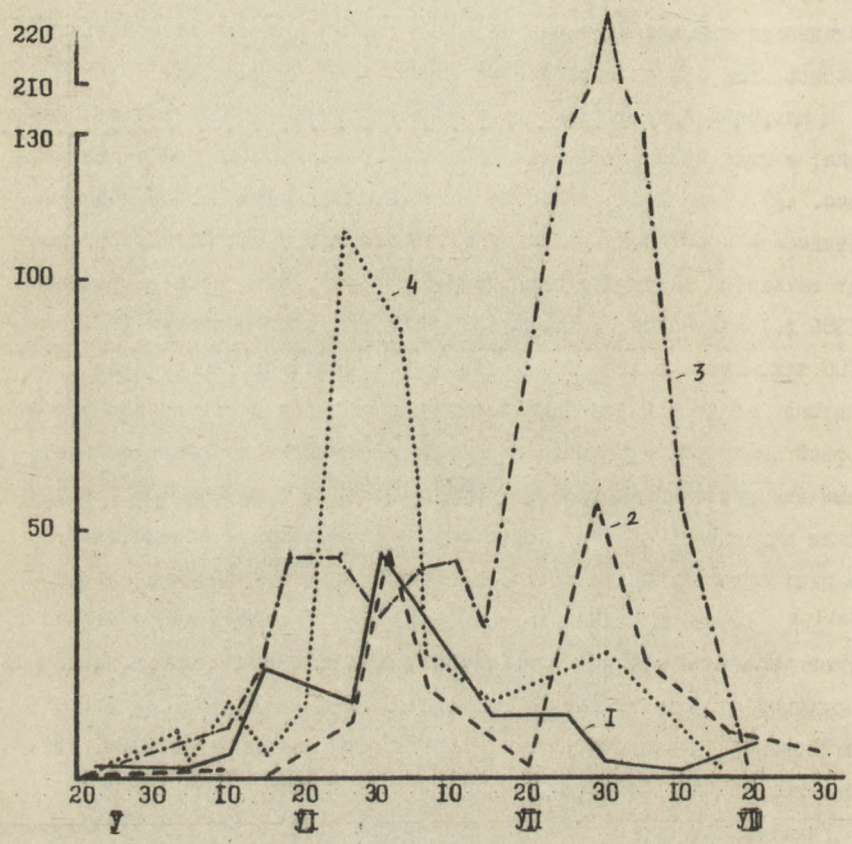



Рис.10 . Сезонная динамика активности стафилинид в пихтовом лесу

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

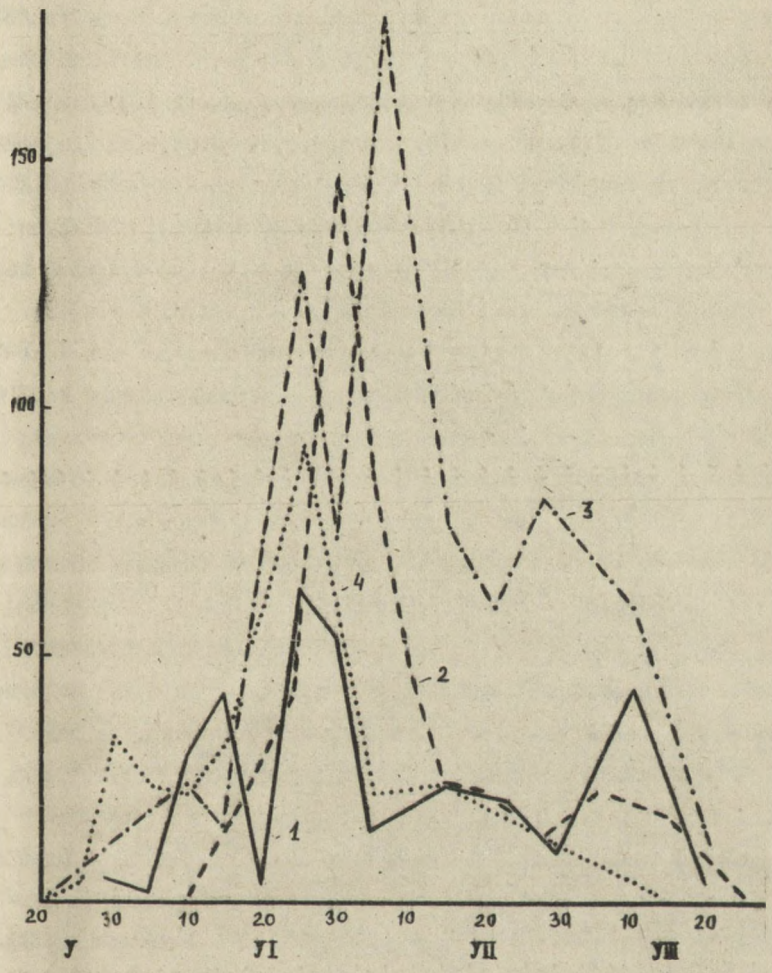



Рис. II. Сезонная динамика активности стафилинид в черневой тайге

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



(1985) она остается высокой весь июль и большую часть августа. Первый максимум активности обеспечивается за счет высокой подвижности ряда Atheta , P.decorus и P.rotundicollis. Во второй половине лета более активны Xantholinus tricolor, некоторые тахипорины и алеохарины, хотя максимумы динамической плотности их популяций всегда ниже, чем у видов, доминирующих в конце июня - начале июля.

Наибольшими абсолютными показателями двигательной активности характеризуются стафилиниды, заселяющие подстилку спелого крупнотравного осинового леса. При благоприятной весне уже в первой декаде июня численность жуков составляет 80-100 экз./100 лов.-сут , а к концу месяца достигает максимума (390-435 экз./100 лов.-сут ). В условиях относительно прохладной весны и первой половины лета абсолютные показатели динамической плотности популяций стафилинид находятся на уровне 80-150 экз./100 лов.-сут (рис. 12). В этом случае не наблюдается резкого спада активности жуков и к 3-ей декаде июля она ежегодно находится на уровне 40-80 экз./100 лов.-сут . Единственным доминантным видом в данном биотопе является P.decorus , на долю которого вплоть до середины июля приходится 86% от всех попавших в ловушки стафилинид. Незначительный подъем активности Tachinus rufipes в конце июля происходит уже на фоне значительного спада подвижности особей доминирующего вида. Очень высокий и стабильный уровень динамической плотности популяций P.decorus в осиновом лесу в конце июня свидетельствует об удачном сочетании здесь ряда условий, благоприятствующих проживанию особей данного вида. Это в первую очередь близкий к оптимальному гидротермический режим в подстилке и обилие мелких беспозвоночных, служащих пищей для хищных жуков.

В молодом осиннике абсолютные показатели активности стафилинид ниже, чем в старом (160-170 экз./100 лов.-сут ), и в разные годы наблюдений сроки максимумов варьировали (рис. 13). В 1986 г.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



уже в конце мая динамическая плотность популяций составляла до 90 экз./100 лов.-сут (из них 80 экз. - за счет P.decorus), а затем уже дважды достигала высокого уровня. В июле-августе более активны A.canaliculatus и X.tricolor, в первой половине лета встречающиеся относительно редко. В годы с прохладной весной численность жуков в ловушках не превышает 60-70 экз./100 лов.-сут и, как правило, не имеется одного ярко выраженного пика активности.

В среднегорных ландшафтах восточного макросклона изучение сезонной динамики активности стафилинид проводилось в 1984 и 1987 г.г.

Очень низким уровнем активности на протяжении почти всего теплого сезона характеризуется население стафилинид остепненных участков. В щебнистой степи стафилиниды попадались в ловушки лишь спорадически, их активность не превышала 2-3 экз./100 лов.-сут и проявлялась преимущественно весной после исчезновения снежного покрова и в конце августа. На участках луговой степи и численность и активность коротконадкрылых жуков заметно выше, чем в щебнистой. В 1984 г. пик активности стафилинид отмечался в конце мая, чему способствовали благоприятные погодные условия в середине месяца. Последовавшее затем длительное похолодание сказалось на численности жуков в ловушках: она неуклонно снижалась и в сухой летний период не превышала 2 экз./100 лов.-сут. В 1987 г. к моменту начала наблюдений за динамикой активности герпетобионтов численность стафилинид находилась на очень низком уровне и в дальнейшем не превышала 5 экз./100 лов.-сут (рис.14). Низкая динамическая плотность популяций стафилинид в степных биогеоценозах отражает в целом малоблагоприятные условия для проживания здесь этих в основном гигро- и мезофильных жесткокрылых. Это подтверждается также их малой численностью в почве и бедным видовым составом (табл. 8).

В лиственнично-березовом осочково-крупнотравном лесу активность стафилинид за два года наблюдений значительно различалась. Прох-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

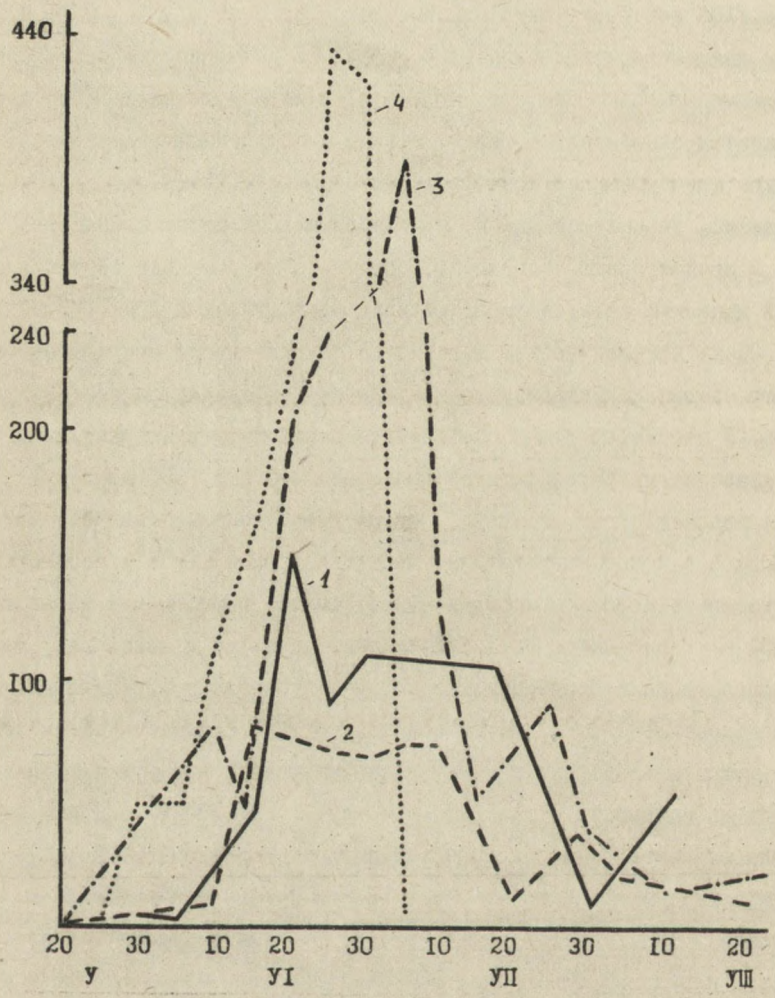



Рис.12. Сезонная динамика активности стафилинид в крупнотравном осиннике

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



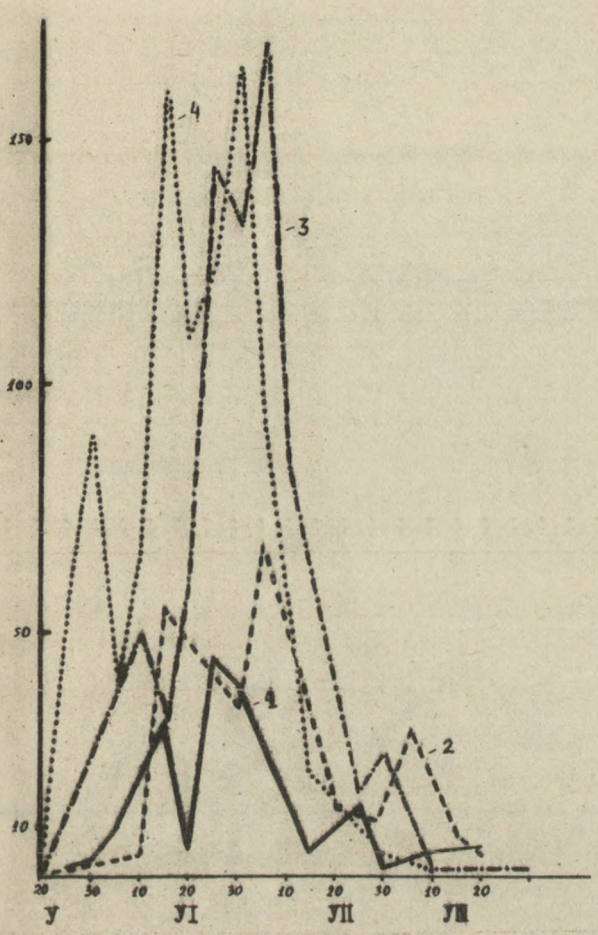



Рис.I3. Сезонная динамика активности стафилинид в молодом осиновом лесу

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



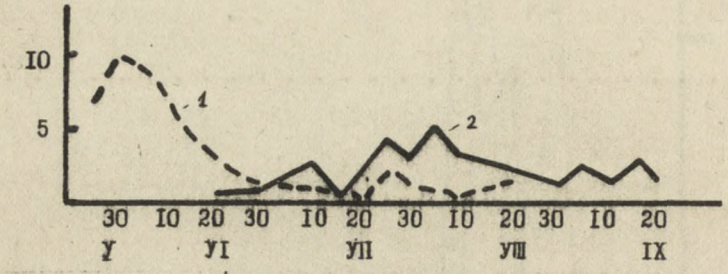



Рис.14. Сезонная динамика активности стафилинид на участках луговой степи.

Здесь и на рис.15: 1 - 1984 г. ; 2 - 1987 г.

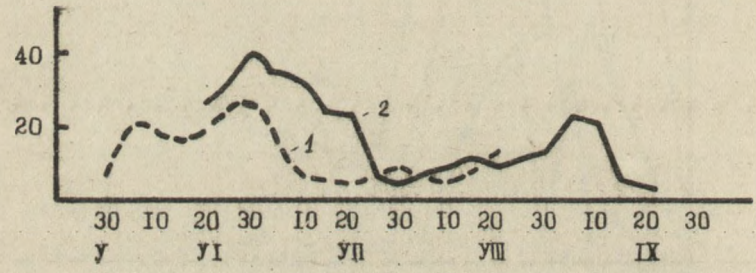



Рис.15. Сезонная динамика активности стафилинид в лиственнично-березовом лесу

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



ладное начало лета 1984 г. замедлило рост активности коротконадкрылых жуков в июне, и она достаточно плавно достигала максимальных величин в конце месяца, оставаясь в дальнейшем на невысоком, но стабильном уровне 8–10 экз./100 лов-сут. В 1987 г. численность жуков в ловушках в середине лета была значительно выше за счет значительно возросшей активности стафилинид р.р. Philonthus, Ocypus, Lathrobium при доминировании P.decorus. В начале сентября рост активности происходит в основном за счет тех же жуков, однако в роли доминанта здесь выступают представители р.р. Tachinus и Quedius. Осенний пик активности стафилинид почти в два раза ниже, чем летний (рис. 15).

В лиственнично-осиновом бруснично-осочковом лесу и в кедрово-пихтовом крупнотравно-злаковом лесу достаточно длительные наблюдения за локомоторной активностью стафилинид проведены в 1987 г. В этих лесах динамическая плотность популяций коротконадкрылых жуков существенно выше, чем в лиственнично-березовом. В первой половине лета характер сезонной динамики активности жуков в лиственнично-осиновом и лиственнично-березовом лесах в значительной степени совпадают. В обоих типах леса пик активности стафилинид приходится на конец июня-начало июля, а затем до конца июля происходит её неуклонное снижение (рис.16). Однако спад активности жуков в осиннике продолжается более медленными темпами вплоть до 3-й декады августа, а осенний пик не выражен. Летний пик активности стафилинид в лиственнично-осиновом лесу является наиболее высоким среди всех изученных биогеоценозов восточного макросклона (свыше 200 экз./100 лов.-сут) при доминировании P.decorus, T.rufipes, T.bicuspidatus, T.marginellus.

В кедрово-пихтовом лесу двигательная активность стафилинид в первой половине лета находится на очень низком уровне и лишь в июле начинает резко увеличиваться, достигая к концу месяца максимальных

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

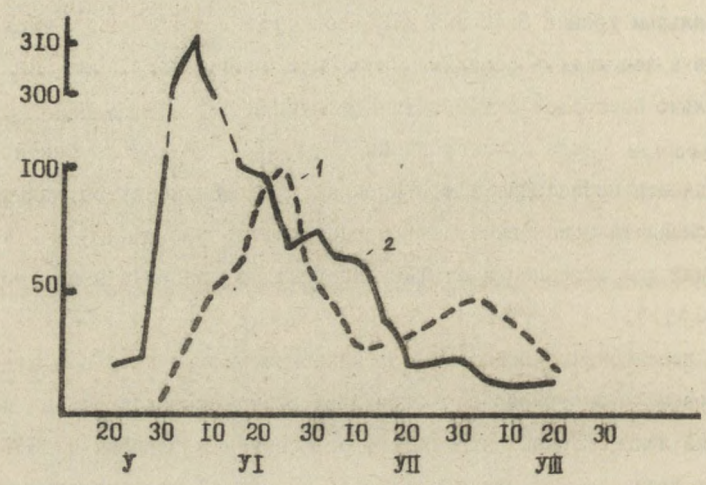



Рис.16. Сезонная динамика активности стафилинид в среднегорных лесах восточного макросклона:

I - лиственнично-осиновый лес;
2 - кедрово-пихтовый лес

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



величин (до 95 экз./100 лов.-сут ). В дальнейшем она понижается менее резко, чем в смешанных мелколиственных лесах, а в конце августа-начале сентября плавно возрастает до 50 экз./100 лов.-сут (см.рис.15).Позднее нарастание активности жуков в первой половине лета объясняется, по всей видимости, более суровыми по сравнению с другими участками микроклиматическими условиями биотопа, расположенного на высоте около 1000 м над у.м. Здесь гораздо позже происходит таяние снежного покрова и подстилка прогревается медленнее, чем в ниже расположенных и менее затененных мелколиственных и лиственничных лесах. В кедрово-пихтовом лесу наиболее высока динамическая плотность популяций стафилинид таких видов, как T.rufipes, T.marginellus, T.bicuspidatus, G.plagiatus, и относительно низка активность Staphylininae , преобладающих в других биогеоценозах. В конце сентября стафилиниды практически не попадаются в ловушки в среднегорье: в годы с сухой осенью этому препятствуют ранние заморозки, стимулирующие уход жуков на зимовку, а в период дождливой и прохладной погоды стафилиниды малоподвижны в любое время года.

Подавляющее большинство коротконадкрылых жуков, проявляющих локомоторную активность в условиях Кузнецкого Алатау, относится к трем подсемействам: Tachyporinae (при доминировании представителей р. Tachinus ), Aleocharinae (в основном за счет жуков р.р. Astilbus и Zyras ) и Staphylininae (преимущественно за счет Philonthus ). Активность стафилинид, относящихся к различным подсемействам, проявляется в пределах одного биогеоценоза в разное время. В целом при достаточно высокой динамической плотности популяций коротконадкрылых жуков (как это наблюдается в мелколиственных и смешанных лесах) наблюдаются один или два в разной степени выраженных пика активности. Практически везде первый пик активности связан с выходом жуков, зимующих в имагинальной фазе, которые в массе приступа-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



ют к размножению при повышении среднесуточной температуры окружающего воздуха до 10-12°С [Бабенко А.С., 1984а]. В это время везде, за исключением некоторых участков темнохвойных лесов, наиболее подвижны Staphylininae . Иногда слабое повышение активности представителей этого подсемейства наблюдается также в конце лета-начале осени, если в связи с благоприятными погодными условиями успевают выйти жуки нового поколения. Однако чаще во второй половине лета и в начале осени наблюдается повышение активности тахипорин. Особенно ярко это проявляется в темнохвойных лесах, где численность и активность наиболее обычных представителей этого подсемейства - Tachinus rufipes, T.bicuspidatus и T.marginellus , достигает максимума.

