

УДК 595.763.33

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СТАФИЛИНИД (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) – ОБИТАТЕЛЕЙ МУРАВЬИНЫХ ГНЕЗД САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2016 И.Н. Гореславец

Самарское энтомологическое общество, г. Самара (Россия)

Поступила 25.05.2016

Рассматриваются аспекты экологии жуков семейства Staphylinidae, обитающих в гнездах муравьев в различных биотопах Самарской области и прилегающих территориях.

Ключевые слова: стафилиниды, мирмекобионты, мирмекофилы, мирмекоксыны, приуроченность, муравейники, гнезда, муравьи.

Goreslavets I.N. Ecologic and Faunistic characteristics of rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) inhabitats in ant-hills in Samara region. – Aspects of ecology Staphylinidae beetles that inhabitates in the nests of ants, which are located in various biotopes in Samara region and adjacent territories are discussed.

Key words: Rove beetles, myrmecobiontes, myrmecophiles, myrmecochories, association, anthills, nests, ants.

Среди экологических группировок стафилинид особое место занимает комплекс видов, связанных с гнездами муравьев. Относительное постоянство условий, которое тщательно поддерживают внутри своих гнезд многие виды муравьев, а также наличие стабильной трофической базы, привлекает большое количество беспозвоночных, наиболее многочисленными из которых в видовом и количественном отношении являются стафилиниды.

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ МИРМЕКОКОМПЛЕКСА СТАФИЛИНИД

В настоящее время из коротконадкрылых жуков, выявленных на территории Самарской области, в различной степени тяготеющих к гнездам муравьев, до видового статуса детерминировано около 60 видов.

Наибольшую связь с муравейниками имеют облигатные представители мирмекокомплекса, оптимально приспособленные к жизни в муравьином социуме. Из собственно мирмекобионтов на территории Самарской области распространены стафилиниды родов *Lyprocorrhe*, *Nothotecta*, *Euryusa*, *Lomechusa*, *Lomechusoides*, *Dinarda*, *Oxypoda*, *Thiasophila*, *Claviger*, *Stenus*, *Quedius*. В эту же категорию входят отдельные виды родов *Atheta* и *Amischa*, материал по которым требует дополнительного изучения.

Помимо этого, в мирмекокомплексе, как и в других экологических группировках представителей семейства Staphylinidae, имеются факультативные и гостевые виды, относящиеся, соответственно, к группам мирмекофилов и мирмекоксов. Здесь

необходимо отметить, что называть без разбора мирмекофилами всех жесткокрылых и прочих беспозвоночных от бабочек до мокриц и дождевых червей, проживающих в гнездах муравьев, по меньшей мере, не корректно, поскольку великое множество обитателей муравейников имеют различную степень приуроченности непосредственно к муравьям. При этом существует множество видов, которые тяготеют не к самим хозяевам, а исключительно к их жилищу, однако отличительные особенности различных групп приуроченности будут рассмотрены несколько далее.

Качественный и количественный состав коротконадкрылых жуков, приуроченных к гнездам муравьев, находится в сложной зависимости от типа гнезда, показателей его внутренних, а также внешних условий, действующих в месте расположения колонии. В лесных биотопах для большинства коротконадкрылых жуков, облигатно приуроченных к муравейникам, биотопически, наибольшая вероятность присутствия в гнездах муравьев, прослеживается на полянах, опушках, по редколесьям и обочинам лесных дорог. В луговых и, особенно, степных биотопах расположение гнезд, заселенных стафилинидами, подчиняется более сложным закономерностям. Наличие, состав и численность облигатных, факультативных или гостевых форм в данном поселении определяются совокупностью множества самых различных факторов, среди которых, прежде всего, следует упомянуть мезоклиматические параметры местности, тип и возраст биотопа, историю его сукцессионных трансформаций, удаленность данной колонии от других муравейников, состояние ее социума, а также видовой состав и стадию развития как данного, так и окрестных гнезд.

Собственно мирмекобионты помимо одиночных муравейников, также и в колониях, состоящих из группы гнезд. Количество видов и численность этих стафилинид может варьировать на различных стадиях развития общины. В соответствие с видовой принадлежностью у облигатных стафилинид, обитающих в муравейниках действуют известные предпочтения в вопросах приуроченности, касающиеся типа биогеоценоза, где располагается муравейник, типа гнезда, географической широты, рода, в некоторых случаях вида (либо сочетания видов) его хозяев.

2. МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ГРУПП ПРИУРОЧЕННОСТИ

Различные пути эволюции и скорость адаптивных трансформаций определили разную степень интеграции стафилинид, сопутствующих поселениям муравьев, в социальную систему хозяев, что соответствующим образом наложило свой отпечаток на физиологию этих видов, а на высших ступенях специализации значительно отразилось также на их внешнем облике. Морфологическая спецструктура облигатных обитателей муравейников имеет довольно различную степень выраженности от почти полного отсутствия видимых внешних признаков до явных атрибутов высших мирмекобионтов в виде трихом и других специфических приобретений. Большинство же собственно мирмекобионтов на современном этапе в условиях умеренного климата не имеют заметных специализированных черт. Так у многих облигатных видов в процессе эволюции трансформацию претерпели в основном железы внешней секреции, как это, в частности, имеет место у представителей тиасофильной группы, куда помимо собственно рода *Thiasophila* на экологическом уровне входят также представители родов *Nothotecta* и *Lyprocorrhé*.

Между тем, среди стафилинид облигатной группы на рассматриваемой территории, прослеживается три габитуальных типа, отличающихся между собой степенью выраженности морфологических признаков, наблюдающихся среди облигатных

обитателей муравейников. Первый тип габитуса характерен для большинства мирмекобионтов, обитающих на территории Среднего Поволжья. Представители данной группы лишены каких-либо примечательных черт во внешнем облике, свидетельствующих об их регулярном тесном общении с муравьями и значительно облегчающих пребывание в хозяйском социуме, при этом они сохраняют более или менее веретеновидное строение корпуса с некоторым уплощением в дорсовентральной плоскости. Данный тип габитуса характерен как для представителей стафилиноморфной ветви (*Staphylinomorpha*), так и для алеохароморф (*Aleocharomorpha*) (Тихомирова, 1973), относящихся к родам *Lyprocorrhe*, *Nothotecta*, *Thiasophila*, а также для большинства, обитающих в муравейниках стафилинид, родов: *Atheta*, *Amischa* и *Oxypoda*. Характерно, что представители данного габитуального типа за исключением стафилиноморфных, имеют сравнительно мелкие размеры.

Второй тип габитуса отличается меньшей консервативностью. У стафилинид с таким строением прослеживается более выраженное относительное уплощение корпуса, с одновременным увеличением плоскости переднеспинки, которая обычно бывает заметно шире корпуса и значительно лучше защищает головную капсулу. Среди выявленных видов, такой габитус имеют жуки только двух родов: *Euryusa* и *Dinarda*.

Видовое разнообразие стафилинид, радикально трансформировавших свой облик в условиях умеренного климата и обладающих яркими чертами специализации, довольно невелико; к таковым принадлежат всего лишь представители нескольких родов: *Lomechusa*, *Lomechusoides* и *Claviger*.

При всех отличиях в габитуальном строении ломехуз (*Lomechusa*; *Lomechusoides*) и клavigеров (*Claviger*) главным отличительным признаком всех высших мирмекобионтов являются пучки трихом, наличие которых характерно для всех представителей этих родов.