Несмотря на довольно высокое видовое разнообразие стафилинид в лесных биогеоценозах Кузнецкого Алатау, колебания численности напочвенных жуков в ловушках обусловлены динамикой активности всего 12-15 видов, причем у большинства из них наблюдается лишь один хорошо выраженный максимум активности, связанный с высокой локомоторной подвижностью в период размножения.

В течение сезона в популяциях стафилинид происходят существенные изменения в соотношении активности различных полов. Так, в начале июня общее количество самок P.decorus , отловленных в различных биотопах десятью ловушками, почти в 1,5 раза превышало количество самцов. В это же время среди самок наиболее высока доля оплодотворенных особей с яйцами, готовыми к откладке. Во второй половине лета соотношение полов у активных особей приближается 1:1 или самцы попадаются несколько чаще (табл. 15 ). Более высокие показатели динамической плотности "женской" части популяций объясняются, по всей видимости, интенсивными поисками самками мест для откладки яиц, а также относительно более быстрой гибелью самцов после спаривания.

В целом в Кузнецком Алатау представители подсемейства Staphylininae характеризуются более высокими абсолютными показателями актив-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица I5

Изменение соотношения полов у Philonthus decorus в течение теплого периода года

| Месяц, декада | | Общее количество отловленных жуков | | Количество самок со зрелыми яйцами | % самок со зрелыми яйцами |
|---|---|---|---|---|---|
| | | самки | самцы | | |
| Май | II | 40 | 43 | 5 | I2,5 |
| | III | 59 | 60 | I0 | I7,0 |
| Июнь | I | 2I3 | I9I | 25 | II,3 |
| | II | 204 | II4 | 83 | 40,6 |
| | III | 49 | 33 | I3 | 26,5 |
| Июль | I | I2 | I0 | 3 | 25,0 |
| | II | 2 | 3 | 0 | 0 |
| | III | 4 | 4 | 0 | 0 |
| Август | I | 6 | 5 | I | I6,6 |
| | II | I0 | 5 | I | I0,0 |
| | III | 4 | 3 | 0 | 0 |
| Сентябрь | I | I0 | 8 | 0 | 0 |
| | II | 6 | 5 | 0 | 0 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



ности по сравнению с алеохаринами и тахипоринами. Во всех изученных биогеоценозах максимумы активности стафилинид основных подсемейств приходятся на различные сроки. Это в какой-то мере снижает конкурентные отношения между хищниками, занимающими сходные места обитания и одинаковые ниши в трофической структуре напочвенного яруса биогеоценоза.

Особенностью сезонной динамики активности стафилинид в районе исследований является прежде всего кратковременность периода, благоприятного для развития, питания и других жизненных процессов стафилинид. Большую часть года основная масса коротконадкрылых жуков находится в диапаузе. Перед зимовкой насекомые обычно концентрируются на участках с гидротермическими условиями, близкими к оптимуму [Рыбалов Л.Б., 1987]. Для стафилинид такими зонами оптимума являются чаще всего микрополости в верхних слоях почвы и в подстилке, скопления разлагающейся органики, стволы и пни разрушающихся деревьев. Здесь проходит зимовка большинства коротконадкрылых жуков. Переход к состоянию покоя диктуется, по всей видимости, преимущественно именно наступлением длительного похолодания. Так, в условиях относительно теплой зимы Западной Европы стафилиниды сохраняют хотя бы незначительную активность круглый год [Kowalski R. ,1976; Späh H.,1980]. Собранные нами поздней осенью стафилиниды р. Philonthus и Gyrohypnus при переносе в теплое помещение становились нормально активными, успешно спаривались, питались и размножались несколько месяцев подряд без видимого периода покоя.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



## Смена комплексов стафилинид при лесовозобновлении на вырубках

В ходе демутационных сукцессий, вызванных рубками леса и его последующим восстановлением, наряду со сменой растительности наблюдаются значительные изменения в составе и численности герпетобионтов, в том числе и стафилинид. В Кузнецком Алатау изучение сукцессий населения напочвенных коротконадкрылых жуков проводилось в чернично-зеленомошных сосняках северо-западных предгорий и в черневых лесах северных низкогорий, подвергавшихся периодической вырубке и находящихся на различных стадиях восстановления растительности. На вырубках идет процесс восстановления коренного сообщества путем интенсивного роста неприхотливых вторичных пород и последующего возобновления коренных ассоциаций.

В каждой растительной ассоциации (участке кедрово-пихтово-березово-осинового леса и на вырубках I, 2-3, 4-6, I0-I5, 25-30-летнего возраста, а также в спелом сосняке 70-80-летнего возраста и на вырубках I, 3-4, 9-II и I8-20-летнего возраста) в течение ряда лет просматривались на протяжении вегетационных периодов пробы подстилки, а также устанавливались пробирки-ловушки для учета активно передвигающихся особей.

В сосновом лесу в первые годы после рубки резко изменяются условия освещения, тонкий слой подстилки легко разрушается и происходит значительное иссушение верхних слоев оподзоленной песчаной почвы. В первый год после рубки на просеке доминируют Tachyporus obtusus, A.canaliculatus и X.tricolor, причем последний встречается лишь в микропонижениях рельефа, где сохранились очаги опада. На вырубке 3-4 лет обычен лишь A.canaliculatus, а численность и активность остальных стафилинид незначительна (табл.16). На вырубках 9-II-летнего возраста в ходе активного подрастания сосново-березового молодняка повсеместно формируются очаги подстилки. Видо-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица I6

Смена населения доминантных видов стафилинид при зарастании вырубок соснового леса ( экз./I00 лов.-сут )

| Вид | Возраст вырубки (лет) | | | | Сосновый чернично-зеленомошный лес |
|---|---|---|---|---|---|
| | I | 3-4 | 9-II | I8-20 | |
| Tachyporus obtusus | 5,0 | | | | |
| Astilbus canaliculatus | 3,4 | 20,9 | 20,3 | 9,9 | 7,3 |
| Oxytelus nitidulus | | 2,0 | | | |
| Xantholinus tricilor | 3,4 | | 3,0 | 8,I | I,8 |
| Mycetoporus brunneus | | I,0 | 0,2 | | |
| Conosoma pedicularium | | 0,2 | 0,4 | | |
| Staphylinus fulvipes | | 0,7 | I,3 | 0,3 | |
| Atheta ssp. | | | I,8 | 5,3 | 3,8 |
| Philonthus decorus | | | 3,0 | 9,5 | 8,I |
| Stenus clavicornis | | | | 0,3 | |
| Bolitobius lunulatus | | | | 0,2 | |
| Lathrobium brunnipes | | | | 0,4 | |
| Tachyporus abdominalis | | | | I,3 | 0,5 |
| Tachinus elongatus | | | | 0,I | 0,I |
| Quedius maurorufus | | | | 0,5 | 0,4 |
| Tachinus marginatus | | | | 0,8 | 0,9 |
| Zyras humeralis | | | | 2,3 | 4,0 |
| Staphylinus erythropterus | | | | | I,0 |
| Суммарная активность (экз./I00 лов.-сут) | II,9 | 24,0 | 30,6 | 39,2 | 28,2 |
| Суммарная плотность ( экз./ м$^2$ ) | 8,4 | II,9 | I3,8 | I8,6 | I2,5 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



вой состав стафилинид на этой стадии по-прежнему беден, хотя становятся обычными отсутствующие на более ранних этапах восстановления стафилиниды рода Atheta и P.decorus . В сосновом молодняке I8-20-летнего возраста происходит почти полное смыкание крон деревьев. Изменившиеся условия затенения благоприятствуют увеличению плотности и активности населения стафилинид. На этой стадии фауна жуков наиболее многообразна (I4 видов) и во многом сходна с фауной спелого соснового леса. В 70-80-летних лесах уменьшается активность X.tricolor , P.decorus , Atheta , преобладающих в молодняке, из состава доминантов выпадают Stenus clavicornis , Lathrobium brunnipes и появляется ряд специфичных видов (S.erythropterus , T.abdominalis ).

Общая активность стафилинид по мере восстановления растительности значительно возрастает, достигая максимальных величин (39,2 экз. I00 лов.-сут ) в молодых сосновых лесах. Суммарная плотность жуков в ходе демутационной сукцессии увеличивается более чем в два раза и доходит в молодых сосновых лесах до I8,6 экз./м$^2$, а в старом сосняке несколько снижается. По всей видимости, большая активность, численность и видовое разнообразие доминантов в молодняке объясняются присутствием здесь подроста березы, что благоприятно сказывается на микроклиматическом режиме местообитаний стафилинид. Практически на всех стадиях восстановления доминантным либо субдоминантным видом является эвритопный A.canaliculatus , хотя в целом жуки этого вида более активны на ранних этапах восстановления древесной растительности. Доля эврибионтов на каждой стадии восстановления довольно высока и лишь для I8-20-летних сосновых лесов характерен более высокий процент специфичных видов.

На вырубках первого года в черневой тайге происходит бурный рост крупнотравья с преобладанием борщевика, скерды, борца и василистника. При дальнейшем хозяйственном освоении (расчистка и выкашива-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

ние) на вырубках формируются разнотравно-злаковые луга. При естественном ходе сукцессии под пологом крупнотравья подстилки разрушается слабо, что обуславливается в первые годы неоднородность видового состава коротконадкрылых жуков. Здесь встречаются эврибионты и виды, тяготеющие к открытым участкам лугов ( S.stercorarius, P.lepidus, S.orbiculatus ), а также обитатели подстилки, неслишком требовательные к постоянно высокому затенению биотопа ( A.angustatus, S.fulvipes,P.addendus ). Активность стафилинид на вырубке первого года незначительна и проявляется преимущественно в самом начале лета ( табл. I7 ).

Восстановление древесной растительности начинается с усиления роста кустарников (рябины, черемухи, караганы и др. ), а также возобновления осины, а затем березы и пихты. На ранней кустарниковой стадии (вырубки 2-3 лет) активность и численность стафилинид невелика и доминируют в основном эвритопные виды ( P.decorus, T.obtusus ). На ранних стадиях восстановления древесной растительности доминируют P.decorus, являющийся также фоновым видом для всех последующих урочищ, а субдоминантом служит P.fuscipennis, особенно многочисленный на третий-четвертый год после вырубки. В этот период его численность в ловушках (до 9 экз./I00 лов.-сут ) лишь вдвое ниже, чем у доминантного вида, а на более поздних стадиях зарастания он резко снижает свою активность.

На вырубках I0-I5 летнего возраста показатели видового разнообразия и особенно активности стафилинид значительно увеличиваются по сравнению с предыдущей стадией демутационной сукцессии в основном за счет очень высокой динамической плотности популяций P.decorus. Активность субдоминантного вида A.canalicul достигает здесь максимума и незначительно колеблется отдельные годы (в пределах I,8-3,6экз./I00 лов.-сут ). Данная стадия восстановления растительности представлена осиново-березовым лесом с хорошо развитым подростом темнохвойных пород и сформированным гори-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 17

Смена населения доминантных видов стафилинид при зарастании вырубок в черневой тайге (экз./I00 лов.-сут.)

| Вид | Возраст вырубки (лет) | | | | | Черневой лес |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | 2-3 | 4-6 | I0-I5 | 25-30 | |
| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| Philonthus lepidus | I,2 | | | | | |
| Octephilum fracticorne | 0,2 | | | | | |
| Staphylinus erythropterus | 0,2 | | | | | |
| Stilicus orbiculatus | 0,I | | | | | |
| Staphylinus steccorarius | 0,I | 0,I | | | | |
| Astenus angustatus | 0,4 | 0,I | 0,I | | | |
| Staphylinus fulvipes | 0,I | 0,2 | | | | |
| Philonthus fuscipennis | | I,4 | 4,0 | | | |
| Astilbus canaliculatus | 0,4 | I,0 | 2,I | 2,6 | 0,I | 0,I |
| Philonthus addendus | 0,I | | | 0,I | | |
| Tachyporus obtusus | 0,3 | 2,0 | 0,I | | 0,I | |
| Conosoma pedicularium | 0,4 | 0,2 | 0,2 | 0,I | 0,I | |
| Philonthus decorus | 0,8 | I3,2 | I8,2 | 37,2 | 28,0 | I2,0 |
| Tachyporus chrysomelinus | 0,I | | 0,3 | 0,3 | | 0,I |
| Ocypus fuscatus | 0,I | 0,3 | 0,2 | 0,5 | 0,I | 0,2 |
| Tachinus rufipes | 0,2 | 0,6 | 0,6 | 2,0 | 0,4 | I,4 |
| Tachinus pallipes | 0,2 | | 0,2 | 0,2 | 0,3 | |
| Quedius fulininosus | | 0,I | 0,I | | 0,I | 0,8 |
| Xantholinus tricilor | 0,I | | 0,I | 0,5 | 0,6 | 0,I |
| Lathrobium brunnipes | | | 0,2 | 0,2 | 0,I | 0,I |
| Tachinus laticollis | | 0,2 | 0,4 | 0,2 | 4,0 | I,8 |
| Tachinus marginellus | | | 0,2 | I,8 | 2,5 | 8,6 |
| Quedius sp. | | | 0,I | 0,I | 0,5 | 0,I |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окончание табл. 17

| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Ocypus ater | | | | 0,I | 0,2 | 0,I |
| Tachinus elongatus | | | | | | 0,I |
| Philonthus setosus | | | | | | 0,I |
| Суммарная активность (экз./I00 лов.-сут ) | 5,3 | I9,9 | 27,4 | 46,9 | 38,2 | 26,4 |
| Суммарная плотность (экз./м$^2$) | I0,3 | I4,9 | I5,3 | I9,6 | 25,4 | 24,9 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



зонтом подстилки, что наряду с высокой (0,7-0,8) сомкнутостью древостоя создает благоприятные условия для проживания стафилинид. В частности, здесь по сравнению с вырубками значительно возрастает численность и активность тахинусов (преимущественно T. rufipes и T.marginellus ). Весьма показателен для данной стадии, а также для 25-30-летних вырубок X.tricolor , встречающийся на других стадиях сукцессии единично. Этот вид маркирует участки леса с достаточной степенью заселения и в то же время с не слишком влажной и рыхлой подстилкой.

Численность стафилинид в ловушках в осиннике на 25-30-летней вырубке достигается (в среднем 65,9, а в отдельные годы до 80 экз./I00 лов.-сут.) в основном за счет P.decorus. По сравнению с вырубками здесь явно возрастает численность представителей рода Tachinus .(преимущественно T.rufipes и T.marginellus), являющихся облигатными стратобионтами.

Для участков черневой тайги характерна сравнительно высокая активность T.marginellus , достигающая в данном случае максимальных величин (7-9 экз./I00 лов.-сут ). Здесь, как и в пихтачах, практически исчезает обычный на ранних стадиях сукцессии и в осинниках Astilbus canaliculatus, избегающий влажной подстилки в хвойных формациях. Численность тахинусов и некоторых стафилинид p.Atheta возрастает по сравнению с осинником в 4-5 раз.

Ритмика сезонной активности стафилинид на участках, находящихся на различных стадиях сукцессии, существенно различается. На разнотравно-злаковых лугах и на вырубках первых лет активность большинства стафилинид проявляется на 7-I0 суток раньше, чем в лесных биотопах, причем ярко выраженных пиков активности не зарегистрированно. На более старых вырубках и в осиннике активность стафилинид достигает максимума в конце июня, а в темнохвойных формациях - в начале августа.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

## ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ОБРАЗА ЖИЗНИ СТАФИЛИНИД

Сведения по биологии стафилинид весьма многочисленны, но большинство из них разбросаны по мелким публикациям, посвященным преимущественно описаниям преимагинальных фаз отдельных видов. В целом образ жизни большинства коротконадкрылых жуков изучен слабо и неравномерно, что не удивительно ввиду колоссального объема семейства и трудности работы со скрытоживущими мелкими объектами. Наиболее хорошо изучены особенности биологии некоторых видов стафилинид в условиях Западной и Центральной Европы и в Северной Америке. Однако и там для подавляющей части видов и даже отдельных родов остаются неизвестными преимагинальные фазы, циклы развития, особенности поведения и другие черты образа жизни. Обзор публикаций, посвященный биологии представителей семейства приведен в монографии А.Л. Тихомировой [1973], а также в ряде иностранных сводок по отдельным крупным группам стафилинид [Bohac J. ,1982,1985; Ullrich W. ,1975; Topp W. ,1976].

При изучении особенностей образа жизни коротконадкрылых жуков, населяющих территорию Кузнецкого Алатау, главное внимание уделялось выявлению основных черт биологии массовых и обычных видов, по возможности представляющих основные экологические и систематические группы. С целью систематизации сведений по отдельным аспектам биологии стафилинид и сравнения данных из различных регионов нами в соответствующих разделах приводятся краткие обзоры последних публикаций по изучению поведения, преимагинального развития, фенологии и трофических связей различных представителей семейства.

### Брачное поведение

Встреча полов и спаривание коротконадкрылых жуков происходит в местах их постоянного обитания и преимущественно в тот период, когда двигательная активность стафилинид достигает максимума (см. табл.14 ). У стафилинид различных экологических групп имеются опре-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



деленные поведенческие особенности в предкопуляционном периоде и при копуляции. Они выражаются в продолжительности спаривания, взаимном положении партнеров, в уровне агрессивности по отношению к особям своего и противоположного пола.

Стафилиниды-антофилы рода Eusphalerum спариваются на цветках, где жуки питаются. При этом самец находится на спинной стороне самки, цепляясь за переднеспинку и надкрылья всеми ногами. Копуляция, если жуков не тревожить, может продолжаться свыше часа, причем самка все время остается пассивной. Сигналом к окончанию копуляции служат периодические вращения самки влево-вправо на 180°. Если самка не готова к копуляции, то она при приближении самца подгибает кончик брюшка вниз, пряча его под надкрыльями или же втягивает брюшко телескопически [Klinger R. ,1983; собственные наблюдения].

Для термитофильных стафилинид характерно скопление активных в половом отношении особей в физогастрических брюшках цариц термитов, (до 13 жуков одновременно), где происходят ухаживания и копуляции [Howard K.W. ,1979].

Для большинства напочвенных стафилинид подсемейства Staphylinae характерна высокая постоянная активность самцов на всех фазах полового цикла и импульсивная, с периодами спада активность самки. Как правило, при контакте жуков друг с другом происходит распознавание полов. На примере Creophilus maxillosus показано, что если жуки оказываются однополыми, то они проявляют взаимную агрессивность и разбегаются после короткой борьбы. В противном случае самец немедленно делает попытку забраться на самку и часто преследует её в случае бегства. Самка может препятствовать спариванию, также высоко приподнимая кончик брюшка над поверхностью субстрата [Fichter G.S. ,1949]. В предкопуляционной фазе полового цикла, которая продолжается до момента соприкосновения гениталий жуков, выделяется ряд стадий, таких,как взаимное обследование самцом и сам-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



кой вершин брюшек, всестороннее обследование самки самцом, принятие удобного положения для спаривания. Как правило, самец при спаривании располагается верхом на самке и опускает кончик своего брюшка до контакта со слегка приподнятым кончиком брюшка самки. Самец удерживается (на самке) с помощью передних и средних ног, а задние обычно остаются на субстрате. Во время спаривания самка зачастую передвигается, но после сцепления гениталий уже не пытается освобождаться от самца [Holcomb M.C. ,1977; Jepson S.B.,1984]. При содержании в садках Philonthus politus мы наблюдали, что самец во время копуляции часто захватывает самок за шею мандибулами; очевидно, это помогает им удерживаться, тк. самки очень быстро передвигались по неровной поверхности субстрата. Самцы этого вида, а также другие представители рода Philonthus часто используют среднюю и заднюю пары ног в качестве "тормоза", периодически упираясь лапками в субстрат и вынуждая тем самым самку приостанавливать движение.

Отмечалось, что как только самец перестает удерживать самку лапками и сохраняет с ней только генитальный контакт, он оказывается на субстрате, ориентированный головой в противоположном с самкой направлении. При этом более крупный жук продолжает движение, а более мелкий следует за ним, не пытаясь изменить направление [Fichter G.S.,1949].

Для многих алеохарин характерно совершенно иное расположение партнеров при копуляции. Перед спариванием самец продвигает переднюю часть тела под брюшко самки, а собственное брюшко изгибает вперед-вверх и пытается приблизить его к кончику брюшка самки. Как правило, такие попытки повторяются неоднократно, а успешный контакт редко осуществляется с первого раза. Спаривающиеся жуки образуют характерную S-образную фигуру (рис. 17), причем в это время они могут активно передвигаться и проникать в щели субстрата.

При передвижении под корой деревьев, в скважинах почвы, между

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



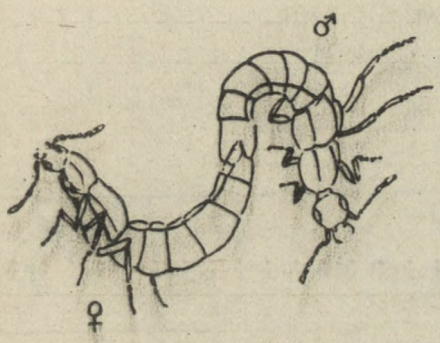



Рис.I7. Копулирующая пара Astilbus canaliculatus .

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



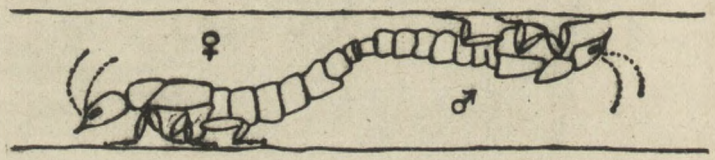



Рис.I8. Копулирующая пара Gyrophaena affinis между пластинками шляпочного гриба ( схематизировано )

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

пластинок в шляпочных грибах и в других узких полостях, сцепленные партнеры образуют угол 180° по отношению друг к другу и пара передвигается преимущественно благодаря усилиям одного из них. При этом жуки ногами касаются противоположных стенок субстрата (рис. 18 ). Оба партнера, если они равны по силе, попеременно передвигаются вдоль стенок. Отмечалось, что продолжительность копуляции при этом не превышает 5 секунд [Ashe J., 1981b], однако мы наблюдали несколько пар Gyrophaena affinis и некоторых других представителей рода, копулирующих на протяжении нескольких минут.

У других стафилинид продолжительность спаривания варьирует от 10-15 с. у Trogophloeus bilineatus Er. [Ломакин В.И., 1981] до часа и более у Oligota oviformis Casey [Badley M., Fleschner C. ,1956], причем копуляция между одной и той же парой может повторяться неоднократно. В наших условиях длительность одной копуляции колебалась от 20 с. до 4-5 минут (наблюдения велись за представителями 36 видов из всех основных подсемейств стафилинид, населяющих Кузнецкий Алатау).

Особенности поведения стафилинид в процессе спаривания, которые облегчают их передвижение в различных скважинах и по поверхности субстрата, свидетельствуют о высокой степени приспособленности жуков из эволюционно продвинутых подсемейств к проживанию в субстратах напочвенного и почвенного ярусов.

Имеются сведения, что для предотвращения межвидового спаривания у близко родственных симпатрических видов - Philonthus cephalotes и P.sordidus - существуют как морфологические (различия в расположении волосков на гениталиях самцов), так и поведенческие (агрессивное поведение на предкопуляционной стадии брачного поведения) особенности. Продолжительность копуляции у этих видов также значительно различается (1,7 минут у P.cephalotes и 44 минут у P.sordidus ) [Jepson S.B. ,1984].

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Откладка яиц

Созревание яиц у стафилинид происходит довольно быстро: самки большинства обитающих в районе исследований видов рода Philonthus откладывают яйца через 7-10 суток после первого зарегистрированного спаривания, а самки Ontholestes murinus - уже через 6-7 суток. Как правило, достаточно одного спаривания, чтобы самка откладывала яйца неоднократно на протяжении ряда суток. Так, обычные крупные герпетобионты Ocypus fuscatus и Staphylinus stercorarius способны после однократного спаривания откладывать яйца на протяжении трех недель. При этом самка O.fuscatus отложила 18 яиц, а самка S.stercorarius - 13 (наблюдения проводились в конце июня-июле 1982г.). Относительно долго происходит созревание яиц у A.canaliculatus : по наблюдениям в садках самка начинает откладку яиц лишь через две недели после первого зафиксированного спаривания [Бабенко А.С., 1985].

Продолжительность периода откладки яиц в значительной степени зависит от гидротермических условий и прежде всего от температуры окружающего воздуха. Так, например, у Paederus alfieri Koch. откладка яиц при среднесуточной температуре воздуха 29°С продолжается около 5-6 суток, а при 16° - от 8 до 9 суток [Tawfik M. , Abouzeid N., 1977]. У стафилинид - обитателей почвы и подстилки в Кузнецком Алатау продолжительность периода яйцекладки варьирует от двух недель до 2-2,5 месяцев. Откладка яиц на протяжении длительного периода возможна лишь при температурных условиях, близких к оптимальным (для большинства Staphylininae и Paederinae от 20 до 24°С). Максимальный период яйцекладки (при содержании в лаборатории) отмечался нами для Philonthus dimidiatus Sahlb. - чуть более 4 месяцев. При этом пять самок отложили в общей сложности 496 яиц. При понижении среднесуточной температуры воздуха до 15-16° продолжительность периода откладки яиц у крупных хищников сокращается до одного месяца.

Плодовитость стафилинид варьирует в широких пределах. Наименьшее

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



количество яиц откладывают крупные хищники. По ранее опубликованным данным, самки стафилинид рода Philonthus откладывают от 17 до 80 яиц [Evans M. ,1965; Heessen H. ,1980; Остафичук В.Г., Некулисяну З.З., 1984 и др.], Nudobius lentus - от 54 до 126 яиц [Арефин В.С.,1974], причем в течение одних суток редко откладывается более одного яйца [Voris R.,1934]. Содержавшиеся нами в садках самки P.ebeninus откладывали в среднем по 2 яйца в сутки в период максимальной активности (рис. 19). Более мелкие представители семейства характеризуются высокой яйцевой продуктивностью: при благоприятных гидротермических условиях Oxytelus rugosus откладывает до 260 яиц [Eghtedar E. ,1970], а A.bilineata - свыше 1000 яиц [Адашкевич Б.П.,1972]. В течение суток обычный прибрежный хищник Paederus fuscipes Curt. может продуцировать до 6 яиц [Manley G. ,1977]. К сожалению, в большинстве работ не указывается, как влияет изменение гидротермических условий (в частности, понижение температуры) на плодовитость самок стафилинид. Достаточно подробные наблюдения за яйцевой продуктивностью Philonthus decorus в различных температурных условиях были проведены в Нидерландах [Heessen H. ,1980]. Проведенное нами изучение продуктивности яйцекладки у четырех видов коротконадкрылых жуков в трех температурных режимах показало, что массовые виды стафилинид Кузнецкого Алатау наиболее успешно размножаются при меняющемся температурном режиме (табл.18 ), хотя и при 20°С для основной массы видов создаются условия, близкие к оптимальным. Понижение температуры до 11° приводит к снижению яйцевой продуктивности стафилинид. Минимальная температура, при которой жуки откладывали яйца в садках, составляла для P.decorus - 7-8°, а для A.canaliculatus и Oxytelus sculpturatus - 3-4°С.

Все крупные стафилиниды откладывают по одному яйцу либо просто на поверхность субстрата, либо в специально приготовленные ямки или естественные щели почвы. У C.maxillosus наблюдались случаи закапы-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

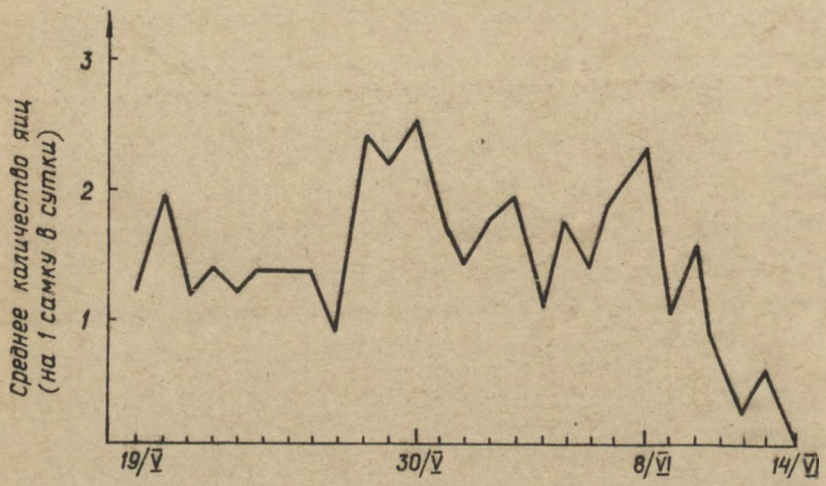



Рис.I9. Яйцевая продуктивность самок Philonthus ebeninus Grav. ( t = 20°C ; Hp = 100%)

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица I8

Плодовитость самок некоторых стафилинид в лабораторных условиях

| Вид | Максимальное количество отложенных яиц | | Среднее количество яиц, отложенных за сутки ($\bar{x}$) | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 20° | II-20° | 20° | II-20° | II° |
| Astilbus canaliculatus | 53 | 48 | 1,24 | 1,0 | 0,9 |
| Philonthus decorus | 68 | 65 | 1,3 | 1,3 | 0,7 |
| Philinthus splendens | - | 38 | - | 0,85 | - |
| Quedius fuliginosus | 53 | 43 | 2,0 | 1,55 | 0,95 |
| Ontholestes murinus | - | 39 | - | 1,45 | - |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



вания яиц в почву на глубину до 5 см ( Richter G.S.,1949). При содержании в садках многие Philonthus, Staphylinus, Gabrius и Quedius зарывали яйца во влажный песок на глубину не более 1,5 см. Одиночная откладка яиц характерна в наших условиях также для A. canaliculatus и всех представителей рода Tachinus. Одиночное размещение яиц в специально вырытых для этого камерах отмечалось ранее для Bledius ( Lipkow E.,1968). Очень редко стафилиниды рода Philonthus и близких родов откладывали яйца группами по 2-3 экз. Откладка яиц по одному крупными хищниками объясняется, с одной стороны, их относительно малой продуктивностью, а с другой стороны - крайне высоким уровнем каннибализма, особенно характерным для личинок младших возрастов. По выходе из яйца личинка способна немедленно питаться и очень часто её первой добычей становятся близлежащие яйца собственного вида. Откладка яиц на достаточном отдалении друг от друга и их маскировка в значительной степени повышают выживаемость стафилинид.

Кладки, состоящие из 4-5 и более яиц, характерны в основном для более мелких коротконадкрылых жуков и для мицетофагов. Мы находили яйцекладки Stenus comma, состоящие из 8-II яиц, на песке неподалеку от водоема, а в садке - на стеклянной стенке, вплотную к поверхности влажного субстрата. Яйца в кладках размещались в виде параллельных рядов, расположенных друг над другом. Кладки были покрыты тонким слоем слизи. У Oxyporus maxillosus и других представителей данного рода яйца встречаются в слепо заканчивающихся ходах внутри гриба (от 3 до I8 яиц в одной камере). При откладке яиц самка одним концом прикрепляет их к стенке камеры или к соседним яйцам. В садках самки откладывали яйца чаще всего небольшими группами - по 3-5 яиц. Ход, ведущий к камере с яйцами, обычно бывает забит измельченными остатками гриба. Обитающие в грибах алеохарины рода Gyrophaena и жуки близких родов откладывают группы яиц на

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



поверхности пластинок гриба. Наблюдения, проведенные за Phanerota fasciata Say, показали, что яйца откладываются неравномерными группами, по 4-14 штук, длинной осью каждого яйца параллельно поверхности пластинок (Ashe J., 1981). Группами откладывают яйца многие представители рода Oxytelus (Ehtedar E., 1970; Тихомирова А.Л., Мельников О.А., 1975), причем самки Oxytelus rugosus строят овальные яйцевые камеры, на стенках которых прикрепляют до 10 яиц (Topp W., 1976; собственные наблюдения).

Необходимым условием для успешного развития яиц является высокая влажность окружающей среды. При недостаточной влажности воздуха и окружающего субстрата яйца быстро подсыхают и становятся нежизнеспособными. Возможно, что описанное рядом авторов (Lipkow E., 1968; Тихомирова А.Л., Мельников О.А., 1975) откладывание яиц комочками окружающего субстрата в какой-то мере препятствует подсыханию яиц.

Температурные условия оказывают решающее влияние на выживаемость и на продолжительность развития яиц. A.canaliculatus способны при достаточно низкой температуре (5°С) откладывать жизнеспособные яйца, из которых вылупляются личинки (хотя окукливание при такой температуре уже невозможно). Яйца у представителей этого вида даже при 0° могут быть способны к развитию, однако большинство яиц при этих условиях погибает либо вылупляются мертвые личинки (Schidtke G., 1978).

Продолжительность развития стафилинид на стадии яйца при оптимальных условиях варьирует от 1 до 8 суток, однако может значительно затягиваться при понижении температуры воздуха. Так, у A.canaliculatus при оптимальной для данного вида температуре (18-20°) яйцо развивается в среднем трое-четверо суток, а при 11° - до двух недель. Эмбриональное развитие при понижении температуры воздуха затягивается и у других стафилинид, особенно у крупных хищников (табл. 19). В условиях Сибири продолжительность развития яиц ранее

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Таблица I9

Продолжительность развития яиц некоторых видов стафилинид

| Вид | Температура воздуха (°С) | | |
|---|---|---|---|
| | II | II-20 | 20 |
| Oxytelus sculpturatus Grav. | 8-10 | 5-6 | 3-4 |
| Oxyporus maxillosus F. | - | 2-7 | 2-7 |
| Astilbus canaliculatus F. | 9-11 | 4-6 | 2-6 |
| Gyrohypnus fracticornis Muell. | - | 9-12 | 6-8 |
| Philonthus politus L. | 9-12 | 8-7 | 6-7 |
| P.carbonarius Gyll. | 11-14 | 9-11 | 5-7 |
| P.dimidiatus Bahlb. | - | - | 5-6 |
| P.rotundicollis Men. | - | 8-9 | 5-7 |
| P.varius Gyll. | - | 8-9 | 5-8 |
| P.debilis Grav. | 9-13 | 8-9 | 5-8 |
| P.albipes Grav. | 8-11 | 7-8 | 3-5 |
| P.decorus Grav. | 9-12 | 7-9 | 4-8 |
| P.ebeninus Grav. | - | 8-9 | 5-6 |
| Ocypus fuscatus Grav. | 11-13 | 8-11 | 5-8 |
| Ontholestes murinus L. | - | 8-11 | 5-8 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



указывалась только для подкорного хищника N.lentus [Коломиец Н.Г., Богданова Д.А.,1980]. Авторами отмечается, что развитие яиц продолжается 2-3 недели, однако гидротермические условия при проведении наблюдений не указаны.

При значительном повышении температуры яйца стафилинид погибают. В наших опытах максимальная температура воздуха, при которой из яиц стафилинин, тахипорин и некоторых алеохарин выходили личинки, не превышала 32°С.

В задачи наших исследований не входило специальное изучение морфологии яиц, равно как и других преимагинальных фаз стафилинид, поэтому ниже приведены только общие сведения о размерах и окраске яиц и их изменениях в процессе развития эмбриона.

Яйца у большинства изученных нами коротконадкрылых жуков довольно крупные по отношению к размерам тела имаго (I/4 от длины тела у A.canaliculatus и I/6-I/7 - у видов p.Philonthus ), их форма - продолговато-овальная, реже - округлая (рис. 20). К каудальному полюсу яйца, как правило, более суженные, а на краниальном полюсе более широкозакругленные. Реже яйца равномерно закруглены у каждого полюса. У некоторых жуков хорион яйца имеет характерную скульптуру, хорошо различимую у многих представителей рода Philonthus . Так, скульптура яйцевой оболочки P.politus и P.decorus продолговато-морщинистая. У других жуков скульптура яйца мелкоячеистая ( P.dimidiatus ), иногда хорион гладкий ( Oxytelus sculpturatus , многие Tachinus ). У некоторых видов яйца снабжены длинным тонким отростком, слегка раздвоенным на конце (рис. 21).

По мере развития эмбриона форма яиц меняется. Они впитывают воду из окружающего субстрата, увеличиваются в размерах и становятся более округлыми, что особенно хорошо заметно на крупных яйцах (табл. 20,21)

У некоторых стафилинид яйца в процессе созревания меняют окраску.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



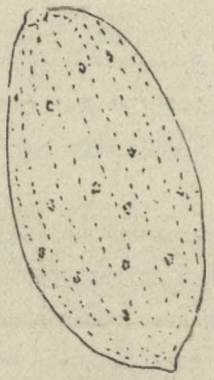


Рис.20. Яйцо Philonthus addendus Sharp .