3. ЭКОЛОГИЯ И ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГРУПП ПРИУРОЧЕННОСТИ МИРМЕКОКОМПЛЕКСА

Наиболее крупными алеохароморфами, облигатно приуроченными к муравьиным социумам, являются жуки ломехузоидной группы, объединяющей в себе стафилинид родов *Lomechusoides* и *Lomechusa*. Несмотря на высочайшую степень приспособленности к жизни среди муравьев, эти жуки, как правило, избегают заселения в крупные муравейники и никогда не встречаются в перенаселенных гнездах, в основном предпочитая мелкие, редко средние, жилища *Formica* (черта характерная для *Lomechusoides*), либо же средние по величине обособленные строения (что более характерно для жуков рода *Lomechusa*) со сглаженным органическим куполом и умеренным контингентом хозяев.

Максимальная численность и встречаемость этих жуков в Самарской области отмечается на территориях, где мезоклиматический фактор соответствует наиболее для них благоприятному, отличающемуся повышенной теплотой и влажностью. Наиболее близкими к оптимуму климатическими характеристиками обладает для них северное левобережье Самарской Луки, где южная экспозиция левобережной террасы р. Волги обеспечивает более высокую прогреваемость данной территории, а преобладание в летний период ветров юго-западного направления, несущих влажный воздух с Куйбышевского водохранилища, определяет повышенную влажность в этом секторе. Данная местность включает множество биотопов в виде редколесий, полей и опушек с наиболее привлекательными условиями существования, как для ломехуз, так и для ряда других редких видов, обитающих в Самарской области только в этих

местах, подвергающихся в настоящее время интенсивной застройке. Похожие физико-климатические характеристики, в летний период, имеет также аренная территория Красносамарского лесного массива (Гореславец, 2004), прилегающая к обширной пойменной террасе р. Самары, включающей множество озер, проток и стариц, создающих повышенную влажность и соответствующий мезоклимат как в самой пойме, так и на ближайшем участке, прилегающей надпойменной террасы (арены). На остальном пространстве Самарской области количественная составляющая ломехуз в муравейниках *Formica* довольно низка, и находки данного вида ограничиваются лишь единичными экземплярами.

Вместе с тем, такой вид как *Lomechusoides strumosa* (F.), в отличие от других представителей данной группы, при общей низкой численности и встречаемости, имеет распространение на всей территории региона, компенсируя не вполне благоприятные климатические условия выбором гнезд с соответствующими внутренними параметрами, хотя компенсация все же не бывает полной. Поэтому на большей территории региона присутствие ломехуз в муравейниках ограничивается преимущественно количеством не более нескольких особей. Отличия мезоклиматических условий на северных границах от юга области не делают их более благоприятными для обитания ломехуз, поскольку, при заметно отличающихся физико-климатических показателях, также сохраняют экстремальный характер для их обитания, соответственно, специализированные предпочтения этих жуков, на указанных территориях, имеют взаимно противоположную направленность. На севере они тяготеют ко всевозможным открытым прогреваемым склонам, а на юге напротив предпочитают гнезда, расположенные на склонах северной экспозиции различных депрессий и овражно-балочных террас, по возможности защищенных от доминирующих ветров, при этом большинство гнезд заселяемых стафилинидами, как правило, не имеют выраженного органического купола или же полностью устроены непосредственно в грунте.

Несмотря на различия в зональном и экотопическом выборе, вне зависимости от внешних условий окружающей среды, для жуков ломехузоидной группы видовой спектр хозяев остается неизменным. Данная особенность является одной из важнейших составляющих выбора внутренних условий муравейника для существования этих жуков, включающая в себя наряду с тяготением к определенным видам муравьев состояние хозяйского социума, тип гнезда, особенности его расположения, внутреннего устройства и другие параметры. Например, наличие такого вида как *Lomechusa pubicollis* Bris. отмечалось только у *Formica pratensis* Retz. в муравейниках средней величины с отсутствием выраженного органического купола, располагающихся по условно открытым биотопам: полянам, опушкам, просекам и т.п. Другой, довольно редкий, вид данного рода – *Lomechusa emarginatus* (Payk.), помимо гнезд *Formica pratensis* Retz., неоднократно отмечался у муравьев *F. fusca* L., устраивающих обычно гнезда в старых пнях и упавших стволах деревьев. Интересно также отметить, что представители рода *Dinarda*, облигатно связанные с колониями муравьев различных видов *Formica*, как правило, не встречаются совместно с ломехузами¹, хотя эти жуки заселяются примерно на одинаковых стадиях развития муравь-

¹ Точнее, зарегистрировано лишь два случая совместного присутствия жуков *Lomechusoides strumosa* (F.) и *Dinarda pigmaea* Wasm. в мини-муравейнике *Formica cunicularia* Latr. в степном биотопе Безенчукского р-на при соотношении 3:1, а также крайне неординарный случай пребывания жуков *Lomechusoides strumosa* (F.), *Lomechusa emarginatus* (Payk.) и *Dinarda*

иных гнезд, при этом принципиальных отличий в приуроченности динард (*Dinarda*) и ломехуз, связанных с типом гнезда, его расположением и прочими параметрическими особенностями не выявлено. Вместе с тем, ломехузы гораздо более избирательны, чем динарды, в отношении видовой принадлежности хозяев. Кроме того, представители рода *Lomechusoides* практически не встречаются совместно с жуками *Lomechusa*, но, по некоторым данным, толерантны к другим видам своего рода; в то время как для представителей рода *Lomechusa* подобных случаев не отмечено. Вероятно, занятость «территории» представителями этих родов каким-то образом обозначается на биохимическом уровне. Как бы то ни было, очевиден лишь факт, что эти жуки, как правило, не терпят рядом с собой присутствие других мирмекобионтов, причем не только стафилинид, но и представителей других семейств, хотя в отдельных случаях игнорируют присутствие, в незначительных количествах, гостевых пришельцев. Вполне возможно, что ломехузы способны влиять на некоторые частные аспекты развития хозяйской колонии и, в частности, опосредованно лимитировать заселение в занятые ими гнезда других облигатных жесткокрылых и прочих беспозвоночных, часто встречающихся в муравейниках таких семейств как Staphylinidae, Histeridae, Risophagidae и др.

Кроме ломехуз и динард муравейники *Formica* на ранних стадиях существования могут заселять также и более обычные, облигатные виды, принадлежащие к тиасофильной группе. Эти виды в различных соотношениях нередко сосуществуют в муравейниках совместно с представителями рода *Dinarda*, а также с другими стафилинидами, как облигатными, так и гостевыми.

Помимо алеохароморфных стафилинид, составляющих основную часть облигатной группы приуроченности, к ней относятся также два стафилиноморфных вида: *Quedius brevis* Er. и *Stenus aterrimus* Er. Из них, первый – типичный обитатель естественных лесных биогеоценозов, распространенный преимущественно в северной половине Самарской области, но, вместе с тем, он также нередок в Красносамарском лесу (Гореславец, 2004), который отмечен как региональная южная граница его ареала, а также возможен по опушкам некоторых островных и байрачных лесов и генковских лесополос не южнее той же широты. Далее на юг этот вид не заходит, в отличие от *S. aterrimus* Er., встречающегося на всей исследованной территории и требующего более подробного рассмотрения.

Среди множества выявленных видов, принадлежащих к роду *Stenus*, в качестве узкоспециализированного обитателя муравейников отмечен лишь *S. aterrimus* Er., который имеет не вполне обычную для стенусов (*Stenus*) среду обитания, кардинально отличающуюся от таковой большинства прочих представителей этого рода. Ранее этот вид занимал не вполне ясное положение в мирмекокомплексе и первоначально был включен в гостевую группу (Гореславец, 2003). В настоящее время, по ряду признаков, он отнесен к представителям облигатной группы приуроченности. Как оказалось, степень связи с гнездами муравьев у данного вида гораздо более высока, нежели та, что наблюдается у мирмекоксенов, и ничем не отличается ни по стратегии взаимоотношений с муравьями, ни по сезонной динамике присутствия в гнездах хозяев,

dentata Grav. в относительно крупном составном грунтовом муравейнике *F. pratensis* (Retz.) и *F. fusca* L., образованном 6-8 сообщающимися плотно расположенными гнездами, образующими единый комплекс при доминантном численном соотношении 20:1:2 соответственно, обнаруженный в Красносамарском лесу (Кинельский р-н). Примечательно, что оба муравейника были устроены непосредственно в грунте и не имели купола.