Рис.2I. Яйцо Philonthus decorus Grav.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 20

Сравнительные размеры яиц стафилинид ( мм )

| Вид | Кол-во измерен-ных яиц | Длина | Ширина |
|---|---|---|---|
| I | 2 | 3 | 4 |
| Euspha.erum florale Panz. | 7 | 0,45 ± 0,03 | 0,28 ± 0,03 |
| Oxytelus sculpturatus Grav. | 10 | 0,85 ± 0,07 | 0,41 ± 0,04 |
| Anthophagus angusticollis Mannh. | 8 | 1,10 ± 0,1 | 0,62 ± 0,02 |
| Bolitobius lunulatus L. | 6 | 0,95 ± 0,06 | 0,42 ± 0,02 |
| Tachinus laticollis Grav. | 1 | 1,35 | 0,85 |
| Astilbus canaliculatus L. | 25 | 1,32 ± 0,11 | 0,78 ± 0,16 |
| Aleochara curtula Goeze | 8 | 0,60 ± 0,05 | 0,50 ± 0,07 |
| Oxyporus maxillosus F. | 13 | 1,70 ± 0,15 | 0,65 ± 0,03 |
| Stenus com a Lec. | 10 | 0,82 ± 0,1 | 0,45 ± 0,1 |
| Stilicus orbiculatus Payk. | 6 | 0,65 ± 0,2 | 0,50 ± 0,2 |
| Astenus angustatus Payk. | 1 | 0,75 | 0,36 |
| Lathrobium brunnipes F. | 5 | 1,1 ± 0,1 | 0,55 ± 0,2 |
| Gyrohypnus fracticornis Muell. | 96 | 0,90 ± 0,09 | 0,61 ± 0,09 |
| Philonthus splendens F. | 16 | 2,85 ± 0,3 | 1,5 ± 0,15 |
| Philonthus politus L. | 29 | 2,13 ± 0,18 | 1,15 ± 0,20 |
| P. decorus Grav. | 136 | 2,27 ± 0,30 | 1,31 ± 0,28 |
| P. fuscipennis Mannh. | 12 | | |
| P. dimidiatus Bahlb. | 297 | 1,25 ± 0,15 | 0,75 ± 0,16 |
| P. ebeninus Grav. | 139 | 1,10 ± 0,1 | 0,62 ± 0,07 |
| P. concinnus Grav. | 34 | | |
| P. varius Gyll. | 28 | 1,42 ± 0,15 | 0,85 ± 0,1 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окончание табл. 20

| I | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|
| Gabrius nigritulus Grav. | 6 | I,05 ± 0,25 | 0,55 ± 0,25 |
| Staphylinus stercorarius Oliv. | 6 | 2,II ± 0,2 | I,46 ± 0,04 |
| S. fulvipes Scop. | II | I,95 ± 0,25 | I,45 ± 0,2 |
| Ocypus fuscatus Grav. | I5 | 2,05 ± 0,22 | I,20 ± 0,05 |
| Ontholestes murinus L. | 2I | 2,04 ± 0,I5 | I,72 ± 0,22 |
| O. tesselatus Four. | 26 | 2,55 ± 0,4 | I,85 ± 0,25 |
| Quedius fuliginosus Grav. | 20 | I,3 ± 0,2 | I,I5 ± 0,2 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 21

Изменение размеров яиц некоторых стафилинид в процессе развития эмбриона

| Вид | Средние размеры яиц ($\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}$) (мм) | |
|---|---|---|
| | непосредственно после откладки | перед выходом личинки |
| Astilbus canaliculatus F. | $\frac{1,32 \pm 0,11}{0,78 \pm 0,16}$ | $\frac{1,52 \pm 0,25}{0,99 \pm 0,21}$ |
| Philonthus politus L. | $\frac{2,13 \pm 0,18}{1,15 \pm 0,20}$ | $\frac{2,42 \pm 0,19}{1,50 \pm 0,34}$ |
| P. decorus Grav. | $\frac{2,27 \pm 0,30}{1,51 \pm 0,28}$ | $\frac{2,52 \pm 0,27}{1,81 \pm 0,33}$ |
| Cntholestes murinus L. | $\frac{2,04 \pm 0,15}{1,72 \pm 0,22}$ | $\frac{2,26 \pm 0,31}{1,96 \pm 0,08}$ |
| Quedius fuliginosus Grav. | $\frac{1,80 \pm 0,2}{1,15 \pm 0,2}$ | $\frac{1,93 \pm 0,11}{1,30 \pm 0,1}$ |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Большинство жуков откладывают бледно окрашенные яйца (от молочно-белого до светло-желтого), а перед выходом личинки они незначительно темнеют. В то же время у Stenus comma Lec., а также у некоторых Paederus и Bolitobius свежеотложенные яйца прозрачные, иногда с розовым или оранжевым пятнышком, перед выходом личинки становятся оранжевыми.

Развитие личинок

Сформировавшиеся личинки прорывают хорион на переднем полюсе, выходят из скорлочки и некоторое время остаются неподвижными, а затем приступают к поискам пищи. Яйца большинства коротконадкрылых жуков при выходе личинки вскрываются продольно, приблизительно на 3/4, иногда до самого конца, так что яйцо распадается на две полусферы. В то же время нами наблюдались случаи вскрытия яиц по экватору, в отдельных случаях крестообразно или Н - образно, как например у P.addendus (см.рис. 22). Очевидно, такой способ вскрытия связан со структурой хориона: у последнего вида в отличие от других изученных нами крупных представителей р. Philonthus скульптура хориона не продольно-ребристая, а покрыта мелкими круглыми выступами.

Выживаемость личинок, особенно хищных, во многом зависит от того, как они питались в первые часы после вылупления. Как правило, личинки I возраста погибают, если не находят подходящей пищи в течение I-I,5 суток. В то же время личинки старших возрастов способны обходиться без пищи на протяжении 5-7 суток, если влажность субстрата оптимальна. При содержании в садках личинки П-Ш возраста стафилинид из р.р. Philonthus и Quedius при отсутствии пищи в массе погибали на 4-5-е сутки, а личинки представителей р.р. Gyrohypnus и Lathrobium - на 6-7-е сутки. Личинки быстрее, чем имаго, погибают и в том

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



случае, когда влажность окружающего возраста недостаточна. По данным А.Шуецкого [Szujecki A. ,1965], при содержании в садках с искусственно созданным дефицитом влажности личинки погибали в среднем через 0,8 часа, а самые слабые имаго ( Paederus

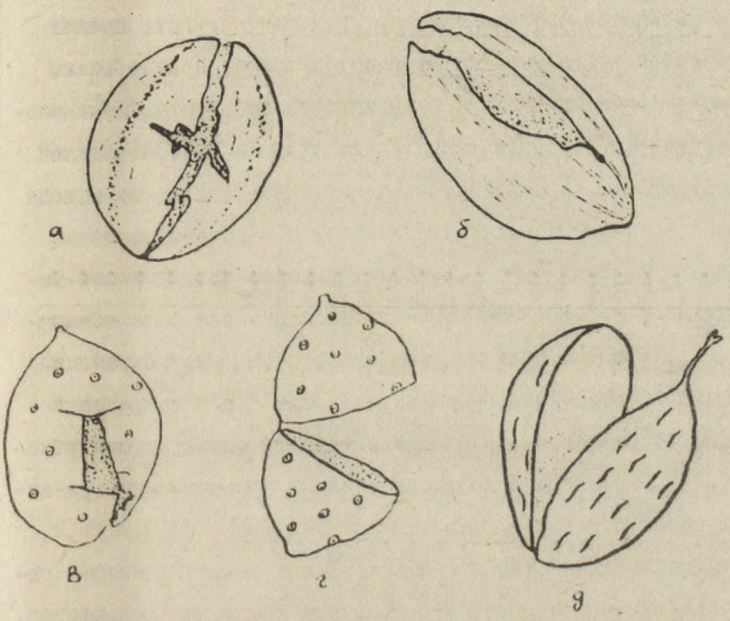



Рис.22. Яйца некоторых стафилинид после выхода личинок

а - Philonthus politus ; б - P.decorus ;
в,г - P.addendus ; д - P.cyanipennis

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



riparius L) - через 2,6 часа. Самыми устойчивыми к недостатку влаги в его опытах оказались имаго X.tricolor, погибавшие в условиях искусственно созданной засухи в среднем через 38 часов.

У большинства коротконадкрылых жуков Кузнецкого Алатау личиночная стадия является наиболее продолжительной из всех преимагинальных и темпы индивидуального развития стафилинид во многом зависят от того, как долго они находятся в фазе личинки. Продолжительность преимагинального развития жуков зависит от ряда факторов. Прежде всего сроки и скорость роста определяются характером субстрата. Минимальные по продолжительности сроки развития характерны для обитателей эфемерных субстратов и прежде всего мицетофилов. Здесь по выходе из яйца личинка начинает немедленно питаться и развивается очень быстро. По данным Д.Эйша [Ashe J., 1981а], уже через минуту после вылупления личинки Phanerota fasciata в ее кишечнике были обнаружены скопления грибов. По нашим наблюдениям, очень быстро развиваются личинки Oxyporus . Здесь продолжительность I и II возраста в сумме не превышает 2-4 суток, а иногда в течение одних суток происходит две линьки. На стадии III возраста личинка C.maxillosus развивается до 5-8 суток.

Сроки развития личинок стафилинид-копрофилов также во многом определяются состоянием субстрата, что особенно важно для копрофагов, полностью завершающих свое развитие в навозе. Хищные обитатели экскрементов развиваются на личиночной стадии почти такими же темпами, как и хищные обитатели подстилки и почвы (см.табл.21).

Продолжительность развития стафилинид на стадии личинки во многом зависит от температуры и влажности окружающей среды. Практически для всех личинок оптимальной является 100% относительная влажность воздуха, а предпочитаемая температура колеблется в пределах от 14° у ряда Oxytelinae и Tachyporinae до 22-24° у крупных стафилинин.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 22

Продолжительность развития личинок стафилинид

| Вид | Средне-суточная температура воздуха | Продолжительность развития личинок (сут) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | возраст | | | весь срок развития |
| | | I | II | III | |
| Oxytelus sculpturatus Grav. | 20 | 2-4 | 3-5 | 6-8 | 12-17 |
| O.rugosus F. | 20 | 2-4 | 3-6 | 5-8 | 12-16 |
| Oxyporus maxillosus F. | 20 | 1-3 | 2-4 | 5-8 | 9-13 |
| Astilbus canaliculatus F. | 18 | 2-5 | 4-9 | 10-12 | 9-10 |
| Tachinus rufipes Degeer | 18 | 3-6 | 3-7 | 5-9 | 12-20 |
| T.laticollis Grav. | 18 | 3-5 | 3-6 | 6-8 | 13-19 |
| Tachyporus obtusus L. | 20 | 2-3 | 2-4 | 3-7 | 8-15 |
| T. abdominalis F. | 20 | 3-3 | 3-5 | 4-8 | 9-16 |
| Gyrohypnus fracticornis Muell. | 20 | 5-7 | 5-7 | 9-11 | 19-25 |
| Philonthus politus L. | 18 | 3-5 | 3-5 | 8-9 | 14-19 |
| P. carbonarius Gyll. | 20 | 4-6 | 4-6 | 10-12 | 18-24 |
| P.dimidiatus Sahlb. | 23 | 2-3 | 2-4 | 9-10 | 13-17 |
| P.rotundicollis Men. | 20 | 4-6 | 5-8 | 10-11 | 19-25 |
| P.varius Gyll. | 20 | 3-4 | 5-7 | 5-7 | 13-18 |
| P.debilis Grav. | 20 | 3-5 | 4-5 | 6-8 | 13-18 |
| P.albipes Grav. | 20 | 4-5 | 4-8 | 11-14 | 19-27 |
| P.decorus Grav. | 20 | 2-3 | 3-4 | 9-10 | 14-17 |
| P.ebeninus Grav. | 21 | 2-4 | 3-4 | 6-8 | 11-16 |
| Ocypus fuscatus Grav. | 20 | 3-5 | 4-7 | 19-29 | 26-38 |
| Ontholestes murinus L. | 20 | 2-4 | 2-6 | 18-21 | 22-31 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Большую часть времени личинки проводят внутри влажного субстрата. При содержании в садках личинки Philonthus decorus , P.splendens , Gyrohypnus fracticornis и многие Lathrobium и Tachinus почти все время держатся в норках, изготавливаемых ими во влажном песке, или под мокрыми кусочками фильтровальной бумаги.

У изученных нами жуков подсемейства Staphylininae личинки имеют три возраста. Исключение составляют немногие Staphylinus , у которых наблюдается лишь два возраста, что связано с процессом эмбрионизации [Тихомирова А.Л. , Мельников О.А. , 1975]. У оксителин и алеохарин число возрастов может достигать четырех-пяти.

Первая линька личинок наблюдается обычно на 2-7-й день их жизни. Продолжительность II возраста, как правило, такая же, как и первого, или больше на несколько суток (табл.22). Сроки развития личинок значительно удлиняются при понижении температуры. При экспериментальном изучении продолжительности преимагинального развития Tachinus rufipes и ряда видов рода Tachyporus в пяти различных температурных режимах (от II до 28°С) отмечено, что сроки развития личинок резко удлиняются при опускании температуры ниже 15°, а в интервале 20-28° продолжительность развития личинок стабилизируется на определенном уровне [Lipkow E. , 1966]. При наблюдении за развитием массовых видов стафилинид Кузнецкого Алатау отмечено, что в условиях, близких к оптимальным, личинка развивается приблизительно в два раза быстрее, чем при пониженной температуре. При содержании личинок в условиях переменных температур (от II до 20°), т.е. в режиме, наиболее приближенном к естественному, сроки их развития у крупных Philonthus и Quedius удлиняются по сравнению с постоянным высокотемпературным режимом, а для некоторых оксителин ( O.sculpturatus ) они увеличиваются на незначительную величину. Следует отметить, что продолжительность развития личинок некоторых стафилинид в условиях района наших исследований несколько

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 23

Продолжительность развития личинок стафилинид -копрофилов

| Вид | Продолжительность развития личинок (сут.) при 20°С | | | |
|---|---|---|---|---|
| | возраст | | | весь срок развития |
| | I | II | III | |
| Platystethus capito Heer | 2-4 | 3-4 | 6-7 | 10-14 |
| P.arenarius Four. | 2-3 | 2-4 | 5-6 | 9-13 |
| Philonthus quisquiliarius Gyll. | 3-4 | 3-4 | 6-7 | 10-14 |
| P. marginatus Ström. | 3-4 | 4-5 | 7-8 | 15-17 |
| P.rectangulus Sharp. | 2-4 | 4-5 | 7-9 | 14-17 |
| P.nitidus F. | 2-5 | 3-5 | 6-8 | 11-18 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



меньше, чем в Центральной и Западной Европе. Так, в естественных условиях личинки P.decorus заканчивают развитие в северных предгорьях Кузнецкого Алатау в среднем за 28 суток, а в Нидерландах - за 36 суток [Heesbsen H.J.et al.1982; Бабенко А.С.,1987]. Личинки этого вида встречаются у нас в подстилке мелколиственных лесов в основном с конца июня по вторую декаду августа, а в Нидерландах - с конца мая по начало сентября. Другие, обычные для Кузнецкого Алатау виды имеют более продолжительные сроки развития по сравнению с южными и западными популяциями этих же видов, где более высокие показатели суммы эффективных температур позволяют жукам быстрее завершать цикл развития. Так, многие Philonthus (P.carbonarius, P.varius, P.rotundicollis, P.politus,P.addendus), имеющие в условиях низкогорий Кузнецкого Алатау одну генерацию, могут развиваться в Молдавии в двух поколениях [Остафичук В.Г., Некулисяну З.З.,1982,1984]. Те же закономерности характерны для стафилинид рода Lathrobium [Некулисяну З.З.,Остафичук В.Г., 1984].

На продолжительность развития личинок влияет также количество пищи. По нашим наблюдениям за Philonthus politus, P.splendens, Ocypus fuscatus и другими крупными стафилинидами, недостаточно питавшиеся личинки линяли в среднем на 2-3 суток позже по сравнению с личинками, получавшими корм в избытке. За время развития личинки стафилинид значительно увеличиваются в размерах; особенно резко возрастают их морфологические показатели в старшем возрасте (табл. 24). На стадии Ш возраста личинки наиболее вариабельны по размерам, за это время их объем может увеличиваться в 1,5-2 раза

У всех коротконадкрылых жуков старший личиночный возраст является максимальным по продолжительности ; на этой стадии личинки наиболее устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды и среди них наблюдается гораздо более низкая смертность, чем среди личинок младших возрастов.

Таблица 24

Сравнительные размеры личинок стафилинид

| Вид | Количество изученных личинок | | | Длина тела ( мм) | | | Ширина головной капсулы ( мм ) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Возраст личинок | | | | | | | | |
| | I | II | III | I | II | III | I | II | III |
| Oxytelus sculpturatus | 5 | 5 | I2 | 2,0±0,I | 2,8±0,2 | 3,3±0,2 | 0,4±0,05 | 0,5±0,I | 0,55±0,I |
| Tachinus rufipes | 5 | 7 | 7 | 3,7±0,3 | 6,6±0,7 | 9,6±0,9 | 0,55±0,03 | 0,68±0,02 | 0,80±0,06 |
| Oxyporus maxillosus | I8 | 20 | 9 | 3,8±0,I | 6,4±0,8 | 9,7±I,0 | 0,7±0,I | I,I±0,05 | I,28±0,2 |
| Philonthus politus | II | I5 | I0 | 6,I±2,2 | 8,8±I,3 | II,2±2,0 | 0,8±0,I | 0,9±0,I | I,3±0,I |
| P.dimidiatus | I2 | I5 | I7 | 3,6±I,9 | 5,7±0,8 | 9,0±I,2 | 0,7±0,I5 | 0,8±0,I | I,I±0,2 |
| P.decorus | II | I8 | I5 | 5,7±0,7 | 8,0±I,2 | 9,9±I,3 | 0,7±0,I | 0,8±0,I | I,I±0,25 |
| P.fuscipennis | I5 | I0 | I2 | 6,2±I,I | 9,0±0,I | I3,7±I,9 | 0,72±0,I | 0,9±0,2 | I,45±0,3 |
| Ontholestes murinus | I0 | I0 | 5 | 3,6±0,2 | 7,3±0,5 | I0,2±2,3 | I,0±0,I | I,2±0,I5 | I,4±0,I |



Digital Library (repository) of Tomsk State University http://vital.lib.tsu.ru

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Окукливание

Перед окукливанием внешний облик и поведение личинок стафилинид значительно меняется. Они становятся более утолщенными и относительно менее подвижными; затем они прекращают питаться и приступают к поискам места, подходящего для окукливания. По нашим наблюдениям, продолжительность такого "предкуколочного" состояния зависит главным образом от продолжительности развития личинки на последней стадии (см.табл.21).

Для многих стафилинид характерно окукливание в различного рода укрытиях. Так, личинки алеохарин перед окукливанием изготавливают шелковый кокон. Это явление отмечалось рядом исследователей, изучавших преимагинальное развитие алеохарин. В частности, В.Топ [Topp.W., 1973, 1975] упоминает о строительстве кокона предкуколками Bolitochara lunulata Payk. и представителями трибы Athetini, которые укрепляют кокон частичками почвы или подстилки. Многие представители р. Gyrophaena при изготовлении куколочной колыбельки изготавливают шелковый кокон с включением частиц почвы. Личинка Gyrophaena nana Payk. сначала отрывает в субстрате полость, постоянно расширяя её перемещением частичек субстрата мандибулами. Затем она скрепляет частички субстрата шелком, образующимся при затвердевании мельчайших капелек прозрачной жидкости, выделяемой с кончика брюшка. Вначале отделение шелка чередуется с подправкой колыбельки; по мере того как она становится все более округлой, относительно больше времени уделяется плетению кокона. Примерно через 8 часов от начала постройки колыбельки кокон становится таким плотным, что в нем невозможно рассмотреть движения личинки. Окукливание у представителей этого рода и близкого р. Phanerota может происходить лишь через 2,5-3 суток после изготовления колыбельки [Ashe J. , 1981 a, b].

Кроме того, изготовление коконов отмечалось ранее у Bianous coerulescens Gyll. [Jenkins M., 1958] и у некоторых видов р. Stenus. При

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



этом личинка выделяет жидкость из анального отверстия и укрепляет шелк на стенках камеры при помощи движений брюшка [Weinreich E. , 1968, цит. по: Ashe J. ,1981 а].

Мы наблюдали изготовление шелковых коконов личинками стафилинид из подсемейств Aleocharinae , Oxytelinae , Staphylininae. Личинки Atheta sp. , обитающие в трутовиках, изготавливали коконы на нижней части плодового тела трутовика и в песке, на дне садка. Сначала личинка перетаскивает и склеивает между собой мелкие частички субстрата, возводя кольцеобразный замкнутый "вал", по диаметру немного уступающий длине тела личинки. Затем она заплетает верхнюю часть сооружения паутинкой, начиная с одного из краев и двигаясь по периметру. Через сутки мы наблюдали личинку, лежащую внутри камеры С-образно согнувшись и ещё не окуклившуюся. Куколка лежит в камере неподвижно, отвечая на раздражение лишь легким подергиванием. Если при изготовлении колыбельки личинку постоянно тревожить, то она может бросить строительство и начать его в другом месте. Личинки Oxytelus sculpturatus перед окукливанием слегка углубляются в субстрат и оплетают себя очень тонким и прозрачным коконом.

При содержании в садках A.canaliculatus личинки не изготавливали куколочных коконов, подобных описанным выше. Окукливание у представителей данного вида происходило в камерах, которые личинки устраивают в песке, преимущественно около стенки или дна садка. Сначала личинка изготавливает полость, перетаскивая отдельные песчинки в мандибулах; затем скрепляет стенки камеры секретом, выделяемым с конца брюшка в виде очень мелких прозрачных капелек жидкости. Капельки прикрепляются к поверхности песчинок и движением брюшка вытягиваются в тонкую нить. С помощью нити личинка скрепляет отдельные песчинки, изготавливая подобие кокона в виде редкой сетки [Бабенко А.С.,1985].