ни по каким-либо другим показателям от облигатных обитателей муравейников; кроме того, все имеющиеся находки данного вида были сделаны исключительно в муравейниках рода *Formica*, хозяева которых отличаются наиболее агрессивным нравом среди муравьев местной фауны.

Топически *Stenus aterrimus* Eg. приурочен к муравейникам, расположенным в степных, лугово-степных и залежных биогеоценозах. В лесных биотопах предпочитает гнезда, расположенные по редколесьям, полянам и опушкам, при этом данный вид распространен по всей Самарской области, а также на сопредельных территориях, включая участки ксерофитных степей возвышенностей Синий и Каменный сырты, предпочитает средней величины строения с умеренно развитым органическим куполом, хорошо адаптирован к социуму *Formica*, что позволяет ему пребывать в весьма сильных гнездах при нормальной активности хозяев. Как и все облигатные виды, *S. aterrimus* Eg. после зимней диапаузы отмечается в муравейниках, по крайней мере, до середины июня. Все гостевые формы стафилинид на широте г. Самары задолго до этого времени покидают жилища муравьев. Еще раньше это происходит на юге области, где летний период наступает на 6-8 дней раньше, чем в центральной части региона (Иванова, 1990).

В этой связи необходимо отметить, что количество выявленных представителей мирмекокомплекса, их численность в гнездах *Formica*, равно как видовой состав самих муравьев и количество их гнезд на южных границах Самарской области из-за суровости природных условий, в разы уступает показателям, наблюдаемым в центральной и северной частях региона, что во многом связано с более выраженной континентальностью климата юга области и особыми природными условиями, сохраняющимися в некоторых урочищах засушливых степей.

Наиболее показательным примером этого в степном Заволжье является самая южная точка региона – урочище Грызлы, где суровость природных условий, местами сравнима с полупустынными (Гореславец, Тилли, 2003), что помимо микроклиматических и орографических особенностей, усугубляется тяжелыми засоленными, иногда каменистыми и карбонатными (в т.ч. собственно меловыми) почвами на склонах южной экспозиции, относящихся преимущественно к территории Самарской области. В настоящее время, для южной оконечности региона и сопредельных степных территорий, из стафилинид, тяготеющих к жилищам муравьев, известны большей частью отдельные виды, относящиеся к родам: *Lyprocorrhe*, *Drusilla*, *Ziras*, *Dinarda*, *Lomechusoides*, *Oxypoda*, *Thiasophila*, *Leptacinus*, *Stenus*. Муравейники в этой местности, из-за сильной инсоляции и сравнительно скудного сезонного увлажнения, располагаются преимущественно по различным отрицательным микрогеоструктурам, большей частью по склонам северной или западной экспозиции всевозможных балок, оврагов, лощин, блюдец, террас, и т.п. Севернее, в зоне настоящих степей, данная тенденция менее выражена, а в центральной части, вследствие более мягких физико-климатических условий и большего сезонного количества осадков, расположение муравейников происходит на более или менее прогреваемых участках.

Помимо мирмекобионтов, приуроченных к колониям *Formica*, на территории Самарской области также выявлены виды, обитающие исключительно в муравейниках *Lasius*: *Claviger longicornis* Müll. и *C. testaceus* Preissl. Как известно, жуки данной группы обладают еще более высокой специализацией к жизни среди муравьев, чем это имеет место у ломехуз, и узко приспособлены к жизни в социальной среде хозяев, что проявляется в специфических чертах их морфологии: выраженной специализации антеннул, отличающихся своеобразным бокаловидным строением, редуциро-

ванных крыльях и полном отсутствии зрительных органов. На исследованной территории наличие стафилинид данного рода в настоящее время отмечено лишь в северо-западном секторе Самарской области в виде двух локальных популяций. Их присутствие на сегодняшний день достоверно отмечено пока лишь в гнездах *Lasius citrinus* Emery.

Продолжая тему сосуществования стафилинид и муравьев, следует в общих чертах осветить вопрос присутствия коротконадкрылых жуков в межвидовых ассоциациях муравьев, поскольку мирмекобионтные формы стафилинид вовсе не обязательно бывают приурочены к одновидовым социумам. У представителей рода *Formica* в условиях Среднего Поволжья, кроме обычных одновидовых семей, устраивающих одиночные муравейники или связанные сети гнезд, встречаются также социумы образованные двумя, реже тремя, видами муравьев, формирующими своеобразные межвидовые комплексы (Захаров, 1977). В отдельных случаях, ассоциация, по крайней мере, двух видов хозяев является едва ли не обязательным условием присутствия в гнезде некоторых стафилинид. Так, подавляющее большинство находок жуков рода *Lomechusoides* отмечено в ассоциациях *Formica pratensis* Retz. с некоторыми другими видами этого рода, чаще всего в совместных колониях с *F. fusca* L. Наряду с ломехузами в межвидовых социумах формиков (*Formica*) известно также присутствие других облигатных видов, относящихся к родам *Nothotecta*, *Lyprocorrhe*, *Dinarda*, *Oxypoda*, *Thiasophila*, но для этих стафилинид ассоциированные колонии не являются приоритетом.

Кроме межвидовых комплексов формиков известны также факты присутствия стафилинид в колониях устроенных совместно с муравьями других родов. Так, например, представители рода *Dinarda*, иногда в большом количестве, встречаются в межродовых комплексах *Formica* и *Myrmica*. В то же время, необходимо отметить, что совместное пребывание таксономически различных муравьев в едином местобитании далеко не всегда является ассоциацией, поэтому описанные выше объединенные социумы следует отличать от общего жизненного пространства, используемого одновременно двумя или несколькими видами. Среди подобных случаев сосуществования можно отметить весьма показательную находку *Lomechusa emarginatus* (Payk.) в муравейнике, располагавшемся под корой упавшего ствола крупной сосны, где сосуществовали муравьи трех родов: *Camponotus vagus* + *Formica fusca* + *Myrmica* sp.; в данном случае, очевидно, имеет место параллельная бесконкурентная деятельность нескольких видов при отсутствии общей системы социального устройства, куда особи *Lomechusa emarginatus* (Payk.) были привлечены наличием социума формиков.

Наряду с облигатными обитателями к муравьиным гнездам приурочен также ряд видов, имеющих меньшую зависимость от социума хозяев и входящих соответственно в факультативную группу приуроченности, к которой относятся главным образом жуки рода *Ziras*, а также отдельные представители других таксонов, тяготеющие большей частью к социумам *Lasius*. В летнее время они пребывают вне гнезда, охотясь вдоль путей фуражировки или возле выходов из муравейника на отдельных муравьев. Нередко, для облегчения этой задачи, зирасы (*Ziras*) используют стайную охоту количеством в несколько особей, в том числе в ночное время (Hölldobler et al., 1981). Вероятно, такой способ охоты отчасти сложился из-за недостаточно развитого ротового аппарата, характерного для алеохарин (Aleocharinae), в силу сохранения смешанной трофики. Эта особенность делает затруднительным для одиночных особей *Ziras* обездвижение объекта охоты, по крайней мере, не позволяет сделать это

достаточно быстро, между тем, согласованные действия нескольких особей легко решают данную проблему.

Среди жуков рода *Ziras* сопутствие колониям *Formica* (помимо приуроченности к социумам муравьев *Lasius*) отмечено лишь для вида *Ziras humeralis* (Grav.) – это один из наиболее крупных представителей своей группы. Жуки данного вида вполне способны к охоте на рабочих формиков, поэтому в летнее время они нередко присутствуют возле их колоний, однако случаи совместной зимовки с формиками отмечены лишь при катастрофически низкой численности последних.

Несмотря на то, что зирасы в основном тяготеют к колониям муравьев, при необходимости эти жуки, как и другие виды мирмекофильной группы, в отличие от облигатных форм, вполне способны некоторое время существовать вне контакта с хозяевами.

Факультативные представители мирмекокомплекса в настоящее время сохраняют промежуточную степень приуроченности к колониям муравьев, что, в свою очередь, определяется гораздо меньшей приспособленностью к сосуществованию в социальной системе хозяев, поскольку железы внешней секреции тех же зирасов ориентированы преимущественно на функцию жесткой химической защиты, что характерно для многих видов стафилинид, не относящихся к мирмекобионтному комплексу, использующих при возникновении внешней угрозы химическое отпугивание широкого действия. Вместе с тем, секрет, выделяемый зирасами, содержит вещества, подобные феромону тревоги муравьев *Lasius* (Dumpeert, 1972), но обладает гораздо более мощным воздействием на хозяев и вызывает среди них сильнейшую панику. Соответственно, секрет тергитных желез применяется этими жуками лишь в случае крайней необходимости и исключительно вне гнездового пространства. С другой стороны, длительное сосуществование зирасов с муравьями отчасти привело к более узкой специализации системы химзащиты, поскольку наряду с тергитными железами жесткого ответа, используемыми в экстремальных ситуациях, у зирасов сформировалась также апикальная железа, вырабатывающая, подобно ломехузам, успокаивающий секрет, хотя он не сопоставим с секретом производимым железами ломехуз, тем не менее, достаточно эффективен для урегулирования критических ситуаций с муравьями. Возможно поэтому ресурсы апикальной железы используются зирасами сравнительно редко, главным образом внутри муравейника, и обычно непосредственно при угрозе нападения (Hölldobler et al., 1981). Соответственно, ее назначение у жуков *Ziras* сводится в основном к защитной функции, в то время как у ломехуз выделение секрета носит в значительной мере мандатный характер и предоставляется муравьям по первому требованию, в качестве «пропуска». Таким образом, недостаточное развитие у зирасов и других факультативных стафилинид органов химической коммуникации с муравьями является одной из причин их ограниченной интеграции в социуме хозяев.

К мирмекофильной группе, помимо жуков рода *Ziras*, относится также родственный им монотипный вид, *Drusilla canaliculata* F., стоящий несколько особняком, но, вместе с тем, обладающий совокупностью как морфо-физиологических, так и экологических черт, роднящих его с зирасами; это – один из наиболее распространенных видов, встречающийся не только возле, но и непосредственно внутри муравейников, а также на значительном удалении от базовых сооружений муравьев² в са-

² Деятельность *Drusilla*, *Ziras* и других мирмекофилов может наблюдаться на удалении до 20 м и более от гнезда в зависимости от масштабов территории фуражировки.

мых разнообразных субстратах: соломе, сене, лесной и лугово-степной подстилке, возле падали, на грибах и в других местах деятельности муравьев, часто с очень малой долей их присутствия и, очевидно, по этой причине деятельность друзилл (*Drusilla*) в этих местах обычно не связывается исследователями с присутствием муравьев, вследствие чего данный вид ошибочно причисляется к эврибионтам, хотя на самом деле его следует считать эвритоппным, поскольку во всех стациях, где он встречается, вид приурочен непосредственно к муравьям. Бытующее мнение среди исследователей бывает настолько устоявшимся, что в публикациях на эту тему, наряду с указанием на более высокое, чем у зирасов, совершенство секрета желез химического общения, а также другие признаки, характерные для обитателей муравейников *Drusilla canaliculata* F., тем не менее, причисляется авторами к «не мирмекофильным» видам (Brand et al., 1973).

В силу большей универсальности и совершенства желез химической коммуникации, данный вид имеет более широкий спектр хозяев, чем жуки рода *Ziras* и помимо профильных колоний *Lasius* нередко присутствует также в муравейниках и прочих местах деятельности муравьев *Formica* и *Myrmica*.

Наряду со стафилинидами родов *Ziras* и *Drusilla* в качестве мирмекофила отмечен также *Stenus asphaltinus* Eg., единственный стафилиноморфный представитель факультативной группы, приуроченный к гнездам *Lasius*. Стенусы, в отличие от алеохарин, обладают гораздо более мощным вооружением ротового аппарата, которое характерно для облигатных хищников и, отчасти поэтому, значительно менее склонны к коллективизму, вследствие чего не практикуют стайную охоту на муравьев, подобно зирасам, поскольку, по крайней мере, с рабочими особями лязиусов (*Lasius*), вполне способны справиться в одиночку.

Кроме видов, существование которых в большей или меньшей степени связано непосредственно с жизнедеятельностью муравьиного социума, в муравейниках отмечено также множество стафилинид, у которых подобная связь в целом отсутствует и их наличие в жизненном пространстве муравьев связано с самим гнездом как укрытием. Вместе с тем, случайность пребывания этих жуков в муравейниках *Formica* исключается их многократной встречаемостью, а также длительным и вполне благополучным пребыванием внутри гнезда. В соответствие с этим, представители данной категории стафилинид отнесены к гостевой группе (табл. 1).

Несмотря на общую агрессивность среды, которая характерна для муравейников *Formica*, гостевые формы стафилинид в видовом отношении являются наиболее многочисленными в жилищах муравьев, но при этом обычно не достигают высокой численности.

Мирмекоксенные стафилиниды используют внутренние условия муравейника главным образом для преимагинального развития, либо для прохождения зимней диапаузы, в частности, нередко пользуясь, сезонным снижением активности муравьев. Внутри муравейников мирмекоксенные виды держатся, как правило, поодаль от оживленных ходов и помещений с личинками, преимущественно в периферийных или подвальных камерах муравьиных гнезд. Там же скапливается большая часть клещей, трипсов и других беспозвоночных, являющихся добычей для хищных ксенных стафилинид.

Таблица 1

**Приуроченность мирмекоксовых стафилинид
к гнездам муравьев различных родов**

№	СТАФИЛИНИДЫ	Род муравьев			
		<i>Formica</i>	<i>Lasius</i>	<i>Myrmica</i>	<i>Camponotus</i>
1.	<i>Astenus gracilis</i> (Payk.)	+	—	—	—
2.	<i>A. immaculatus</i> (Er.)	+	+	+	—
3.	<i>A. uniformis</i> (Jacq et Duv.)	—	+	+	—
4.	<i>Scopaeus gladifer</i> Binaghi	+	—	+	—
5.	<i>Rugilus similis</i> Er.	—	+	—	—
6.	<i>Lathrobium elongatum</i> L.	—	+	—	—
7.	<i>L. longulum</i> Grav.	+	—	—	—
8.	<i>Ochtheophilum fracticorne</i> (Payk.)	—	+	—	—
9.	<i>Leptacinus formicetorum</i> Märk.	+	—	—	—
10.	<i>Gyrophypnus angustatus</i> (Steph.)?	+	—	—	—
11.	<i>Xantholinus distans</i> Muls. et Rey	+	—	—	—
12.	<i>Philonthus fuscatus</i> Grav.	—	+	—	—
13.	<i>Ph. lepidus</i> (Grav.)	+	—	—	—
14.	<i>Quedius fulliginosus</i> (Grav.)	+	—	—	—
15.	<i>Q. mesomelinus</i> (Marsh.)	—	+	—	—
16.	<i>Q. molochinus</i> (Grav.)	+	—	—	—
17.	<i>Habrocerus capillaricornis</i> (Grav.)	+	—	—	—
18.	<i>Sepedophilus nigripennis</i> (Steph.)	+	—	—	—
19.	<i>S. obtusus</i> (Luze.)	+	—	—	—
20.	<i>S. pedicularius</i> (Grav.)	+	—	—	—
21.	<i>Tachyporus hypnorum</i> (F.)	—	+	—	—
22.	<i>T. scitulus</i> Er.	+	—	—	—
23.	<i>T. tersus</i> Er.	+	—	—	—
24.	<i>Ocalea badia</i> Er.	—	—	+	—
25.	<i>Geostiba circelaris</i> (Grav.)	+	+	+	—
26.	<i>Falagria nigra</i> (Grav.)	+	—	—	—
27.	<i>Dinaraea angustula</i> (Gyll.)	+	—	—	—
28.	<i>Oxypoda acuminata</i> (Steph.)	+	—	—	—
29.	<i>O. praecox</i> Er.	+	—	—	—
30.	<i>O. abdominalis</i> Mnh.	+	—	—	—
31.	<i>O. nova</i> Bernh.	+	—	—	—
32.	<i>Aleochara brevipennis</i> Grav.	+	—	—	—