Оригинальную куколочную колыбельку изготавливает Ontholestes

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



murinus . Приблизительно за неделю до окукливания личинки этого вида достигают максимальных размеров и становятся менее активными. Изготовление колыбельки из растительных остатков (а в садке также из обрывков фильтровальной бумаги) и песка начинается за 4-5 суток до окукливания. Личинка мандибулами разрывает частички субстрата и соединяет их между собой. Готовая колыбелька имеет вид цилиндра длиной около 30 мм и с поперечником в пределах 17-19 мм. Она располагается горизонтально в небольшой ямке, которую личинка предварительно отрывает в песке. В недавно (1984 г.) опубликованном обзоре об изготовлении коконов личинками стафилинид отмечалось, что образование кокона является характерной чертой для алеохарин, а источником шелка служат мальпигиевы сосуды и предположительно перитрофическая мембрана [Frank J. , Thomas M. ,1984]. По всей видимости, коконы изготавливают стафилиниды и других групп, но этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Многие коротконадкрылые жуки не строят специальных укрытий, а окукливаются прямо на поверхности субстрата, как правило, изготовив в нем небольшую ямку. Личинки перед окукливанием крайне редко забираются глубоко в почву, обычно они зарываются на 1-2 см. Если позволяет толщина и структура субстрата, куколка может располагаться в нем в положении, близком к вертикальному, головным концом вверх. У всех стафилинид куколки свободные (рис. 23). Цвет у куколок преимущественно белый, иногда различных оттенков коричневого. За несколько суток до выхода имаго куколки начинают темнеть и практически все жуки выходят из куколок нормально окрашенными. В случае выхода имаго с недокрашенными надкрыльями (что наблюдалось нами у некоторых Oxytelus , Lathrobium , Quedius ) последние приобретают нормальную окраску в течение ближайшего часа. Размеры куколок варьируют в широких пределах, и они, как правило, немного короче имаго (табл. 25).

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Рис.23 . Куколка Philonthus politus L.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 25

Сравнительные размеры куколок стафилинид

| Вид | Количество измеренных куколок | Длина | Ширина |
|---|---|---|---|
| Oxytelus sculpturatus Grav. | 6 | 2,7 ± 0,2 | I,04 ± 0,05 |
| Astilbus canaliculatus F. | 5 | 3,8 ± 0,I2 | I,42 ± 0,03 |
| Oxyporus maxillosus F. | 3 | 5,7 ± 0,I | 2,5 ± 0,05 |
| Lathrobium brunnipes F. | I | 7,05 | 2,95 |
| Philonthus politus L. | 4 | 7,5 ± 0,3 | 3,I8 ± 0,I |
| P. addendus Sharp. | I | 7,90 | 3,I5 |
| P. decorus Grav. | 8 | 7,I ± 0,7 | 3,2 ± 0,2 |
| P. fuscipennis Mannh. | 5 | 6,8 ± 0,2 | 2,8 ± 0,I |
| P. dimidiatus Sahlb. | 20 | 5,3 ± 0,8 | 2,04 ± 0,05 |
| P. varius Gyll. | 4 | 5,2 ± 0,4 | 2,0 ± 0,2 |
| P. ebeninus Grav. | II | 4,8 ± 0,05 | I,9 ± 0,05 |
| P. concinnus Grav. | 5 | 4,7 ± 0,3 | I,85 ± 0,I |
| Ocypus fuscatus Grav. | 8 | I0,0 ± 0,4 | 3,9 ± 0,I |
| Ontolestes murinus L. | 8 | 7,9 ± 0,25 | 3,4 ± 0,3 |
| O. tessellatus Four. | I | I0,65 | 4,90 |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Куколки у различных стафилинид отличаются по степени активности. У большинства крупных стафилинин ( Philonthus , Ocypus , Ontholestes и др.) они практически все время неподвижны, а у Oxytelus sculpturatus , некоторых других оксителин и представителей рода Tachinus куколки покрыты более тонкой хитиновой оболочкой и время от времени активно вращают брюшком, иногда даже переворачиваясь с боку на бок.

## Трофические связи стафилинид и некоторые вопросы практического значения хищников

Трофические связи насекомых со средой являются важным экологическим фактором. Пища оказывает прямое или косвенное воздействие на плодовитость, быстроту развития, диапаузу, на численность и характер группировок насекомых на территории, на их географическое распространение, на строение их органов и величину тела [ Яхонтов В.В., 1969].

Трофические связи стафилинид очень разнообразны. Среди представителей семейства преобладают неспециализированные хищники, имеется также немало сапрофагов и видов со смешанным питанием. Относительно редки фитофаги.

В ряде последних публикаций, вышедших в свет после обзора А.Л.Тихомировой (1973), приводятся сведения о поедании крупными хищниками улиток [Orth R.E. et al. ,1975], личинок вредных пластинчатоусых на пастбищах [Butchert C.F. ,1980], диплопод [Snider R.M. , 1984]. Имеются данные , что стафилиниды р. Paederus активно уничтожают цикадок - до 55 экз. на одного хищника в сутки [Manley G.W. , 1977]. Более мелкие хищные стафилиниды поедают яйца мух и жуков-блестянок [ Miller K. et al.,1983], клещей и амфипод [Thayer M K. , 1985], причем охотящийся за амфиподами и изоподами Thinopinus pictus питается лишь 1 раз в 4-8 дней [Richards L. ,1983].

При изучении возможных объектов питания хищных стафилинид ряд последователей использовали серологический метод. По данным К.Фокса

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



и К.Мак-Леллэна [Fox.C.J. ,McLellan C.R. ,1956], от 13,2 до 36,9% испытуемых стафилинид (представители р.р. Philonthus ,Tachyporus , неопределенные имаго и личинки) давали положительную реакцию на антипроволочниковую сыворотку. С помощью иммуноосмофореза определено, что 80% стафилинид Thyreocephalus orthodoxus питались личинками двукрылых-львинок [Doane J.F. et al. ,1985]. В то же время при изучении питания 11 видов хищных стафилинид (десять из них отмечено нами на территории Кузнецкого Алатау) с помощью реакции преципитации лишь у трех ( Gabrius vernalis, Philonthus mannerheimi, личинки стафилинид) обнаружена положительная реакция на антипроволочниковую сыворотку [Сергеева Т.К.,1982]. По всей видимости, объектами питания изученных стафилинид были беспозвоночные более мелкие чем личинки щелкунов. К сожалению, серологическим методом нельзя достаточно точно определить пищевые преферендумы стафилинид как хищников, использующих широкий круг жертв [Стриганова Б.Р.,1987].

При лабораторном изучении питания стафилинид, обитающих на полях, показано, что Philonthus fuscipennis , P.rotundicollis , P.varius питаются мелкими жужелицами и щелкунами и практически не поедают предлагаемые им зерна пшеницы. При этом отмечено, что интенсивность питания у личинок P.fuscipennis в 3,9, а у личинок P.rotundicollis - в 2,6 раза выше, чем у имаго [Соболева-Докучаева И.И.,Солдатова Т.А.,1977].

Неоднократно отмечалось питание стафилинид тлями. В частности, афидофагия характерна для Tachyporus chrysomelinus, T.hypnorum, T.obtusus на полях ярового ячменя и озимой пшеницы, причем стафилиниды питаются в основном в ночное время [Vickermann G.P., Sanderlend K.J. ,1975]. Отмечено, что стафилиниды р. Tachyporus скапливаются в местах концентрации тлей. Сделано предположение, что эти хищники могут обладать способностью обнаруживать локализованные популяции жертвы и таким образом подавлять вспышки размноже-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



ния тлей [Sanderland K.J., Vickermann G.P., 1980; Bryan K.M., Wratten S.D., 1984]. Кроме того, представители р. Tachyporus обладают большой прожорливостью. Например, масса тлей, съеденных за сутки одним жуком, составляла до 45,6% от массы тела хищника [Sopp P., Wratten S., 1986].

Среди подкорных стафилинид как хищник отмечен Nudobius lentus. Показано, что один жук поедает в среднем 2,7-4,4 яйца или 1,2-1,5 личинки короеда Ips sexdentatus в сутки [Арефин В.С., 1974].

Для некоторых стафилинид (преимущественно обитателей побережий водоемов) характерна альгофагия. Имаго и личинки стафилинид р. Bledius и близких родов питаются диатомовыми водорослями, концентрация которых в значительной степени определяет распределение жуков вдоль береговой линии. При достаточном количестве водорослей численность имаго может достигать 2260 экз./м$^2$ [Griffiths C.L. et al., 1983]. Почвенными водорослями питаются стафилиниды р. Trogophloeus, обитающие в небольших норках в верхних слоях почвы и достигающие при благоприятных условиях плотности 500-800 экз./м$^2$ [Миноранский В.А., Ломакин В.И., 1978].

Поскольку особенности питания стафилинид-антофилов, мирмекофилов, ксилофилов и некрофилов были рассмотрены выше, при общей характеристике экологических групп, мы остановимся на трофических связях коротконадкрылых жуков - обитателей грибов, навоза и подстилки, то есть субстратов, где численность и видовое разнообразие стафилинид в условиях Кузнецкого Алатау достигает максимума.

Среди мицетофилов по типу питания выделяются мицетофаги, сапрофаги и хищники. Облигатными мицетофагами являются все представители р. Oxyporus F. . Жуки и личинки питаются мицелием шляпочных грибов, выедая ходы внутри шляпки и верхней части ножки гриба. Ходы в грибах чаще всего заканчиваются слепо; иногда имаго прогрызают сквозные каналы или выедают отдельные участки на нижней стороне

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



спороносного слоя гриба. Другая массовая группа мицетофагов - стафилиниды р. Gyrophaena Mannh. . Они в отличие от оксипорусов не внедряются глубоко в тело гриба, а питаются лишь гименнумом (верхним спороносным слоем) преимущественно в пластинчатых грибах. Мицетофаги питаются главным образом на свежих плодовых телах грибов, а при разложении последних численность жуков резко сокращается. Заселение грибов происходит очень быстро: жуков удавалось обнаружить в течение первого часа после вскрытия пластинок на совсем крошечных шляпках (I-I,5 см).

Стафилиниды-сапрофаги ( Megarthrus nitidulus , Proteinus brachypterum и др.), поселяющиеся на грибах, начинающих разлагаться, часто не являются строгими мицетосапрофагами, а встречаются также в гнющих растительных остатках и в компостах. Роль стафилинид, как разрушителей грибов, по всей вероятности, не столь велика, как личинок двукрылых, но её тоже нельзя недооценивать, учитывая что в отдельные моменты плотность жуков в плодовых телах (особенно в шляпке) достигает значительных величин.

Среди хищников в грибах наиболее активны представители р. Bolitobius . При содержании в садках B.lunulatus , B.trimaculatus и B.thoracicus охотно питались личинками двукрылых из грибов, в отдельных случаях справлялись с достаточно крупной добычей, почти равной жукам по размерам. Жуки неоднократно атакуют личинок двукрылых и, как правило, поедают жертву лишь после нанесения нескольких проколов в кутикуле. С более мелкими личинками стафилиниды справляются быстрее и добыча умерщвляется в основном с первой попытки. Прожорливость представителей рода довольно высока. По данным А.Л.Тихомировой и О.А.Мельникова [1975], B.lunulatus способен за сутки съедать личинок двукрылых до 15% от собственного веса.

Наиболее крупным хищником-мицетофилом в Кузнецком Алатау является Philonthus cyanipennis. Здесь это единственный представитель рода Филонтус, постоянно обитающий в грибах в имагинальной стадии.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Жуки способны поедать наиболее крупных грибных двукрылых (преимущественно Mycetophilidae, Sciaridae ), а также личинок щелкунов, недоступных более мелким и слабее вооруженным хищникам. При содержании в садках жуки поедали разнообразных личинок насекомых, но всегда предпочтение отдавалось грибным обитателям (см. табл. 25). Другие представители р. Philonthus, встреченные в грибах, являются случайными их посетителями (P.decorus , P.chalceus ) и не отдают предпочтение мицетобионтам как объекту питания.

Среди стафилинид группы копрофилов по типу питания выделяются копрофаги и хищники. Роль стафилинид как копрофагов, по всей видимости, невелика. В условиях Кузнецкого Алатау стафилиниды-копрофаги (в основном р.р. Megarthrus, Oxytelus и Platystethus ) обитают и питаются только во влажном субстрате, и поэтому редко встречаются в навозе старше недельного возраста. В то же время если навоз постоянно увлажнять (что применялось нами при содержании стафилинид в садках), то жуки успешно питаются и размножаются в нем на протяжении 40-50 суток. Иногда сапрофаги переходят к некрофагии. В частности, отмечалось питание Platystethus spiculus Er. на падали (Legner E. , Moore I., 1977).

Хищные копрофильные стафилиниды характеризуются более богатым видовым и морфологическим разнообразием. Они питаются практически всеми обитателями навоза (за исключением крупных жесткокрылых и червей) и являются основным компонентом, регулирующим численность копрофагов. Сравнительно мелкие представители р. Philonthus ( P. quisiquiliarius , P.albipes , P.varius ), а также Gyrohypnus fracticornis и Aleocharinae питаются в основном яйцами двукрылых и мелкими личинками с достаточно нежными покровами. Нападение на более крупную добычу редко бывает успешным, хотя и самые мелкие хищники в отдельных случаях справляются с личинками, покровы которых повреждены (табл. 26).

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Таблица 26

Предпочитаемость стафилинидами различных объектов питания

| Вид | Предложенная пища | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | личинки двукрылых | | | личинки щелкунов | энхитреиды |
| | <3мм | 3-5мм | >5мм | | |
| Lathrobium brunnipes | + | + | | | |
| Xantholinus tricolor | + | | | | |
| Gyrohypnus atratus | + | + | | | |
| Philonthus politus | | + | + | + | |
| P.decorus | + | + | + | | + |
| P.varius | + | | | | |
| P.rotundicollis | + | + | + | | |
| Ocypus fuscatus | | + | | + | |
| Staphylinus stercorarius | | + | + | + | |
| Ontholestes murinus | + | + | + | + | |

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Очень активными хищниками являются представители р. Ontholestes. Из всех изученных стафилинид только они успешно справлялись с добычей, превышающей размеры жука. Так, O.murinus уничтожал личинок двукрылых длиной I2-I5 мм, а O.tesselatus умертвлял личинок размером до 20 мм в длину и 4,5 мм в поперечнике. Очень высокая скорость передвижения позволяет этим жукам успешно настигать любую добычу и моментально укрываться в случае опасности. Следует отметить, что даже наиболее крупные и активные хищники способны при необходимости питаться свежими экскрементами. Так, в жаркую погоду на лугах мы наблюдали P.splendens, поедающих полужидкий коровий навоз. Очевидно, таким образом жуки восполняют дефицит влаги.

Очень разнообразны трофические связи стафилинид, населяющих лесную подстилку. Благоприятные микроклиматические условия способствуют тому, что здесь численность населения мезо- и микрофауны в большинстве обследованных лесных участках достигает значительной величины при высоком видовом и морфологическом разнообразии. Подстилку заселяет сравнительно немногочисленная группа стафилинид-микромицетофагов: Megarthrus depressus Pk., M.sinuatocollis Lac., M.hemipterus Illiger, Proteinus brachypterum F. . Они поедают грибной налет на влажных веточках, кусочках коры, листьях и прочих составных частях опада. Эти жуки очень требовательны к постоянно высокой влажности субстрата и активны при сравнительно низкой температуре: питающихся особей M.sinuatocollis и P.brachypterum мы наблюдали при температуре 6-I4°C, а M.depressus - при 5-II°. При температурах ниже +3° и выше I8° подавляющее большинство жуков находилось в оцепеневшем состоянии, из которого выводилось лишь после механического раздражения.

Спектр пищевых связей хищных обитателей подстилки определяется в первую очередь обилием тех или иных видов добычи, активностью

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



стафилинид и их морфологическими особенностями, обеспечивающими успешную поимку и умертвление добычи. Наиболее крупные, подвижные и хорошо вооруженные жуки ( Ocypus fuscatus Grav., O.ater Grav., P.splendens F. , Staphylinus stercorarius Oliv., S fulvipes Scop.) поедают любых насекомых с мягкими покровами (преимущественно личинок двукрылых, пилильщиков и некоторых чешуекрылых), размеры которых не превышают размеров хищника. Предпочтение, однако, отдается относительно мелким объектам (5-7 мм), а крупную добычу стафилиниды поедают в то время, когда она неподвижна ( куколки многих насекомых, личинки в период линьки и т.п.).

Большинство стафилинид р. Philonthus, многие Lathrobium , Xantholinus и Quedius питаются только достаточно мелкими объектами: мелкими личинками двукрылых (до 3-5 мм), клещами, коллемболами. Так, содержавшиеся в садках имаго X.tricolor отдавали предпочтение мелким личинкам и куколкам двукрылых. Большинство Lathrobium (L. brunnipes , L.lignorum ) охотно поедали мелких почвенных клещей, яйца различных насекомых, личинок двукрылых размером 3-4 мм.

Особо следует остановится на использовании стафилинидами в качестве объектов питания иксодовых клещей. В садках обычные для района исследований крупные хищники р.р. Philonthus , Staphylinus , Ocypus и Quedius поедали сытых, но не максимально напитавшихся особей Ixodes persulcatus Szultse . Ранее питание стафилинид и жужелиц иксодидами отмечалось в Карелии, причем указывалось, что за сутки Staphylinus erythropterus поедает в среднем 3,5 особи клеща (Бобровский Т.К., 1986). Наши опыты с кормлением P.decorus и Q. fuliginosus самками таежного клеща показали, что стафилиниды охотнее всего нападают на сытых самок размером до 4 мм. Более крупных клещей поедали P.splendens и Staphylinus fulvipes . Как правило, стафилиниды атакуют и наносят повреждения нескольким клещам, однако в большинстве случаев один жук за сутки полностью съедал не более

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



2-3 особей клеща. Учитывая наличие на территории Кузнецкого Алатау одного из самых крупных очагов клещевого энцефалита (Таежный клещ, 1985), а также высокую плотность населения хищных стафилинид в подстилке, куда уходят напившиеся самки клещей, роль коротконадкрылых жуков как одного из регуляторов численности переносчиков клещевого энцефалита нельзя недооценивать.

Для стафилинид р.Stenus ранее отмечалось питание очень мелкой подвижной добычей, в частности мелкими двукрылыми (Тихомирова А.Л., 1973; Welch R.C. ,1965). Мы неоднократно наблюдали S.comma , поедающих свежеумерщвленных личинок двукрылых, если покровы последних были в каком-либо месте повреждены, а также некоторых мелких куколок с мягкими покровами. Кроме того, жуки этого и ряда других видов рода ( S.clavicornis , S.tarsalis ) совершали эпизодические попытки нападения на коллембол и тизанур.

Преимущественно афидофагами, хотя не отвергающими и другую живую и свежеумертвленную добычу с нежными покровами, показали себя массовые для района исследований стафилиниды р.Tachyporus . Кроме них как активный хищник тлей нами отмечается Anthophagus angusticollis . В природе жуков, питающихся тлями, находили как на поверхности почвы, так и на низко расположенных листьях некоторых кустарников, куда жуки забираются в поисках объектов питания.

Следует отметить, что у некоторых стафилинид питание имаго и личинок несколько отличается. Например, имаго A.canaliculatus ведут хищный образ жизни, а личинки питаются также гниющими остатками животного и растительного происхождения. У некоторых стафилинид-энтомофагов личинки более прожорливы, чем взрослые формы. При содержании в садках личинки III возраста Philonthus politus съедали за сутки 3-3,5 личинки крупных двукрылых, а имаго - в среднем 2,5 личинки. Такая же высокая активность питания в стадии личинки отмечена для других крупных стафилинид ( Ocypus, Staphylinus, Cntholestes, Quedius).