Как можно видеть из приведенной таблицы, в гнездах муравьев в видовом отношении преобладают мирмекоксовые группы *Tachyporus*, *Sepedophilus*, *Oxypoda*, *Astenus*, *Quedius*. Из них наиболее высокой численностью во время зимней диапаузы отличаются жуки родов *Sepedophilus*, *Oxypoda*, *Leptacinus*.

4. СУКЦЕССИОННАЯ ДИНАМИКА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Присутствие различных стафилинид и их качественно-количественные характеристики в муравейниках ежесезонно изменяются, и помимо ежегодной динамики их

видовой состав в более длительной перспективе претерпевает дополнительные изменения в зависимости от влияния различных факторов, в том числе сукцессионных трансформаций биотопа, в котором располагается муравейник, и состояния хозяйского социума. В этой связи необходимо уделить некоторое внимание изменениям, происходящим с течением времени в муравьиной общине, являющейся средой обитания мирмекобионтных стафилинид.

На основе данных, полученных в результате мониторинговых исследований гнезд муравьев *Formica*, выявлено три основных стадии состояния муравьиного социума значительной продолжительности, которые имеют непосредственные сукцессионные аналогии. Их можно, соответственно, охарактеризовать как периоды *развития*, *зрелости* и *упадка (депрессии)*. Помимо трех основных, наиболее длительных, прослеживаются еще две стадии – *основания* и *разрушения*, которые являются крайними фазами начала и конца существования колонии, длящиеся, как правило, сравнительно недолго. Для первой характерно полное отсутствие каких либо сожительствающих форм³. Во втором случае, если таковые и имеются, то относительно непродолжительное время, что, как правило, является своеобразной инерцией присутствия.

К стадии *развития* муравьиного социума относится временной промежуток, в течение которого имеется возможность увеличения контингента колонии, в том числе, посредством образования отводков – дочерних гнезд, лежащих в пределах охраняемой трофической территории, количество которых в отдельных случаях может достигать четырех десятков⁴.

В процессе становления немалая часть образующихся колоний нередко гибнет, не достигнув стадии зрелости, по самым разным причинам. Для части уцелевших общин стадию зрелости можно выделить лишь условно, поскольку они несут явные признаки экстремального существования. Часто это объясняется ограниченностью кормовых ресурсов или конкуренцией за фуражировочную базу, нередко на фоне действия других факторов как биотической, так и абиотической природы. Вместе с тем катастрофического снижения численности населения гнезда при этом обычно не происходит, поскольку показатели внешних условий среды редко достигают исключительно критических значений. Чаще это случается за счет усугубления негативных воздействий совокупным проявлением других отрицательных факторов частного порядка.

После прекращения роста сферы влияния, расширения территории фуражировки и общего увеличения численности населения колонии прослеживается фаза *зрелости*. Эта стадия отличается наибольшей продолжительностью и стабильностью существования общины, на смену которой приходит стадия *упадка*, характеризующаяся возникновением условий, результатом действия которых является инициация процессов сокращения населения колонии, приводящих к нарушению нормального

³ Продолжительность стадии *основания* муравейника соответствует периоду с момента устройства гнезда до выхода первой генерации муравьев в данной колонии.

⁴ Известен пример существования колонии *Formica pratensis* Retz. на территории Красносамарского лесного массива, располагавшейся на площади $\approx 8 \times 17$ м и исследовавшейся в период с 1995 по 2010 г. включительно. Количество дочерних гнезд в ней, в разные годы, варьировало от 33 до 42. Данная колония полностью погибла в результате сильнейшей засухи 2010 г. На территории Самарской области к осени 2010 г. общее количество муравейников *Formica* сократилось в несколько раз. При этом наиболее пострадали семьи центральной и северной частей региона.

функционирования механизмов саморегуляции социального устройства, сокращению населения гнезда и, в конечном итоге, к неизбежному распаду социума.

Необходимо отметить, что переход от одной стадии к другой обычно очень размыт и начало очередной фазы существования общины сопровождается наличием элементов предыдущей. Кроме того, в ряде случаев наблюдаются регрессии в общем протекании сукцессионных процессов на пути существования колонии от стадии развития до упадка. В соответствии с этим, иногда, не менее сложно выглядит качественная составляющая и динамика присутствия стафилинид в муравейнике на различных этапах его существования. Ключевым фактором в скорости становления и продолжительности существования муравейника является потенциал и текущее состояние подконтрольной фуражировочной зоны, в границах, контролируемых данной колонией, которое в значительной мере определяется типом, экологическим благополучием и сукцессионной стадией окружающего биогеоценоза.

Заключительная стадия существования муравьиных гнезд – период разрушения. В отличие от прочих, инициация данного этапа всегда имеет индивидуальные причины, а также собственные черты и последовательность событий, приводящих к гибели колонии. Переход в стадию разрушения происходит, как правило, по причине комплексного действия внешних негативных факторов, на фоне общей ослабленности муравейника.

Вступлению общины в стадию разрушения предшествует сокращение численности ее контингента до значений недостаточных для поддержания нормального жизнеобеспечения гнезда, приводящее к критическому состоянию социума, по достижении которого иницируются необратимые процессы деструкции колонии. В некоторых случаях, на ранней стадии разрушения, хозяева по численности уступают общему количеству своих сожителей, среди которых, кроме стафилинид, нередко присутствуют жесткокрылые семейств Histeridae, Scarabaeidae, Tenebrionidae, Chrysomelidae, Ptiliidae, Risophagidae и др., не считая прочих насекомых (перепончатокрылых, чешуекрылых, двукрылых, ногохвосток, трипсов), а также других беспозвоночных (многоножек, пауков, клещей, мокриц, ложноскорпионов и др.).

В случае, когда достижение критической точки существования муравьиного социума произошло в весенне-летний период, то к осени гнездо, в большинстве случаев, остается без хозяев. В конце лета, при наличии остатков семьи, оно может вновь заселяться небольшим количеством некоторых сожительствоющих форм стафилинид. В подобных случаях в муравейниках, как правило, преобладают немногочисленные мелкие облигатные формы алеохарин родов *Nothotecta*, *Lyprocorrhe*, *Thiasophila* и иногда *Oxypoda*, при этом состав мирмекоксонов, заселяющих к осени такие гнезда, в большинстве случаев, ограничивается присутствием тахипорин (Tachyporinae), при полном отсутствии стафилиноморф, каковыми обычно являются отдельные представители подсемейств Xantholininae и Paederinae. В подобных случаях муравейники обычно пустеют в начале зимы.