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

В различных биогеоценозах имеется специфический круг объектов, с которыми трофически связаны стафилиниды. В пищевых цепях напочвенного и почвенного ярусов биогеоценоза коротконадкрылые жуки являются, как правило, вторичными консументами, т.е. поедают мелких фито- и сапрофагов. Гораздо реже стафилиниды выступают в роли третичных консументов ( в случаях поедания крупными Philonthus и Ocypus более мелких стафилинид и жужелиц). Хотя круг добычи коротконадкрылых жуков как неспециализированных хищников достаточно широк, в конкретной природной обстановке основу добычи каждого вида составляют вполне определенные группы организмов. Так, на участках луговой степи восточного макросклона крупные хищники Staphylinus stercorarius и Ocypus питаются преимущественно моллюсками и личинками щелкунов, а Tachyporus - тлями. В свою очередь, стафилиниды служат добычей обычной для данного района жужелицы Carabus kruberi (рис. 24 ). В осиновых формациях северных низкогорий Кузнецкого Алатау массовый хищник P.decorus трофически связан с личинками двукрылых, мелкими почвенными клещами-орибатидами, а также с энхитреидами и паразитическими клещами Ixodes . Другие, обычные для данного биогеоценоза коротконадкрылые жуки ( Q.fuliginosus, A.canaliculatus ) питаются более мелкими объектами (коллемболами и орибатидами). Стафилиниды здесь подвергаются нападению со стороны жужелиц родов Carabus и Pterostichus (рис.25 )

Среди объектов питания стафилинид имеется немало опасных вредителей, завершающих определенные стадии онтогенеза в местах массового скопления коротконадкрылых жуков (лесная и садовая подстилка). Ряд стафилинид (Philonthus rotundicollis, P.varius ) охотно питаются встречающимися в массе вредными насекомыми и играют определенную роль в регуляции их численности [Бабенко А.С.,1982].

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



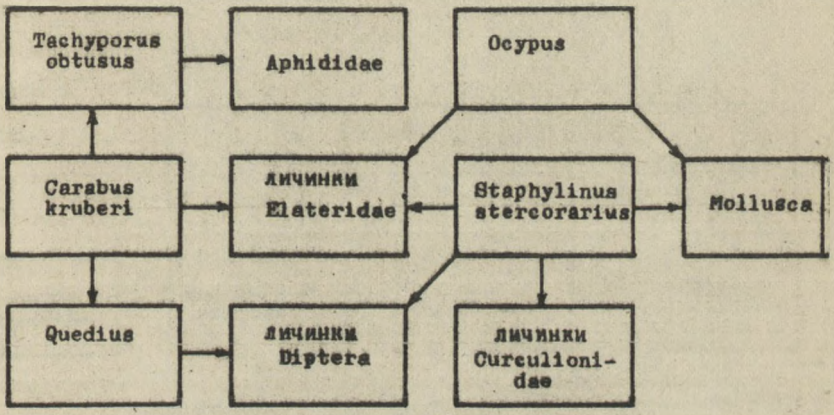



Рис.24. Фрагменты трофических цепей с участием стафилинид в луговой степи восточного макросклона Кузнецкого Алатау

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



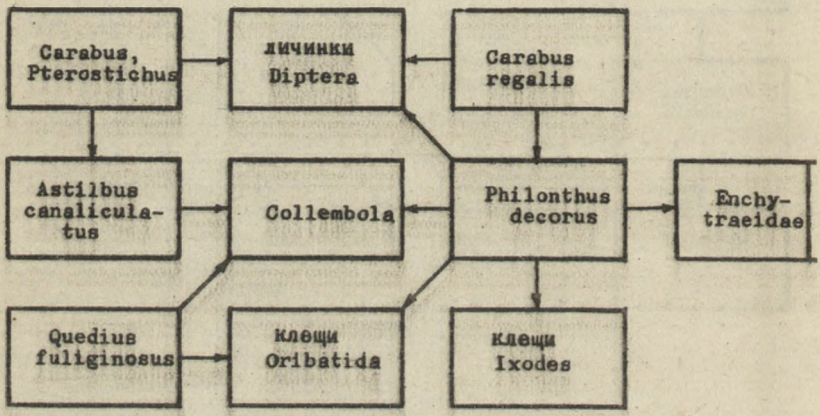



Рис.25. Фрагменты трофических цепей с участием стафилинид в осиновых лесах северных низкогорий Кузнецкого Алатау

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Естественные враги и способы защиты

Как видно из вышесказанного, основная масса стафилинид является вторичными и третичными консументами, занимая, таким образом, верхние уровни трофической цепи. В то же время они могут подвергаться нападению со стороны более крупных хищников-насекомых, а также позвоночных животных. Напочвенные коротконадкрылые жуки в условиях Кузнецкого Алатау чаще всего подвергаются нападению со стороны жужелиц. Мы наблюдали имаго Carabus regalis F.-W. и Pterosthicus niger Sch., поедающих имаго и личинок Xantholinus tricolor , мелких филонтусов, личинок стафилинид из подсемейства Aleocharinae и Tachyporinae . В районе исследований мелкие, активно летающие оксителины (Platystethus , Oxytelus ) часто попадают в ловчие сети пауков. Стафилиниды неоднократно отмечались в желудках птиц, рептилий и пресмыкающихся. В частности, в Западной Сибири у жаб и лягушек в желудке найдены остатки Paederus riparius L.[Золотаренко Г.С., Соусь С.М. 1976].

Гибель стафилинид от паразитических нематод (на стадии личинки), а также гибель куколок, прогрызаемых клещиками, описывал еще Р.Ворис [Voris R.,1934]. Среди паразитов стафилинид отмечались также перепончатокрылые: бракониды [Lipkow E. ,1968] и проктотрупиды [Некулисяну З.З.,1984]. Стафилиниды р. Bledius, обитающие в прибрежной зоне водоемов, подвергаются нападению со стороны жужелиц р. Dyschirius [Frank J .,1985].

При потревоживании стафилинид неоднократно было замечено, что жуки поднимают кончик брюшка и интенсивно двигают им, направив вершину брюшка в сторону раздражающего агента. При наблюдении за поведением A.canaliculatus отмечено, что потревоженный жук интенсивно размахивает брюшком снизу вверх или из стороны в сторону. Таким образом, имаго и личинки отгоняют представителей своего ви-

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



да от пищи ( при недостатке последней ); при этом они ударяют кончиком брюшка другого жука или просто размахивают брюшком перед головой своих сожителей. Подобное поведение связано с выделением пахучего секрета железами, расположенными на конце брюшка [Бабенко А.С.,1985а]. Судя по ранее сделанным описаниям, такая железа УА.canaliculatus расположена под УI и УII тергитами брюшка [Aranjo J.,1973; Aranjo J., Pasteets J. ,1985].

По всей видимости, пигидиальные железы являются основным органом, отпугивающим врагов стафилинид. Как правило, они локализованы на УII и УIII брюшных сегментах. Описания строения подобных желез и их функций имеются в работах, посвященных мирмекофилам и термитофилам [Pasteels J.,1969 et al.] . Для жуков данных экологических групп наличие желез позволяет чувствовать себя в большей безопасности, проживая в гнездах активных хищников.

Среди других коротконадкрылых жуков пигидиальные железы отмечены у представителей p.Bledius [Aranjo J.,1973] и p.p. Gabrius , Cafius и Philonthus , причем в последнем случае анализ секрета желез показал наличие в нем не менее 27 компонентов (главным образом актинидин и иридоиды). Сравнительное изучение секрета желез различных стафилинид позволяет с большей достоверностью оценить близость различных триб внутри подсемейства Staphylininae [Dettner K.,1983].

Действие железистых секртов на врагов стафилинид не всегда дает ожидаемый эффект. Так, у антофилов из рода Eusphalerum репеллент успешно защищает жуков от муравьев, в то время как пауки-бокоходы (p.Xysticus ) не подвергаются его влиянию. Клопы p. Nabius выжидают, пока возбужденные жуки избавятся от большей части секрета, и лишь потом атакуют стафилинид [Klinger R. ,1983].

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



На многих стафилинидах, особенно обитателях сухого навоза и подстилки, мы неоднократно находили клещей-орибатид. Численность клещей, форезирующих на имаго крупных филонтусов, составляет в среднем 3-6 экз. на одного жука, причем чаще всего они локализуются на голове, переднеспинке и переднегруди. Причиняют ли клещи вред стафилинидам, остается невыясненным, но их роль как фактора беспокойства несомненна. Неоднократно мы наблюдали попытки жуков избавиться от орибатид, причем большинство попыток оставались безуспешными, особенно если клещи размещались на голове или переднеспинке.

Защите стафилинид от более крупных хищников способствует пигментная окраска большинства открытоживущих представителей семейства, что позволяет жукам оставаться незамеченными на фоне субстрата. Гибкое в сочленениях тело и хорошо развитые ноги позволяют стафилинидам в случае опасности быстро скрываться в различные щели субстрата ( представители р.р. Astenus Lathrobium, Xantholinus, Philonthus, Gabrius, Quedius, Ocypus), или взбираться на стебли травянистых растений ( как некоторые Steninae и Tachyporinae . Коротконадкрылые жуки с хорошо развитыми крыльями в случае опасности мгновенно взлетают, а обитатели побережий водоемов ( Stenus ) способны некоторое время передвигаться по поверхности воды.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многообразие природных ландшафтов Кузнецкого Алатау определяет существование на его территории различных таксономических и экологических групп стафилинид. Подводя предварительные итоги изучения некоторых особенностей экологии коротконадкрылых жуков в данном регионе, следует отметить, что они, обладая высоким видовым разнообразием и численностью, являются ведущим компонентом в таких субстратах, как лесная подстилка, дернина лугов, разлагающиеся остатки животного и растительного происхождения, плодовые тела шляпочных грибов.

Анализ результатов изучения распределения стафилинид в отдельных биогеоценозах дает основание полагать, что практически любые антропогенные изменения ландшафтов отрицательно сказываются на структуре населения стафилинид. В коренных растительных формациях Кузнецкого Алатау показатели видового разнообразия, численности, биомассы и активности коротконадкрылых жуков, как правило, выше, чем в производных. Являясь в целом тепло- и влаголюбивыми насекомыми, стафилиниды заселяют преимущественно местообитания, где колебания температуры и влажности сведены к минимуму. В отдельных субстратах (грибы, навоз) стафилиниды достигают очень высокой плотности и во многом способствуют процессу разложения органики.

Результаты изучения степени активности стафилинид при различных температурных режимах показывают, что в пределах семейства имеются виды и группы жуков с различным уровнем термопреферендума. У наиболее холодоустойчивых видов в весеннее время двигательная активность проявляется раньше, и в ряде случаев они остаются подвижными в подстилке, покрытой снегом, в зимнее время. В условиях Кузнецкого Алатау основная масса стафилинид активна в светлое время суток и уровень локомоторной активности во многом

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



определяется температурой припочвенного слоя воздуха. В течение вегетационного периода уровень двигательной активности представителей семейства меняется в значительных пределах и во многом зависит от условий зимовки жуков, а также от микроклиматической обстановки в конкретных биогеоценозах. В целом на открытых участках стафилиниды раньше проявляют двигательную активность, но максимальные показатели динамической плотности популяций массовых видов стафилинид свойственны лесным биогеоценозам.

Анализ литературных материалов показал, что в настоящее время образ жизни стафилинид в условиях континентального климата изучен крайне слабо. В то же время климатические факторы оказывают решающее влияние на онтогенез коротконадкрылых жуков и определяют их возможности как регуляторов численности различных организмов. На наш взгляд, стафилиниды являются одной из самых перспективных групп для использования в ряде комплексных экологических исследований, необходимость которых возрастает с каждым годом в связи с увеличивающейся антропогенной нагрузкой на нетронутые ранее территории Сибири.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

## ЛИТЕРАТУРА

Адашкевич Б.П. Биологические особенности Aleochara bilineata (Coleoptera, Staphylinidae) – энтомофага капустных мух // Тр. Молд. НИИ орошаем. земледелия и овощеводства. 1972. Т.12, № 3, С.20–27.

Адашкевич Б.П., Перекрест О.Н. Массовое разведение Aleochara bilineata Gyll. (Coleoptera, Staphylinidae в лаборатории // Зоол. журнал. 1973. Т.52, вып.11, С.1705–1709.

Адашкевич Б.П., Перекрест О.Н. Применение Aleochara bilineata Gyll в борьбе с капустной и луковой мухами // Энтомофаги, фитофаги и микроорганизмы в защите растений. Кишинев: Штиинца, 1974. С.9–16.

Арефин В.С. Энтомофаги короедов хвойных пород на юге Приморского края // Фауна и экология насекомых Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С.166–174.

Арнольди К.В., Арнольди Л.В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол.журнал. 1963. Т.42, вып.2, С.161–183.

Бабенко А.С. Жесткокрылые подсемейства Staphylininae ( Coleoptera, Staphylinidae ) из предгорий Западного Алтая // Фауна и экология растительноядных и хищных насекомых Сибири. Новосибирск: Наука 1980. С.33–41.

Бабенко А.С. Коротконадкрылые жуки подсемейства Paederinae ( Coleoptera, Staphylinidae ) предгорной части Западного Алтая // Фауна и экология наземных членистоногих Сибири. Иркутск, 1981. С.21–26.

Бабенко А.С. Стафилиниды-энтомофаги в садовых насаждениях Томской области // Формирование животн. и микробн. населения агроценозов. М.: Наука, 1982. С.82–84.

Бабенко А.С. Сезонная динамика активности стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae ) в южной части таежной зоны Западной Сибири // Науч. докл. высш. школы: Биол.науки, 1984, № 11, С.33–43.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Бабенко А.С. Изменение почвенной мезофауны при восстановлении растительности на вырубках в черневой тайге // Пробл. почв.зоологии: Тез.докл. УШ Всесоюз .совещ. Ашхабад, 1984б, кн.I, С.24-26.

Бабенко А.С. Биология Astilbus canaliculatus F. ( Coleoptera , Staphylinidae ) на юге Западной Сибири // Зоол.журнал. 1985а. Т.64, вып.7, С.993-996.

Бабенко А.С. Использование микроловушек для учета обитателей лесной подстилки // Система мониторинга в защите леса: Тез. докл. Всесоюз .совещ. Красноярск, 1985б. С.29-31.

Бабенко А.С. Материалы по биологии Philonthus decorus Grav. и P.fuscipennis Mannh. ( Coleoptera, Staphylinidae ) // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск, 1987, С.66-72.

Бакасова Н.Ф. Особенности непрерывного разведения Aleochara bilineata (Gyll.) паразита капустных мух в лабораторных условиях // Массовое разведение насекомых. Кишинев, 1984. С.70-75.

Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журн. общей биол. 1966. Т.27. С.5-21.

Биологические ритмы. Т.I М.: Мир, 1984, 414 с.

Бобровский Т.К. Трофические связи жуков (сем. Carabidae и Staphylinidae) и иксодовых клещей (сем. Ixodidae ) // Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. Петрозаводск, 1986, С.4-18.

Богач Я., Кощанова Р.Е. Жуки-стафилиниды на рисовых полях Каракалпакии // Вест. Каракалпак. фил. АН Уз.ССР, 1982, №3, С.35-38.

Богач Я., Поспишил Я. Жужелицы ( Coleoptera , Carabidae ) и стафилиниды ( Coleoptera , Staphylinidae ) пшеничного и кукурузного полей во взаимосвязи с окружающими биотопами // Экология, 1984, №3, С.22-34.

Богданов Ю.А. К изучению стафилинид ( Coleoptera , Staphylinidae) на пшеничных полях Закарпатья // Энтомофаги вредит. растений. Кишинев, 1980, С.3-6.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Богданов Ю.А. Сукцессионная динамика населения стафилинид (Coleoptera , Staphylinidae ) Украинских Карпат // Зоол.журнал, 1981, Т.59, вып.9, С.1419-1422.

Бондаренко Н.В.,Сторожков Ю.В. Оценка эффективности Aleochara bilineata (Coleoptera,Staphylinidae) в борьбе с капустными мухами в Ленинградской области // Записки ЛСХИ, 1974, Т.239, С.15-20.

Бызова Ю.Б., Чадаева З.В. Сравнительная характеристика почвенной фауны различных ассоциаций пихтового леса // Зоол.журнал, 1965, Т.44, вып.3, С.331-339.

Васечко Г.И. Оценка факторов смертности в динамике численности короедов // Докл.на 34-м чтении пам. Н.А.Холодковского. Л.: Наука, 1982, С.54-91.

Верещагина Т.Н. Смена мезофауны подстилки в связи с сукцессией растительности // Пробл. почв.зоологии: Тез.докл.УШ Всесоюз. совещ. Кн.1 Ашхабад, 1984. С.54-55.

Волковинцер В.В. Закономерности вертикально-поясного распределения животного населения почв в Юго-Восточном Алтае // Живот. насел. почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горн. системы. Новосибирск: Наука, 1968, С.140-177.

Волковинцер В.В. Структура животного населения почв высотно-поясных ландшафтов Горного Алтая // Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск: Наука, 1983, С.195-222.

Воронова Л.Д. Почвенная фауна южной тайги Пермской области и её изменение под влиянием пестицидов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 24 с.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 276 с.

Гиляров М.С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.:Наука, 1970. 271 с.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных // Методы почв.-зоол. исследований. М.: Наука, 1975. С.12-29.

Гришина Л.А. Роль подстилки как генетического горизонта почв// Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.:Наука,1983. С.48-49.

Гришина Л.Г. Животное население черноземов и сопутствующих им почв Горного Алтая и его изменение под влиянием сельскохозяйственных обработок // Животн.население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск: Наука, 1968. С.209-251.

Грюнталь С.Ю. К методике количественного учета жужелиц (Coleoptera,Carabidae) // Энтомол.обозрение, 1982, Т.61, вып.1, С.201-205.

Длусский Г.М. Муравьи рода Формика. М.: Наука,1967. 234 с.

Дмитриенко В.К. Изменение структуры животного населения лесных почв, обработанных хлорофосом. // Пробл.почв.зоологии: Матер. У Всесоюз.совещания. Минск,1978, С.75-77.

Дмитриенко В.К. Распределение хищных членистоногих в лесной подстилке // Пространственная ориентация насек.и клещей. Томск: Изд-во ТГУ, 1979. С.116-119.

Дмитриенко В.К. Особенности распределения герпетобионтных жуков в лесных биоценозах Нижнего Приангарья // Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука,1981. С.36-38.

Дмитриенко В.А.,Сухинина Л.В. Особенности распределения педобионтов в таежных биоценозах Нижнего Приангарья // Биоценотические группировки таежных животных. Красноярск,1978 С.5-30.

Дылис Н.В. Лесная подстилка в биогеоценотическом освещении// Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М: Наука,1983.С.60-62.

Ерышов В.И. Распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae ) в типичных биоценозах восточного макросклона Кузнецкого Алатау// Насекомые в экосистемах лесной зоны Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1981. С.45-51.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Ерышов В.И.,Романенко В.Н. Особенности биологии мертвоедов (Coleoptera,Silphidae ) в предгорьях Кузнецкого Алатау // Вопр.общей энтомологии, Л.:Наука,1981, С.62-63.

Ерышов В.И., Трофимова О.Л. Изменение населения жужелиц (Coleoptera,Carabidae) на просеке в черневой тайге предгорий Кузнецкого Алатау// Зоол.журнал, 1984, Т.63, вып.6, С.848-852.

Западная Сибирь. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1963. 487 с.

Затямина В.В., Черненко В.Ю. Энтомофауна агробиоценозов // Защита растений, 1981, №7, С.20-21.

Земкова Р.И. Стволовые вредители темнохвойных лесов Западного Саяна. Красноярск,1965. 86 с.