Если граница необратимой депрессии мирмекосоциума была достигнута в осенне-зимнее время, к весне в составе населения гнезда прослеживаются аналогичные тенденции, численность хозяев гнезда значительно сокращается, в то время как состав и численность жесткокрылых и других беспозвоночных могут оставаться практически неизменными. Весной гнездо покидается взрослым населением стафилинид в соответствии с естественным циклом весенне-летнего расселения. Пустые гнезда осенью также могут заселяться в малых количествах некоторыми эврибионтными видами таких родов как *Sepedophilus* и *Tachyporus*, использующими их в качестве

зимовья. Обычно это обусловлено несколькими причинами, основной из которых является наличие трофической базы в виде гифов и спор низших грибов или разных мелких беспозвоночных – трипсов, сеноедов и других мелких сапрофагов, а также большого объема привычного субстрата обитания с идеальными условиями для зимовки.

5. АНОМАЛЬНЫЕ ДЕВИАЦИИ ГНЕЗДОВОЙ ЧИСЛЕННОСТИ СТАФИЛИНИД

Численность стафилинид, приуроченных к муравейникам, при нормальных условиях варьирует в них от умеренной до полного отсутствия сожителей. С другой стороны, в некоторых муравейниках, не достигших критической фазы и сохраняющих нормальную численность хозяев, иногда наблюдается аномально высокое количество стафилинид, которые в большинстве случаев принадлежат к тиасофильной группе, реже – к оксиподам или динардам. Иногда их количество бывает настолько велико, что присутствие даже таких мелких форм как *Lyprocorrhe* среди муравьев легко различается визуально.

Как правило, подобные варианты сукцессии фауны муравейника наблюдаются в обособленных гнездах в конце периода зрелости, иногда на ранней стадии депрессии, а также в колониях, находящихся в экстремальных условиях существования. При этом перенаселенность муравейника стафилинидами не влияет сколько-нибудь значимо на выживаемость колонии, поскольку жизнедеятельность таких жуков как *Lyprocorrhe*, *Nothotecta*, *Thiasophila*, *Oxypoda*, для которых отмечались подобные явления, не связана с паразитизмом в отношении муравьев и их потомства в силу того, что их трофические предпочтения в основном сводятся к мицетофагии (точнее микрофагии). Само же повышение их численности до избыточно высоких величин является лишь следствием, но не причиной социальных нарушений в общине муравейника. Перенаселенность муравейников стафилинидами мирмекокомплекса в большинстве случаев определяется действием негативных изменений в социальной структуре колонии, когда хозяева по ряду причин уже не обеспечивают поддержание оптимального микроклимата внутри гнезда, что иногда приводит к увеличению биомассы низших грибов, по крайней мере, в отдельных секторах муравейника. Кроме того, нарушение механизмов, лежащих в основе функциональной системы муравьиного социума и четкой работы его иерархической структуры (в то время как видимые признаки таких нарушений нередко отсутствуют), является причиной, определяющей потенциальную возможность заселения гнезда запредельным количеством сожителей. Вместе с тем чрезмерную численность стафилинид нельзя объяснить исключительно лишь указанными причинами, поскольку среди множества угасающих колоний явление перенаселенности сожительствовавшими формами наблюдается сравнительно редко. Очевидно, в подобных случаях всегда имеют место особые положительные предпосылки, способствующие развитию тех или иных мирмекобионтных стафилинид внутри отдельных гнезд, что бывает обусловлено весьма благоприятными внутренними факторами для размножения сожительствовающих форм и присутствия обильной пищевой базы, обычно в виде необходимой микрофлоры, реже – фауны мелких беспозвоночных: клещей, трипсов, ногохвосток и др. Следует отметить, что случаи перенаселения муравьиных гнезд известны не только для стафилинид, подобные явления отмечены и для таких жуков как ризофагиды, карапузики, листоеды, бронзовки и жесткокрылых некоторых других семейств. То же самое нередко можно наблюдать в отношении клещей, ногохвосток, трипсов и др.

Аналогичные тенденции характерны не только для облигатных, но и для факультативных форм, но, соответственно, не внутри гнезда, а в окружающем его подстилочном пространстве. В большинстве случаев численность мирмекофильных стафилинид в пределах трофической зоны муравейника напрямую зависит от величины колонии, степени активности муравьев на внегнездовом пространстве, топического, погодного-климатического и некоторых других факторов. Правда, повышенная численность, даже при оптимальных условиях, наблюдается не для всех мирмекофилов, а отмечена, как и в случае с облигатными формами, лишь у наиболее обычных видов, таких как *Ziras cognatus* (Märk.), *Z. humeralis* (Grav.), *Z. limbatus* (Payk.).

Что касается гостевой группы, то синдром перенаселенности муравейников представителями данной категории пока не отмечался, по крайней мере, каким-либо одним видом, как это обычно наблюдается.

* * *

Наряду с экстремально высоким количественным ростом стафилинид в муравейниках известна также и противоположная тенденция – неуклонное снижение численности стафилинид в ранее заселенных гнездах *Formica* по сравнению с предыдущими годами, вплоть до полного их отсутствия, когда все сожительствующие виды уходят из ранее обжитых муравейников при отсутствии видимых изменений в колониях хозяев.

Кроме условий, влияющих, часто опосредованно, через социум хозяев и их жилище на остальную биоту муравейника, существуют также факторы, оказывающие влияние непосредственно на жуков и определяющие наличие и состав стафилинид в данном гнезде.

Наиболее распространенные причины, определяющие количественную составляющую, даже наиболее обычных видов, были выявлены в ходе мониторинговых исследований муравейников, расположенных в различных лесных биогеоценозах. При этом установлено, что на степень присутствия стафилинид в муравейниках лесных биотопов заметное влияние оказывает уровень затененности гнезда. Под влиянием данного фактора наблюдается ежегодное снижение численности стафилинид в гнездах с прогрессирующим затенением при сукцессионном развитии лесных биотопов, где располагаются муравейники. Это происходит вне зависимости от жизненной стадии муравьиного социума, при уплотнении или смыкании крон деревьев, а также древостойного зарастания полян, опушек, просек, заброшенных лесных дорог и т.п.

В качестве наиболее выносливых к затенению муравейников *Formica* отмечены представители родов *Atheta* и *Oxypoda*. Характерно также, что мирмекобионтные представители этих родов сравнительно редко и в довольно малых количествах присутствуют в гнездах, находящихся в лугово-степных биогеоценозах, и встречаются преимущественно в муравейниках соответствующих лесных биотопов.

Особым случаем оставления муравейников стафилинидами является разрастание подлеска, которое представляет собой нечто большее, чем простое затенение, в частности, наряду со снижением освещения муравьиных гнезд, данный фактор создает нарушения процессов воздушного дренажа в окружающем гнездо пространстве и, как следствие, вентиляционных процессов в самом гнезде. В отличие от обычного затенения, разрастание подлеска имеет для колоний муравьев исключительно разрушительные последствия, поскольку в результате его воздействия из муравейников вслед за стафилинидами уходят и муравьи.

6. СЕЗОННАЯ ВНУТРИГНЕЗДОВАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МИРМЕКОБИОНТОВ

Одним из важнейших аспектов в экологии стафилинид мирмекокомплекса является сезонная динамика их присутствия в муравейниках. У различных групп приуроченности наблюдается заметное варьирование по срокам сезонного присутствия имаго в гнездах муравьев. Весной наибольшее количество и разнообразие стафилинид в муравейниках наблюдается до начала периода их расселения, т.е. приблизительно до середины апреля, а осенью – после окончания осеннего лёта, примерно в конце второй – начале третьей декады октября.

Активность стафилинид во внутригнездовом пространстве сохраняется еще сравнительно долгое время после заселения, поскольку условия среды максимально стабилизированы и мало зависят от изменения погодных условий. Заметное снижение или прекращение активности наблюдается лишь с наступлением зимнего периода. При пониженных температурах показатель активности сожительства стафилинид, как правило, значительно превышает таковую их хозяев; осенью они сохраняют ее практически неизменной, даже когда муравьи находятся в преданабиозном состоянии, что наблюдается при пониженных внешних температурах (порядка 5-6°C). Соответственно те же виды отличаются наибольшим постоянством и продолжительностью периода сезонной активности среди прочих представителей семейства.

Максимальная динамика стафилинид, приуроченных к муравейникам, приходится на начало лета. Ежегодно сроки и дружность выхода стафилинид из гнезд хозяев несколько варьируют в зависимости от совокупного действия сезонного термокоэффициента, наличия, мощности и продолжительности атмосферных осадков, погоднотемпературных особенностей сезона, а также от общей положительности погодного фактора в весенне-летний период. Соответственно, время начала выхода из муравейников и календарные сроки связанного с этим падения гнездовой численности мирмекобионтов год от года варьируют. Весной в гнездах муравьев количество представителей облигатной группы начинает снижаться примерно к третьей декаде мая. Хотя этот процесс и начинается постепенно, далее он происходит с прогрессирующей скоростью. Более или менее параллельно ему возрастает численность мирмекобионтов, находящихся на личиночной стадии. Взрослые особи большинства облигатных видов полностью покидают гнезда хозяев, как правило, к исходу второй декады июня, исключение составляют ломехузы и клавигеры. По крайней мере часть ломехуз задерживается в гнездах хозяев до середины третьей декады июня. По срокам расселения клавигеров достоверные данные на сегодняшний день отсутствуют, однако можно отметить, что численность их имаго в гнездах *Lasius* также остается неизменной, по крайней мере, до третьей декады июня. Некоторые виды мирмекобионтов после весеннего выхода из муравейников нередко заселяют убежища норных птиц, а также встречаются в гнездах устроенных птицами непосредственно на грунте.

Что касается более распространенных видов, в том числе наиболее банальных мирмекобионтных стафилинид тиасофильной группы, то численность имаго этих жуков во внутригнездовом пространстве, уже в конце мая, заметно снижается, и в течение первой декады июня они примерно на 70% покидают гнезда муравьев, хотя в годы с пониженным сезонным термокоэффициентом могут наблюдаться в муравейниках на протяжении второй декады июня. Отдельных особей можно встретить и

позже – в начале июля, однако, в это время они присутствуют в гнездах муравьев весьма эпизодически, лишь в некоторых гнездах, и только в виде отдельных особей, которые при этом находятся не в центральной зоне органического купола муравейника – их обычном месте пребывания, а исключительно в камерах внешних уровней, расположенных в периферийной, почвенной, части гнезда, окаймляющей органический купол, что свидетельствует об их принадлежности к расселенцам из других муравейников.

Период расселения различных мирмекобионтов варьирует в зависимости от степени их интеграции в социуме муравьев и бывает тем короче, чем выше зависимость того или иного вида от муравьиного социума. Динамика и сроки процесса расселения стафилинид тесно связаны также с зонально-климатическими условиями популяционной территории и зональным распространением. Некоторые стафилиниды, обитающие в гнездах *Formica*, могут заходить далеко в степную зону. На южных границах региона выявлены представители таких родов как *Lomechusoides*, *Dinarda*, *Thiasophila*, *Stenus*, *Leptacinus*, *Lyprocorrhe*, где эти стафилиниды встречаются довольно спорадично и, в большинстве своем, нередко покидают муравейники, с учетом особенностей местных климатических условий, еще до начала второй декады мая, хотя в целом по области для представителей облигатной группы это не характерно и происходит несколько позже.

Сроки окончания расселения облигатных обитателей приходятся на конец июля – начало августа. Их численность в муравейниках обычно начинает заметно возрастать в первой декаде августа, но первые взрослые особи могут появляться уже к третьей декаде июля. В центральной части региона уход мирмекобионтных видов в гнезда хозяев в основном заканчивается во второй декаде августа, но в отдельные годы этот процесс может продолжаться до начала сентября.

В отличие от облигатных обитателей муравейников динамика присутствия мирмекоксенных стафилинид выглядит несколько иначе. Представители гостевой группы на рассматриваемой территории в жилищах муравьев *Formica* также бывают достаточно многочисленны. Общее разнообразие и присутствие в муравейниках этих стафилинид имеет тенденцию возрастания к северным границам Самарской области. На длительность сроков выхода мирмекоксенов из гнезд хозяев оказывают влияние те же внешние факторы, что отмечены для облигатных представителей мирмекокомплекса, но сроки общего пребывания в жилищах муравьев, между заселением и покиданием гнезд заметно меньше. Выход мирмекоксенных стафилинид из муравейников на широте г. Самара после зимней диапаузы длится, как правило, с начала мая примерно до конца второй декады месяца, в отдельные годы, при неблагоприятной погоде и пониженном сезонном термокоэффициенте, может затягиваться до конца мая – начала июня.

Обратный процесс – заселение муравейников гостевыми формами – происходит в соответствие с общей тенденцией подготовки стафилинид к зимней диапаузе. Некоторые представители гостевой группы могут уходить в муравейники уже в середине августа, что часто бывает связано с понижением среднесуточных температур, вместе с тем, возможно последующее покидание ими выбранного гнезда в случае установления теплой погоды. Между тем, уход ксенных стафилинид в укрытия, в большинстве своем, заканчивается в конце сентября – середине октября.

Для представителей факультативной группы, в отличие от облигатных и ксенных, наблюдается, на первый взгляд, несколько неожиданная динамика продолжительности пребывания в гнездовом пространстве в постдиапаузный период, однако,

при ближайшем рассмотрении, такая необычная схема сезонного присутствия факультативных видов внутри муравейника представляется вполне оправданной и логичной. Сезонный период пребывания факультативных форм внутри муравейника, по сравнению с другими группами комплекса, максимально сокращен. Выход жуков *Ziras* из гнезд хозяев обычно наблюдается вскоре после схода снежного покрова, большей частью во второй декаде апреля, в то время как гостевые формы задерживаются в муравейниках, по крайней мере, до начала мая.

Как указывалось ранее, мирмекофильные виды, в частности жуки рода *Ziras*, в большинстве своем, тяготеют к гнездам муравьев *Lasius*, где проводят зимнюю диапаузу. При этом они, если не находятся в анабиозе, вынуждены питаться на свалках мусора, в лучшем случае, мертвыми муравьями, а чаще – остатками хитиновых покровов муравьев, а также оболочками муравьиных яиц и куколок (Wasmann, 1886, 1930; Hölldobler et al., 1981), поскольку охотиться на муравьев внутри гнезда, не поднимая при этом тревоги среди хозяев, не представляется возможным. К тому же мелкие беспозвоночные, которые могли бы служить им пищей (такие как трипсы, ногохвостки, клещи и др.), в муравейниках лязиусов практически не встречаются. По этой причине весной мирмекофильные виды как можно раньше стараются уйти в периферийную часть гнезда, чтобы иметь возможность охоты на отдельных муравьев возле малооживленных выходов из муравейника, не вызывая переполоха среди его обитателей и не подвергая себя опасности, а позже, с возрастанием активности муравьев, продолжают держаться за пределами муравейника в пограничной зоне деятельности хозяев, охотясь на особей, удалившихся от оживленных путей передвижения⁵.

Осенью уход мирмекофильных видов внутрь муравейника повторяется в обратной последовательности. При этом стафилиниды, в зависимости от погодных условий, могут отмечаться в периферийной части гнезд, по крайней мере, до середины октября, и вглубь муравейника перемещаются лишь с наступлением холодов.