Золотаренко Г.С., Соусь С.М. Кормовые связи и эндопаразиты остромордой лягушки (Rana Terrestris Andr.) в Северной Кулунде // Охрана и преобраз. природы лесостепи Зап.Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. С.242-254.

Карпачевский Л.О. Подстилка - особый биогеогоризонт лесного биогеоценоза // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983, С.88-89.

Кащеев В.А. Стафилиниды ( Coleoptera, Staphylinidae ) из подстилки широколиственных лесов Полтавской области. Ин-т зоологии АН КазССР, Алма-Ата,1983. -13 с. Рукопись деп. ВИНИТИ 8.02.1984 г.

Киршенблат Я.Д. Обзор жуков рода Paederus Curt.встречающихся на территории СССР// Паразитол.сборн.ЗИН. Л.,1932. С.215-222.

Киршенблат Я.Д. Обзор палеарктических видов рода Cntholestes Gangl.(Coleoptera, Staphylinidae )// Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1936, Т.3, С.551-556.

Киршенблат Я.Д. О некоторых дальневосточных жуках-стафилинах// Тр.Гидробиол.эксп.ЗИН на Япон .море, Л.,1938, Вып.I, С.158.

Киршенблат Я.Д. Стафилиниды или короткопадкрылые жуки //

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Определитель насекомых европ. части СССР. Т.П., М;Л.: Наука, 1965. С.III-156.

Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987, 286 с.

Коломиец Н.Г., Богданова Д.А. Паразиты и хищники ксилофагов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, 276 с.

Корж К.П., Машкей И.А., Тараник К.Т., Мищенко А.А. Стафилиниды - регуляторы численности пастбищных мух // Пробл. почв. зоологии: Тез. докл. УШ Всесоюз . совещ. Ашхабад, 1984, Дн.I, С.148-149.

Краснощеков Ю.Н., Куклин В.В. Почвозащитная роль подстилки в горных лесах Сибири // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983, С.101-102.

Кривец С.А. Алтайские и алтае-саянские эндемики в фауне долгоносиков ( Coleoptera , Curculionidae ) северо-западной части Кузнецкого Алатау // УШ Всесоюз .. зоогеогр. конф.: Тезисы докл. М., 1984а, С.201-202.

Кривец С.А. Особенности фауны долгоносиков и трубковертов ( Coleiptera , Curculionidae , Attelabidae ) северной части Кузнецкого Алатау // Насекомые в экосистемах лесной зоны Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1984б, С.52-61.

Криволуцкая Г.О. Скрытостволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири. М;;Л.: Наука, 1965. 128 с.

Кудрин А.И. К вопросу о технике применения ловчих банок, обеспечивающей их безразличность для объектов учета // Конф. по биоценологии и метод. учета чис-ти вредит. с/х культур и леса. Л., 1971, С.39-40.

Ломакин В.И. Содержание Trogophloeus bilineatus Steph. (Coleoptera, Staphylinidae) в лабораторных условиях // Зоол.журнал, 1981, Т.60, вып.4, С.609-611.

Макаренко Г.Н. Биологические особенности и значение паразитов

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



капустных и свекловичных мух в условиях Ленинградской области : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 26 с.

Матвеев В.А., Тихомирова А.Л. Смена населения стафилинид на вырубках ельников в Марийской АССР // Экология. Свердловск, 1975, №6, С.73-78.

Миноранский В.А., Ломакин В.И. Экологическая характеристика и распределение стафилинид (Coleoptera , Staphylinidae)в агробиоценозах Ростовской области // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. М., 1978, № 4, С.53-57.

Мищенко А.А., Корж К.П., Тараник К.Т., Мацкей И.А., Петренко А.А., Петрусенко А.А. Жуки рода Philonthus Curt. (Coleoptera, Staphylinidae ) лесостепной зоны Левобережной Украины и их хозяйственное значение // Вопр. общей энтомологии. Л.: Наука, 1981, С.65-67.

Мордкович В.Г. Некоторые принципы зоодиагностики почв // Экология. Свердловск, 1978, №4, С.5-15.

Некулисяну З.З., Остафичук В.Г. Биологические особенности некоторых видов коротконадкрылых жуков р. Lathrobium (Coleoptera , Staphylinidae ) // Пробл.почв. зоологии: Матер. УШ Всесоюз. совещ. Ашхабад,1984, Кн.2, С.28-29.

Остафичук В.Г., Некулисяну З.З. Биология Gabrius Tennicornis Mues., Key (Coleoptera , Staphylinidae ) // Фауна и экология энтомофагов. Кишинев, 1982, С.38-41.

Остафичук В.Г., Некулисяну З.З. Биология Gabrius nigritulus Grav. (Coleoptera , Staphylinidae ) в Молдавии // Пробл.почв. зоологии: Матер. УШ Всесоюз. совещ. Ашхабад, 1984, Кн.2, С.38-39.

Островерхова Г.П. О шляпочных грибах и повреждающих их членистоногих в Западной Сибири // Зоол. пробл. Сибири. Новосибирск: Наука, 1972, С.152-153.

Потоцкая В.А. Определитель личинок коротконадкрылых жуков (Coleoptera, Staphylinidae ) европейской части СССР. М.: Наука, 1967, 120 с.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Потоцкая В.А. Материалы по биологии копрофильных стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae ) Южного Приморья // Энтомол. обозр. 1975, Т.54, вып.4, С.760-764.

Разумовский С.М., Киселева К.В. К характеристике растительности Приокско-Террасного государственного заповедника // Экосистемы южного Подмосковья. М.: Наука, 1979, С.234-245.

Руденская Л.В. К методике использования почвенных ловушек в экологических исследованиях // Вест. зоологии, 1981, №3, С.82-86.

Рыбалов Л.Б. Методы определения термо-, гигро- и гидропреферендумов почвенных беспозвоночных // Колич.методы в почв.зоологии. М.: Наука, 1987, С.165-177.

Самерсов В.Ф., Трафимчик В.В., Александрович О.Р. Влияние инсектицидов на численность хищных членистоногих ячменного поля // Пробл. почв. зоологии: Матер. VI Всесоюз. совещ. Минск, 1978, С.206-207.

Сергеева Т.К. Методы и современное состояние изучения трофических связей хищных почвенных беспозвоночных: серологический анализ питания // Зоол.журнал, 1982, Т.61, вып.1, С.109-119.

Скуфьин К.В. Зоологический аспект проблемы вертикального расчленения наземных биогеоценозов // Вопр. структуры и динамики ландшафтных комплексов. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1977. С.51-60.

Соболева-Докучаева И.И., Солдатова Т.А. Особенности питания полевых стафилинид ( Coleoptera , Staphylinidae ) при лабораторном содержании // Научн.докл. высш. школы. Биол. науки. М., 1977, № II, С.53-57.

Соболева-Докучаева И.И., Солдатова Т.А. Влияние экологических условий сельскохозяйственной культуры на хищных почвенных жесткокрылых ( Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae ) // Фауна и эколог. почв. беспозвоночных Моск.обл. М., 1983, С.120-130.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Сторожков Ю.В. Использование алеохары в борьбе с весенней и летней капустными мухами на посевах редиса в Ленинградской области // Пути повышен. продуктив. животных и растений. Рига: Зинатне, 1975, С.148-150.

Стриганова Б.Р. Методы исследования питания почвенных беспозвоночных и оценка их роли в трансформации растительных остатков // Колич. методы в почв. зоологии. М.: Наука, 1987, С.125-165.

Таежный клещ Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae): Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.:Наука, 1985. 416 с.

Тарасова Д.А. Паразиты и хищники стволовых вредителей в сосново-лиственничных лесах Салаира // Исслед. по биол. методу борьбы с вредителями сельск. и лесного хоз-ва. М., 1965, Вып. 2, С.120-123.

Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.

Тихомиров Ф.А. Лесная подстилка как аккумулятор загрязняющих веществ // . Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983, С.195-196.

Тихомирова А.Л. Некоторые сравнительные данные по экологии и поведению жуков-стафилин // Зоол. журнал, 1967, Т.46, Вып. 12, С.1785-1798.

Тихомирова А.Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). М.: Наука, 1973. 191 с.

Тихомирова А.Л. Учет напочвенных беспозвоночных // Методы почв.-зоол. исследований. М.: Наука, 1975, С.73-84.

Тихомирова А.Л. Новые виды стафилинид рода Lathrobium Grav. (Coleoptera, Staphylinidae) фауны СССР // Энтомол.обозрение, 1976, Т.55, Вып.3, С.610-619.

Тихомирова А.Л. Смена населения стафилинид в ходе почвообразования на песках в Подмосковье // Пробл. почв. зоологии: Матер. УП Всесоюз. совещ. Минск, 1978, С.242-243.

Тихомирова А.Л. Сукцессии населения жуков-стафилинид в ходе

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



евтрофной гидросерии в Подмосковье // Экология, 1979, № 6, С.51-58.

Тихомирова А.Л. Фауна и экология стафилинид ( Coleoptera , Staphylinidae ) Подмосковья. // Почв. беспозвоночные Московской обл. М.: Наука, 1982, С.201-222.

Тихомирова А.Л., Маракушина Л.П., Пронова Г.Я. Сезонность попадания напочвенных жуков в канавки в двух типах леса в Южном Зауралье // Экология почв. беспозвоночных. М.: Наука, 1973, С.174-180.

Тихомирова А.Л., Мельников О.А. О содержании стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae ) в лаборатории // Зоол. журнал, 1975, Т.54, вып. 3. С.441-448.

Тихомирова А.Л., Пронова Г.Я. Сравнительная характеристика фауны и сезонных изменений численности напочвенных жуков в двух типах леса в Южном Зауралье // Зоол. пробл. Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. С.193-194.

Тихомирова А.Л., Рыбалов Л.Б., Россолимо Т.Е. Фауна и экология почвенных беспозвоночных (мезофауны) в сосновых лесах Приокско-Терасного заповедника // Экосистемы южного Подмосковья. М.: Наука, 1979, С.150-180.

Трофимов С.С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск: Наука, 1975. 300с.

Феоктистов В.Ф. Эффективность ловушек Барбера разного типа Зоол. журнал, 1980. Т.59, Вып. 10. С.1554-1558.

Халидов А.Б. Место коротконадкрылых (Coleoptera , Staphylinidae) в энтомофауне шляпочных грибов // Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев: Штиинца, 1975. 238 с.

Халидов А.Б. Насекомые-разрушители грибов. Казань; Изд-во Казанск. ун-та, 1984. 151 с.

Харитонова Н.З. Энтомофаги короедов хвойных пород. М.: Лесная промышленность, 1972. 128 с.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Хотько Э.И. Изменение почвенной мезофауны под влиянием осушительной мелиорации // Влияние хоз.деят-ти человека на беспозвоночных. Минск: Наука и техника, 1980. С.145-158.

Черепанов А.И. Жуки-щелкуны Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1957. 380 с.

Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.:Наука, 1975. С.160-216.

Шамшурин А.А. Жуки-воднолыжники // Природа. 1978, № 1. С.115 с.

Шилов В.Ф. Сезонная динамика активности жуков-стафилинид ( Coleoptera , Staphylinidae ) в таежной зоне европейской части СССР // Вестник Ленинградского ун-та. Л., 1977. № 15. Вып. 3. С.31-36.

Шуецки А. Staphylinidae как показатели некоторых свойств почвы и развития сосновых древостоев // Труды XII энтомол. конгресса. Л.: Наука, 1968. Т.3, С.405-406.

Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1962. 439 с.

Яблоков-Хнзорян С.М. Заметки о жесткокрылых-стафилинидах СССР. Ереван, 1974, 22 с. // Биологического журнала Армении. Деп. в ВИНИТИ 21 января 1975 .

Якобсон Г.Г. Жуки России и Западной Европы. С-Петербург: Изд-во Девриена, 1905-1916. -1024 с.

Яхонтов В.В. Экология насекомых. М.: Высшая школа, 1969. 322 с.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Aitchuson C.W. Winter-active subnivean invertebrates in Southen Canada. Coleoptera // Pedobiologia, 1979, Bd.19, N 2. P.121-128.

Andersen A. Carabidae and Staphylinidae in swede and cauliflower fields in south-eastern Norway // Fauna norv. 1982. B29. N 2. P.49-61

Andersen A. Carabidae and Staphylinidae in swede and carrot fields in northern and south-western Norway // Fauna norv. 1985. B32, N 1. P.12-27.

Araujo J. Morphologie et histologie de la glande pygidiale defensive de Bledius spectabilis Kr. (Staphylinidae, Oxytelinae) // C.r. Acad.scien. 1973. D 276. N 19. P.2713-2716.

Arajuo J., Pasteels J. Ultrastructure de la glande defensive de Drusilla canaliculata F.(Coleoptera, Staphylinidae) // Arch.biol. 1985. V.96, N 1. P.81-99.

Ashe J.S. Construction of pupal cells by larvae of Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) // Coleop.Bull. 1981a. V.35,N 3.P.341-343

Ashe J.S. Studies of the life history and habits of Phanerota fasciata Say (Coleoptera,Staphylinidae,Aleocharinae) // Coleopt. Bull. 1981. V.35, N 1. P.83-96.

Badley M.E., Fleschner C.A. Biology of Oligota oviformis Casey (Coleoptera,Staphylinidae) // Ann.Entomol.Soc.Amer. 1956,V.59. P. 501-502.

Benick G. Neue und seltene Atheten aus Sowiet-Russland // Nuov. rev. dèntomol. 1974. Bd.4, N 1. P.15-37.

Benick L. Pilzkäfer und Käferpilze, Ökologishe und Statistishe Untersuchungen // Acta Zool.Fenn. 1952, Bd.70. 250 s.

Bernhauer M. Neue Staphyliniden der palaarctishen fauna nebst Bemerkungen // Deut.Entom.Zeit. 1901. P.241-251.

Bernhauer M. Zwolte folge never Staphyliniden der palaarctishen fauna, nebst Bemerkungen // Verh.Zool.-Bot. Ges. in Wien. 1903. Bd.53. P.591-596.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Bernhauer M. Neue Staphyliniden der palaärctichen fauna // Coleopt.Rdsch. 1922. Bd.10. P.124-125.

Bohač J. The larval characters of Czechoslovak species of the genera Abemus Muls.&Rey, Staphylinus L. and Ocypus Sam. (Staphylinidae, Coleoptera). Praha: Academia, 1982. 124 s.

Bohač J. Review of subfamily Paederinae (Coleoptera, Staphylinidae) in Czechoslovakia // Acta ent.bohemosl. V.82, 1985. P.360-385.

Boiteau G. Activity adn distribution of Carabidae, Arachnidae and Staphylinidae in New Brunswick potato fields // Can.Entomol. 1983. V.115, N 8. P.1023-1030.

Brand J.M., Blum M.S., Fales H.M., Pasteels J.M. The chemistry of the defensive secretion of the beetle, Drusilla canaliculata (Coleoptera, Staphylinidae) // J.Insect Physiol. 1973. V.19, N 2. P. 369-382.

Bryan K.M., Wratten S.D. The responses of polyphagos predators to prey spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey // Ecol.Entomol. 1984, V.9, N 3. P.251-259.

Butchert C.F. Thyrocephalus orthodoxus (Coleptera, Staphylinidae) a general predator found in pastures // Proc. 2nd Austral.Conf.Grassland Invert.Ecol. Palmerton,1978. Wellington, 1980. P.265-267.

Chang F. Insects, poisons and medicine: the other one percent Proc.Haw.Entomol.Soc. 1982. V.24, N 1. P.69-74.

Coiffait H. Tableau de determination des Philonthus de la region paleartique occidentale (Coleoptera, Staphylinidae) // Ann.Soc. Entomol. France. 1967. V.3, N 2. P.381-450.

Coiffait H. Coleopteres Staphylinidae de la region paleartique occidentale. 1. Generalites, Xantholininae, Leptotyphlinae Nouv.Rev.D'Entomol.,1972 . 650 p.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Coiffait H. Coleopteres Staphylinides de la region paleartique occidentale.2.Philonthini, Staphylinini // Nouv.Rev.D'Entomol,1974. 593p.

Coiffait H. Coleopteres Staphylinides de la region paleartique occidentale. 3.Quediini, Pinophilini // Nouv.Rev.D'Entomol. 1978. 365 p.

Craig P.C. The behavior ahd distribution of the intertidal sand beetle, Thinopinus pictus (Coleoptera, Staphylinidae) // Ecology. 1970. V.51, N 6. p.1012-1017.

Dennison D.F., Hodkinson I.D. Structure of the predatory beetle community in the woodland soil ecosystem. 2.Seasonal activity rhythm // Pedobiologia. 1983. V.25, N 3. p.169-174.

Dettner K. vergleichende Untersuchungen zur Wehrchemie und Drüsenmorphologie abdominaler Abwehrdrüsen von Kurzflüglern aus dem Subtribus Philonthina (Coleoptera,Staphylinidae) // Z.Naturforsch. 1983. C 38, N 3-4. P.319-328.

Dfuster M., Desender K. Ecological and faunal studies of Coleoptera in agricultural land. 4. Hiberation of Staphylinidae in agroecosystem // Pedobiologia. 1984. V.26, N 1. P.65-73.

Doane J., Scotti P., Sutherland C., Pottinger R. Serological identification of wireworm and staphylinid predators of the Australian soldier fly (Inopus rubriceps) and wireworm feeding on plant and animal food // Entomol.exp.et appl. 1985. V.38, N 1. p.65-72.

Dvorak M. Zwei neue ostasiatiche Arten and nomenklatoriche Bemerkungen zur Gattung Zyras (Coleoptera, Staphylinidae) // Acta ent. bohemosl. 1981. T.78. P.53-60.

Eghtedar E. Die Empfindlichenkeit von Philonthus fuscipennis Mnnh. und Tachyporus hypnorum L.(Colepptera, Staphylinidae) gegenuber Insectiziden // Nachricht.Dtsch.Pflausensch. 1969. N 12.p.182-185.

Eghtedar E. Zur Biologie und Okologie der Staphyliniden Philonthus fuscipennis Mnnh. und Oxytelus rugosus Grav // Pedobiologia.1970. Bd.10, N 3. P.169-179.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Eisfelder I. Pilztiere // Michael E., Hennig B. Handbuch für Pilzfreunde . 1970. Bd.5. P.54-66.

Eppelsheim E. Beitrag zur Staphyliniden-Fauna der südlichen Baical-Gebietes // Deutsch. Ent. Zeit. 1893. Bd.37. P.17-67.

Evans M.E. A comparative account of the feeding methods of the beetles Nebria brevicollis Grav. and Philonthus decorus Grav // Trans. Roy. Soc. Edinburg. 1965. V.66. N 5. P.91-105.

Fichter G.S. Notes on the Mating behavior and Oviposition of Creophilus maxillosus L. // Entomol. News. 1949. V.60, N 7. P.175-178.

Finlayson D.G., Campbell C.J. Carabid and staphylinid beetles from agricultural land in the Lower Fraser Valley, British Columbia // J. Entomol. Soc. Brit. Colnmbia. 1976. V.73. P.10-20.

Finné D., Desiere M. Etude synecologique des bouses de bovides. 1. Evolution estivale de la biomasse des coleopteres en fonction du vicillissement des bouses // Rev. ecol. et biol. sol. 1971. V.8, N 3. P.409-418.

Fox C.J., MacLellan C.R. Some Carabidae and Staphylinidae Shown to Feed on a Wireworm, Agriotes sputator L., by the Precipitin Test Can. Entomol. 1956. V.88. N 5. P.228-231.

Frank J. H. Association of Scaritini and Bledius in the New World (Coleptera: Carabidae and Staphylinidae) // Fla Entomol. 1985. V.68, N 3. .480-482.

Frank J.H. Rewiew of rove-beetles subfamily Paederinae (Coleoptera, Staphylinidae) of the America North of Mexico // Can. Entomol., 1987. V.109, N 1 . P. 3-87.