7. ЭВРИБИОНТНЫЕ МИРМЕКОКСЕНЫ

Описание мирмекобионтного комплекса не было бы полным без упоминания эврибионтных видов, подобно стенобионтным мирмекоксам, нередко проводящим зимнее время, в муравейниках.

В этой связи в качестве неопременного дополнения необходимо привести перечень эврибионтов, присутствие которых отмечено в муравейниках. Следует отметить также, что согласно имеющимся данным, в гнездах муравьев присутствуют далеко не все выявленные на территории Самарской области эврибионтные виды, из чего следует, что случайные заселенцы не способны сосуществовать совместно с муравьями достаточно длительное время, поскольку среда предполагаемого местообитания довольно агрессивна, и для присутствия в ней необходима хотя бы минимальная адаптированность к условиям муравьиного социума, по крайней мере на поведенческом уровне, во избежание конфликтных ситуаций с муравьями, которые, в противном случае, вследствие прямого контакта с хозяевами, обычно заканчиваются летальным

⁵ В литературе можно встретить указания на способность жуков рода *Ziras* поедать мелких беспозвоночных, едящих на муравьях (Kistner, 1971); правда это утверждение представляется весьма сомнительным и требует дополнительного изучения, поскольку явления такого порядка характерны для немногих, довольно продвинутых облигатных обитателей муравейников, к которым, как указывалось ранее, представители группы *Ziras* никоим образом не относятся.

исходом.

На исследованной территории из стафилинид эврибионтной категории, присутствующих в гнездах муравьев рода *Formica* во время зимней диапаузы, отмечены: *Platystethus nodifrons* (Sahlb.), *Tachyporus abdominalis* (F.), *T. nitidulus* (F.), *Stenus clavicornis* (Scop.), *Xantholinus meyeri* Drugm. и *Gabrius osseticus* (Kol.), а также *Paederus fuscipes* Curt., нередко зимующий в гнездах *Lasius*, и иногда присутствующий у них же *Paederus riparius* (L.), а также *Tachyporus chrysomelinus* (L.), отмечавшийся, помимо муравьев *Lasius* у представителей рода *Myrmica*. Помимо этого для ряда видов отмечено прохождение зимней диапаузы как у *Formica*, так и у *Lasius*. Из таких отмечены: *Ischnosoma splendidum* (Grav.), *Sunius melanocephalus* (F.), *Sepedophilus testaceum* (F.) и *S. marshami* (Steph.) способные зимовать также в комплексных гнездах этих родов.

Возвращаясь к стенобионтам, слагающим мирмекобионтный экологический комплекс, следует отметить, что группу облигатных обитателей муравьиных гнезд на территории Самарской области формируют виды: *Euryusa optabilis* Heer, *Nothotecta flavipes* (Grav.), *Lyprocorrhe anceps* (Er.), *Dinarda dentata* Grav., *D. hagensii* Wasm., *D. maerkelii* Kiesw., *D. pigmaea* Wasm., *Lomechusa emarginatus* (Payk.), *L. pubicollis* Bris., *Lomechusoides strumosa* (F.), *L. teres* Eppel., *Oxypoda caucasica* Bernh., *O. ferruginea* Er., *O. haemorrhoea* Mnnh., *O. nova* Bernh., *Thiasophila angulata* (Er.), *T. wockei* (Schneid.), *Claviger longicornis* Müll., *C. testaceus* Preissl., *Stenus aterrimus* Er., *Quedius brevis* Er.

Мирмекофильная группа представлена преимущественно видами рода *Ziras*: *Drusilla canaliculata* F., *Ziras cognatus* (Märk.), *Z. collaris* (Payk.), *Z. fulgidus* (Grav.), *Z. funestus* (Grav.), *Z. haworthi* Steph., *Z. humeralis* (Grav.), *Z. limbatus* (Payk.), *Stenus asphaltinus* Er.

Мирмекоксенная группа включает виды, большей частью находящиеся в муравейниках в период зимней диапаузы: *Habrocerus capillaricornis* (Grav.), *Sepedophilus nigripennis* (Steph.) (= *lividus* (Er.), *S. obtusus* (Luze.), *S. pedicularius* (Grav.), *Tachyporus hypnorum* (F.), *T. scitulus* Er. (= *macropterus* Steph.), *T. tersus* Er., *Falagria nigra* (Grav.), *Geostiba circularis* (Grav.), *Dinaraea angustula* (Gyll.), *Ocalea badia* Er. (?), *Oxypoda abdominalis* Mnnh., *O. acuminata* (Steph.), *O. nova* Bernh., *O. praecox* Er., *Aleochara brevipennis* Grav., *Astenus gracilis* (Payk.), *A. immaculatus* (Er.), *A. uniformis* (Jacq et Duv.), *Rugilus similis* Er., *Scopaeus gladifer* Binaghi, *Lathrobium elongatum* L., *L. longulum* Grav., *Ochtheophilum fracticorne* (Payk.), *Leptacinus formicetorum* Märk., *Gyrohypnus angustatus* (Steph.), *Xantholinus distans* Muls. et Rey, *Philonthus fuscatus* Grav., *Ph. lepidus* (Grav.), *Quedius fulliginosus* (Grav.), *Q. mesomelinus* (Marsh.), *Q. molochinus* (Grav.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гореславец И.Н. Материалы по мирмекобионтному комплексу стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Самарской области // Биологическое разнообразие, методика и организация краеведческих исследований: Материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Д.Н. Флорова. Самара, 2003. С. 255-261. – **Гореславец И.Н.** Материалы по фауне и экологии стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Красносамарского лесного массива // Самарская Лука: Бюл. № 14. 2004. С. 158-177. – **Гореславец И.Н., Тилли А.С.** Грызлово-Таловская степь: некоторые данные по редким жесткокрылым семействам Staphylinidae, Carabidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae и необходимости охраны уцелевшего естественного при-

родного биорезервата Степного Заволжья // Степи Северной Евразии: Материалы III междунар. симпоз. Оренбург: Газпромпечат, 2003. С. 151-154.

Захаров А.А. Адаптации семьи муравьев к условиям обитания // Адаптация почвенных животных к условиям среды: Сб. науч. ст. М.: Наука, 1977. С. 61-81.

Иванова Т.П. Климат // Природа Куйбышевской области. Куйбышев: Куйбыш. кн. изд-во, 1990. С. 6-27.

Тихомирова А.Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид. М.: Наука, 1973. 190 с.

Brand J.M., Blum M.S., Fales H.M., Pasteels J.M. The Chemistry of the defensive secretion of the Beetle, *Drusilla canaliculata* (F.) // J. of Insect Physiology. 1973. Vol. 19. P. 369-382.

Dumpert K. Alarmstoffreceptoren auf der Antenne von *Lasius fulliginosus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae) // Zeitschrift für vergleichende Physiologie. 1972. Bd. 76. S. 403-425.

Kistner D.H. Studies of Japanese Myrmecophiles Part I. The Genera *Pella* and *Falagria* (Coleoptera, Staphylinidae) // Entomological Essays to Commemorate the Retirement of Professor K. Yasumatsu. Tokyo: Hokuryncan Publ. Co. Ltd., 1971. P. 141-165.

Hölldobler B., Möglich M., Maschwitz V. Myrmecophilic relationship of *Pella* (Coleoptera: Staphylinidae) to *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae) // Psyche. 1981. Vol. 88. P. 347-374.

Wasmann E. Über die Lebensweise einiger Ameisengäste // Deutsche Entomol. Zeitschr. 1886. Bd. 30. S. 49-66. – **Wasmann E.** Zur Biologie von *Mirmedonia (Ziras)* // Entomologische Berichten. 1930. Vol. 8. S. 150-151.