Frank J.H., Thomas M.C. Cocoon-spinning and the defensive function of the medialgland in larvae of Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae): a rewiew // Quaster. entomol. 1984. V.20, N 1. P.7-25.

Gebler F.A. Verreichniss der im Kolywano-Woskresenskischen Hutterbezirke sud-west Sibirien beobachtenen Käfer // Bull. Soc. Natur. Moscou. 1848. Bd.21. P.317-423.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Griffiths C.L., Griffiths R.J. Biology and distribution of the litoral rove beetle Psamathobledius punctatissimus LeConte (Coleoptera, Staphylinidae9 // Hydrobiologia. 1983, V.101, N 3. P.203-214.

Hanskil., Koskela H. Stability, abudance and niche width in the butle community inhabiting cow dung // Oikos. 1978. V.31. N 3. P.290 - 298.

Hanski I., Koskela H. Resourse partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles // Ann.entomol.fenn. 1979. V.45. N 1. P.1-12.

Hammond P. A review og genus Anotylus (Coleoptera,Staphylinidae) // Bull.Soc.Brit.Mus.Entomol. 1976. V.33. N 2, P.137-187.

Heessen H.J. Eggs production of Pterostichus oblongopunctatus F. (Carabidae) and Philonthus decorus Grav.(Staphylinidae) // Neetherl. J.Zool. 1980. V.17, N 1. P.17-25 .

Heessen H.J., Wildschut M.A., Brunsting A. Duration of developmental stage and timing of the end of the reproductive season of Pterostichus oblongopunctatus F. and Philonthus decorus Grav. (Coleoptera; Carabidae,Staphylinidae) // Neetherl.J.Zool. 1982.V.32, N 1.P.49-62.

Hofler K. Pilzkäfer und Käferpilze // Verh.Zool.-Bot.Ges. in Wien. 1960. Bd.100. P.74-83.

Holcomb M. Observations on the behavior of Philonthus alumnus Er. (Coleoptera,Staphylinidae) // Coleopt.Bull. 1977. V.31, N 2.P.143-148

Hölldobler B. Host finding by oder in the myrmecophilic beetle Atemeles pubicollis (Staphylinidae) // Science. 1969, V.166. N 3906. P.757-758.

Hölldobler B., Möglich M., Maschwitz U. Myrmecophilic relationshi of Pella (Coleoptera,Staphylinidae) to Lasius fuliginosus (Hymenoptera,Formicidae) // Psyche. 1981. V.88, N 3-4. P.347-374.

Howard R. Mating behavior of Trichopsenius frosti: physogastric Reticulitermes flavipes queens serve as sexual aggregation centres // Ann.Entomol.Soc.Amer. 1979, V.72, N 1. P.127-129.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Jenkins M.F. Cocoon building and the production of silk by the mature larva of Dianous coerulescens Gyll.(Coleoptera,Staphylinidae) // Trans.Roy.Soc.Entomol.of London. 1958. T.110. P.287-301.

Jepson S.B. Mating behaviour in two closely related sympatric species of Philonthus (Coleoptera,Staphylinidae) // J.Natur.Hist. 1984. V.18, N 3. P.411-423.

Johnson C. Notes on the genus Placusa Erich.(Coleoptera,Staphylinidae) with a key to the Nordic species // Norsk Entomol.Tidsskr. 1968. V.15, N 2. P.90-92.

Kessler H., Balsbaugh E. Succession of adult coleoptera in bovine manure in east central South Dacota // Ann.Entomol.Soc.Amer. 1972. V. 65, N 6. P. 1333-1336.

Kistner D.H. Social and Evolutionary Significance of Social Insect Symbionts // Social Insects. .1. Academic Press. 1979. P.340-413.

Klinger R. Eusphalerum, blütenbesuchende Staphyliniden. 1.Zur biologie der Käfer // Dtsch.entomol.Z. 1983. Bd.30, N 1-3.P.37-44.

Kolbe W. Untersuchungen über die Bindung von Zyras humeralis (Coleoptera,Staphylinidae) am Waldameisen // Entomol.Blatt. 1971. Bd.67, N 3. P.129-136.

Kolbe W. Der Einfluß von Pflanzenschulzmitteln auf die Coleopterenfauna des Bodens // Z.angew.Zool. 1980. Bd.66, N 4. P.437-443.

Korge M. Beitrage zur Kennits der palaarktishen Staphyliniden // Reichenbachia. 1962. Bd.1, N 9. P. 149-151.

Koskela H. Habitat selection of dung-inhabiting staphylinids in relation to age of the dung //Ann.Zool.Fenn. 1972. V.9,N 3.P.156-171.

Koskela H. Patterns of diel flight activity in dung-inhabiting beetles: an ecological analysis // Oikos. 1979. V.33, N 3. P.419-439.

Koskela H., Hanski I. Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung // Ann.Zool.Fenn. 1977. V.14, N 4. P.204-223.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Kowalski R. Biology of Philonthus decorus Grav.(Coleoptera,Staphylinidae) in relation to its role as a predator of winter moth pupae // Pedobiologia. 1976. V.16, N 4. P.233-242.

Kroker H. Die Bodenkäferfauna des Venner Moores // Abh. Landersmus. Natur. Munster Westfalen. 1978. Bd.40, N 2. S.3-11.

Kustor V., Novak T. Some factors influensing the efficiency of trapping two underground beetle species // Zool.Anz. 1980. V.205. N 5-6. P.323-332.

Legner E., Moore I. The larva of Platystethus spiculus Erichson (Coleptera,Staphylinidae) and its occurrense in bovine feces in irrigated pastures // Psyche. 1977. Bd.84, N 2. S.158-164.

Lipkow E. Biologishe-ökologische Untersuchungen über Tachyporus-Arten und Tachinus rufipes (Coleptera,Staphylinidae) // Pedobiologia. 1966. Bd.6, N 2. S. 140-177.

Lipkow E. Zum Eiablage-Verhalten der Staphyliniden // Pedobiologia. 1968. Bd.8, N 2. S.208-213.

Lohse G.A. Die Käfer Mitteleuropas. Bd.4 Staphylinidae. 1. Micropeplinae bis Tachyporinae. Krefeld, 1964. 264 s.

Lohse G.A. Die Käfer Mitteleuropas. Bd.4 Staphylinidae. 2. Aleocharinae. Krefeld, 1974. 306 s.

Löser S. Zur tageszeiteichen Aktivitätsverteilung von Arthropoda der Bodenstreneinens Buchen-Eichenwaldes // Entomol.Gen. 1980. Bd.6. N 2-4. S.169-180.

Luse G. Revision der europaischen und sibirischen Arten der Staphyliniden-Gattung Bryocharis, Bolitobius, Bryoporus und Mycetoporus Verh.Zool.-Bot.Ges. in Wien. 1901. Bd.51, S.662-746.

Luse G. Revision der palaarctichen Arten mehrered Staphyliniden-Genera // Verh.Zool.-Bot.Ges. in Wien. 1906. Bd.56. S.485-602.

Maeklin F.W. Diagnoser ofver nagra nya siberiska insectarter // Ofv.Finsk.Vet.-Soc.Fohr. 1877. T.19. S.15-32 .

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Manley G.V. Paederus fuscipes (Coleoptera,Staphylinidae9: a predator of rise fields in West Malaysia // Entomophaga. 1977. V.22, N 1. P.47-59.

Mannerheim C.G. Precis d'un nouvel arrangement de la famille des Brachelitres de l'orde des Insects Coleoptères // Mem.pres. d'Acad.imper. St.Petersb. 1830. N 1. S.415-501.

McCrae A.W., Visser S.A. Paederus (Coleoptera, Staphylinidae) in Uganda 1.Outbreaks, cainical effects, extraction and bioassay of the vesicating toxin // Ann.Trop.Med. and Parasitol. 1975. V.69, N 1. P.109-120.

Miller K.V., Williams R.N. Biology and host preference of Atheta coriaria (Coleoptera,Staphylinidae) an egg predator of Nitidulidae and Muscidae // Ann.Ent.Soc.Amer. 1983. V.76. N 2. P.158-161.

Motschulsky V. Coleopteres du gouverment de Jakoutsk // Bull. Phys,-mat.acad. St.Petersb. 1859. T.3. S.221-238.

Motschulsky V. Coleopteres de la Siberie orientale et en particuler des rives de l'Amur // Schrenk's Reis.Forsch.Amur. St.Petersb. 1860. T.2 . S.77-257.

Obrtel R. Carabidae and Staphylinidae occuring on soil surface in lucerne fields // Acta Ent.bohemoslov. 1968. T.65, S.5-22.

Orth R.E., Moore I., Fisher T.W., Legner E.F. Biological notes on Ocypus olens, a predator of brown garden snail, with description of the larva and pupa (Coleoptera,Staphylinidae) // Psyche. 1975. V.82, N 3-4. P.292-298.

Parmenter R.R. ,MacMahon J.A. Factors influencing the distribution and abundance of ground-dwelling beetles (Coleoptera) in a shrub-steppe ecosystem: the role of shrub architecture // Pedobiologia. 1984. V.27, N 1. P.21-34.

Pasteels J.M. Les glandes tegumentaires des staphylins termitophiles // Insectes sociaux. 1969. V.16, N 1. S.1-26.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Peschke K., Fuldner D. Beitrage zur Morphologie und Biologie von Aleochara bilineata Gyll. und A.bipustulata L.// Z.Morphol.und Ökol.Tiere, 1977. Bd.66, N 5. S.312-352.

Puth V. Zwei neue Stenus-Arten aus dem Altai-Gebirge (Colepptera, Staphylinidae) // Entomol.Blätt. 1984. Bd.80. Hf.1. S.29-34.

Richards L. Feeding and activity patterns of an internal beetle// J.Exp. Mar.Biol. and Ecol. 1983. V.73, N 3. P.213-224.

Richards L. Field studies of foraging behaviour of an intertidal beetle// Ecol.Entomol. 1984. V.9, N 2. P.189-194.

Sahlberg J. Bidrag till Norvestra Sibiricus Insects fauna. Coleoptera, imsamlade under expeditionena till Obi och Jenessej // K.Svensk. Vet.Acad.Handl. 1880. T.17, N 4. 115 s.

Sahlberg J. Bidgag till Tschuktsch-Halfons Insect-Fauna. Coleoptera och Hemiptera // Vega Exped.veter.Jakut. Stockholm. 1885. Bd.4. S.3-39.

Sahlberg J. Staphylinidae in Novaja Semlja a G.Jakobson et in insulis Novosibiricis a dr. A.Bunge et bar.E. Toll collectae // Ann.Mus.Zool.St.Petersb. 1897. t.2. S.365-368.

Schilow W.F. Taxonomische Bemerkungen über die Kurzflügler der Gattung Atemeles aus der UdSSR // Reichenbachia.1977.Bd.16, N 34. S. 323-326.

Schilow W.F. Die Lomechusa-Arten der Sowjetunion und augrenzender Gebiete (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae) // Reichenbachia. 1981. Bd.19, N 36. S.213-223.

Schuminke G. Einflus von Temperatur und Photoperiode auf Entwicklung und Diapause einiger Staphylinidae // Pedobiologia. 1978. Bd. 18. S. 109-117.

Shakir S.H., Fiedler H.J. Populationsdichte und Biomasse der Mesophauna im Fichtenrohhumus und ihre Beeinflussung durch Harnstoff-Düngung // Beitr.Forstwirt. 1982. Bd.16, N 4. S.171-178.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Snider R. Diplopoda as food for Coleoptera: laboratory experiments // Pedobiologia. 1984. V.26, N 3. P.197-204.

Solsky S. Coleopteres de la Siberie orientale // Horae Soc. Entomol.Ross. 1871. T.7. P.374-406.

Solsky S. Coleopteres de la Siberie orientale // Horae Soc. Entomol.Ross. 1872, T.8. P.232-277.

Solsky S. Materiauxpour l'entomologie des asiatiques de la Russia // Horae Soc.Entomol.Ross. 1875, T.9. P.253-272.

Sopp P., Wratten S. Rates of consumption of cereal aphids by some polyphagous predators in the laboratory // Entomol. exp. et appl. 1986. V.41, N 1. P.69-73.

Smetana A. Fauna ČSSR. 12.Staphylinidae. 1.Staphylininae. Praha, 1958. 435s.

Smetana A. New species and records on Siberian Quedius (Coleoptera,Staphylinidae) // Notulae Ent. 1976. T.56. P.21-28.

Smetana A. Remarks on some Siberian Quedius (Coleoptera,Staphylinidae)// Entomol.Blatt. 1978. V.74, N 1-2. P.84-88.

Späh H. Faunistisch-Okologische untersuchungen der Carabiden und Staphylinidenfauna verschieneder Standorte Westfalen // Deicheniana. 1980. Bd.133. S.35-56.

Spičarova N. Diurnalni activita brouku v procevech z tlejcii vegetace (Coleoptera) // Acta Univ.palach.olomuc. 1978. T.59. S.179-195.

Spičarova N. Diurnalni activita drabcikovitych z jarnich naplavu reku moravy (Col.,Staphylinidae) // Acta Univ.palach.olomuc. 1981. N 21. S. 127-143.

Spičarova N. Discussion to periodicity in the diurnal activity of rove beetles (Col.,Staphylinidae)// Acta Univ.palack.olomuc. 1982. N 22. S.105-120.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Sunderland K.D., Vickerman G.P. Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields // J. Appl. Ecol. 1980. T.17. S.389-396.

Szujecki A. Kusakowate - Staphylinidae. Mysliszki - Steninae // Klusze do oznacz.owadow Polski. T.19. Z.24, 1964. 73 s.

Szujecki A. Wstepne badania nad dlugoscia zycia kusakowatych (Col., Staphylinidae) w warunkach niedoboru pary wodnej w powietrzu // Zesz.Nauk.SGGW, lesnictwo, S.7, Warszawa, 1965. S.87-93.

Szujecki A. Zaleznosc miezdzy wilgotnoscia wierzchnej warstwy gleb lesnych a rosmisczeniem kusakowatych (Staphylinidae, Col.) na przykladzie nadlesnictwa Czeroki bor w pusczy Piskaj // Folia forest.polon 1966. Ser.A, T.12. S.5-156.

Szujecki A. Kusakowate - Staphylinidae. Kusaki- Staphylininae // Klusze do oznacz.owadow Polski. T.19. Z.18.1980. 164 s.

Tawfik M., Abouzeid N. Biology of the rove beetle Paederus alfieri Koch.(Coleoptera, Staphylinidae) // Pedobiologia. 1977. Bd.17, N 1. S.51-59.

Teodoreanu M. Coleoptere edafice din citeva ecosisteme naturale si defrisate in zona montana Prislop-Maramures // Stud. Univ. Babes-Bolyai. Biol. 1983. T.28. S.15-17.

Thayer M.K. Micralymma marinum (Stroem) in North America: biological notes and new distributional records (Col., Staphylininae) // Psyche. 1985. V.95, N 1. P 49-55.

Topp W. Über Entwicklung, Diapause und Larvalmorphologie der Staphyliniden Aleochara moerens Gyll. und Bolitochara lunulata Payk, in Nordfinnland // Ann.entomol.fenn. 1973. Bd.39, N 4. S.145-152.

Topp W. Morphologishe Variabilität, Diapause und Entwicklung von Atheta fungi Grav.(Col., Staphylimidae) // Zool.Jahrb. 1975. Bd.102, N 1. S.101-127.

Topp W. Diapause und ihre Bedeutung für den Entwicklungszyklus

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



der insecten, am Beispiel der Staphylinidae und Catopidae (Coleoptera). Kiel,1976. 182 s.

Topp W. Eifluß der Strukturmosaiks einer Agrarlanschaft auf die Ausbreitung der Staphyliniden (Coleoptera) // Pedobiologia. 1977. Bd.17. S.43-50.

Ullrich W.G. Monographie der Gattung Tachinus Grav.(Col., Staphylinidae). Kiel, 1975. 213 s.

Ullrich W.G., Campbell J.M. A revision of the apterus-group of the genus Tachinus Grav.(Coleoptera, Staphylinidae) // Can. Entomol. 1974, V.106, N 6. P.627-644.

Vickerman G.P., Sunderland K.D. Arthropods in cereal crops: Nocturnal activity, vertical distribution and aphid predation // J.Appl.Ecol. 1975, V.12, N 3. P.755-766.

Vogel J. Zur Köderwirkung von Athanol auf Megaloscapa punctipennis und andere Staphylinidae (Coleoptera) in Bodenfallen // Entomol.Nachr. und Ber. 1983. Bd.27, N 1. S.33-35.

Voris R. Biologic investigation on the Staphylinidae (Coleoptera9 // Trans.Acad.Sci.,St.Loius.1934. V.28, N 8. P.233-261.

Waage B.E. Trapping efficiency of carabid beetles in glass and plastic pitfall traps containing different solution // Faun. Norv. 1985. B32. N 1, S.33-36.

Wassman E. Neue Beitrage zur Biologievon Lomeshusa und Atemeles mit kritischen Bemerkungen über das echte Gastverhaltnis // Z.Wiss. Zool. 1915. Bd.114. S.233-402.

Welch R.C. A description of the pupa and third instar larva of Stenus canaliculatus Gyll.(Col.,Staphylinidae) // Ent.Mont.Mag. 1965. T.101. S.246-250.

White I.M. The larvae of some British species of Gyrophaena Mannh. (Col.,Staphylinidae) with notes on the taxonomy and biology of the genus // Zool.Z.Linn.Soc. 1977. V.60, N 4. P.297-317.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru



Wnukowskij W. Beitrage zur Coleopteren-Fauna der Bezirke Atschinsk und Novo-Nikolaevsk // Separat. Ent.Zeit., Frankfurt a Main. 1921. S.420-422.

Wnukowskij W. Verzeichnis der Coleopteren der Bezirkes Kuznezk // Zeit.Oesterr.Entomol.-Ver. in Wien, 1927. S.77-81.

Wnukowskij W. Coleoptera, gesammelt in der Bezirk Kamenj (West-Sibirien) // Sonder.Zool.Anz. Leipzig, 1928. Bd.76. S. 210.

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....3
Природные условия района исследований .....9
Материал и методика .....I4
Структура населения стафилинид .....I8
Основные экологические группы.....I8
Комплексы напочвенных стафилинид и их распределение в пределах биогеоценозов .....28
Комплексы стафилинид в разлагающихся животных остатках ...62
Комплексы стафилинид в шляпочных грибах .....7I
Динамические процессы в популяциях напочвенных стафилинид ...78
Ритмы активности .....78
Суточная динамика локомоторной активности.....83
Сезонная динамика активности .....9I
Смена комплексов стафилинид при лесовозобновлении на вырубках .....III
Основные черты образа жизни стафилинид.....II8
Брачное поведение .....II8
Откладка яиц .....I24
Развитие личинок .....I36
Окукливание .....I44
Трофические связи стафилинид и некоторые вопросы практического значения хищников .....I49
Естественные враги и способы защиты .....I6I
Заключение .....I64
Литература .....I66

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Андрей Сергеевич Бабенко

Экология стафилинид Кузнецкого Алатау

ИБ 2136

Редактор Е.В.Лукина

Подписано к печати 26.11.90г. . Формат 60 x 84 1/16

Бумага типографская № 3. Печать офсетная. Печ.л.12
Усл.печ.л. 11,16 Уч.-изд.л. 10,0. Тираж 300 экз. Заказ 99

Цена 1 р.50 к.

Издательство ТГУ, 634029, Томск, ул. Никитина, 4.
Ротапринт ТГУ, 634029, Томск, ул.Никитина ,4

Digital Library (repository)
of Tomsk State University
http://vital.lib.tsu.ru

Томский госуниверситет 1878
Научная библиотека 00377971

ИЗДАТЕЛЬСТВО
ТОМСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА