

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Сальницкая Мария Алексеевна

**ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ РОДА *QUEDIUS* (STARHYLINIDAE: STARHYLININI) РОССИИ И
СРЕДНЕЙ АЗИИ: ТАКСОНОМИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ**

Специальность 03.02.04 – зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук

Константинов Федор Владимирович

Научный руководитель:

кандидат биологических наук

Солодовников Алексей Юрьевич

Санкт-Петербург

2019

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. Систематизация и обобщение литературных и коллекционных данных	15
Глава 2. Фауны <i>Quedius</i> России и Средней Азии	18
2.1. Степень изученности фаун	18
2.2. Видовой состав и закономерности распространения видов	19
2.3. Особенности биологии и экологии видов	20
Глава 3. Таксономия и видовая диагностика <i>Quedius</i>	23
3.1. Обработка типовых материалов и таксономические изменения	23
3.2. Решение таксономических проблем и диагностика видов	24
Глава 4. Изменчивость и границы видов <i>Quedius</i>	28
4.1. Традиционные подходы изучения внутри- и межвидовой изменчивости	28
4.2. Комплексное применение современных методов в изучении изменчивости	31
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	35
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	37

ВВЕДЕНИЕ

Род жуков-стафилинов *Quedius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) – один из наиболее обширных и таксономически сложных в семействе Staphylinidae и по современным представлениям насчитывает около 700 видов, распространенных в умеренном поясе Голарктики (Brunke et. al., 2016; Smetana, 2018). Представители *Quedius* по большей степени обитают в лесной подстилке, однако их можно обнаружить и в напочвенных растительных остатках открытых ландшафтов, а также в других биотопах. Они встречаются в самых разных микростациях, в том числе таких специфических как полости под глубоко вросшими в почву камнями, норы млекопитающих, гнезда птиц и муравейники (Coiffait, 1978; Тихомирова, 1973; Solodovnikov, 2006 и др.). Распространение видов *Quedius* по регионам, ландшафтам и микростациям отражает как современные экологические условия, так и палеогеографические процессы, что делает этот род хорошей моделью при исследовании биоты в наземных экосистемах. Род *Quedius* обладает большим потенциалом для эволюционных, экологических и биогеографических исследований, в том числе в имеющих практическое значение целях.

Тем не менее, этот потенциал совсем не используется по причине крайне недостаточной степени изученности *Quedius*. Несмотря на то, что полифилия рода это доказанный факт (Solodovnikov, 2006; Brunke et al., 2016) проведению филогенетического анализа для выявления монофилетических групп, на которые распадается этот огромный комплекс видов, препятствуют плохо изученные фауны и запутанная альфа-систематика отдельных видов. Проблемы видовой диагностики в этом роде связаны прежде всего с субтильными морфологическими различиями между близкими видами с одной стороны, и значительной степенью внутривидовой изменчивости, с другой. В частности, в Палеарктике огромным пробелом в наших знаниях о *Quedius* являются территории России и Средней Азии. Наша работа направлена на восполнение этих пробелов. Для обширной и крайне слабо изученной фауны России нами составлен аннотированный каталог видов и определительный ключ, что потребовало критического изучения обширной и разнородной литературы, а также обработки обширных коллекционных материалов. Для экологически более гомогенной территории Средней Азии проведена полноценная таксономическая ревизия рода. В обоих случаях мы столкнулись с проблемами разграничения видов по морфологическим признакам, которые были решены традиционными методами. Однако, учитывая активно развивающиеся современные методы разграничения видов с учетом молекулярных маркеров и геометрической морфометрии, мы провели подробное исследование внутривидовой изменчивости для вида *Quedius umbrinus*. Альфа-систематика этого вида наиболее противоречива, и его предварительное исследование с помощью молекулярно-генетических

и морфометрических методов было выполнено для оценки перспектив их более широкого применения в исследованиях видов *Quedius* России, Средней Азии и других обширных территорий. Все элементы нашей работы были направлены на всестороннее изучение видов *Quedius* и, особенно, получения более полных знаний о биоразнообразии Палеарктики и улучшения рабочих методов видовой диагностики. Это, в свою очередь, критически важно для дальнейшего более детального исследования частных случаев и филогенетической ревизии *Quedius* в будущем.

Состав и диагноз рода *Quedius*. С момента описания рода *Quedius* (Stephens, 1829) и первых публикаций XIX века (Erichson, 1839; Lacordaire, 1854; Thomson, 1858, 1859; LeConte, 1861 и др.), число видов из разных областей мира относимых к этому роду неуклонно росло. В итоге *Quedius* превратился в огромный сборный таксон без четкого диагноза, позднее упоминаемый как «*Quedius complex*» (Chatzimanolis et al., 2010).

С момента его первоописания и до настоящего времени состав рода неоднократно пересматривался (Coiffait, 1978; Brunke et al., 2016 и др.). Так, в соответствии с системой рода, принятой в настоящее время и представленной в последнем мировом каталоге стафилинид (Nerman, 2001), род *Quedius* распространен по всему земному шару и включает около 800 видов. Кроме того, род разделен на десять лишенных однозначных диагностических признаков подродов так, что значительное число видов отнесены к тому или иному подроду условно.

В последнее десятилетие на основании серии как морфологических (Solodovnikov, 2006; Solodovnikov, Schomann, 2009; Brunke, Solodovnikov, 2013), так и молекулярных (Brunke et al., 2016) исследований было показано, что *Quedius* – исключительно голарктический род, в отличие от принимаемого ранее представления о биполярном распространении. Например, было выявлено, что все эндемичные виды Новой Зеландии и Австралии, ранее описанные как *Quedius*, даже не относятся к подтрибе *Quediina*, и должны быть распределены среди ранее описанных и новых родов подтрибы *Amblyorpinina* (Solodovnikov, 2012). При этом очевидно, что род *Quedius* не монофиличен даже в таком узком голарктическом понимании (Solodovnikov, 2006; Brunke, et al., 2016) и нуждается в ревизии. Некоторые его подроды вероятно станут самостоятельными родами, например, *Quedius s. str.* или *Microsaurus*, тогда как другие, например, полифилетический подрод *Raphirus*, претерпят изменения не только ранга, но и состава.

Традиционно (Ganglbauer, 1895; Porta, 1926 и др.), представителей рода *Quedius* определяли по наличию подглазничных гребней и форме переднегруди с характерно подогнутыми гипомерами. Однако, как стало известно позднее, подглазничные гребни у разных видов не всегда гомологичны, а подогнутые гипомеры – очень гомопластичный

признак и часто встречается и в других родах трибы Staphylinini (Solodovnikov, 2006). С учетом последних данных для диагностики Голарктических представителей *Quedius* используют следующую комбинацию признаков (Smetana, 1971; Coiffait, 1978; Solodovnikov, 2006):

- наличие хорошо развитых подглазничных гребней, тянущихся от шеи до (или почти до) основания мандибул;
- незначительно удлинённый первый членик усиков (не длиннее второго и третьего члеников вместе взятых);
- подогнутые и латерально неразличимые гипомеры переднеспинки, отделенные от простернума видимым швом;
- от одной до трех щетинконосных пор в каждом из двух медиальных рядов переднеспинки;
- мезоскутеллум с двумя базальными гребнями;
- эпиплевры надкрылий без продольного ряда шиповидных хет;
- эдеагус с одной парамерой (возникшей в результате срастания пары парамер), обычно снабженной тупыми и короткими сенсорными щетинками на ее внутренней стороне у вершины.

Тем не менее, перечисленные признаки не являются синапоморфиями, поскольку уже показано (Brunke, et al., 2016), что даже в ограниченном составе род остается полифилетическим. Эта комбинация признаков представляет собой скорее комплекс наиболее характерных отличий видов *Quedius* от видов других родов трибы Staphylinini в мировом масштабе. В настоящей работе род *Quedius* принимается в соответствии с приведенным диагнозом и в качестве полифилетического Голарктического таксона в составе шести подродов: *Distichalius*, *Megaquedius*, *Microsaurus*, *Paraquedius*, *Raphirus* и *Velleius*, как это принято например в новейшем каталоге стафилинид Палеарктики (Schülke, Smetana, 2015).

Локальные фауны *Quedius* и степень их изученности. Фауна рода *Quedius* (в его более узком понимании в пределах Северного Полушария) изучена очень неравномерно. В этом отношении только Северная Америка и Центральная Европа изучены достаточно хорошо. Фауна *Quedius* Северной Америки была ревизована еще в 1971 году (Smetana, 1971) и в последующем неоднократно дополнялась как автором ревизии, так и другими специалистами (Smetana, 1971, 1978a, 1990; Gusarov, 2001; Majka и др., 2009; Smetana, Webster, 2011 и др.). По историческим причинам еще более тщательно изучена фауна *Quedius* Центральной Европы (Schaum, 1852, 1859; Redtenbacher, 1857; Waterhouse, 1858 и др.), для которой в свою очередь имеется современная обобщающая работа с определительными ключами и информацией о биологии и распространении всех видов (Schülke, Assing, 2012).

Для других регионов стоит выделить ревизию фауны Китая (Smetana, 2017), публикация которой состоялось благодаря обобщению множества статей как самого автора, так и ряда специалистов из Китая (Hu et al., 2012; Cai & Zhou, 2015; Zheng, 2003; Zheng et al., 2006, 2007; Zhu et al., 2006 и др.). Тем не менее, данную монографию преждевременно называть исчерпывающей, поскольку сборов и таксономических работ по фауне Китая все еще недостаточно. Большое число видов *Quedius*, особенно из разнообразных горных регионов Китая, очевидно, остаются неописанными.

Остальные регионы изучены хуже, либо не изучены совсем. Такая неравномерность во многом объясняется как особенностями фауны *Quedius*, так и историческими причинами. Так, например, фауна *Quedius* Северной Америки довольно бедная и до ревизии 1971 года (Smetana, 1971) была неисследованной, поэтому сложностей в таксономии видов этого региона, вытекающих из необходимости проверять многие исторические работы и типовой материал, практически не было. Напротив, одна из основных причин недостаточной изученности отдельных регионов Западной и Южной Палеарктики состоит именно в том, что разными авторами было опубликовано множество несогласованных статей с описаниями новых видов или их вариететов на основании фрагментарного материала и без учета особенностей внутривидовой изменчивости.

Единственный труд по фауне *Quedius* Западной Палеарктики (в широком ее смысле от Западной Европы до озера Байкал на востоке и Афганистана и Ирана на юге) был опубликован в 1978 (Coiffait, 1978). В него вошли определительные ключи, диагнозы всех видов, описания ряда новых видов, информация о распространении и биологии видов, а также иллюстрации как признаков внешней морфологии, так и строения эдеагуса самцов. Несмотря на уникальную значимость данной публикации, большой объем данных, поверхностная проработка таксономических деталей без учета внутривидовой изменчивости, а также крайне фрагментарный материал привели к тому, что многие виды описаны некорректно и нуждаются в ревизии и переописании. При этом многие описанные Куаффэ виды уже сведены в синонимы (Solodovnikov, 2004; Assing, 2017, 2018 и др.).

В годы написания большинства вышеприведенных трудов, род *Quedius* рассматривался в своем максимальном, всесветном составе, но территориальная ограниченность исследований районами Голарктики послужила причиной того, что 'классическое' разделение рода на подроды не вызвало особых проблем, хотя и Куаффэ (Coiffait, 1978) и Сметана (Smetana, 1971, 2013) вносили определенные изменения в систему.

Степень изученности *Quedius* России и Средней Азии. Обширные и отчасти труднодоступные территории России и Средней Азии остаются одними из наиболее слабо изученных регионов Голарктики. Первые упоминания о видах *Quedius* с территории России

принадлежат Хогуту, опубликовавшему несколько фаунистических списков стафилинид Кавказа (Hochhuth, 1849), а также России и сопредельных территорий (Hochhuth, 1851, 1862). Первые виды *Quedius* с территории России были описаны с Северо-Западного Кавказа (Hochhuth, 1849; Eppelsheim, 1878a, b, 1889; Roubal, 1911). В то же время разными авторами было приведено или описано некоторое количество видов из Европейской части России (Porpius, 1908), Сибири и Дальнего Востока (Fauvel, 1875; Eppelsheim, 1886, 1887; Bernhauer, 1902; Roubal, 1914, 1929). Эти работы послужили толчком для дальнейших исследований и накопления информации о распространении и биологии разных видов *Quedius* России.

На протяжении последующих XX и начала XXI столетий количество таксономических публикаций о видах *Quedius* России возросло, в том числе ряд видов были описаны или указаны впервые. География таких работ охватила разные районы Кавказа (Coiffait, 1967; Solodovnikov, 2002a, b, 2004), Алтая (Coiffait, 1969), Сибири (Киршенблат, 1933; Coiffait, 1975; Smetana, 1978b, 1995), Дальнего Востока (Smetana, 2003; Solodovnikov & Hansen, 2016; Smetana & Shavrin, 2018) и других регионов. Однако наибольший пласт работ, накопленных за последние полтора столетия, состоит из фаунистических публикаций, изданных в разнообразных локальных журналах, вестниках и тезисах конференций. Такие публикации чаще всего приурочены к административно-политическим выделам, как например, Республика Коми (Шилов, 1975; Конакова, 2011a, b), Крымская Республика (Гусаров, 1989), Тульская (Дорофеев, 2013), Самарская (Гореславец и др., 2002; Гореславец, 2014, 2016) и Ростовская области (Хачиков, 2017), Республика Мордовия (Ручин, 2016), Чувашская Республика (Семенов, Егоров, 2009, 2010), Камчатский край (Рябухин, 1999, 2008, 2010) и многие другие. В некоторых случаях они посвящены отдельным горным массивам, например таким как Урал (Колесникова, 2008, 2010, 2012 и др.), Кавказ (Солодовников, 1998, 2002a, 200b, 2004), Кузнецкий Алатау (Бабенко, 1991) и др.; заповедным территориям и национальным паркам: Печоро-Илычский заповедник (Колесникова, Таскаева, 2003), Жигулевский заповедник (Гореславец, 2010), национальный парк “Мещера” (Семенов, 2009 и др.), Мордовский природный заповедник (Семенов, 2017 и др.), Висимский заповедник (Ухова, 1999), заповедник “Денежкин Камень” (Ермаков, 2003), Кабардино-Балкарский высокогорный заповедник (Айыдов, 2015) и др. Как правило, такие публикации не включены в мировые библиографические базы данных (Web of Science, Scopus и др.) и общеизвестные каталоги стафилинид (Herman, 2001; Schülke, Smetana, 2015). Следовательно содержащаяся в них информация о распространении и биологии видов *Quedius* остается малодоступной.

Примечательно, что за всю историю существования рода *Quedius* для него не было опубликовано ни одной специальной обобщающей работы, посвященной фауне России. Все имеющиеся списки видов *Quedius* обычно входили в состав каталогов и списков жуков или стафилинид в целом. Такие публикации по фауне России или устарели, или представляют

собой списки видов с минимальной, явно недостаточной информацией о их морфологии, распространении и биологии. Совершенно отсутствуют определительные ключи, не считая крайне неполных и устаревших определительных таблиц с 11-ю видами *Quedius* (Якобсон, 1905; Богданов-Катьков, 1930) и позднее с 50-ю (Киршенблат, 1965).

Среди таксономических каталогов, включающих виды *Quedius* и актуальных для фауны России, следует выделить каталог стафилинид СССР Тихомировой (1973), который к настоящему времени устарел и в котором отсутствовали ссылки на любые предыдущие указания видов. В более современном каталоге стафилинид Палеарктики (Schülke, Smetana, 2015) также нет ссылок, подтверждающих данные по распространению, которое приведено в общем виде. Например, территория России в этом каталоге разделена всего на шесть крупных регионов. Пожалуй, самым информативным каталогом стафилинид мира и *Quedius* в частности, остается каталог Хермана (Herрман, 2001), в котором перечислена вся зарубежная и некоторая российская литература для каждого вида. Однако, и в этой работе также не были учтены фаунистические публикации по разным регионам России.

Таким образом, несмотря на достаточно большой объем публикаций о *Quedius* России, понимание таксономии, изменчивости, распространения и биологии многих видов остается крайне фрагментарным. Некоторые описанные из России виды до настоящего времени известны лишь по первоописаниям. Для многих регионов России не указано ни одного либо единичные виды *Quedius*. Более того, в соответствии со статьями последних десятилетий (например, Smetana, 2003; Solodovnikov & Hansen, 2016; Solodovnikov & Shavrin, 2018) очевидно, что остаются практически неизученными локальные фауны таких обширных и благоприятных для *Quedius* в природно-климатическом отношении регионов как Алтай и Дальний Восток.

До настоящего времени фауна *Quedius* Средней Азии также была изучена крайне фрагментарно. Первые собранные в Средней Азии материалы *Quedius* попали в Европейские музеи в конце XIX века, что позволило описать в общей сложности 11 видов таким авторам как Эппельсгейм (Eppelsheim, 1888, 1892), Луце (Luze, 1904) и Бернауэр (Bernhauer, 1918). К сожалению, у описаний видов *Quedius* конца XIX начала XX веков не было единого стандарта и они могли быть как подробными, так и очень краткими. Более того, они не включали рисунки эдеагусов, чрезвычайно важных для диагностики и идентификации видов в современных условиях. Тем не менее, некоторые из этих видов позднее были переописаны на основании внешней морфологии в ревизии Гриделли (Gridelli, 1924), но первые изображения структур эдеагуса появились лишь в 1938 году (Wüsthoff, 1938).

Существенный, но противоречивый вклад в изучение *Quedius* Средней Азии внес Куаффе (Coiffait, 1954, 1955, 1963, 1967, 1969, 1970, 1975, 1978). В его публикациях появились первые иллюстрации эдеагусов многих уже известных и описанных им новых видов. Также

виды из Средней Азии вошли в его вышеупомянутые определительные таблицы *Quedius* Западной Палеарктики (Coiffait, 1978). К сожалению, многие виды в публикациях Куаффэ были описаны по фрагментарному материалу, типовые экземпляры части видов не были исследованы, а некоторые более ранние публикации, например с описаниями видов Луце (Luze, 1904) вообще были упущены.

В отличие от фауны России, число фаунистических работ по *Quedius* Средней Азии выполненных местными авторами невелико. При этом, по причине отсутствия хорошей таксономической базы, определения видов в таких работах (Кашеев, 1984, 1985, 2002; Кадыров и др., 2014; Габдуллина, 2016) очень ненадежны.

Таким образом, очевидно, что в Палеарктике именно территории России и Средней Азии являются наименее изученными и, следовательно, нуждаются в разработке, как на фаунистическом, так и на таксономическом уровнях.

О проблеме разграничения видов в роде *Quedius*. Некоторым видам *Quedius* свойственна сильная изменчивость как признаков внешней морфологии, например окраски надкрылий у *Q. suramensis* (Solodovnikov, 2002a), так и строения эдеагуса, например у *Q. umbrinus* (Solodovnikov, 2002a; Assing, 2018 и др.). Эта особенность привела к тому, что разные формы некоторых широко распространенных видов, как например *Q. boops*, *Q. limbatus*, *Q. scintillans*, *Q. suturalis* и других, были неоднократно описаны как разные виды. Значительная изменчивость среди *Quedius* свойственна не только широко распространенным видам, но и локальным эндемикам.

Традиционный подход исследования таких видов состоит в изучении репрезентативной выборки экземпляров вида со всего ареала. Это позволяет составить представление о размахе изменчивости и исследовать вид на предмет наличия хиатусов между соответствующими формами изменчивости. В случаях с отдельными видами *Quedius* это оказывается невозможным поскольку традиционные морфологические методы оценки полиморфных признаков не дают возможности однозначно найти хиатус между ними. Хорошим примером такого вида в *Quedius* является *Q. umbrinus* к которому по состоянию на настоящий момент сведено в синонимы 12 видов (Assing, 2018, 2019). Тем не менее, зачастую эти виды сведены в синонимы просто на основании краткой констатации широкого диапазона изменчивости *Q. umbrinus*, при том, что ревизии вида с изучением репрезентативной выборки экземпляров со всего ареала отсутствуют и, более того, сам ареал вида, особенно его восточная граница, до сих пор не исследованы.

Среди других групп жуков для решения сложных случаев изменчивости хорошо себя зарекомендовали и успешно применяются методы основанные на использовании молекулярных и морфометрических данных (Bai et al., 2018; Bergsten, 2017; Salinas et al.,

2017 и др.). Однако, к сожалению, такие методы только набирают популярность в исследованиях стафилинид (Song et al., 2014; Serri et al., 2016) и, соответственно, методологическая база нуждается в разработке. Тем не менее, очевидно, что и в случае *Quedius* необходимо привлечение дополнительных методов, которые зачастую не противоречат традиционным данным, а поддерживают и расширяют их.

Исходя из всего вышеизложенного, **актуальность и степень разработанности темы исследования** могут быть сформулированы следующими тезисами:

- род *Quedius* – один из наиболее сложных и объемных среди жуков стафилинид, представляющий собой хорошую модельную группу для исследовании биоты в наземных экосистемах и имеющий большой и практически нереализованный потенциал для эволюционных, биогеографических, экологических и общебиологических исследований;
- филогения рода разработана крайне слабо и в соответствии с данными последнего десятилетия достоверно известно, что род полифилетический и нуждается в ревизии; прогрессу в этом направлении препятствует запутанная таксономия и недостаточная изученность видового разнообразия группы;
- большие площади и ландшафтные особенности таких обширных и уникальных регионов Палеарктики как Россия и Средняя Азия привели здесь к формированию разнообразных фаун рода *Quedius*, которые изучены очень слабо или не изучены вовсе;
- для многих видов *Quedius* существуют значительные сложности в понимании их изменчивости и границ с близкими видами, как по причине плохой изученности широкой выборки материалов, так и по причине недостаточно разработанной методологической базы для эффективного определения видовых границ.

Объектом настоящего исследования выступают виды рода *Quedius* России и Средней Азии, а **предметом** – их таксономия, диагностика, изменчивость, распространение и биология.

Цель данной работы заключается в комплексном изучении фауны и систематики жесткокрылых рода *Quedius* России и Средней Азии. Для достижения заявленной цели необходимо выполнение следующих **задач**:

1. Выявление видового состава рода *Quedius* на территории России и Средней Азии на основе критического анализа и обобщения литературных данных, а также изучения доступных отечественных и зарубежных коллекционных материалов.
2. Таксономическая ревизия отдельных видов на основе типового и дополнительного коллекционного материала.

3. Составление аннотированного каталога видов России и проведение полной таксономической ревизии фауны Средней Азии.
4. Обобщение и дополнение современных данных по распространению и биологии видов *Quedius* России и Средней Азии.
5. Проведение критического анализа традиционно используемых и новых морфологических диагностических признаков для составления иллюстрированных определительных таблиц видов *Quedius* России и Средней Азии на основе проведенного анализа.
6. Исследование особенностей и типов изменчивости видов *Quedius*.

Научная новизна работы заключается в следующих наиболее значимых результатах:

1. Впервые выявлен видовой состав *Quedius* России (88 видов) и Средней Азии (28 видов) представленный в форме аннотированного списка видов России и таксономической ревизии видов Средней Азии.
2. Описаны два новых для науки вида, переописаны семь видов и установлена синонимия девяти видов.
3. Впервые подготовлены определительные таблицы видов *Quedius* России и Средней Азии соответственно.
4. Существенно дополнены и уточнены данные по морфологии и изменчивости важнейших диагностических признаков для многих видов *Quedius* России и Средней Азии, а также по их распространению и биологии.

Теоретическая и практическая значимость работы состоит в существенном пополнении имеющихся знаний об одной из крупнейших и часто встречаемых групп жуков и в том числе в значительном пополнении российских и мировых коллекций обширными материалами по этой группе, определенными и изученными в процессе данного исследования. Полученные в настоящей работе результаты могут быть использованы в дальнейших филогенетических, таксономических, фаунистических и экологических исследованиях, в том числе при составлении государственных кадастров животного мира, проведении инвентаризации фаун отдельных регионов и охраняемых объектов, разработке природоохранных мероприятий и проведении экологического мониторинга. Составленные определительные таблицы будут использоваться для определения видов *Quedius* специалистами в различных областях науки. Также результаты диссертации могут быть использованы при составлении учебных пособий или включены в курсы лекций по энтомологии или зоологии беспозвоночных. Структура каталога *Quedius* фауны России и специально созданная компьютерная база данных для его составления могут быть

использованы для подобной крайне актуальной инвентаризации фауны других малоизученных групп жуков-стафилинид России и сопредельных стран.

Положения, выносимые на защиту

1. Подготовлены оригинальный аннотированный список видов *Quedius* фауны России и проведена таксономическая ревизия рода для территории Средней Азии.
2. Выявлено, что фауна *Quedius* России и Средней Азии включает 104 вида, относящихся к пяти под родам: *Distichalius* (2 %), *Microsaurus* (41 %), *Raphirus* (46 %), *Quedius* s.str. (10 %) и *Velleius* (1 %).
3. Виды *Quedius kungeicus* Salnitska & Solodovnikov, 2018 и *Q. repentinus* Salnitska & Solodovnikov, 2018 описаны как новые для науки. Впервые для фауны России отмечены *Q. fusus*, *Q. humosus* Solodovnikov, 2005 и *Q. lundbergi* Palm, 1973; для фауны Средней Азии – *Q. fuliginosus* (Gravenhorst, 1802), *Q. sundukovi* Smetana, 2003 и *Q. pseudonigriceps* Reitter, 1909.
4. Для семи видов даны детальные переописания, восемь видов сведены в синонимы и для восьми видов обозначены лектотипы.
5. Традиционно используемые для диагностики видов признаки внешней морфологии и строения эдеагуса, дополненные признаками, полученными в ходе настоящего исследования, пригодны для определения большинства видов рода *Quedius* и позволяют надежно диагностировать многие проблемные, недостаточно известные или новые виды этого рода.
6. На основании критического анализа известных и поиска новых морфологических признаков были составлены оригинальные определительные таблицы с иллюстрациями наиболее важных морфологических структур видов *Quedius* фауны России и Средней Азии.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты и положения работы были изложены на следующих международных и всероссийских конференциях и съездах:

- 31st International Meeting on Systematics and Biology of Staphylinidae (Brussels, Belgium, 5–8 May 2016);
- XV съезд Русского энтомологического общества (Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017);
- 33rd International Meeting on Systematics and Biology of Staphylinidae (Denmark, Copenhagen, 10–13 May 2018).

Основные и промежуточные результаты диссертационной работы были неоднократно доложены на заседаниях кафедры энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета; на семинаре, проводимом совместно лабораторией систематики насекомых Зоологического института РАН и кафедрой энтомологии Санкт-Петербургского

государственного университета (Россия, Санкт-Петербург, 25 сентября 2018); на семинаре в Национальной коллекции насекомых и членистоногих Канады (Канада, Оттава, 6 ноября 2018).

По теме работы опубликовано четыре статьи в изданиях, входящих в базы данных Scopus и Web of Science:

Salnitska, M., Solodovnikov, A. Rove beetles of the genus *Quedius* (Coleoptera: Staphylinidae) fauna of Russia: a key to species and the annotated catalogue / M. Salnitska, A. Solodovnikov // ZooKeys. – 2019. – №. 847. – P. 1–100. doi: 10.3897/zookeys.847.34049

Salnitska, M., Solodovnikov, A. Revision of the *Quedius* fauna of Middle Asia (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) / M. Salnitska, A. Solodovnikov // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2018c. – Vol. 65. – №. 2. – P. 117–159. doi : 10.3897/dez.65.27033

Salnitska, M., Solodovnikov, A. Hypogean presumably sister species *Quedius repentinus* sp. n. from Altai and *Q. roma* from Sikhote-Alin (Coleoptera: Staphylinidae): a disjunct distribution or poorly sampled Siberia? / M. Salnitska, A. Solodovnikov // Zootaxa. – 2018b. – Vol. 4394. – №. 1. – P. 95–104. doi: 10.11646/zootaxa.4394.1.5

Salnitska, M., Solodovnikov, A. Taxonomy of the poorly known *Quedius mutilatus* group of wingless montane species from Middle Asia (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini) / M. Salnitska, A. Solodovnikov // European Journal of Taxonomy. – 2018a. – Vol. 401. – P. 1–17. doi.org/10.5852/ejt.2018.401

Материалы и методы. Основными источниками материалов для настоящего исследования послужили богатые коллекции Зоологического института РАН (ZIN) в Санкт-Петербурге, Россия, а также других ведущих российских и зарубежных научных организаций: Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (ZMMU), Москва, Россия; Институт систематики и экологии животных СО РАН (ISEA) Новосибирск, Россия; Венгерский национальный музей естественной истории (HNHM), Будапешт, Венгрия; Зоологический музей университета Лунда (ZMLU) Швеция; Музей естественной истории Вены (NMW), Австрия; Музей естественной истории Дании (NHMD) Копенгаген, Дания; Музей естественной истории им. Филда (FMNH) Чикаго, США; Национальная коллекция насекомых и членистоногих Канады (CNC) Оттава, Канада; Национальный музей естественной истории Парижа (MNHN), Франция; Финский Естественно-Исторический музей (LUOMUS) Хельсинки, Финляндия. В процессе работы

также были использованы многочисленные материалы из частных коллекций А.Б. Рывкина (Москва, Россия), С.А. Курбатова (Москва, Россия), С.К. Алексеева (Калуга, Россия), А.В. Гонтаренко (Одесса, Украина), А. Сметаны (Оттава, Канада), А.В. Шаврина (Даугавпилс, Латвия), В. Ассинга (Ганновер, Германия), М. Кочана (Прага, Чехия), М. Шульке (Берлин, Германия).

Сбор материала в природе был произведен в следующих регионах и охраняемых территориях России: Калужская область (заповедник «Калужские засеки», Национальный парк «Угра»), Краснодарский край (в т.ч. Кавказский Государственный Природный Биосферный Заповедник имени Х.Г. Шапошникова), Ленинградская, Новосибирская, Тверская, Тульская области, Республика Крым, Северная Осетия-Алания (в том числе Северо-Осетинский государственный природный заповедник).

В ходе исследования применялись следующие широко используемые энтомологические методы:

- обработка и систематизация литературных данных с использованием базы данных, разработанной в Microsoft Access 2010;
- сбор материала в полевых условиях (энтомологическим ситом, эклекторами Винклера и ручной сбор с последующей фиксацией экземпляров в спирте и этикетированием);
- монтировка материала, приготовление временных и постоянных препаратов гениталий;
- определение материала на основании морфологических признаков, в том числе, изучение типовых экземпляров;
- выделение ДНК и проведение ПЦР с праймерами по митохондриальному *COI* и ядерному *wg* генам, очистка проб, секвенирование и последующая обработка в программах BioEdit 7.2.5 (Hall, 2005), Mega 6 (Tamura et al., 2013), jModelTest (Posada, 2008), MrBayes v3.2 (Ronquist et al., 2011) и FigTree 1.4.2. (Rambaut, 2014);
- морфометрический анализ в программной среде R по Клаудэ (Claude et al., 2004);
- составление аннотированного списка и определительных таблиц;
- изготовление иллюстраций морфологических структур и карт распространения видов, их обработка в графических редакторах (Helicon Focus 5.3, Photoshop CS 5.1., Adobe Illustrator CS 5.1., Microsoft Excel 10 и QGIS 2.12.0.).

В общей сложности, было исследовано более семи тысяч экземпляров рода *Quedius*, сделано более двух тысяч препаратов и около 500 иллюстраций.

ГЛАВА 1. СИСТЕМАТИЗАЦИЯ И ОБОБЩЕНИЕ ЛИТЕРАТУРНЫХ И КОЛЛЕКЦИОННЫХ ДАННЫХ

Как было отмечено во введении, обилие публикаций о видах *Quedius* как России, так и Средней Азии, к сожалению, не позволяет составить целостную картину о фауне этих регионов. Тем не менее, конструктивная и осознанная обработка имеющихся материалов позволяет получить важную информацию о морфологии, распространении и биологии ряда видов. В то же время, систематизация и хранение информации, получаемой в процессе обработки таких литературных данных в совокупности с коллекционными материалами превращается в достаточно сложную задачу. В настоящей работе для этого нами была использована база данных, созданная в Microsoft Access 2010. Основой базы данных послужили таблицы со всей входящей информацией и соответствующей их детализацией для удобного внесения информации. Для этого, помимо самих таблиц в Microsoft Access 2010 реализован более удобный интерфейс форм как показано на Рис. 1. Также одним из важных преимуществ программы является возможность создания любых связей между таблицами и ячейками соответствующих таблиц. Использование этой базы данных значительно упростило составление аннотированного каталога России (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

Рис. 1. Пример формы для заполнения в базе данных, созданной при помощи Microsoft Access.

Одной из проблем, выявленных в ходе нашей работы, оказались некоторые ранние публикации о *Quedius*, которые в том числе содержали описания новых видов, но были упущены последующими авторами и не включены в ревизии соответствующих территорий. Такие публикации и описанные в них виды были обработаны и изучены в ходе настоящего исследования. Так, например, нами было выявлено, что описанные Луце (Luze, 1904) и впоследствии упущенные виды *Q. solskyi*, *Q. rufilabris*, *Q. fusicornis* и *Q. imitator* являются валидными видами из Средней Азии, которые нами были переописаны на основании типового и дополнительного материала.

В процессе обработки литературных данных о России и Средней Азии также удалось выявить 13 видов, указанных для этих регионов очевидно или предположительно ошибочно (Salnitska, Solodovnikov, 2018c; 2019). Данные о всех таких видах, указанных из Средней Азии и вероятные виды, скрывающиеся под ошибочными указаниями отображены в Таблице 1 нашей статьи (Salnitska, Solodovnikov, 2018c). Выявлению ошибочных определений в значительной степени способствовала обработка коллекционных материалов. Например, одним из наиболее частых источников ошибочных определений видов Средней Азии оказались публикации Кашеева (1984, 1985, 2002). Коллекция стафилинид Виталия Александровича Кашеева хранится в Зоологическом институте РАН, что позволило обнаружить экземпляры с ошибочными определительными этикетками, на основании которых и были опубликованы некоторые статьи автора.

Для территории России было указано 10 видов, которые не были обнаружены нами в коллекционных материалах, но потенциально могут обитать на территории России. Только по первоописаниям из России известно 9, а из Средней Азии 4 вида. Из них для *Q. abdominalis*, *Q. conviva*, *Q. citelli*, *Q. repentinus*, *Q. roma*, *Q. ryvkini* и *Q. sofiri* нами были исследованы типовые экземпляры, которые подтвердили их статус как валидных видов. Типовой материал для нескольких видов (*Q. kamchaticus* и *Q. tadjikiscus*) нам изучить не удалось, а *Q. angaricus*, *Q. bucharensis*, *Q. koltzei* и *Q. rufilabris* были описаны по самкам и поэтому их определения и статус нуждаются в уточнении. Ряд известных только по первоописаниям видов характеризуются скрытым образом жизни, как то обитание в норах млекопитающих (*Q. abdominalis*, *Q. citelli* и *Q. conviva*) или в гипогейных условиях (*Q. repentinis* и *Q. roma*). Сбор таких видов требует специальных методов, которые редко проводятся неспециалистами и, следовательно, для поиска таких видов необходимы прицельные экспедиции. Помимо сложностей с проверкой точности определения видов, ранее указанных в литературе или представленных в коллекциях, возникали вопросы при интерпретации географических данных. В некоторых литературных источниках и на многих этикетках указаны устаревшие географические топонимы или приведена неполная информация. При работе с такими топонимами нами использовались разнообразные онлайн

системы (Google Maps, Google Earth, Global Gazetteer version 2.3 и др.), полевые дневники хранящиеся в Зоологическом институте РАН, а также старые атласы. Таким образом нами было найдено и определено большое количество топонимов для более точного и целостного понимания распространения видов. В ревизии фауны Средней Азии составлена таблица с наиболее сложными топонимами по материалам исторически важных сборов Глазунова и Хаузера с указанием их современных названий и географических координат (Таблица 2 в Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

При выполнении настоящей работы полностью были обработаны материалы *Quedius* России и Средней Азии, хранящиеся в обширных коллекциях Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ. При этом была поставлена коллекция *Quedius* Зоологического института РАН, насчитывающая около 3000 экземпляров из 100 видов. Материалы остальных коллекций и частных собраний, перечисленные в *Материалах и методах*, были обработаны частично с целью выявления наиболее интересных для настоящего исследования видов или тех, что не были найдены в основных коллекциях. Также были изучены типовые экземпляры 25 видов из Средней Азии и некоторых видов из России (Salnitska, Solodovnikov, 2018a, b, c, 2019). Всего было обработано и определено около 7000 экземпляров и сделано более 2000 препаратов гениталий, которые пополнили коллекции всех музеев, указанных в *Материалах и методах*.

К сожалению, как литературные, так и коллекционные материалы по *Quedius* России и Средней Азии достаточно фрагментарны и разрозненны. В то время как фауны отдельных регионов, например, Европейской части России или южного Казахстана, изучены относительно хорошо, другие регионы остаются крайне слабо исследованными или вовсе неизученными. В качестве таких примеров можно привести Дальний Восток России или Таджикистан, для которых отсутствуют публикации, а коллекционные материалы исчисляются единичными экземплярами.

ГЛАВА 2. ФАУНЫ *QUEDIUS* РОССИИ И СРЕДНЕЙ АЗИИ

2.1. Степень изученности фаун

Прогрессу в изучении фаун *Quedius* Палеарктики до настоящего времени значительно препятствовало отсутствие обобщающих работ и особенно определительных таблиц. Единственная имеющаяся определительная таблица для территории Западной Палеарктики в которую входили виды Средней Азии и часть фауны России (Coiffait, 1978) значительно устарела. Также, отсутствовали и обобщающие каталоги адекватно отражающие указанные фауны. В составленных нами аннотированном списке видов *Quedius* России (Salnitska, Solodovnikov, 2019) и таксономической ревизии рода для Средней Азии (Salnitska, Solodovnikov, 2018c), основанных на изучении обширных литературных и коллекционных материалов, эти пробелы полностью восполнены. Поскольку во всех имеющихся масштабных каталогах стафилинид использованы крайне обобщенные выделы для учета распространения видов как для России так и для Средней Азии, такие выделы очень малоинформативны для представлений о распространении *Quedius* в пределах этих территорий.

Таким образом, в аннотированном каталоге *Quedius* России (Salnitska, Solodovnikov, 2019) нами впервые было использовано более дробное деление территории России по Каталогу чешуекрылых (Синев, 2008), подразумевающее выделение 40 регионов и основанное на административном делении с некоторыми изменениями применительно к географическим особенностям регионов.

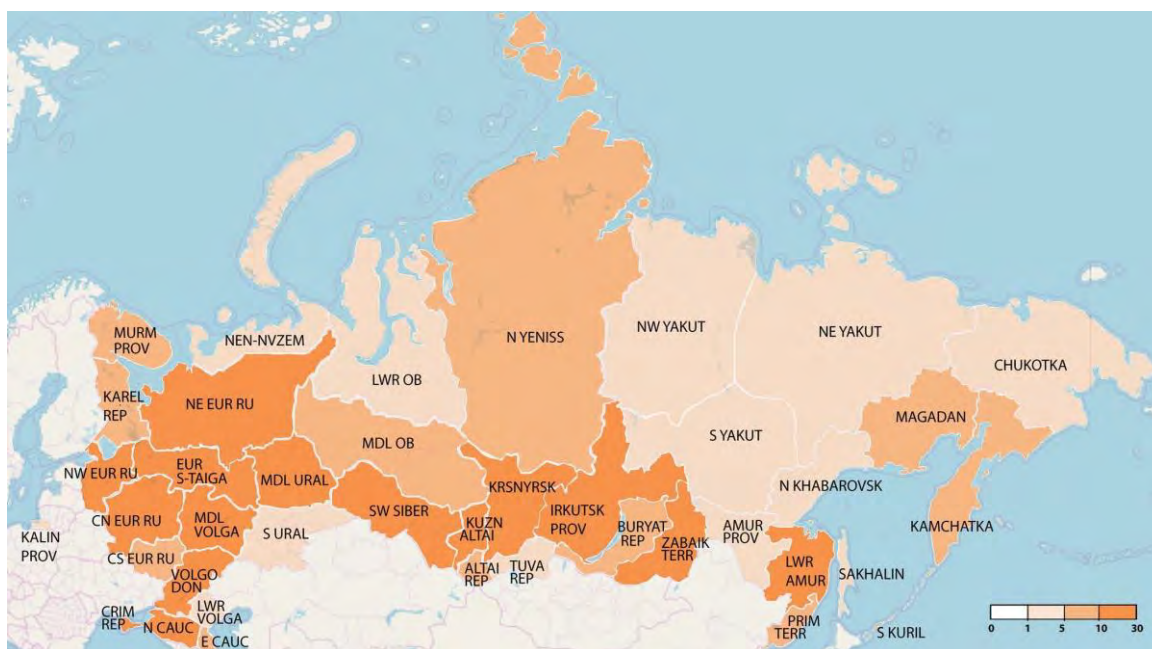


Рис. 2. Районирование России и число видов *Quedius* из разных регионов по литературным и коллекционным материалам (Salnitska, Solodovnikov, 2019).



Рис. 3. Число публикаций о *Quedius* России в соответствии с принятым регионаризмом (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

В этом отношении особенно примечательна обобщающая таблица (Табл. 1 в Salnitska, Solodovnikov, 2019) в которой в наглядной форме отражено распространение каждого вида и степень его изученности или частота встречаемости в разных регионах. Такое деление позволило более детально отразить распространение видов и составить общую картину изученности *Quedius* России как показано на Рис. 2 (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

2.2. Видовой состав и закономерности распространения видов

В результате инвентаризации фауны для каталога и ключа *Quedius* России, было выявлено, что в Европейской части России закономерно известно больше видов, чем из Сибири и Дальнего Востока и что, более того, некоторые регионы изучены настолько слабо, что и количество известных публикаций, и число видов исчисляются единицами (Рисунки 2 и 3) (Salnitska, Solodovnikov, 2019). Кроме этого отмечено, что фауны отдельных регионов России характеризуются значительным потенциальным разнообразием, которое однако до настоящего времени совсем не было исследовано. Например, наличие гипогейных видов в России *Q. roma* (Дальний Восток) и *Q. repentinus* (Алтай) (Рис. 4) было показано только лишь в последние годы (Solodovnikov, Hansen, 2016; Salnitska, Solodovnikov, 2018b). В результате, на основе всех опубликованных нами работ в ходе настоящего исследования значительно пополнена информация о распространении большинства из 104 видов, выявленных в России и Средней Азии. При этом распространение многих Среднеазиатских видов детально закартировано. Важно подчеркнуть, что распространение многих видов в пределах изучаемых территорий вообще стало известно именно в ходе настоящей работы.

	KALIN PROV (1)	MURM PROV (2)	KAREL REP (3)	NW EUR RU (4)	NEN- NVZEM (5)	NE EUR RU (6)	EUR S-TAIGA RU (7)	CN EUR RU (8)	CSEUR RU (9)	MDL VOLGA (10)	VOLGO- DON (11)	LWR VOLGA (12)	CRIM REP (13)	N CAUC (14)	E CAUC (15)	MDL URAL (16)	S URAL (17)	LWR OB (18)	MDL OB (19)
<i>Q. abdominalis</i> Eppelsheim, 1888																			
<i>Q. aedilis</i> Smetana, 2018																			
<i>Q. altaicus</i> Korge, 1962																			
* <i>Q. amplissimus</i> Bernhauer, 1912													T.L.?						
<i>Q. amurensis</i> Smetana, 2018																			
* <i>Q. angaricus</i> Coiffait, 1975																			
<i>Q. balticus</i> Korge, 1960																			
<i>Q. boopoides</i> Munster, 1923		○		○											○				○
<i>Q. boops</i> (Gravenhorst, 1802)		○		○				○					○	○					○
[<i>Q. brachypterus</i> Coiffait, 1967]																			
<i>Q. brevicornis</i> (Thomson, 1860)								○	○		○				T.L.?	T.L.?			
<i>Q. brevis</i> Erichson, 1840				○			○	○			○								
<i>Q. centrasiaticus</i> Coiffait, 1969																			
[<i>Q. cincticollis</i> Kraatz, 1857]																			
<i>Q. cinctus</i> (Paykull, 1790)														○					
<i>Q. citelli</i> Kirschenblatt, 1933																			
<i>Q. conviva</i> Smetana, 2018																			
<i>Q. cruentus</i> (Olivier, 1795)				○					○				○	○					
<i>Q. curtipennis</i> Bernhauer, 1908				○									○						
<i>Q. dilatatus</i> Leach, 1819				○				○		○									
<i>Q. edmundi</i> Coiffait, 1969														○					
<i>Q. fasciculatus</i> Eppelsheim, 1886																			
<i>Q. fellmani</i> (Zetterstedt, 1838)								○											○
<i>Q. fulgidus</i> (Fabricius, 1793)							○	○	○				○						
<i>Q. fuliginosus</i> (Gravenhorst, 1802)			○	●				●	○	○			○	●	○	○	○		
<i>Q. fulvicollis</i> (Stephens, 1832)		○			○	○							○						
* <i>Q. fulvipennis</i> Hochhuth, 1851																			
<i>Q. fumatus</i> (Stephens,															○				
<i>Q. fusus</i> Cai & Zhou, 2015																			
<i>Q. gemellus</i> Eppelsheim, 1889															●				
[<i>Q. humeralis</i> Stephens, 1832]															?				
<i>Q. humosus</i> Solodovnikov, 2005															○				
<i>Q. infuscatus</i> Erichson, 1840																			
<i>Q. invreae</i> Gridelli, 1924										○					○				
<i>Q. japonicus</i> Sharp, 1874																			
<i>Q. jenseensis</i> Sahlberg, 1880						○													
<i>Q. kamchaticus</i> Smetana, 1976																			
* <i>Q. koltzei</i> Eppelsheim, 1887																			
<i>Q. korgeanus</i> Fagel, 1968															○				
* <i>Q. kvashei</i> Khachikov, 2005																			
[<i>Q. lateralis</i> (Gravenhorst, 1802)]											T.L.				?				
<i>Q. levicollis</i> Brulle, 1832																			
<i>Q. Igockii</i> Roubal, 1911																			
<i>Q. limbatus</i> (Heer, 1839)		○		●		○	○	●	○	○			●	○		○	○		○
<i>Q. longicornis</i> Kraatz, 1857				○				○											
<i>Q. lucidulus</i> Erichson, 1839																			

Number of published records: 1 2-10 11+ T.L. - type locality; ? - doubtful records; * species with unclear identity; number of specimens examined here 1 ○ 2-10 11+ ●

Таблица 1. Фрагмент таблицы с указаниями видов *Quedius* России по всем 40 регионам (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

Впервые для территории России указаны виды — *Q. fusus*, *Q. humosus* и *Q. lundbergi*, а для Средней Азии – *Q. fuliginosus*, *Q. sundukovi* и *Q. pseudonigriceps*. Также большое количество видов указано впервые для отдельных стран Средней Азии и регионов России (Salnitska, Solodovnikov, 2018 a, b, c). Выявлено более широкое распространение некоторых видов: для ранее считавшегося западно-палеарктическим *Q. brevis* показано транспалеарктическое распространение, для считавшихся дальневосточными *Q. fasciculatus* и *Q. sundukovi* показано Сибирское распространение на запад до Иркутской области (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

2.3. Особенности биологии и экологии видов

В значительной степени была пополнена информация о биологии видов на основании которой можно сделать некоторые обобщения о ландшафтно-экологических комплексах, предпочитаемых *Quedius* России и Средней Азии. Так, наибольшее количество видов обитают в лесной зоне, во влажной подстилке. Ряд видов отмечены и в лесо-степных и открытых ландшафтах, где они приурочены к и разного рода растительным остаткам, при этом для отдельных видов необходимо наличие водоемов поблизости. Также некоторые виды проявляют предпочтения к определенному типу растительных остатков, как, например,

некоторые представители подрода *Quedius* s.str. обитают во мху, а *Microsaurus* – в разлагающейся древесине.

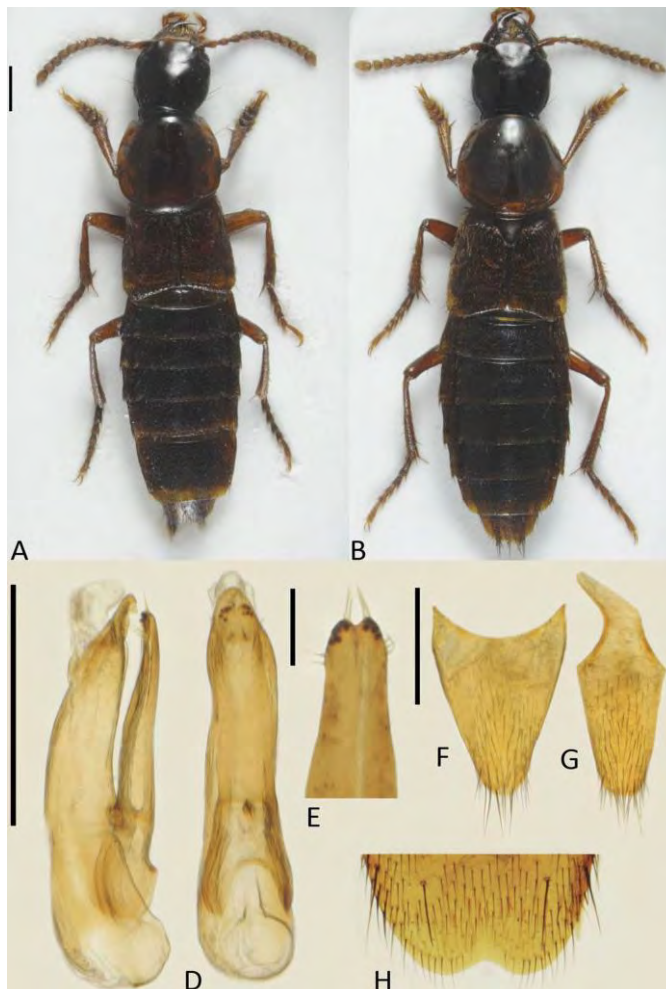


Рис. 4. Пример иллюстрации из описания нового вида *Quedius repentinus* sp.n.: A, C, D, F-H (голотип), B (паратип, самка), E (паратип, самец); A, B, габитус; эдеагус: C, латерально; D, дорсо-вентрально E, параметра, изнутри; F, 10-й тергит; G, 9-й стернит; H, 8-й стернит. Линейки: A-D, F-H = 1 мм, E = 0.2 мм (Salnitska, Solodovnikov, 2018b).

Наибольшее разнообразие в биологии характерно для видов подрода *Microsaurus* среди которых известны: нидиколы, иногда ассоциированные с сугубо определенным видом млекопитающих, например, *Q. abdominalis* обитает только в норах прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi*), а *Q. fascicultus* – в норах сибирского бурундука (*Eutamias sibiricus asiaticus*) и др.; мирмекофилы – *Q. brevis* и *Q. scitus*; ассоциированные с гнездами шершней – *Q. dilataus*; гипогейные – виды *Q. mutilatus*-группы, *Q. repentinus* и *Q. roma*. Также отмечено влияние высотной поясности на фауну *Quedius*, наиболее выраженное у эндемичных видов. Так, некоторые локальные эндемики обитают в достаточно широком диапазоне высот от 300-400 до 3000 м над уровнем моря (*Q. gemellus*, *Q. imitator*,

Q. novus, *Q. obliquiseriatus*, *Q. vulneratus* и др.), а некоторые – только в высокогорьях от 1200 до 3300 м (*Q. hauseri*, *Q. korgeanus*, *Q. lgockii*, *Q. omissus* и др.).

Таким образом, посредством настоящего исследования были систематизированы и обработаны значительные объемы литературных и коллекционных данных, позволившие существенно пополнить имеющуюся информацию о распространении и биологии видов *Quedius*. Кроме этого, настоящая работа значительно упрощает определение видов и способствует дальнейшим, более эффективным и детальным исследованиям видов *Quedius* России и Средней Азии.

ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЯ И ВИДОВАЯ ДИАГНОСТИКА *QUEDIUS*

Крайне слабая изученность *Quedius* фаун России и Средней Азии обусловила необходимость обработки большого количества коллекционных, в том числе типовых материалов рода. При этом всегда проводился критический анализ традиционно используемых и поиск новых диагностических признаков видов *Quedius* с целью составления определительных таблиц. Примерами такого подхода могут служить две опубликованные нами статьи по Средней Азии — с ревизией *Q. mutilatus*-группы видов (Salnitska, Solodovnikov, 2018a) и ревизией всей фауны (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

3.1. Обработка типовых материалов и таксономические изменения

В этих работах одним из первых и наиболее важных этапов нашего исследования стала проверка типовых материалов на фоне всего доступного коллекционного материала. В результате по разным причинам было сведено в синонимы восемь видов. Одной из наиболее частых причин синонимии оказалось использование для описаний фрагментарного материала при отсутствии понимания изменчивости видов рода. Так, 5 видов из 6 описанных Генри Куаффэ (Coiffait, 1967, 1977, 1969) *Quedius* из Средней Азии были сведены нами в синонимы, а именно: *Q. cohaesus* Eppelsheim, 1888 = *Q. turkmenicus* Coiffait, 1969, **syn. n.**, = *Q. afghanicus* Coiffait, 1977, **syn. n.**; *Q. hauseri* Bernhauer, 1918 = *Q. ouzbekiscus* Coiffait, 1969, **syn. n.**; *Q. novus* Eppelsheim, 1892 = *Q. dzambulensis* Coiffait, 1967, **syn. n.** По той же причине синонимизированы два вида описанные другими авторами, а именно: *Q. hauseri* Bernhauer, 1918 = *Q. peneckeii* Bernhauer, 1918, **syn. n.**; *Q. pseudonigriceps* Reitter, 1909 = *Q. kirklarensis* Korge, 1971, **syn. n.** Кроме этого некоторые виды были повторно описаны другими авторами по причине упущения публикации с первоописаниями: *Q. solskyi* Luze, 1904 = *Q. asiaticus* Bernhauer, 1918, **syn. n.** (Рис. 5); *Q. imitator* Luze, 1904 = *Q. tschinganensis* Coiffait, 1969, **syn. n.** Все типовые экземпляры, на основании которых мы синонимизировали соответствующие виды, задокументированы на фотографиях (например, как на Рис. 5) (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

Семь видов были нами переописаны либо по причине крайне устаревших первоописаний (*Q. fusicornis* и *Q. solskyi*), либо как нуждающиеся в более точных описаниях с учетом новейшей информации о важных диагностических и изменчивых признаках (*Q. altaicus*, *Q. capitalis*, *Q. cohaesus*, *Q. mutilatus* и *Q. przewalskii*). Так, например, вид *Q. przewalskii* был переописан два раза, однако в первом переописании (Boháč, 1988) строение эдегуса этого вида изображено искаженно и не передает признаков строения эдегуса голотипа, а во втором (Smetana, 1999) отсутствует описание или иллюстрация эдегуса сбоку что, с учетом наших новых данных, было недостаточно для диагностики видов в соответствующей группе.

При исследовании синтипов, в ряде случаев было необходимо обозначить лектотипы. Таковые были обозначены для восьми видов (*Q. asiaticus*, *Q. citelli*, *Q. fusicornis*, *Q. cohaesus*, *Q. hauseri*, *Q. imitator*, *Q. solskyi* и *Q. novus*) по причинам неоднородных серий синтипов и при наличии путаницы в понимании видов в литературе. Более того, нами были обнаружены и обозначены типовые серии двух из вышеуказанных видов (*Q. imitator* и *Q. novus*), которые хранятся в Зоологическом институте РАН, но до настоящего времени не были опознаны как таковые и, более того, ранее были ошибочно приняты Богачем (Boháč, 1988) за общий материал. В случае типовых серий остальных исследованных нами видов лектотипы не были выделены в силу устоявшегося понимания этих видов и отсутствия необходимости в таких номенклатурных актах (Salnitska, Solodovnikov, 2018c; 2019).

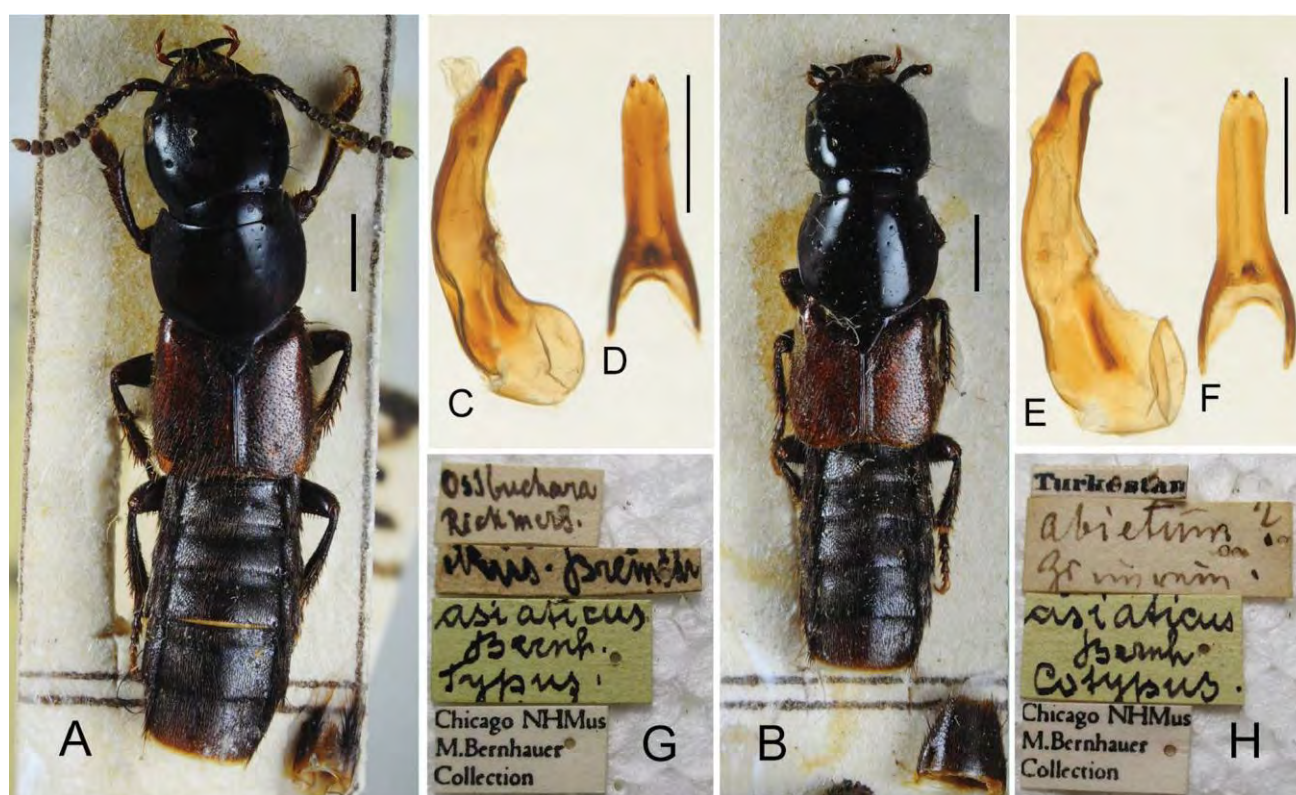


Рис. 5. *Quedius asiaticus* (новый синоним *Q. solskyi*). А, лектотип. В, паралектотип. А, В, габитус. С-Ф, эдеагус. С, Е, медианная доля, вид сбоку; D, F, параметра внутри; G, H, этикетки. Все линейки: 1мм (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

3.2. Решение таксономических проблем и диагностика видов

В ходе работы также были обнаружены и решены некоторые таксономические проблемы. Например, первописание *Q. altaicus* было основано на экземплярах двух самок из неопределенно обозначенного местообитания “Central-Altai” (Korge, 1962). Позже *Q. altaicus* был указан с хребта Саур (Восточный Казахстан) (Толеутаев, 2014), но данное указание нуждается в проверке. В материале из Алтая нами были обнаружены самцы *Q.*

altaicus, которые без сомнений относятся к этому виду в соответствии с первописанием и фотографиями голотипа, в высоком качестве доступных в онлайн базе данных типовых материалов Музея Филда (FMNH, 2018). При этом, впервые исследованное нами строение эдеагуса *Q. altaicus* (Рис. 6) показало, что вид однозначно близок к *Q. subunicolor*, от которого лишь слабо отличается по таким признакам строения эдеагуса, как форма строения склерита внутреннего мешка (Рис.6Н) и размер апикального зубца медианной доли, сравнительно менее развитого у *Q. altaicus* (Рис. 6Н). Сравнение экземпляров *Q. altaicus* и *Q. subunicolor*, в том числе типовых экземпляров, показало, что признаки строения внешней морфологии приведенные в первописании (Korge, 1962) как отличительные для *Q. altaicus* (микроструктура головы, пропорции переднеспинки, хетотаксия головы и переднеспинки) на самом деле непригодны в качестве диагностических.

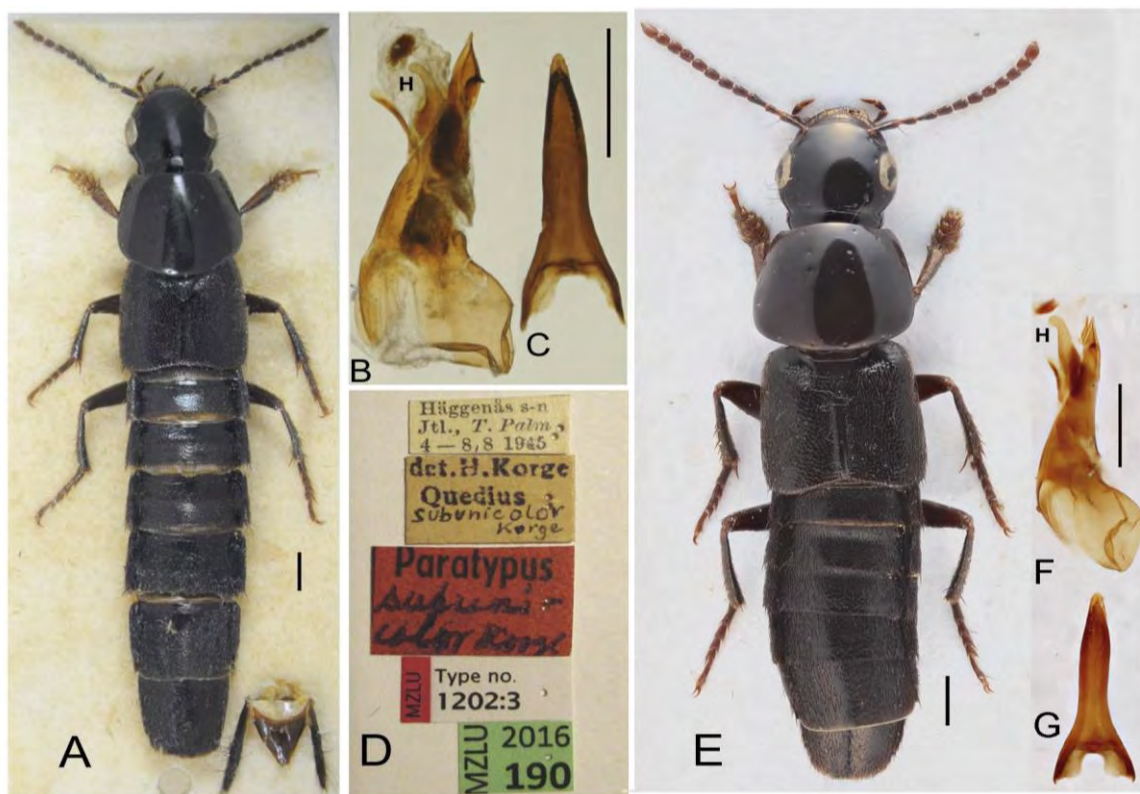


Рис. 6. *Quedius subunicolor* (паратип, самец): А–D; *Quedius altaicus* (самец): Е–G. А, Е, габитус; В, С, F, G, эдеагус. D, этикетки. В, F, медианная доля, латерально. С, G, парамера, внутренняя сторона; H, склерит внутреннего мешка. Линейки: 1 мм. (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

Следовательно, учитывая наличие слабых отличий в строении эдеагусов *Q. subunicolor* и *Q. altaicus*, можно предположить, что, вероятно, они составляют один политипический вид с широким распространением от Северной Европы до Алтая. В другом случае — каждый из видов самостоятелен и их пара представляет собой пример борео-монтанной дизъюнкции.

Однако для подтверждения любой из гипотез необходим дополнительный материал с территорий между Северной Европой и Алтаем. Поэтому настоящая проблема остается актуальной для будущих исследований. Аналогичным образом были разобраны и другие таксономически проблемные виды начиная с детального критического анализа первоописаний и типовых экземпляров и заканчивая обработкой всех имеющихся литературных данных и коллекционных материалов для соответствующих видов (Salnitska, Solodovnikov, 2018 a, b, c; 2019). Наконец, на основании обработки коллекционных материалов обнаружено и описано два новых вида: *Q. repentinus* Salnitska & Solodovnikov, 2018 для России и *Q. kungeicus* Salnitska & Solodovnikov, 2018 для Средней Азии. Также один вид указан как очевидно новый, но не описан по причине того, что единственный имеющийся экземпляр это самка (Salnitska, Solodovnikov, 2018a, b).

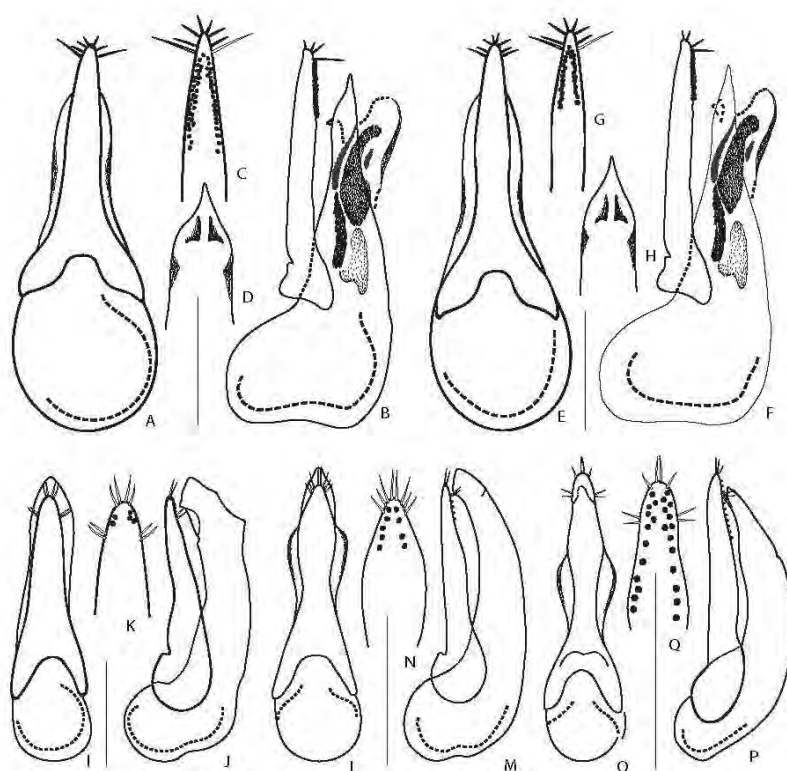


Рис. 7. Фрагмент рисунка с эдеагусами *Quedius*: дорсо-вентральный (А, Е, I, L, O), латеральный вид (В, F, J, M, P), парамера изнутри (С, G, K, N, Q), медианная доля вентрально (D, H). *Q. subunicolor* (A–D); *Q. altaicus* (E–H); *Q. truncicola* (I–K); *Q. microps* (L–N); *Q. infuscatus* (O–Q). Линейки: 1 мм (А, В, Е, F), 0,8 мм (С, D, G, H), 0,5 мм (I, J, L, M, O, P), 0,25 мм (K, N, Q). (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

При составлении определительных таблиц был проведен критический анализ традиционных и поиск новых диагностических признаков. Так, например, для диагностики близких видов *Q. altaicus*, *Q. subunicolor* и *Q. sundukovi* впервые было описано строение

склерита внутреннего мешка эдеагуса (Рис. 7). Для некоторых плохо известных видов впервые были приведены традиционные признаки строения, позволившие включить их в общие определительные ключи. Так, для видов *Q. altaicus*, *Q. citelli*, *Q. fusicornis*, *Q. sofiri* и *Q. solskyi* впервые приведено строение эдеагуса. Все соответствующие структуры проиллюстрированы качественными фотографиями и рисунками. Прделанная работа позволила впервые составить оригинальные и обильно иллюстрированные определительные таблицы для всех видов России и Средней Азии (Salnitska, Solodovnikov, 2018c; 2019).

Таким образом, в процессе настоящей работы был решен ряд таксономических проблем на видовом уровне и существенно улучшены условия для качественной диагностики видов *Quedius* для фаун России и Средней Азии. При этом очерчен ряд таксономических проблем, нуждающихся в будущих исследованиях и сборах дополнительного материала.

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГРАНИЦЫ ВИДОВ *QUEDIUS*

Многие проблемы, возникающие при работе с видами *Quedius* обусловлены сложностью разграничения близких видов. Наблюдаемый полиморфизм, который, у *Quedius* чаще всего проявляется в признаках строения эдеагуса, сильно затрудняет дифференциацию видов и требует исследования репрезентативной выборки экземпляров из разных частей ареала. Поэтому при выполнении настоящей работы были уточнены размах и особенности внутривидовой изменчивости многих видов *Quedius*.

4.1. Традиционные подходы изучения внутри- и межвидовой изменчивости

Так, для ряда видов было обнаружено, что формы строения эдеагуса порой принимаемые за разные виды, можно наблюдать в любой из частей ареала или даже в пределах одной выборки. При этом одна форма плавно переходит в другую и разные формы никак не коррелируют с географией (Рис. 8). Изменчивости может подвергаться только апикальная часть парамеры (*Q. cohaesus*, *Q. imitator*, *Q. novus*) или апикальные части и парамеры и медианной доли (*Q. hauseri*, *Q. sublimbatus*, *Q. obliquesriatus*, *Q. gemellus* и др.).



Рис. 8. *Q. imitator*, распространение, медианная доля (латерально) и изменчивость парамеры (на примере серии экземпляров из местонахождения показанного черной точкой). Линейка: 1 мм. (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

Однако в некоторых группах близких видов рода *Quedius* особенности морфологии, наоборот, четко коррелируют с распространением, такие хиатусы в свою очередь могут служить основанием для разделения видов. Так, в ходе настоящей работы была ревизована одна из наиболее сложных *Q. mutilatus*-группа эндемичных видов гор Тянь-Шаня, для видов которой отсутствовало четкое понимание как морфологических отличий, так и паттернов распространения. В состав *Q. mutilatus*-группы видов входят *Q. equus*, *Q. mutilatus*, *Q. kalabi* и *Q. kungeicus*, которые отличаются от других видов рода по таким наиболее характерным признакам как отсутствие крыльев, укороченные надкрылья, отсутствие каемки светлых микроволосков по заднему краю VII тергита, уплощенное дорсо-вентрально тело, удлиненные конечности, светло-коричневая окраска тела, мелкие глаза и др. Такая морфологическая специализация обусловлена обитанием в глубоких слоях почвы или под камнями (на высоте до 3600 м) в горных массивах Тянь-Шаня на территории Казахстана, Кыргызстана и Северо-Западного Китая.

В результате обработки всех доступных материалов по данной группе было установлено, что виды группы обитают аллопатрично и распределены как показано на Рис. 9. При этом *Q. mutilatus* отличается от других видов более ромбовидной формой апикальной части парамеры (дорсо-вентрально) и (на внутренней стороне) наличием во второй латеральной группе парамеры 4-6 пеньковидных хет (Рис. 9: 3, 4, 5). *Quedius kalabi* известен только из одного местообитания “Терской Алатау, поселок Теплоключенка (2600 м)” при том, что типовое местонахождение точно неизвестно. Вид отличается более тонкой апикальной частью медианной доли (латерально) эдеагуса и близко расположенным к его верхушке апикальным зубцом (Рис. 9: 7). *Quedius equus* распространен несколько шире, от Северо-Восточного Терской Алатау в Казахстане до Синьцзянь-Уйгурского района Китая и характеризуется наличием глубокой выемки на верхушке парамеры (дорсо-вентрально) (Рис. 9: 8,10). *Quedius kungeicus* впервые описан нами в настоящей работе и пока известен только по голотипу с хребта Кунгей Алатау. *Q. kungeicus* легко может быть отличим от других видов группы по овальной форме апикальной части парамеры (дорсо-вентрально), отсутствием выемки на верхней части парамеры и особым образом изогнутой (Рис. 9: 12) верхней частью медианной доли (латерально). При определении видов этой группы, большую роль сыграла гипотеза о том, что бескрылым гипогейным видам свойственны узкие ареалы, а также их выявленная аллопатрия. Вероятно, что при более детальных исследованиях данной территории будет описано больше видов этой группы, поскольку регион все еще остается слабо изученным и видовые границы могут быть уточнены в будущем с учетом новых данных (Salnitska, Solodovnikov, 2018a).

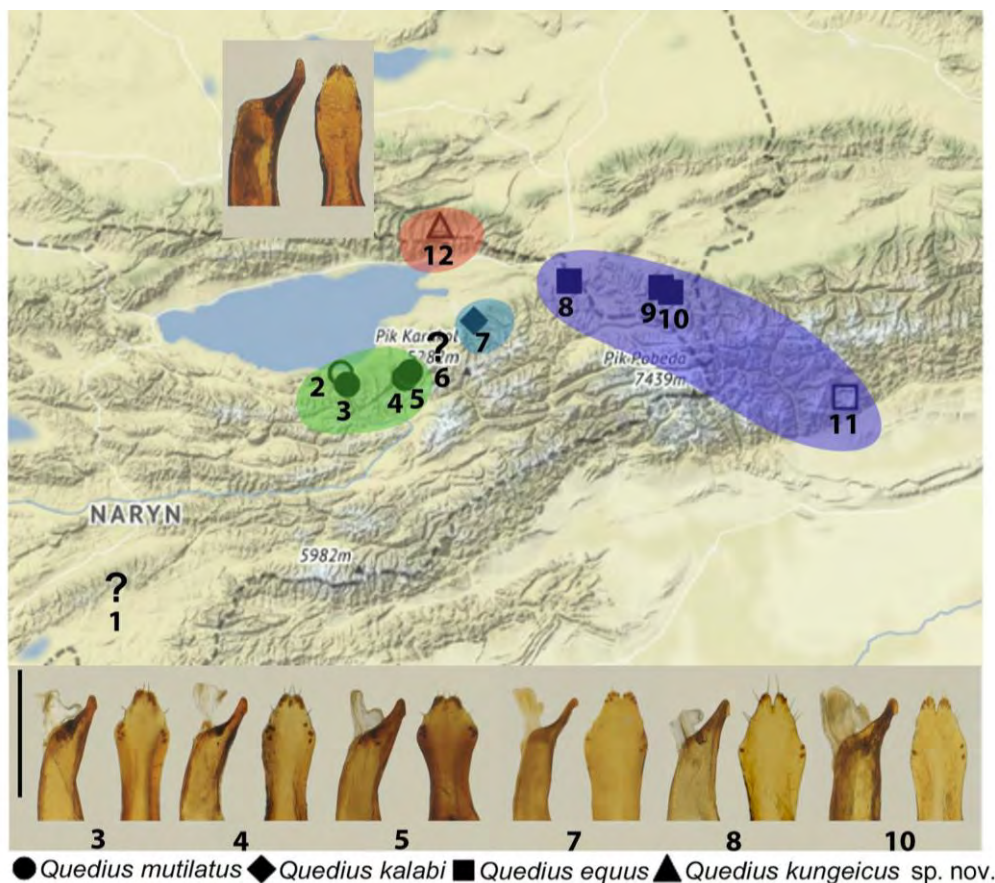


Рис. 9. *Quedius mutilatus*-группа видов: распространение и строение эдеагуса видов. Координаты пронумерованных точек приведены в таблице в Salnitska, Solodovnikov, 2018a. Обозначения на карте: пустые символы - типовые точки (для *Q. kalabi* неизвестна). Линейка 0.5 мм.

Также была исследована одна из наиболее сложных *Q. boops*-группа видов представленная такими видами как *Q. boops*, *Q. boopoides* и *Q. paraboops*. В противоположность предыдущему примеру виды *Q. boops* группы распространены гораздо шире в пределах Палеарктики. Однако до настоящего времени отсутствовало как единогласное решение о разграничении видов так и понимание особенностей их распространения. Обработав достаточно большие объемы материала, нам удалось уточнить практически неизвестные ранее особенности распространения видов этой группы, а также подтвердить ранее предполагаемые границы между видами этой группы (Smetana, 1978). Виды *Q. boops* и *Q. boopoides* обитают симпатрически и их ареалы перекрываются на территории от Европы до Сибири, при этом чем восточнее, тем реже встречается *Q. boopoides*. В то же время *Q. boops* доходит до Дальнего Востока, где также становится редким, но перекрывается с ареалом *Q. paraboops*, обитающим от Сибири до Дальнего Востока и распространенным более менее равномерно по всей этой территории. При этом некоторые западные формы *Q. paraboops* из Красноярского края и Республики Тыва приближаются к промежуточным формам между *Q. paraboops* и *Q. boops*, но по

фрагментарным материалам из этих регионов невозможно сделать заключение о границах или клинальном характере изменчивости соответствующих видов (Salnitska, Solodovnikov, 2019). Таким образом, в настоящей работе эти виды приняты как отдельные, но очевидно, что группа нуждается в полноценной ревизии с проверкой типовых материалов и исследованием еще большего количества материала с применением как традиционных, так и современных методов анализа.

4.2. Комплексное применение современных методов в изучении изменчивости *Quedius*

Одним из примеров наиболее сложных и изменчивых видов рода является *Q. umbrinus* (Solodovnikov, 2002; Assing, 2018), для которого до сих пор не известно, сколько видов скрываются за этим названием. Формы *Q. umbrinus* однозначно неразличимы по признакам внешней морфологии и для их диагностики используют лишь крайне изменчивые признаки строения эдеагуса (Solodovnikov, 2002). Для исследования полиморфизма *Q. umbrinus* нами были применены методы интегративной таксономии, заключающиеся в одновременном использовании классических морфологических, морфометрических и молекулярных данных.

Для анализа в настоящей работе была использована репрезентативная выборка в 140 экземпляров вида *Q. umbrinus* (Рис. 10). В случае молекулярного анализа были тестированы и использованы баркодинговый участок митохондриальной *COI* (цитохромоксидаза) и ядерный *wg* (*wingless*) гены. Филогенетические реконструкции полученные методами максимального правдоподобия и Байесового анализа на основании этих нуклеотидных последовательностей показали кластеризацию отдельных популяций (Рис. 11).



Рис. 10. Ареал *Q. umbrinus*, основанный на материалах, обработанных в ходе настоящего исследования. Экземпляры из желтых точек использованы для молекулярного и морфометрического анализа.

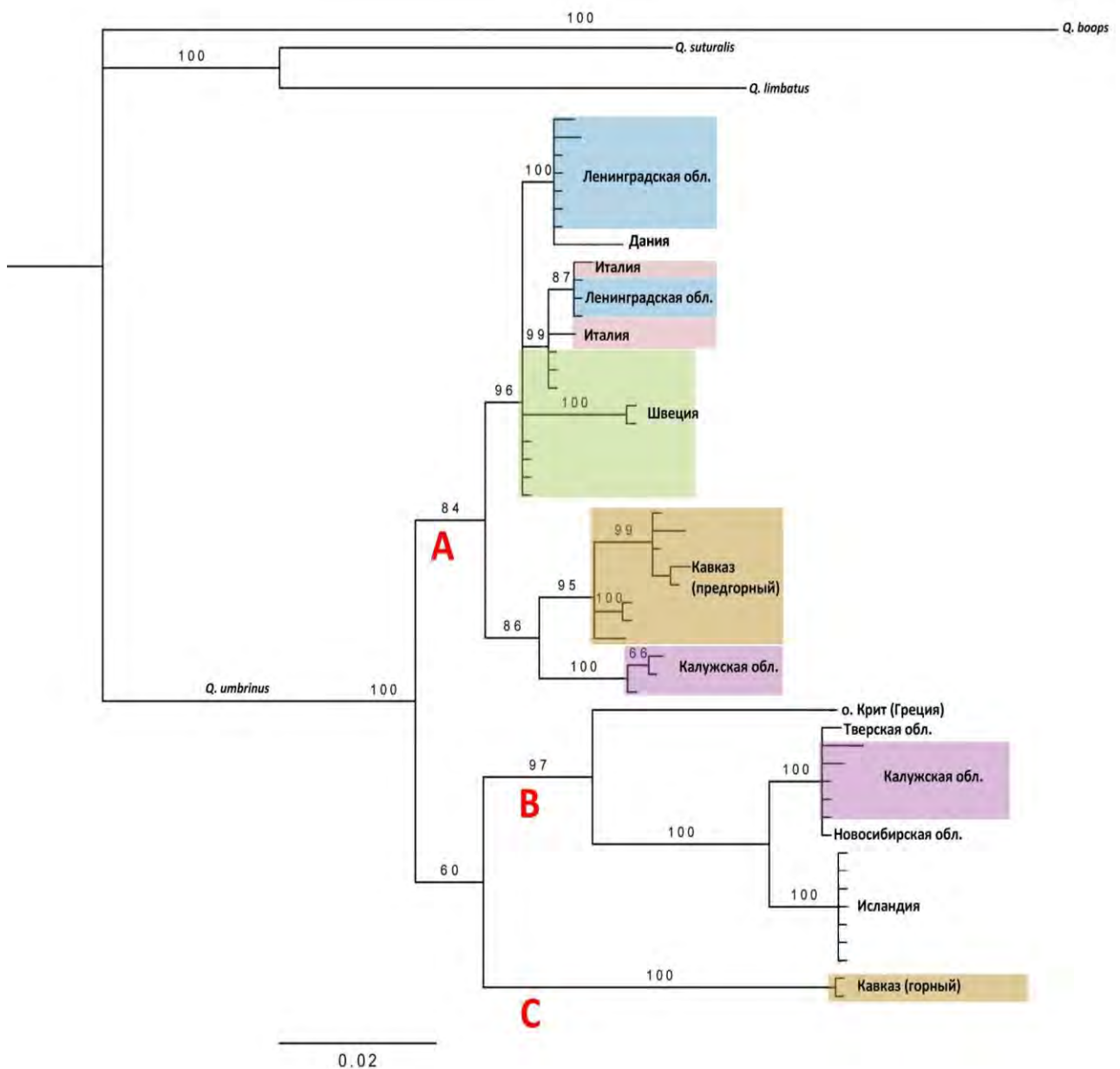


Рис. 11. Филогения вида *Q. umbrinus* полученная с использованием метода Байеса. Апостериорная вероятность $>50\%$ показана у основания клад. В качестве внешней группы использованы виды *Q. boops*, *Q. suturalis* и *Q. limbatus*.

При этом сравнение последовательностей методом попарных дистанций (pairwise distance) показало отличия до 7% между некоторыми из этих популяций (Рис. 12). Морфометрический анализ, основанный на фотографиях наиболее изменчивой части эдегуса *Q. umbrinus* – апикальной части парамеры дорсо-вентрально, с использованием анализа по Claude (2014) реализованного в программе R, показал кластеризацию практически тех же групп что и в молекулярном анализе (Рис. 13).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. Q_boops_KJ965433		0.0131	0.0136	0.0137	0.0137	0.0138	0.0136	0.0137	0.0135	0.0135	0.0135	0.0135	0.0135	0.0138
2. Q_suturalis_4c_COI_F	0.1582		0.0118	0.0119	0.0117	0.0112	0.0112	0.0110	0.0110	0.0110	0.0110	0.0110	0.0110	0.0112
3. Q_limbatus_KJ962330_Finland_COI	0.1639	0.1037		0.0026	0.0029	0.0128	0.0123	0.0124	0.0122	0.0122	0.0122	0.0122	0.0122	0.0123
4. Q_limbatus_KJ962563_Finland_COI	0.1654	0.1037	0.0046		0.0033	0.0129	0.0120	0.0121	0.0119	0.0119	0.0119	0.0119	0.0119	0.0125
5. Q_limbatus_KM445171_Germany_COI	0.1639	0.1021	0.0061	0.0076		0.0127	0.0122	0.0123	0.0121	0.0121	0.0121	0.0121	0.0121	0.0121
6. T1	0.1516	0.1100	0.1398	0.1398	0.1383		0.0083	0.0086	0.0083	0.0083	0.0083	0.0083	0.0083	0.0090
7. L12	0.1481	0.1012	0.1188	0.1157	0.1173	0.0519		0.0032	0.0014	0.0014	0.0014	0.0014	0.0014	0.0088
8. L11	0.1497	0.1057	0.1204	0.1173	0.1188	0.0579	0.0074		0.0028	0.0025	0.0028	0.0028	0.0028	0.0088
9. L10	0.1466	0.0997	0.1173	0.1142	0.1157	0.0519	0.0015	0.0059		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0087
10. L9	0.1468	0.0999	0.1175	0.1144	0.1159	0.0520	0.0015	0.0045	0.0000		0.0000	0.0000	0.0000	0.0087
11. L7	0.1466	0.0997	0.1173	0.1142	0.1157	0.0519		0.0059	0.0000	0.0000		0.0000	0.0000	0.0087
12. L6	0.1466	0.0997	0.1173	0.1142	0.1157	0.0519	min	0.0059	0.0000	0.0000	0.0000		0.0000	0.0087
13. MSal-07-11-001-L4-COI-R	0.1466	0.0997	0.1173	0.1142	0.1157	0.0519		0.0059	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		0.0087
14. MSal-07-11-012-GR1-COI-R	0.1643	0.1116	0.1283	0.1283	0.1268	0.0558	0.0015	0.0602	0.0571	0.0571	0.0571	0.0571	0.0571	
15. 63U-COI_Caucasus_Dzh	0.1485	0.1180	0.1240	0.1240	0.1225	0.0560	0.0267	0.0326	0.0267	0.0267	0.0267	0.0267	0.0267	0.0617
16. VC731a_COI_Caucasus_Dzh	0.1502	0.1140	0.1229	0.1229	0.1214	0.0538	0.0250	0.0281	0.0250	0.0250	0.0250	0.0250	0.0250	0.0585
17. 2U-COI_Caucasus_Moldav	0.1485	0.1151	0.1240	0.1240	0.1225	0.0522	0.0225	0.0285	0.0225	0.0226	0.0225	0.0225	0.0225	0.0578
18. 3U-COI_Caucasus_Nebug	0.1501	0.1180	0.1225	0.1225	0.1210	0.0560	0.0297	0.0356	0.0297	0.0297	0.0297	0.0297	0.0297	0.0617
19. VC79bU_COI_Caucasus_Nebug	0.1501	0.1128	0.1216	0.1216	0.1201	0.0503	0.0240	0.0300	0.0240	0.0241	0.0240	0.0240	0.0240	0.0563
20. 77U1_COI_Caucasus_Kriv	0.1478	0.1130	0.1179	0.1179	0.1163	0.0449	0.0184	0.0218	0.0184	0.0185	0.0184	0.0184	0.0184	0.0561
21. 77U2_COI_Caucasus_Kriv	0.1478	0.1130	0.1179	0.1179	0.1163	0.0449	0.0184	0.0218	0.0184	0.0185	0.0184	0.0184	0.0184	0.0561
22. C17bU3_COI_Caucasus_Kriv	0.1435	0.1103	0.1179	0.1164	0.1164		0.0109	0.0140	0.0109	0.0109	0.0109	0.0109	0.0109	0.0566
23. C9b1_COI_Kras	0.1577	0.1202	0.1322	0.1322	0.1307		max	0.0631	0.0676	0.0616	0.0617	0.0616	0.0616	0.0715
24. C9b2_COI_Kras	0.1548	0.1186	0.1311	0.1311	0.1295		0.0645	0.0661	0.0630	0.0630	0.0630	0.0630	0.0630	0.0707
25. ItU1-COI_Italy	0.1475	0.1050	0.1244	0.1214	0.1229		0.0104	0.0134	0.0104	0.0104	0.0104	0.0104	0.0104	0.0603
26. It6c-COI_Italy	0.1442	0.1046	0.1212	0.1181	0.1196	0.0521	0.0093	0.0108	0.0077	0.0077	0.0077	0.0077	0.0077	0.0549
27. K3a1-COI_Kaluga	0.1518	0.1154	0.1288	0.1273	0.1273	0.0501	0.0252	0.0282	0.0252	0.0253	0.0252	0.0252	0.0252	0.0571

Рис. 12. Фрагмент таблицы с данными попарных сравнений последовательностей отдельных экземпляров *Q. umbrinus*, показывающий минимальные и максимальные значения параметра.

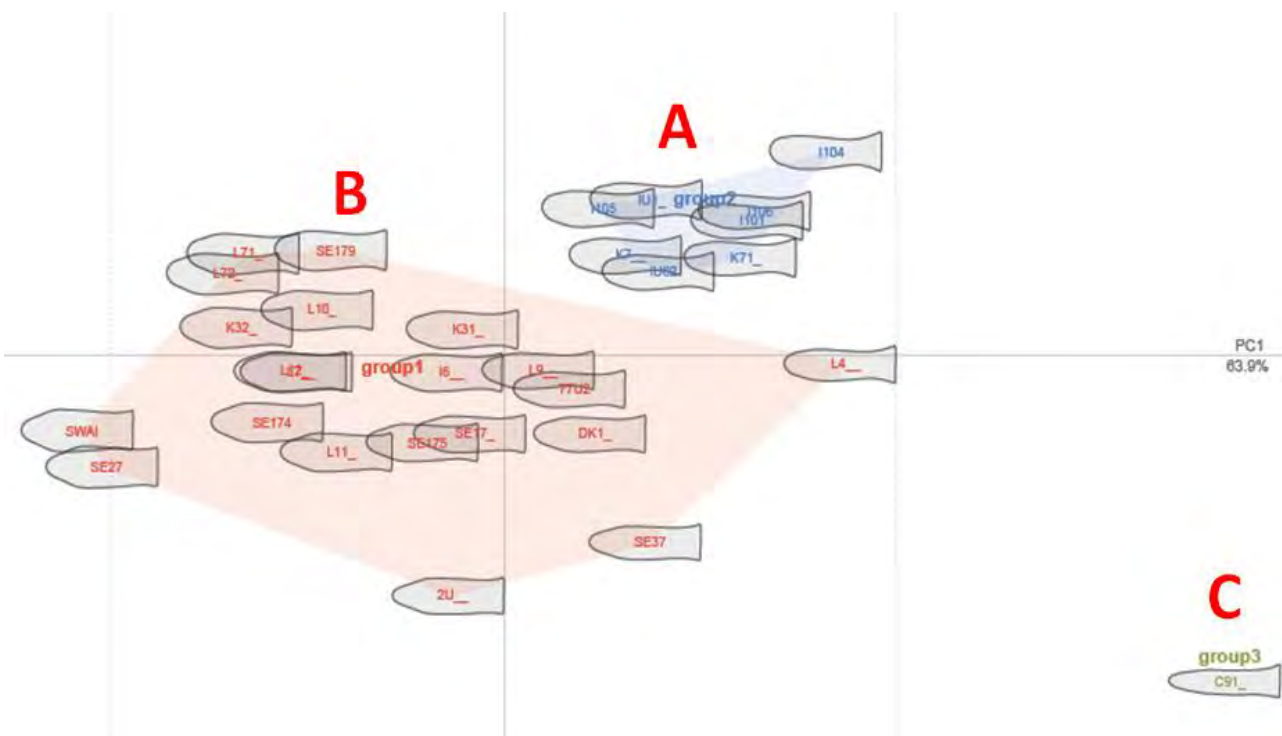


Рис. 13. Морфометрический анализ по апикальной части параметра *Q. umbrinus*.

Так, предварительные данные однозначно свидетельствуют в пользу того, что за изменчивостью *Q. umbrinus* скрываются особенности, которые нельзя однозначно выявить визуальными сравнениями экземпляров. Более того, на основании степени молекулярной дивергенции между отдельными полученными филогенетическими кластерами можно обоснованно предполагать, что *Q. umbrinus* в настоящем объеме со всеми синонимами на самом деле составляет группу видов и поэтому его таксономия должна быть пересмотрена. Однако, чтобы четко понять характер признаков и распространение видов группы, необходимо провести более детальное исследование с изучением типовых экземпляров и еще более широкой выборкой материалов из всех частей ареала *Q. umbrinus*. Тем не менее, предварительные результаты как молекулярного анализа, так и морфологической морфометрии, полученные в настоящем исследовании впервые, показали пригодность данных методов для исследования внутривидовой изменчивости с целью разграничения видов *Quedius* и в дальнейшем могут существенно дополнить классические подходы.

Таким образом, очевидно, что присущая видам рода *Quedius* внутри-, и межвидовая изменчивость изучена очень слабо. Это привело к возникновению множества таксономических проблем. В настоящей работе были рассмотрены только несколько групп видов и предложено использование комплексных количественных методов работы с ними, а также показаны преобладающие типы изменчивости среди *Quedius*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сведения о видах *Quedius* таких обширных территорий Палеарктики как Россия и Средняя Азия до настоящего времени оставались крайне фрагментарными. Отсутствовали как определительные таблицы, так и полноценные списки видов *Quedius* исследуемых регионов. При этом разрозненные работы препятствовали составлению полноценного представления о таксономии рода. Проведенное нами исследование позволило восполнить этот пробел и получить важные данные по таксономии, морфологии, распространении и биологии видов рода.

Так, в результате впервые проведенного специального исследования рода *Quedius* на территории России и Средней Азии выявлено 104 вида, относящихся к пяти под родам: *Raphirus* (47 видов), *Microsaurus* (41), *Quedius* s. str. (10), *Distichalius* (5) и *Velleius* (1). При этом в России обнаружено 88, а в Средней Азии 28 видов. Из них виды *Q. fusus*, *Q. humosus* и *Q. lundbergi* впервые отмечены на территории России, а *Q. fuliginosus*, *Q. sundukovi* и *Q. pseudonigriceps* – Средней Азии. Два вида, *Q. kungeicus* и *Q. repentinus*, описаны как новые для науки. Кроме этого, значительное количество видов указано впервые для отдельных стран Средней Азии и регионов России. Выявлено более широкое распространение некоторых видов: для ранее считавшегося западно-палеарктическим *Q. brevis* показано транспалеарктическое распространение, для считавшихся дальневосточными *Q. fasciculatus* и *Q. sundukovi* показано Сибирское распространение на запад до Иркутской области.

Изучение обширных, в том числе типовых материалов и первоописаний многих видов привело к необходимости переописания семи видов: *Q. altaicus*, *Q. capitalis*, *Q. cohaesus*, *Q. fusicornis*, *Q. mutilatus*, *Q. przewalskii* и *Q. solskyi*. Также, сведены в синонимы восемь видов: *Q. solskyi* Luze, 1904 = *Q. asiaticus* Bernhauer, 1918, **syn. n.**; *Q. cohaesus* Eppelsheim, 1888 = *Q. turkmenicus* Coiffait, 1969, **syn. n.**, = *Q. afghanicus* Coiffait, 1977, **syn. n.**; *Q. hauseri* Bernhauer, 1918 = *Q. peneckeii* Bernhauer, 1918, **syn. n.**, = *Q. ouzbekiscus* Coiffait, 1969, **syn. n.**; *Q. imitator* Luze, 1904 = *Q. tschinganensis* Coiffait, 1969, **syn. n.**; *Q. novus* Eppelsheim, 1892 = *Q. dzambulensis* Coiffait, 1967, **syn. n.**, *Q. pseudonigriceps* Reitter, 1909 = *Q. kirkclarensis* Korge, 1971, **syn. n.** Для следующих восьми видов были обозначены лектотипы: *Q. asiaticus*, *Q. citelli*, *Q. fusicornis*, *Q. cohaesus*, *Q. hauseri*, *Q. imitator*, *Q. solskyi* и *Q. novus*.

Проведенный сравнительно-морфологический анализ позволил оценить пригодность традиционно используемых признаков как внешней морфологии, так и строения эдеагуса для диагностики видов *Quedius*. Дополнительно проведено специальное исследование, нацеленное на поиск новых эффективных диагностических признаков для отдельных таксономически неразработанных или плохо изученных видов. В совокупности все

выявленные признаки были использованы для составления определительных таблиц видов *Quedius* России и Средней Азии. Все определительные таблицы снабжены фотографиями или рисунками наиболее важных диагностических структур, что в значительной степени увеличивает эффективность работы с определительными таблицами.

Выявленная в ходе настоящего исследования изменчивость некоторых основных диагностических признаков позволила исключить ошибки в определении, а значит и в понимании систематики ряда видов *Quedius* России и Средней Азии. Обозначены видовые границы и уточнены особенности распространения в группах видов *Q. mutilatus* и *Q. boops*, что критически важно для дальнейшей работы и изучения видов этих сложных групп. Выявленные особенности изменчивости дали возможность приблизиться к пониманию внутри- и межвидовых границ свойственных видам рода *Quedius*.

По результатам всех вышеизложенных исследований составлены первые обобщающие работы по фаунам России и Средней Азии. Так, для фауны России составлен аннотированный список видов с суммированными имеющимися и новыми, полученными в ходе данного исследования, данными о распространении и биологии. Также, для некоторых видов приведены развернутые комментарии о таксономических проблемах. Для видов фауны Средней Азии проведена классическая таксономическая ревизия, содержащая не только информацию о распространении и биологии, но и переописания многих плохо изученных или совсем неизученных видов.

Таким образом, полученные в ходе настоящего исследования результаты являются критически важными для изучения видов *Quedius* таких обширных территорий Палеарктики как Россия и Средняя Азия, как в научных, так и прикладных отраслях. Более того, проведенное диссертационное исследование имеет хорошую перспективу дальнейшей разработки, как самой темы диссертации, так и ее отдельных более частных аспектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айыдов, А.А. Предварительные данные по фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) / А.А. Айыдов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17. – С. 4–2.
2. Бабенко, А.С. Экология стафилинид Кузнецкого Алатау / А.С. Бабенко. –Томск, 1991. – 191с.
3. Богданов-Катьков, Н.Н. Практическая энтомология. Общие черты строения насекомых и определительные таблицы их отрядов и семейств / Н.Н. Богданов-Катьков. – Изд. 4-е. – Москва, Сельхозгиз, 1930. – 224 с.
4. Виноградова Е. Ю., Егоров Л. В., Семенов В. Б. Материалы к познанию стафилинид (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae) Чувашии. Сообщение 2 // Научные труды Государственного природного заповедника "Присурский". – 2010. – Т. 25. – С. 10–18.
5. Габдуллина, А.У. Фауна жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) Катон-Карагайского государственного национального природного парка (Юго-Западный Алтай, Восточный Казахстан) / А.У. Габдуллина // Acta Biologica Sibirica. – 2016. – Т. 2. – №. 1. С. 41–91.
6. Гореславец, И.Н. Материалы по фауне и экологии стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Жигулевского биосферного заповедника / И.Н. Гореславец // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2010. – Т. 19. – №. 2. – С. 98–121.
7. Гореславец, И.Н. Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) обитатели берегов пресноводных водоемов Самарской области / И.Н. Гореславец // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2014. – Т. 23. – №. 2. – С. 165–177.
8. Гореславец, И.Н. Эколого-фаунистические характеристики стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae)-обитателей муравьиных гнезд Самарской области / И.Н. Гореславец // Самарская Лука: проблемы региональной экологии. – 2016. – Т. 25. – №. 3. – С. 133–151.
9. Гореславец, И.Н. и др. Жуки-стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) Самарской области: подсемейства Omaliinae, Proteininae, Tachyporinae, Nabrocerinae, Oxytelinae, Oхурорinae, Steninae, Euaesthetinae, Paederinae и Staphylininae / И.Н. Гореславец, А.Ю.

Солодовников, М.Ю. Гильденков, К.А. Гребенников // Энтомологическое обозрение. – 2002. – Т. 81. – №. 2. – С. 343–355.

10. Гусаров, В.И. Фауна и экология стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Крыма. Подсемейства *Metopsiinae*, *Omaliinae*, *Tachyporinae*, *Oxyporinae*, *Steninae*, *Paederiinae*, *Xantholininae*, *Staphylininae* / В.И. Гусаров // Вестник ЛГУ. Серия «Биология» – 1989. – Т. 3. – С. 3–17.

11. Дорофеев, Ю.В. Новые находки жесткокрылых (Coleoptera) в Тульской области / Ю.В. Дорофеев // Эверсмания. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2013. – №. 33. – С. 17.

12. Ермаков, А.И. Фауна жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) заповедника «Денежкин Камень» / А.И. Ермаков // Труды государственного заповедника «Денежкин Камень». – 2003. – №. 2. – С. 79–93.

13. Кадыров, А.Х. и др. Систематический список жуков семейства Staphylinidae (Coleoptera) южного склона Гиссарского хребта / А.Х. Кадыров, Д.Ш. Якубова, Х.Р. Дадабаев // Известия Академии наук Республики Таджикистан. Отделение биологических и медицинских наук. – 2014. – №. 2. – С. 46–50.

14. Кашеев, В.А. К фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) долины нижнего течения реки Или / В.А. Кашеев // Известия АН Каз ССР. – 1984. – №. 1. – С. 24–29.

15. Кашеев, В.А. Распределение стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в пойменных биотопах среднего и нижнего течения реки Или / В.А. Кашеев // Известия АН Каз ССР. – 1985. – №. 2. – С. 42–47.

16. Кашеев, В.А. Население стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агроценозах юго-востока Казахстана / В.А. Кашеев // Tethys Entomological Research. 2002 – Т. 7. – С. 179–192.

17. Киршенблат, Я. Новые и малоизвестные палеарктические Staphylinidae (Coleoptera) / Я. Киршенблат // Энтомологическое обозрение. – 1933. – Т. 35. – С. 101–103.

18. Киршенблат, Я. Д. Staphylinidae: Определитель жесткокрылых европейской части СССР / Я. Киршенблат. – Под ред. Бей-Биенко. – Ленинград, Наука, 1965. – С. 111–156.

19. Колесникова, А.А., Таскаева, А.А. Почвенные беспозвоночные животные (Coleoptera, Staphylinidae; Coleoptera, Collembola) Печоро-Ильчского заповедника / А.А. Колесникова, А.А. Таскаева // Вестник ДНУ. Биология и экология. – 2003. – С. 32–37.

20. Колесникова, А.А. Герпетобионтные жесткокрылые (Carabidae, Staphylinidae) Северного Урала / А.А. Колесникова // Биоразнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы Международной конференции, Горно-Алтайск, 22–26 сентября 2008 г. – Горно-Алтайск, 2008. – С. 118–121.
21. Колесникова, А.А. Структура сообществ герпетобионтных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) Урала / А.А. Колесникова // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. – 2012. – №. 4. – С. 2–7.
22. Колесникова, А.А., Конакова, Т.Н. Герпетобионтные жесткокрылые (Carabidae, Staphylinidae) Приполярного Урала / А.А. Колесникова, Т.Н. Таскаева // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: материалы докладов II международной конференции, Горно-Алтайск, 20–22 сентября 2010. – Горно-Алтайск, 2010. – С. 49–52.
23. Конакова, Т.Н., Колесникова, А.А. Формирование и распределение почвенной мезофауны по градиенту влажности в сосновых лесах Республики Коми / Т.Н. Конакова, А.А. Колесникова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13. – №. 1–4.
24. Ручин, А.Б. Третьи дополнительные материалы к энтомофауне Мордовского заповедника / А.Б. Ручин // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. – 2017. – №. 19. – С. 161–181.
25. Рябухин, А.С. Зоогеографические особенности фауны стафилинид (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae) Камчатки / А.С. Рябухин // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2008. – Т.4. – С. 96–100
26. Рябухин, А.С. К познанию фауны жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Корякии (Камчатка) / А.С. Рябухин // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2010. – Т. 3. – С. 71–77.
27. Семёнов, В.Б. Аннотированный список жесткокрылых насекомых (Coleoptera) Центральной Мещеры. Дополнение I / В.Б. Семёнов // Эверсмания. – 2010. – №. 23–24. – С. 26–39.
28. Семёнов, В.Б., Егоров, Л.В. Материалы к познанию стафилинид (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae) Чувашии. Сообщение 1. / В.Б. Семёнов, Л.В. Егоров // Научные труды Государственного природного заповедника "Присурский". – 2009. – Т. 22. – С. 56–57.

29. Семёнов, В.Б. Материалы к познанию жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Мордовского заповедника / В.Б. Семёнов // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. – 2017. – №. 18. – С. 190–205.
30. Тихомирова, А.Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР) / А.Л. Тихомирова. – Москва, Наука, 1973. – 190 с.
31. Ухова, Н.Л. Численность и структура населения почвенной мезофауны на начальных стадиях послепожарных сукцессий в Висимском заповеднике / Н.Л. Ухова // Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. – 1999. – С. 169–175.
32. Хачиков, Э.А. Предварительные итоги изучения фауны жуков-стафилинид (Coleoptera: Staphylinidae) Ростовской области / Э.А. Хачиков // Труды Русского энтомологического общества. – 2017. – Т. 88. – №. 1. – С. 22–45.
33. Шилов, В.Ф. Коротконадкрылые жуки подсемейства Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae) Коми АССР / В.Ф. Шилов // Энтомологическое обозрение. – 1975. – Т. LIV. – №. 2. – С. 374–377.
34. Якобсон, Г. Г. Жуки России и Западной Европы / Г.Г. Якобсон. – Санкт-Петербург, Издание А.Ф. Девриена, 1905. – Т. 1. – 1024 с.
35. Anguita-Salinas, S. et al. Genetic and morphological evidence for a new cryptic species of *Ectinogonia* (Coleoptera: Buprestidae) from central Chile / S. Anguita-Salinas, R.M. Barahona-Segovia, E. Poulin, & A. Zuniga-Reinoso // Zootaxa. – 2017. – Vol. 4303. – №. 2. – P. 284–292.
36. Assing, V. On the micropterous *Quedius* (*Raphirus*) species with a punctate scutellum of Turkey (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / V. Assing // Linzer biologische Beitrage. – 2017. – Vol. 49. – №. 2. – P. 1029– 1039. https://www.zobodat.at/pdf/LBB_0049_2_1029-1039.pdf
37. Assing, V. On the taxonomy and zoogeography of some West Palaearctic *Quedius* species, with a focus on the East Mediterranean and the species allied to *Quedius umbrinus* and *Q. nivicola* (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / V. Assing // Linzer biologische Beitrage. – 2018. – Vol. 50. – №. 1. – P. 149–182. https://www.zobodat.at/pdf/LBB_0050_1_0149-0182.pdf
38. Bai, Q. et al. Exploring the diversity of Asian *Cryptocercus* (Blattodea: Cryptocercidae): species delimitation based on chromosome numbers, morphology and molecular

analysis / Q. Bai, L. Wang, Z. Wang, N. Lo, & Y. Che // *Invertebrate Systematics*. – 2018. – Vol. 32. – №. 1. – P. 69–91.

39. Bergsten, J. et al. Species delimitation of the *Hyphydrus ovatus* complex in western Palaearctic with an update of species distributions (Coleoptera, Dytiscidae) / J. Bergsten, E. Weingartner & J. Hájek // *ZooKeys*. – 2017. – Vol. 678. – P. 73–96.

40. Bernhauer, M. Neue *Quedius* Arten der paläarktischen Fauna/ M. Bernhauer// *Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*. – 1908. – Vol. 68. – P. 92–96. http://www.zobodat.at/pdf/VZBG_68_0092-0096.pdf

41. Brunke, A. J., Solodovnikov, A. *Alesiella* gen. n. and a newly discovered relict lineage of Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae) / A.J. Brunke, A. Solodovnikov // *Systematic Entomology*. – 2013. – Vol. 38. – №. 4. – P. 689–707.

42. Brunke, A.J. et al. Early evolution of the hyperdiverse rove beetle tribe Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) and a revision of its higher classification / A.J. Brunke., S. Chatzimanolis, H. Schillhammer, A. Solodovnikov // *Cladistics*. – 2016. – Vol. 32. – №. 4. – P. 1–25. <https://doi.org/10.1111/cla.12139>

43. Cai, Y.P., Zhou, H.Z. Taxonomy of the subgenus *Quedius* (*Raphirus*) Stephens (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini: Quediina) with descriptions of four new species from China / Y.P. Cai, H.Z. Zhou // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 3990. – №. 2. – P. 151–196.

44. Chatzimanolis, S. et al. Molecular phylogeny of the mega-diverse rove beetle tribe Staphylinini (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae) / S. Chatzimanolis, I.M. Cohen, A. Schomann, A. Solodovnikov // *Zoologica Scripta*. – 2010. – Vol. 39. – №. 5. – P. 436–449. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2010.00438.x>

45. Claude, J. et al. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment / J. Claude, P.C. Pritchard, H. Tong, E. Paradis, J.C. Auffray // *Systematic Biology*. – 2004. – Vol. 53. – №. 6. – P. 933–948.

46. Coiffait, H. Contribution à la connaissance de la faune cavernicole et endogée du Liban. (Mission H. Coiffait au Liban, 1951). II. Staphylinidés nouveaux / H. Coiffait // *Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient*. – 1954. – Vol. 5. – P. 155–162.

47. Coiffait, H. Biospeologica. LXXV. (Mission H. Coiffait au Liban, 1951) / H. Coiffait // *Coléoptères cavernicoles et endogés. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*. – 1955. – Vol. 91. – №. 4. – P. 423–436.

48. Coiffait, H. Les *Quedius* du sous-genre *Sauridus* de la région Paléarctique occidentale (avec description de formes nouvelles) / H. Coiffait // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1963. – Vol. 98. – P. 372–420.
49. Coiffait, H. *Quedius* nouveaux. 5e note sur le genre *Quedius* / H. Coiffait // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1967a. – Vol. 105. – P. 44–54.
50. Coiffait, H. *Quedius* nouveaux ou mal connus / H. Coiffait // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1967b. – Vol. 103. – P. 391–424.
51. Coiffait, H. *Quedius* nouveaux. 5e note sur le genre *Quedius* / H. Coiffait // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1969. – Vol. 105. – P. 44–54.
52. Coiffait, H. Staphylinidae d'Ouzbekistan / H. Coiffait // L'Entomologiste. – 1970. – Vol. 26. – P. 142 – 148.
53. Coiffait, H. Staphylinides nouveaux d'U.R.S.S. récoltés par S.M. Khnzorian-Iablokoff / H. Coiffait // Nouvelle Revue d'Entomologie. – 1975. – Vol. 5. – №. 1. – P. 31–37.
54. Coiffait, H. Note sur quelques *Quedius* et *Heterothops* nouveaux ou mal connus (Coleoptera: Staphylinidae) / H. Coiffait // Nouvelle Revue d'Entomologie. – 1977. – Vol. 7. – №. 2.–P. 133–143
55. Coiffait, H. Coléoptères staphylinides de la région paléarctique occidentale III. Sous famille Staphylininae, Tribu Quediini. Sous famille Paederinae, Tribu Pinophilini / H. Coiffait // Nouvelle Revue d'Entomologie. – 1978. – Vol. 8. – №. 4. – P. 1–364.
56. Erichson, W.F. Die Käfer der Mark Brandenburg / W.F. Erichson // Berlin: F. H. Morin. – 1937. – Vol. 1. – №. 2. – P. 385–740.
57. Eppelsheim, E. Staphylinidae / E. Eppelsheim // Beiträge zur Kenntniss der Kaukasischen Käferfauna. Verhandlungen naturforschenden Vereines in Brünn. –1878a. –Vol. 16. – P. 90–131.
58. Eppelsheim, E. Neue Staphylinen. Entomologische Zeitung / E. Eppelsheim // Stettin. – 1878. – Vol. 39. – P. 417–424.
59. Eppelsheim, E. Neue Staphylinen Central-Asiens / E. Eppelsheim // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1888. – Vol. 32. – №. 1. – P. 49–67.
60. Eppelsheim, E. Neue Staphylinen aus den Kaukasus ländern, besonders aus Circassien / E. Eppelsheim // Wiener Entomologische Zeitung. – 1889. – Vol. 8. – P. 11–22.

61. Eppelsheim, E. Zur Staphylinen fauna Turkestan's / E. Eppelsheim // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1892. – P. 321–346. <https://doi.org/10.1002/mmnd.48018920111>
62. Ganglbauer, L. Die Käfer von Mitteleuropa. Die Käfer der österreichisch-ungarischen Monarchie, Deutschlands, der Schweiz, sowie des französischen und italienischen Alpengebietes. 2. Familienreihe Staphylinoidea. Theil I. Staphylinidae, Pselaphidae / L. Ganglbauer. – Wien: Carl Gerold's Sohn, 1895 – 881 pp.
63. Gridelli, E. Studi sul genere *Quedius* Steph. (Coleoptera: Staphylinidae). Secondo contributo. Specie della regione paleartica / E. Gridelli // Memorie della Società Entomologica Italiana. – 1924.– Vol. 3. – №. 1. – P. 5–180.
64. Gusarov, V.I. *Quedius cruentus* (Olivier) (Coleoptera, Staphylinidae), a Palaearctic Species New to North America / V.I. Gusarov // The Coleopterists Bulletin. – 2001. – T. 55. – №. 3. – P. 374–378.
65. Hall, T. BioEdit, version 7.2. 5 / T. Hall. – North Carolina State University, Department of Microbiology. Program and documentation, 2005.
66. Herman, L.H. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second Millennium. VI. Staphylinine Group (Part 3). Staphylininae: Staphylinini (Quediina, Staphylinina, Tanygnathinina, Xanthopygina), Staphylinidae: Incertae Sedis fossils, Protactinae / L.H. Herman // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 2001. – Vol. 265. – P. 3021 – 3840.
67. Hochhuth, J.H. Die Staphylinen-Fauna des Kaukasus und Transkaukasiens / J.H. Hochhuth // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1849. – Vol. 22. – №. 1. – P. 18–214.
68. Hochhuth, J.H. Beitræge zur naeheren Kenntniss der Staphylinen Russlands. Enthaltend Beschreibung neuer Genera und Arten, nebst Erläuterungen noch nicht hinlänglich bekannter Staphylinen des russischen Reichs / J.H. Hochhuth // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1851. – Vol. 2. – №. 3. – P. 3–58.
69. Hochhuth, J.H. Beiträge zur näheren Kenntnis der Staphyliniden Russlands / J.H. Hochhuth // Bulletin de la Société Impériale Naturalistes de Moscou. – 1862. – Vol. 35. – №. 3. – P. 1–113.

70. Hu, J.Y. et al. Two new species of *Quedius* Stephens, subgenus *Raphirus* Stephens from Yunnan, Southwest China (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) / J.Y. Hu, L.Z. Li, G.H. Cao // ZooKeys. – 2012. – №. 165. – P. 47–55.
71. Le Conte, J.L. Classification of the Coleoptera of North America. Part. 1 / J.L. Le Conte // Prepared for the Smithsonian Institution. Smithsonian Miscellaneous Collections. – Vol. 3. – №. XXV. – P. 1–214.
72. Luze, G. Beitrag zur Staphyliniden Fauna von Russisch Central Asien (Coleoptera) / G. Luze // Horae Societatis Entomologicae Rossicae. – Vol. 37. – P. 74–115.
73. Majka, C.G., Brown, L. *Quedius spelaeus* Horn, a troglomorphic beetle discovered in New Brunswick, Canada / C.G. Majka, L. Brown // Journal of the Acadian Entomological Society. – 2010. – Vol. 6. – №. 11. – P. 44–47.
74. McKeown, N. et al. Isolation and characterisation of the first microsatellite markers for the European stag beetle, *Lucanus cervus* (Coleoptera: Lucanidae) / D. Harvey, A. Healey, I. Skujina, K. Cox, & P. Shaw // European Journal of Entomology. – 2018. – Vol. 115. – P. 620–623.
75. Posada, D. jModelTest: phylogenetic model averaging / D. Posada // Molecular biology and evolution. – 2008. – Vol. 25. – №. 7. – P. 1253–1256.
76. Rambaut, A. FigTree 1.4. 2 software / T. Rambaut. – Institute of Evolutionary Biology, University. Edinburgh. – 2014.
77. Redtenbacher, L. Fauna austriaca. Die Käfer / L. Redtenbacher. – Ed. 2. Wien: C. Gerold's Sohn, 1857. – pp. 129–976.
78. Ronquist, F. et al. Draft MrBayes version 3.2 manual: tutorials and model summaries [электронный ресурс] / F. Ronquist, J. Huelsenbeck, M. Teslenko. – 2001. – режим доступа: <http://brahms.biology.rochester.edu/software.html>.
79. Roubal, J. Zwei neue Staphyliniden aus dem paläarktischen Gebiete / J. Roubal // Entomologische Mitteilungen. 1914. – Vol. 3. – №. 6. – P. 164–166.
80. Roubal, J. Vier neue Coleopteren aus SSSR / J. Roubal // Entomologische Blätter. – 1929. – Vol. 25. – №. 1. – P. 46–48.
81. Ryabukhin, A.S. A catalogue of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae exclusive of Aleocharinae) of the northeast of Asia / A.S. Ryabukhin. – Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 1999. – 137 pp.

82. Salnitska, M., Solodovnikov, A. Taxonomy of the poorly known *Quedius mutilatus* group of wingless montane species from Middle Asia (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini) / M. Salnitska, A. Solodovnikov // European Journal of Taxonomy. – 2018a. – Vol. 401. – P. 1–17. doi.org/10.5852/ejt.2018.401
83. Salnitska, M., Solodovnikov, A. Hypogean presumably sister species *Quedius repentinus* sp. n. from Altai and *Q. roma* from Sikhote-Alin (Coleoptera: Staphylinidae): a disjunct distribution or poorly sampled Siberia? / M. Salnitska, A. Solodovnikov // Zootaxa. – 2018b. – Vol. 4394. – №. 1. – P. 95–104. doi: 10.11646/zootaxa.4394.1.5
84. Salnitska, M., Solodovnikov, A. Revision of the *Quedius* fauna of Middle Asia (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) / M. Salnitska, A. Solodovnikov // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2018c. – Vol. 65. – №. 2. – P. 117–159. doi : 10.3897/dez.65.27033
85. Salnitska, M., Solodovnikov, A. Rove beetles of the genus *Quedius* (Coleoptera: Staphylinidae) fauna of Russia: a key to species and the annotated catalogue / M. Salnitska, A. Solodovnikov // ZooKeys. – 2019.– №. 847. – P. 1–100. doi: 10.3897/zookeys.847.34049
86. Serri, S. et al. Genetic variability of two ecomorphological forms of *Stenus* Latreille, 1797 in Iran, with notes on the infrageneric classification of the genus (Coleoptera, Staphylinidae, Steninae) / S. Serri, J. Frisch, T. von Rintelen // ZooKeys. – 2016. – №. 626. – P. 67.
87. Schaum, H. Catalogus Coleopterorum Europae. Herausgegeben vom Entomologischen Verein in Stettin. Vierte Auflage / H. Schaum. – Berlin: Schaum, 1852. – v + 96 pp.
88. Schaum, H. Catalogus Coleopterorum Europae / H. Schaum. – Berlin: Nicolai, 1859. – iv + 121 pp.
89. Schülke, M., Smetana, A. Staphylinidae / M. Schülke, A. Smetana In: Löbl I, Löbl D (Eds) Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 2. Hydrophiloidea–Staphylinidea, Revised and updated edition. – Brill, Leiden, Boston, 2015. – P. 304–1134.
90. Smetana, A. Revision of the tribe Quediini of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Smetana // Memoirs of the Entomological Society of Canada. – 1971. – Vol. 79. – №. Vi. – P. 1–303.
91. Smetana, A. Revision of the tribe Quediini of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae). Supplementum 4 / A. Smetana // The Canadian Entomologist. – 1978a. – Vol. 110. – P. 815–840.

92. Smetana, A. Remarks on some Siberian *Quedius* (Coleoptera, Staphylinidae) / A. Smetana // Entomologische Blätter. – 1978b. – Vol. 74. – №. 1–2. – P. 84–88.
93. Smetana, A. Revision of the tribe Quediini of America North of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae). Supplementum 6 / A. Smetana // The Coleopterists Bulletin. – 1990. – Vol.44. – №. 1. – P. 95–104.
94. Smetana, A. Taxonomic and faunistic contributions to the knowledge of Palaeartic Quediina (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) / A. Smetana // Elytra. – 1995. – Vol. 23. – №. 1. – P. 77–88.
95. Smetana, A. *Quedius (Quedius) sundukovi* (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini, Quediina), an Interesting New Species from the Russian Far East / A. Smetana // Elytra, Tokyo. – 2003. – Vol. 31. – №. 1. – P. 189–193.
96. Smetana, A. *Velleius* Leach, 1819 stat. nov., a subgenus of *Quedius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini: Quediina) / A. Smetana // Studies and Reports, Taxonomical Series. – 2013. – Vol. 9. – №. 1. – P. 201–206.
97. Smetana, A. Taxonomic review of the ‘quediine’ subtribes of Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) of mainland China / A. Smetana. – Prague, Nakladatelství Jan Farkač, 2017. – 434 pp.
98. Smetana, A., Webster R. P. A new species of the genus *Quedius* Stephens, 1829, subgenus *Microsaurus* Dejean, 1833, from northeastern North America (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini, Quediina) / A. Smrtana, R.P. Webster // ZooKeys. – 2011. – №. 126. – P. 39–47.
99. Smetana, A., Shavrin, A.V. Contribution to the knowledge of the genus *Quedius* Stephens, 1829 of Siberia and Russian Far East (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini: Quediina) / A. Smetana, A.V. Shavrin // Linzer biologische Beiträge. – 2018. – Vol. 0050. – №. 1. – P. 825–836.
100. Solodovnikov, A. Taxonomy and faunistics of some species of *Quedius* Stephens, 1829 from the Caucasus and Asia Minor (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Solodovnikov // Koleopterologische Rundschau. – 2002a. – Vol. 72. – P. 137–158.
101. Solodovnikov, A. A remarkable pair of syntopic nidicolous sibling species of *Quedius* Stephens, 1829 from the Caucasus (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / A. Solodovnikov // Russian Entomological Journal. – 2002b. – Vol. 11. – №. 3. – P. 265–272.

102. Solodovnikov, A. Taxonomy and faunistics of some West Palearctic *Quedius* Stephens subgenus *Raphirus* Stephens (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Solodovnikov // *Koleopterologische Rundschau*. – 2004. – Vol. 74. – P. 221–243.
https://www.zobodat.at/pdf/KOR_74_2004_0221-0243.pdf
103. Solodovnikov, A. Revision and phylogenetic assessment of *Afroquedius* gen. nov. from South Africa: toward new concepts of the genus *Quedius*, subtribe *Quediina* and reclassification of the tribe *Staphylinini* (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / A. Solodovnikov // *Annals of the Entomological Society of America*. – 2006. – Vol. 99. – №. 6. – P. 1064–1084.
104. Solodovnikov, A. Rove beetle subtribes *Quediina*, *Amblyopinina* and *Tanygnathinina*: systematic changes affecting Central European fauna (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) / A. Solodovnikov // *ZooKeys*. – 2012. – №. 162. – P. 25–42.
105. Solodovnikov, A., Schomann, A. Revised systematics and biogeography of ‘*Quediina*’ of sub-Saharan Africa: new phylogenetic insights into the rove beetle tribe *Staphylinini* (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Solodovnikov, A. Schomann // *Systematic Entomology*. – 2009. – Vol. 34. – №. 3. – P. 443–466.
106. Solodovnikov, A., Hansen, A.K. Review of subterranean *Quedius*, with description of the first hypogean species from the Russian Far East (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini) / A. Solodovnikov, A.K. Hansen // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 4170. – №. 3. – P. 475–490.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4170.3.3>
107. Stephens, J.F. A systematic catalogue of British insects / J.F. Stepehens. – 11, 1829. – 388 pp.
108. Tamura, K. et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, & S. Kumar // *Molecular biology and evolution*. – 2013. – Vol. 30. – №. 12. – P. 2725–2729.
109. Thomson, C.G. Försök till uppställning af Sveriges Staphyliner / C.G. Thomson // *Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar*. – 1858. – Vol. 15. – P. 27–40.
110. Thomson, C.G. Skandinaviens Coleoptera, synoptiskt bearbetade / C.G. Thomson // *Lund: Berlingska Boktryckeriet*. – 1859. – Vol. 1. – P. 1–290.
111. Waterhouse, C.O. Catalog of British Coleoptera / C.O. Waterhouse. – London: Taylor and Francis, 1858. – iv + 3–117 pp.

112. Wüsthoff, W. Die Forcipes der mir bisher bekannt gewordenen Arten der Gattung *Quedius* / W. Wüsthoff // Entomologist Tidskrift. – 1938. – Vol. 59. – P. 214–223.
113. Zheng, F.K. New species and records of *Quedius* (*Raphirus*) *multipunctatus* and Hinmalayicus groups (Coleoptera: Staphylinidae) from China / F.K. Zheng // Oriental Insects. – 2003. – Vol. 37. – №. 1. – P. 289–300.
114. Zheng, F.K. et al. Three new species of the subgenera *Microsaurus* and *Raphirus* of the genus *Quedius* from China (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) / F.K. Zheng, F. Xiao, J. Li // 動物分類學報. – 2007. – Vol. 32. – №. 2. – P. 301–307.
115. Zheng F., Zheng, X. Three new species of the genus *Quedius* (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) from China / F. Zheng, Z. Zheng // Acta Zootaxonomica Sinica. – 2006. – Vol. 31. – №. 1. – P. 173–179.
116. Zhu L.L. et al. Two new species of the genus *Quedius* from Tibet, China (Coleoptera: Staphylinidae) / L.L. Zhu, L.Z. Li, Y. Hayashi // Entomological Review of Japan. – 2006. – Vol. 61. – №. 1. – P. 39–44.

SAINT-PETERSBURG STATE UNIVERSITY

As a manuscript

Salnitska Maria Alekseevna

**ROVE-BEETLES OF THE GENUS *QUEDIUS* (STAPHYLINIDAE: STAPHYLININI) OF
RUSSIA AND MIDDLE ASIA: TAXONOMY, DISTRIBUTION AND ECOLOGY**

Speciality 03.02.04 – zoology

Thesis for the degree of Candidate
of Biological Sciences

Scientific supervisor:
Candidate of Biological Sciences
Konstantinov Fedor Vladimirovich

Scientific supervisor:
Candidate of Biological Sciences
Solodovnikov Alexey Yurievich

Saint-Petersburg

2019

TABLE OF CONTENTS

INTRODUCTION	51
Chapter 1. Systematization and synthesis of literature and collection data	62
Chapter 2. The <i>Quedius</i> fauna of Russia and Middle Asia.....	65
2.1. The degree of knowledge about fauna	65
2.2. The species composition and distribution patterns of species	67
2.3. Biology and ecology	68
Chapter 3. Taxonomy and species delimitation of <i>Quedius</i>	69
3.1. Processing of type materials and taxonomic decisions.....	69
3.2. Taxonomy problems and diagnostics of species.....	70
Chapter 4. Variability and species boundaries of <i>Quedius</i> : traditional and modern approaches.....	74
4.1. Traditional methods of studying the intra- and interspecific variability.....	75
4.2. Combined application of modern approaches of studying the variability	77
CONCLUSIONS.....	81
REFERENCES.....	83

INTRODUCTION

The rove beetle genus *Quedius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) is one of the most species-rich and taxonomically complex groups in the Staphylinidae. Currently it comprises about 700 species distributed in the Holarctic region (Brunke et al., 2016; Smetana, 2018). Although species of *Quedius* mostly prefer forest leaf litter, they can also be found in other ground-based debris in other biotopes including open landscapes. *Quedius* can be found in a wide variety of microhabitats, including such special ones as cavities under stones deeply immersed into the soil, mammal burrows, birds nests and anthills (Coiffait, 1978; Tikhomirova, 1973; Solodovnikov, 2006 etc.). The distribution of *Quedius* species through geographic areas, landscapes, and microhabitats reflects modern ecological conditions and paleogeographic processes. This makes this genus a good model for studying various aspects of terrestrial ecosystems. Overall *Quedius* has great potential for evolutionary, ecological, biogeographic and applied research.

However, this potential is not used due to the extremely insufficient degree of knowledge of *Quedius*. Even though the polyphyly of this genus is a proven fact (Solodovnikov, 2006; Brunke et al., 2016), a phylogenetic analysis that would identify monophyletic groups for splitting this vast complex of species, is currently impossible because of the poorly studied *Quedius* faunas and confusing alpha taxonomy of its certain species. Problems of the species diagnostics in this genus are primarily associated with subtle morphological differences between closely related species, on the one hand, and a significant degree of intraspecific variation, on the other. In particular, in the Palaearctic region, the territory of Russia and Middle Asia form a huge gap in our knowledge about *Quedius*.

Our work is aimed at filling these gaps. For an extensive and extremely poorly studied fauna of Russia we compiled an annotated catalog of the species and identification keys that required critical examination of the vast and diverse literature data, as well as extensive material in the collections. A comprehensive taxonomic revision of the genus was carried out for an ecologically more homogeneous territory of Middle Asia. In both cases, we faced the problems of species delimitation based on the morphological characters. Usually, species of *Quedius* were delimited from each other by traditional methods. However, given the actively developing modern species delimitation methods based on molecular data and geometric morphometrics, we conducted a detailed study of variability for *Quedius umbrinus*. Alpha-taxonomy of this species based on traditional methods is very controversial. Therefore, this species was chosen for a preliminary study using molecular genetic and morphometric methods and their assessment for future wider use in studies of *Quedius* species of Russia, Middle Asia and other large territories.

All the elements of our work has been focused on a comprehensive study of *Quedius* species in order to gain more complete knowledge of the Palearctic biodiversity and to improve methods of species diagnostics. This is also critically important for the further, more detailed study of particular species of *Quedius* and phylogenetic revision of this genus in the future.

Composition and diagnosis of the genus Quedius.

Since the description of the genus *Quedius* (Stephens, 1829) and the first publications of the XIX century (Erichson, 1839; Lacordaire, 1854; Thomson, 1858, 1859; LeConte, 1861, etc.), the number of species from different areas of the world belonging to this genus has steadily increased. As a result, *Quedius* turned into a huge taxon without a clear diagnosis, later referred to as the “*Quedius* complex” (Chatzimanolis et al., 2010).

From the time of its original description and to the present, the composition of the genus has been repeatedly revised (Coiffait, 1978; Brunke et al., 2016, etc.). Thus, according to the currently adopted system of the genus reflected in the latest global catalog of Staphylinidae (Herman, 2001), the genus *Quedius* is distributed throughout the world and includes about 800 species. It is divided into ten subgenera devoid of unambiguous diagnostic characters. As a result, a significant number of species are placed to one or another subgenus conventionally.

In the last decade, based on a series of morphological (Solodovnikov, 2006; Solodovnikov, Schomann, 2009; Brunke, Solodovnikov, 2013) and molecular (Brunke et al., 2016) studies, it was shown that *Quedius* is an exclusively Holarctic genus, contrary to its previous global concept implied bipolar distribution that was difficult to explain. For example, it was revealed that all endemic species of New Zealand and Australia, previously described as *Quedius*, do not even belong to the subtribe *Quediina*, and should be reclassified among the previously described or new genera in the subtribe *Amblyopinina* (Solodovnikov, 2012). But even in such more narrow Holarctic sense the genus *Quedius* is not monophyletic (Solodovnikov, 2006; Brunke, et al., 2016) and needs a revision. It is already clear that some of its subgenera will become independent genera, such as *Quedius* s. str. or *Microsaurus*, while others, such as the polyphyletic subgenus *Raphirus*, will change not only its rank, but also the composition.

Traditionally *Quedius* (Ganglbauer, 1895; Porta, 1926, and others) was characterized by the presence of infraorbital ridges and the shape of prothorax with the deflected hypomeres. Later it is became known that the infraorbital ridges in different species assigned to *Quedius* are not always homologous, and the deflected hypomeres are a very homoplastic character, often found in other genera of the tribe Staphylinini (Solodovnikov, 2006).

According to the latest data the following combination of characters is used for the identification of Holarctic *Quedius* (Smetana, 1971; Coiffait, 1978; Solodovnikov, 2006):

- presence of well developed infraorbital ridges extended from the neck to (or nearly to) the base of mandible;
- normally elongated first antennal segment (not longer than second and third together);
- pronotum with deflected hypomera not visible in lateral view;
- pronotum with dorsal rows of one to three punctures on the disk;
- mesoscutellum with two basal carinae;
- epipleura without longitudinal row of spines;
- aedeagus with parameres fused into a single lamella, often with sensory peg setae underneath.

This is a diagnostic combination of characters, not the list of synapomorphies. They distinguish *Quedius* species from species in any other genera of Staphylinini on a global scale. In the current work the genus *Quedius* is accepted in accordance with the given diagnosis as a polyphyletic Holarctic taxon consisting of six subgenera: *Quedius* s. str., *Distichalius*, *Megaquedius*, *Microsaurus*, *Paraquedius*, *Raphirus* and *Velleius*. This is the same concept as, for example, in the latest catalogue of Palearctic Staphylinidae (Schülke, Smetana, 2015).

Local faunas of Quedius, their state of knowledge. The faunas of the genus *Quedius* (in its narrow, Holarctic sense) are studied very unevenly. In this respect, only North America and Central Europe are studied quite well. The *Quedius* fauna of North America was revised as far back as in 1971 (Smetana, 1971), with supplements by the author of the revision and other specialists (Smetana, 1971, 1978a, 1990; Gusarov, 2001; Majka et al., 2009; Smetana, Webster, 2011 et al.). For historical reasons, the *Quedius* fauna of Europe, especially its central part is studied even more thoroughly (Schaum, 1852, 1859; Redtenbacher, 1857; Waterhouse, 1858 et al.) with the latest modern synthesis supplemented by identification keys and information about the distribution and biology of all species (Schülke, Assing, 2012).

As far as other regions are concerned, there is also a revision of *Quedius* fauna of China (Smetana, 2017), which is a synthesis of the numerous papers its author and some Chinese specialists (Hu et al., 2012; Cai & Zhou, 2015; Zheng, 2003; Zheng et al., 2006, 2007; Zhu et al., 2006 и др.). However, it is premature to call this monograph an exhaustive revision, since the collections and taxonomic papers on the fauna of China are still insufficient for a comprehensive knowledge of such a big and diverse area. A large number of *Quedius* species obviously remain undescribed, especially from various mountain regions of China.

Any other regions are less studied, or not studied at all. Such an unevenness can be explained by the local peculiarities of the *Quedius* fauna and historical reasons. For example, the fauna of *Quedius* in North America is rather poor and until the revision by Smetana (1971) it was unexplored. So there were no complex legacy in the taxonomy of species of this region arising from

the requirement to check many historical works and type material. On the contrary, one of the main reasons of the insufficient knowledge of particular regions of the Western and Southern Palaearctic is precisely the fact that various authors published many inconsistent papers with the descriptions of new species or their varieties based on fragmentary material and without taking into account intraspecific variability.

There is only one work on *Quedius* of Western Palearctic (in broad sense, from Western Europe to Lake Baikal in the east and Afghanistan and Iran in the south) which was published back in 1978 (Coiffait, 1978). This work includes identification keys, diagnoses of all species, numerous descriptions of new species, information on the distribution and biology of all species, as well as illustrations of the characters of external morphology and aedeagus. Despite the unique significance of this publication due to its large coverage, it has big drawbacks such as superficial study of taxonomic details without considering intraspecific variability and extremely fragmented material. These led to the fact that many species there were described incorrectly and need to be revised or redescribed. Meanwhile many of the species described in that monograph are already synonymised (Solodovnikov, 2004; Assing, 2017, 2018 et al.).

At the time of the most of the abovementioned publications, the genus *Quedius* was understood in its maximum, very polyphyletic global composition. But the Holarctic limitations of those publications led to the fact that the 'classical' division of the genus into subgenera did not cause any particular problems, although Coiffait (1978) and Smetana (1971, 2013) made certain changes to that system.

State of knowledge of *Quedius* of Russia and Middle Asia.

The vast and partly inaccessible territories of Russia and Middle Asia remain one of the most poorly studied regions of Holarctics. The first mentions of *Quedius* from Russia belong to Hochhuth, who published several faunal lists of the Caucasian staphylinids (Hochhuth, 1849), as well as such list for Russia and adjacent territories (Hochhuth, 1851, 1862). At the same time, various authors described a number of *Quedius* species from the European part of Russia (Poppius, 1908), Siberia and Far East (Fauvel, 1875; Eppelsheim, 1886, 1887; Bernhauer, 1902; Roubal, 1914, 1929). These works prompted further research and the accumulation of the information on distribution and biology of various *Quedius* species of Russia.

Throughout the rest of the 20th and the beginning of 21st centuries the amount of the taxonomic publications that touched upon *Quedius* of Russia significantly grew and included many species described from the Russian parts of the Caucasus (Coiffait, 1967; Solodovnikov, 2002a, 2004), Altai Mountains (Coiffait, 1969), Siberia (Kirshenblat, 1933; Coiffait, 1975; Smetana, 1978b, 1995), Far East (Solodovnikov & Hansen, 2016; Smetana, 2003; Smetana & Shavrin, 2018), or

other regions. However, the largest amount of works accumulated over the past centuries consists of faunistic publications published in various local journals, gazettes, and conference theses. Usually they cover local faunas within the political borders of various larger or smaller regions of Russia, such as, Komi Republic (Shilov, 1975; Konakova, 2011a, b), Crimea Republic (Gusarov, 1989), Tula (Dorofeev, 2013), Samara (Goreslavets et al., 2002; Goreslavets, 2014, 2016) and Rostov Provinces (Khachikov, 2017), Mordovia Republic (Ruchin, 2016), Chuvashia Republic (Semenov, Egorov, 2009, 2010), Kamchatka Territory (Ryabukhin, 1999, 2008, 2010) and others. In some cases, they are devoted to individual mountain ranges, such as Ural (Kolesnikova, 2008, 2010, 2012 etc.), Caucasus (Solodovnikov, 1998, 2002a, 2002b, 2004), Kuznetsky Altai (Babenko, 1991) etc.; protected areas such as reserves and national parks: Pechora-Ilych Nature Reserve (Kolesnikova, Taskaeva, 2003), Zhiguli Nature Reserve (Goreslavets, 2010), Meshchyora National Park (Semenov, 2009 etc.), Mordovski Nature Reserve (Semenov, 2017 etc.), Visim Nature Reserve (Uhova, 1999), Denezhkin Kamen Nature Reserve (Ermakov, 2003), Kabardino-Balkarski Nature Reserve (Aiydov, 2015) and others. Usually, such publications are not included in the world bibliographic databases (Web of Science, Scopus and others) and well-known catalogs of Staphylinidae (Herman, 2001; Schülke, Smetana, 2015). Therefore, the information on the distribution and biology of species *Quedius* contained therein remains inaccessible.

It is noteworthy that there was not a single special work devoted to the *Quedius* fauna of Russia. All species lists of *Quedius* usually were included in general Staphylinidae catalogs or lists. Such publications on the fauna of Russia are either outdated or contain minimal, clearly insufficient information about morphology, distribution and biology of species of *Quedius*. Also, there are no any working identification keys of *Quedius* for Russia, apart from the extremely incomplete and outdated identification keys with 11 species (Jacobson, 1905; Bogdanov-Katkov, 1930) and later with 50 (Kirshenblat, 1965). The catalog of Staphylinidae of the Soviet Union by Tikhomirova (1973) should be of course mentioned among the taxonomic catalogs including *Quedius* and relevant to the fauna of Russia. But now it is largely outdated and does not contain any references to any previous species records summed up there. The more modern catalog of the Palearctic Staphylinidae (Schülke, Smetana, 2015) also does not contain references vouchering the distribution data given in a very generalised form. For example, the territory of Russia in this catalog is divided only into six very large regions.

Herman (2001) remains perhaps the most informative catalog of the world Staphylinidae, and *Quedius* in particular, including its summary of all foreign and some Russian publications for each species, very incomplete for the latter. Thus, despite the relatively large amount of publications on *Quedius* of Russia, understanding of the taxonomy, distribution and biology of many species remains poor and extremely fragmented. Some species described from Russia are hitherto known

only from the original description. Moreover, for some regions of Russia there are no any records of *Quedius*, or at at most there are only fragmentary records for single species. In accordance with the papers of the last decades (for example, Smetana, 2003; Solodovnikov, Hansen, 2016; Smetana, Shavrin, 2018) it is obvious that the local faunas of *Quedius* of such vast regions as Altai and Far East that are favorable for *Quedius* in natural and climatic sense, remains practically unexplored.

So far, the *Quedius* fauna of Middle Asia also has been studied very fragmentary. The first *Quedius* materials collected in Middle Asia came to European museums at the end of the 19th century, which made it possible to describe a total of 11 species by such authors as Eppelsheim (1888, 1892), Luze (1904) and Bernauer (1918). Unfortunately, the species descriptions of *Quedius* in the late XIX and early XX centuries did not have a single standard and they could be detailed or very brief. Moreover, they did not include drawings of the aedeagus, which are extremely important for the diagnosis and identification of the species in modern conditions. Although, some of these species were redescribed later based on external morphology (Gridelli, 1924), the first images of the structures of the aedeagus appeared only in Wüsthoff (1938).

A significant, but controversial contribution to the study of *Quedius* of Middle Asia was made by Coiffait (1954, 1955, 1963, 1967, 1969, 1970, 1975, 1978). The first aedeagal illustrations of many hitherto known and new species appeared for the first time in his publications. Also, the species from Middle Asia were included in his above-mentioned identification keys for *Quedius* of Western Palearctic (Coiffait, 1978). Unfortunately, too many species in Coiffait's publications were described based on fragmentary material, the type specimens of some species were not studied, and some earlier publications, for example, the species described by Luze (1904), were missed altogether. In contrast to the fauna of Russia, the number of local faunistic publications on *Quedius* in Middle Asia is relatively low. Due to the lack of a good taxonomic base, the identifications of species in those few publications (Kashcheev, 1984, 1985, 2002; Kadyrov et al., 2014; Gabdullina, 2016) are very unreliable. Overall it is obvious that with respect to *Quedius* the territories of Russia and Middle Asia are the least studied in the Palearctic. Studies of this genus, therefore, need to be developed both at the faunistic and taxonomic levels.

On the species delimitation problem in the genus Quedius. Some species of *Quedius* are characterized by strong variability as in external morphology, such as the coloration of elytra in *Q. suramensis* (Solodovnikov, 2002a), as well as in the structure of the aedeagus, for example in *Q. umbrinus* (Solodovnikov, 2002a; Assing, 2018, etc.). This feature has led to the fact that different forms of some common species, such as *Q. boops*, *Q. limbatus*, *Q. scintillans*, *Q. suturalis* and others, have been repeatedly described as different species. Such a significant variability is inherent not only for widespread species, but also for local endemics. A traditional approach to such

variable species is the study of a representative sample of the specimens from all over the area. It gives an idea about the extent of variability and presence of hiatus among the continuously varying forms. In cases of certain *Quedius* species, however, such traditional morphological methods for assessing polymorphic characters do not really work for finding hiatus between forms.

A good example of such kind of species in *Quedius* is *Q. umbrinus* with hitherto known 12 synonyms (Assing, 2018, 2019). These synonyms were proposed simply on the basis of a brief statement of the wide range of *Q. umbrinus* variability. In other groups of beetles, methods based on the use of molecular and morphometric data are well proven and successfully applied to solve such complex cases of variability (Bai et al., 2018; Bergsten, 2017; Salinas et al., 2017 and others). Unfortunately, such methods are only gaining popularity in staphylinids (Song et al., 2014; Serri et al., 2016) and, accordingly, such methodological framework still needs to be developed in this group of beetles. It is obvious that in the case of *Quedius*, it is necessary to use these additional methods along with the traditional approaches.

Based on the issues discussed above, **the scientific problem addressed in this thesis and its relevance** can be formulated as follows:

- the genus *Quedius* is one of the most complex and large among Staphylinidae beetles; it is a good model group for the study of biota in terrestrial ecosystems and has a large and practically unrealized potential for evolutionary, biogeographical, ecological, and general biological research;
- the phylogeny of the genus is poorly known and in accordance with the data of the last decade, it is known that the genus is polyphyletic and needs revision;
- progress in this direction is hampered by the intricate taxonomy of *Quedius* and insufficient knowledge of its species diversity;
- large areas and landscape features of such vast and unique regions of the Palaearctic as Russia and Middle Asia led to the formation of rich *Quedius* faunas there, which are poorly studied or not studied at all;
- there are significant difficulties in understanding the variability and species boundaries in some complexes of similar *Quedius* species because of shortage of material and insufficiently developed methodological basis for such investigations.

The object of this research is the species of the genus *Quedius* of Russia and Middle Asia and **the subject** is their taxonomy, diagnostics, variability, distribution and biology.

The purpose of this work is the complex study of the fauna and taxonomy of *Quedius* of Russia and Middle Asia including the following tasks:

1. Clarification of the species composition of *Quedius* in Russia and Middle Asia based on the critical analysis and summary of literature data, as well as the study of available national and foreign collections.
2. Taxonomic revision of certain species based on the type and additional collection material.
3. Compiling an annotated catalog of species of Russia and conducting a complete taxonomic revision of the fauna of Middle Asia.
4. Enriching the data on the distribution and biology of *Quedius* species in Russia and Middle Asia.
5. Critical analysis of traditionally used and new morphological diagnostic characters for compiling illustrated identification keys for *Quedius* species of Russia and Middle Asia.
6. Investigation of features and types of inter- and intraspecific variability of *Quedius* species.

The scientific novelty of this research is based on the following main results:

1. The species composition of *Quedius* of Russia (88 species) and Middle Asia (28 species) was clarified for the first time and presented in the form of an annotated catalogue for Russia and a comprehensive taxonomic revision for Middle Asia.
2. Two species are described as new to science, seven redescribed and nine synonymised.
3. Identification keys were prepared for *Quedius* species of Russia and Middle Asia for the first time.
4. Data on the morphology and variability of the most important diagnostic characters for many *Quedius* species from Russia and Middle Asia, as well as data on their distribution and biology, have been significantly updated and refined.

Theoretical and methodological significance of this research consists of the significant update of knowledge about one of the largest and common groups of insects and enriching the Russian and world collections of this group by new extensive materials identified and studied for the first time. The results obtained in this work can be used in further phylogenetic, taxonomic, faunistic and environmental studies, including the preparation of state inventories of the animal world, the inventory of regional faunas and protected areas, the development of environmental protection actions and environmental monitoring. The keys will be used for identification of *Quedius* species by specialists in various fields of science. Also the results of this work can be used in the preparation of teaching materials for the university courses in entomology or invertebrate zoology. The structure of the *Quedius* catalog of the fauna of Russia and a specially created computer database for its compilation can be used for similar inventories of the other poorly studied groups of Staphylinidae beetles in Russia and neighboring countries.

Major theses for the defense:

1. An original annotated list of *Quedius* species of the fauna of Russia was prepared and a taxonomic revision of the genus was conducted for the territory of Middle Asia.
2. It was revealed that the *Quedius* fauna of Russia and Middle Asia includes 104 species belonging to five subgenera: *Distichalius* (2 %), *Microsaurus* (41 %), *Raphirus* (46 %), *Quedius* (s.str.) (10 %) and *Velleius* (1 %).
3. Two new species, *Q. kungeicus* and *Q. repentinus*, are described. The species *Q. fusus*, *Q. humosus*, *Q. lundbergi* are recorded for the first time from the territory of Russia and *Q. fuliginosus*, *Q. sundukovi*, and *Q. pseudonigriceps* from Middle Asia.
4. Seven species are redescribed and, nine synonymised.
5. Characters of external morphology and the structure of the aedeagus traditionally used for the identification, supplemented by characters obtained in the course of this study, are suitable for reliable identification of *Quedius* species; they provide reliably diagnoses for many problematic, insufficiently known or new species of this genus.
6. Based on the critical analysis of the known and newly found morphological characters, original keys with illustrations of the most important morphological structures were compiled for the *Quedius* species of Russia and Middle Asia fauna.

Approbation of the research results. The main theses of this dissertation research were presented at the leading Russian and international scientific conferences:

- 31st International Meeting on Systematics and Biology of Staphylinidae (Brussels, Belgium, 5–8 May 2016);
- XV congress of Russian Entomological Society (Russia, Novosibirsk, 31 July – 7 august 2017);
- 33rd International Meeting on Systematics and Biology of Staphylinidae (Denmark, Copenhagen, 10–13 May 2018).

The main and intermediate results of the thesis were repeatedly reported at the meetings of the Department of Entomology of St. Petersburg State University; at a seminar held jointly by the Laboratory of Insect Systematics of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences and the Department of Entomology of St. Petersburg State University (Russia, Saint-Petersburg, 25 September 2018); at a seminar in the National Collection of insects and arthropods of Canada (Canada, Ottawa, November 6, 2018).

Four peer review papers on the topic of the dissertaion were published in the journals included in the databases Scopus and Web of Science:

Salnitska, M., Solodovnikov, A. Rove beetles of the genus *Quedius* (Coleoptera: Staphylinidae) fauna of Russia: a key to species and the annotated catalogue / M. Salnitska, A. Solodovnikov // ZooKeys. – 2019. – №. 847. – P. 1–100. <https://doi.org/10.3897/zookeys.847.34049>

Salnitska, M., Solodovnikov, A. Hypogean presumably sister species *Quedius repentinus* sp. n. from Altai and *Q. roma* from Sikhote-Alin (Coleoptera: Staphylinidae): a disjunct distribution or poorly sampled Siberia? / M. Salnitska, A. Solodovnikov // Zootaxa. – 2018c. – Vol. 4394. – №. 1. – P. 95–104. doi: 10.11646/zootaxa.4394.1.5

Salnitska, M., Solodovnikov, A. Revision of the *Quedius* fauna of Middle Asia (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) / M. Salnitska, A. Solodovnikov // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2018b. – Vol. 65. – №. 2. – P. 117–159. doi : 10.3897/dez.65.27033.

Salnitska, M., Solodovnikov, A. Taxonomy of the poorly known *Quedius mutilatus* group of wingless montane species from Middle Asia (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini) / M. Salnitska, A. Solodovnikov // European Journal of Taxonomy. – 2018a. – Vol. 401. – P. 1–17. doi.org/10.5852/ejt.2018.401

Materials and methods. The main material for this study came from the rich collections of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (ZIN), Saint-Petersburg, Russia, as well as other leading Russian and foreign scientific organizations: Zoological Museum of Moscow University (ZMMU), Moscow, Russia; Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy Sciences (ISEA), Novosibirsk, Russia; Hungarian Natural History Museum (HNHM) Budapest, Hungary; Zoological Museum (part of the Biological Museum, Lund University) (ZMLU) Sweden; Natural History Museum (NMW), Vienna, Austria; Natural History Museum of Denmark that includes the Zoological Museum formerly known as ZMUC (NHMD), Copenhagen, Denmark; Canadian National Collection (CNC), Ottawa, Canada; Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Paris, France; Finnish Museum of Natural History (LUOMUS), Helsinki, Finland. A lot of materials also were used from the private collections of: A.B. Ryvkin (Moscow, Russia), S.A. Kurbatov (Moscow, Russia); S.K. Alekseev (Kaluga, Russia), A.V. Gontarenko (Odessa, Ukraine), A. Smetana (Ottawa, Canada), A.V. Shavrin (Daugavpils, Latvia), V. Assing (Hannover, Germany), M. Kocián (Praha, Czech Republic), M. Schülke (Berlin, Germany).

Additional material was collected in the following regions and protected areas of Russia: Kaluga Province (Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve, Ugra National Park), Krasnodar Territory

(including Caucasus Nature Reserve), Leningrad, Novosibirsk, Tver, Tula Provinces, Crimea Republic, North Ossetia Alania (including, North Ossetia Nature Reserve).

The following widely used entomological methods were used during this research:

- processing and systematization of literature data using a database developed in Microsoft Access 2010;
- field collecting of material (entomological sifter, Winkler electors and hand collecting with the subsequent fixation of specimens in alcohol and labeling);
- mounting material, preparation of temporary and permanent genitalia samples;
- identification of material based on morphological characters, including the study of types for many species;
- extraction of DNA and amplification with the primers for mitochondrial *COI* I and nuclear *wg* genes, cleaning of extracts, sequencing and the subsequent processing using software BioEdit 7.2.5 (Hall, 2005), Mega 6 (Tamura et al., 2013), jModelTest (Posada, 2008), MrBayes v3.2 (Ronquist et al., 2011) and FigTree 1.4.2. (Rambaut, 2014);
- morphometric analysis in R by Claude (Claude et al., 2004);
- compilation of annotated species list and identification keys;
- creating illustrations of morphological structures and distribution maps, their processing in software Helicon Focus 5.3, Photoshop CS 5.1., Adobe Illustrator CS 5.1., Microsoft Excel 10 and QGIS 2.12.0.

In total, more than seven thousand specimens of the genus *Quedius* were investigated; more than two thousand genitalia preparations and about 500 illustrations were made.

CHAPTER 1.

SYSTEMATIC SUMMARY OF LITERATURE AND COLLECTION DATA

Numerous publications about *Quedius* of Russia and Middle Asia, unfortunately, do not give a complete picture of the fauna of these regions. Nevertheless, the constructive and conscious processing of the available data provides important information on the morphology, distribution and biology of a number of species. Naturally, systematization and storage of information obtained in the course of processing such literature data in combination with collection materials is a rather complicated task. For this purpose we used a database created in Microsoft Access 2010 based on the tables with all the incoming information and corresponding detail for easy entry of information. A user-friendly interface of forms from this database is shown in Fig.1. One of the important advantages of this program is the ability to create any connections between the tables and the cells of the corresponding tables. This newly created database greatly simplified the preparation of an annotated catalog of Russia (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

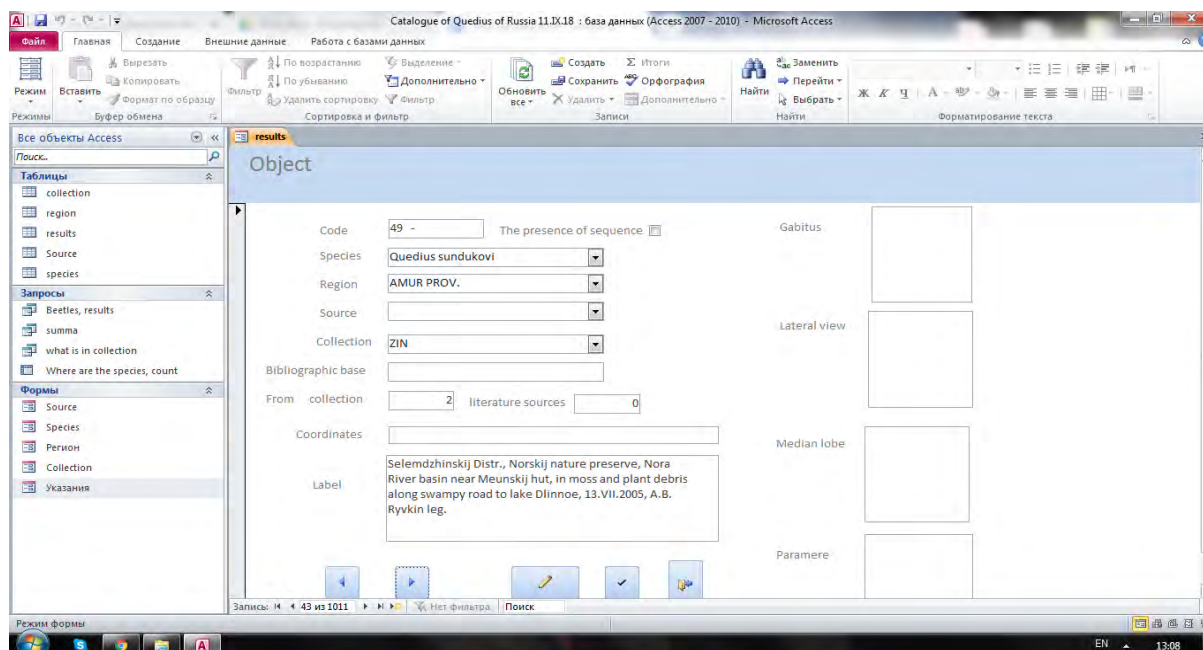


Fig. 1. Example of the data form created in Microsoft Access 2010.

One of the most important problems defined in the process of this work is the early publications which were missed by the subsequent authors and not included in the revisions of the respective territories. These publications contained records for earlier described species, as well as the descriptions of new species. For example, we revealed that the species *Q. solskyi*, *Q. rufilabris*, *Q. fusicornis* and *Q. imitator* described by Luze (1904) overlooked in the later publications are valid

species from Middle Asia. As a result, we redescribed all these species based on the type and other collection material. Also we found 13 erroneous literature records apparently based on misidentifications of the species from Russia and Middle Asia (Salnitska, Solodovnikov, 2018c; 2019). The information about all these misidentifications is given in the Table 1 of our paper (Salnitska, Solodovnikov, 2018c). The finding of misidentifications was greatly facilitated by the examination of the corresponding collection material. For example, one of the most frequent sources of erroneous identifications were the publications of Vitaly Alexandrovich Kascheev (1984, 1985, 2002). A study of his collection at the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences allowed us to detect the specimens with such erroneous identifications.

Ten species are known from Russia only from the literature records, some species are known only from the original descriptions, 9 such species in Russia and 4 in Middle Asia. Of them, we examined the type material for *Q. abdominalis*, *Q. conviva*, *Q. citelli*, *Q. repentinus*, *Q. roma*, *Q. rylvkini* and *Q. sofiri* and confirmed their status as valid species. We were not able to examine type material of two species (*Q. kamchaticus* and *Q. tadjikiscus*). While *Quedius angaricus*, *Q. bucharensis*, *Q. koltzei* and *Q. rufilabris* were described based on female specimens and therefore their identity and status need to be clarified. A number of species known only from the original descriptions are characterized by cryptic biology, such as living in mammalian burrows (*Q. abdominalis*, *Q. citelli* and *Q. conviva*) or in hypogean microhabitats (*Q. repentinis* and *Q. roma*). Sampling this kind of species requires special methods that are rarely applied by non-specialists and, therefore, targeted expeditions are needed to search for such species.

Also, it was difficult to interpret some geographic data mentioned in the literature or on the labels, such as outdated toponyms or incomplete information. In the process of work with such toponyms we used various online databases (Google Maps, Google Earth, Global Gazetteer version 2.3 and others), field diaries stored at the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences and old atlases. That way we found and defined a large number of toponyms what led to a more accurate and complete understanding of the species distributions. We compiled a table with the most complex toponyms based on the materials from the expeditions of Glazunov and Hauser in 1892 and 1898 to Middle Asia, with their current names and geographical coordinates (Table 2 in Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

While carrying out this work, we fully processed the materials of *Quedius* from Russia and Middle Asia stored in the extensive collections of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences and the Zoological Museum of Moscow State University. In doing so we recurated the collection of *Quedius* of the Zoological Institute numbering about 3000 specimens of 100 species. The materials of the remaining institutional and private collections, listed in the Materials and Methods, were studied selectively targeting the most interesting species or those that were not

found in then major collections. The type specimens were examined for 25 species, mainly from Middle Asia and some from Russia(Salnitska, Solodovnikov, 2018a, b, c, 2019). In total, about 7000 specimens were examined and identified, and more than 2000 preparations of the genitalia were made, all this material contributing to the growth of the collections listed in the Materials and Methods.

It is evident that both published and collections-based data on *Quedius* in Russia and Middle Asia are rather fragmented and scattered. While the fauna of certain regions, such as the European part of Russia and southern Kazakhstan, are relatively well-studied, other regions remain very poorly studied or completely unexplored. The Far East of Russia or Tajikistan can be cited as such examples, for which there are no publications and only single records of species are known.

CHAPTER 2. THE *QUEDIUS* FAUNA OF RUSSIA AND MIDDLE ASIA

2.1. The degree of knowledge about fauna

The absence of summary works and identifications keys is one of the most important problems hampering the progress in the study of *Quedius* fauna in Russia and Middle Asia. Only one very outdated identification key is known for the territory of Western Palearctic which includes species of *Quedius* from Middle Asia and partly from Russia (Coiffait, 1978). Also all existing catalogs do not adequately reflect the outlined *Quedius* faunas. We filled these knowledge gaps by compiling the annotated catalog of *Quedius* of Russia (Salnitska, Solodovnikov, 2019) and undertaking a taxonomic revision of *Quedius* of Middle Asia (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

In our annotated catalog (Salnitska, Solodovnikov, 2019) we used subdivision of the territory of Russia according to the Catalogue of Lepidoptera of Russia (Sinev, 2008). We did so because very broad geographic regions used in all hitherto known Staphylinidae catalogs are very uninformative for the understanding of the distribution patterns of *Quedius* species of Russia and Middle Asia. Our subdivision of the territory of Russia into 40 regions is mainly based on administrative political regions with minor amendments following geographic considerations. It reflects in more detail species distribution and gives a general picture of the knowledge of *Quedius* in Russia as shown in Figure 2 (Salnitska, Solodovnikov, 2019).



Fig. 2. Division of Russia into regions for the catalogue (Salnitska, Solodovnikov, 2019) and the number of *Quedius* species known from different regions based on the literature and collection data.



Рис. 3. The number of publications on *Quedius* for different regions of Russia (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

	KALIN PROV (1)	MURM PROV (2)	KAREL REP (3)	NW EUR RU (4)	NEN-NVZEM (5)	NE EUR RU (6)	EUR S-TAIGA RU (7)	CN EUR RU (8)	CS EUR RU (9)	MDL VOLGA (10)	VOLGO-DON (11)	LWR VOLGA (12)	CRIM REP (13)	N CAUC (14)	E CAUC (15)	MDL URAL (16)	S URAL (17)	LWR OB (18)	MDL OB (19)	SW SIBER (20)
<i>Q. abdominalis</i> Eppelsheim, 1888																				
<i>Q. aedilis</i> Smetana, 2018																				
<i>Q. alliaicus</i> Korge, 1962																				
* <i>Q. amplissimus</i> Bernhauer, 1912																				
<i>Q. amurensis</i> Smetana, 2018														T.L.?						
* <i>Q. angaricus</i> Coiffait, 1975																				
<i>Q. balticus</i> Korge, 1960																				
<i>Q. baopoides</i> Munster, 1923		○		○											○					○
<i>Q. boops</i> (Gravenhorst, 1802)		○		○				○					○	○						○
[<i>Q. brachypterus</i> Coiffait, 1967]														T.L.?	T.L.?					
<i>Q. brevicornis</i> (Thomson, 1860)								○												
<i>Q. brevis</i> Erichson, 1840				○			○	○			○									
<i>Q. centrosiaticus</i> Coiffait, 1969																				
[<i>Q. cincticollis</i> Kraatz, 1857]																				
<i>Q. cinctus</i> (Paykull, 1790)															○					
<i>Q. citelli</i> Kirschenblatt, 1933																				
<i>Q. conviva</i> Smetana, 2018																				
<i>Q. cruentus</i> (Olivier, 1795)								○					○	○						
<i>Q. curtispennis</i> Bernhauer, 1908				○									○	○						
<i>Q. dilatatus</i> Leach, 1819								○	○	○										
<i>Q. edmundii</i> Coiffait, 1969															○					
<i>Q. fasciculatus</i> Eppelsheim, 1886								○												
<i>Q. fellmani</i> (Zetterstedt, 1838)								○											○	
<i>Q. fulgidus</i> (Fabricius, 1793)								○												
<i>Q. fuliginosus</i> (Gravenhorst, 1802)		○	○	●		○		●	○	○			○	●	○	○				
<i>Q. fulvicollis</i> (Stephens, 1832)		○			○	○														
* <i>Q. fulvipennis</i> Hochhuth, 1851																				
<i>Q. fumatus</i> (Stephens, 1832)														○						
<i>Q. fuscus</i> Cai & Zhou, 2015																				
<i>Q. gemellus</i> Eppelsheim, 1889														●						
[<i>Q. humeralis</i> Stephens, 1832]														?						
<i>Q. humosus</i> Solodovnikov, 2005																				
<i>Q. infuscatus</i> Erichson, 1840																				
<i>Q. invreae</i> Gidalli, 1924										○				○						
<i>Q. japonicus</i> Sharp, 1874																				
<i>Q. jenssensii</i> Sahlberg, 1866						○														
<i>Q. kamchatkensis</i> Smetana, 1976																				
* <i>Q. kaltzei</i> Eppelsheim, 1887																				
<i>Q. kargeanus</i> Fagel, 1968																				
* <i>Q. kvashnei</i> Khachikov, 2005																				
[<i>Q. lateralis</i> (Gravenhorst, 1802)]											T.L.									
<i>Q. levicollis</i> Brulle, 1832															?					
<i>Q. igockii</i> Roubal, 1911																				
<i>Q. limbatus</i> (Heer, 1839)		○		●		○		●	○	○			●	●	●	○	○		○	○
<i>Q. longicornis</i> Kraatz, 1857								○												
<i>Q. lucidulus</i> Erichson, 1839																				

Number of published records: 1 (white), 2-10 (light grey), 11-30 (medium grey), >30 (dark grey). T.L. - type locality; ? - doubtful records; * - species with unclear identity; number of specimens examined here: 1 (white), 2-10 (light grey), 11-30 (medium grey), >30 (dark grey).

Table 1. Fragment of the table with the records of *Quedius* species through all 40 regions of Russia (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

For this case, a summary table (Table 1 in Salnitska, Solodovnikov, 2019) is especially noteworthy. It shows species distributions and the level of knowledge about them in different regions in visual form.

2.2. *The species composition and distribution patterns of species*

As a result of the inventory of the Russian *Quedius* fauna, it was revealed that, naturally, more species are known from the European part of Russia than from Siberia and the Far East. Moreover, some regions are studied so poorly that the number of known publications and the species are counted in singletons (Figs 2 and 3) (Salnitska, Solodovnikov, 2019). It is noteworthy that the faunas of certain regions of Russia must be potentially rich, but not investigated at all. For example, presence of the hypogean species *Q. roma* (Far East) and *Q. repentinus* (Altai) (Fig. 4) in Russia was shown only in the last few years (Solodovnikov & Hansen, 2016; Salnitska, Solodovnikov, 2018b).

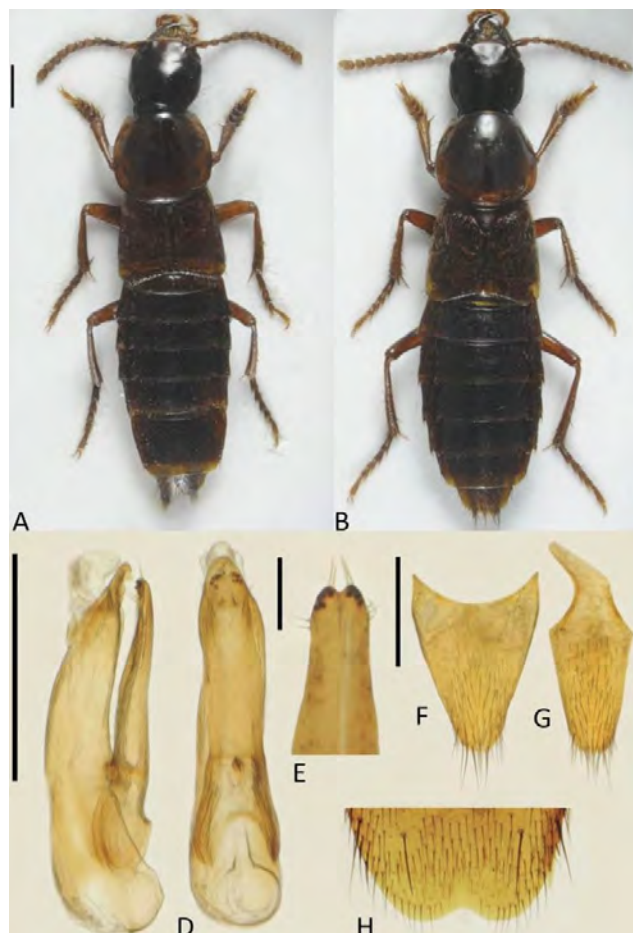


Fig. 4. The example of the illustrations for the description of new species *Quedius repentinus* sp.n.: A, C, D, F-H (holotype), B (paratype, female), E (paratype, male); A, B, habitus; aedeagus: C, lateral; D, dorsoventral; E, paramere, underside; F, tergite X; G, sternite IX; H, sternite VIII. Scale bar: A-D, F-H = 1 mm, E = 0.2 mm (Salnitska, Solodovnikov, 2018b).

As a result, our papers published in the course of this study considerably improved our knowledge on the distribution of the majority of all 104 species of *Quedius* recorded from Russia and Middle Asia. Moreover the distribution patterns of some species were mapped in detail. Some of the species were recorded for the first time for the territory of Russia – *Q. fusus*, *Q. humosus* and *Q. lundbergi*, and for Middle Asia – *Q. fuliginosus*, *Q. sundukovi* and *Q. pseudonigriceps*. Also a large number of species were recorded for the first time for the certain countries of Middle Asia or particular regions of Russia (Salnitska, Solodovnikov, 2018a, b, c). Wider distributions were revealed for some species: *Q. brevis* previously considered Western Palearctic was shown to be transpalearctic; *Q. fasciculatus* and *Q. sundukovi* previously considered as Far Eastern were shown to be widely distributed through Siberia (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

2.3. Taxonomy and species delimitation of *Quedius*

Bionomic information was also significantly updated for many species of *Quedius* which allowed to infer their landscape-ecological complexes in Russia and Middle Asia. The largest number of species is confined to the forest zone where species prefer humid leaf litter. However, some species are also known from forest-steppe and open landscapes, where they usually confined to various wet plant ground based debris, often near water bodies. Some species show preferences for a certain type of plant debris, such as some members of the subgenus *Quedius* s.str. dwell in the moss, and *Microsaurus* in decaying wood.

The species of the subgenus *Microsaurus* are characterized by the greatest diversity in biology. Some of them are nidicolous, sometimes associated with specific mammalian species. For example, *Q. abdominalis* can be found only in the burrows of *Prometheomys schaposchnikovi*, *Q. fasciculatus* in burrows of *Eutamias sibiricus asiaticus* and others. Some species are myrmecophilous, for example *Q. brevis* and *Q. scitus*; or, like *Q. dilatatus*, associated with nests of *Vespa crabro*. There are several hypogean species from the *Q. mutilatus* group, *Q. repentinus* and *Q. roma* as examples. Also altitudinal zonation affects the *Quedius* fauna, especially the endemic species. Some local endemics can be found in rather wide range of altitudes from 300-400 up to 3000 m above sea level (*Q. gemellus*, *Q. imitator*, *Q. novus*, *Q. obliqueseriatus*, *Q. vulneratus* and others), while some others occur only at high altitudes from 1200 up to 3300 m (*Q. hauseri*, *Q. korgeanus*, *Q. lgockii*, *Q. omissus* and others).

Overall we systematized and processed large volumes of literature and collections-based data, which made it possible to substantially increase the available information on the distribution and biology of *Quedius* species. Additionally, this work greatly enhances the identification of species and contributes to the further, more efficient and detailed studies of *Quedius* species from Russia and Middle Asia.

CHAPTER 3. TAXONOMY AND SPECIES DELIMITATION OF *QUEDIUS* OF RUSSIA AND MIDDLE ASIA

The extremely poor state of knowledge of *Quedius* of Russia and Middle Asia necessitated the examination of large amounts of collection material including types. Additionally, we critically analyzed the traditional characters for species diagnostics in *Quedius* and searched for the new ones with the aim to compile modern identification keys. This kind of approach was used in the revision of *Q. mutilatus*-group of species (Salnitska, Solodovnikov, 2018a) and in the revision of *Quedius* fauna of Middle Asia (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

3.1. Processing of type materials and taxonomic decisions

Naturally, one of the most important stages of our research was the examination of type specimens alongside with the overall collection materials. As a result, we synonymised eight species for various reasons. Species described based on the very limited material without proper knowledge about intra-specific variability was one of the most common causes of synonymy we faced in the process of work. For that reason we synonymised five amongst six species of *Quedius* described by Coiffait (1967, 1977, 1969) from Middle Asia: *Q. cohaesus* Eppelsheim, 1888 = *Q. turkmenicus* Coiffait, 1969, **syn. n.**, = *Q. afghanicus* Coiffait, 1977, **syn. n.**; *Q. hauseri* Bernhauer, 1918 = *Q. ouzbekiscus* Coiffait, 1969, **syn. n.**; *Q. novus* Eppelsheim, 1892 = *Q. dzambulensis* Coiffait, 1967, **syn. n.** For the same reason two species described by other authors were synonymised, namely *Q. hauseri* Bernhauer, 1918 = *Q. peneckeii* Bernhauer, 1918, **syn. n.**; *Q. pseudonigriceps* Reitter, 1909 = *Q. kirklarensis* Korge, 1971, **syn. n.** Also, some of the authors repeatedly described new species due to the omission of some earlier publication where the same species were already described. That led to synonyms *Q. solskyi* Luze, 1904 = *Q. asiaticus* Bernhauer, 1918, **syn. n.** (Fig. 5); *Q. imitator* Luze, 1904 = *Q. tschinganensis* Coiffait, 1969, **syn. n.** All type specimens involved in synonymy acts were documented in photographs (for example, as in Fig. 5) (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

Seven species were redescribed because of the presence of the only extremely outdated original descriptions (*Q. fusicornis* and *Q. solskyi*), or when more accurate descriptions were needed to accommodate the latest information on important diagnostic and variable characters (*Q. altaicus*, *Q. capitalis*, *Q. cohaesus*, *Q. hauseri*, *Q. mutilatus* and *Q. przewalskii*). For example, we redescribed *Q. przewalskii* even though it had been redescribed twice before. But in the first redescription (Boháč, 1988) the structure of aedeagus was misinterpreted and wrongly illustrated. In the second redescription (Smetana, 1999) an illustration of the lateral view of aedeagus was absent,

the latter being critically important for the differentiation of *Q. przewalskii* from closely related species.



Fig. 5. *Quedius asiaticus* (new synonym of *Q. solskyi*). A, lectotype. B, paralectotype. A, B, habitus. C-F, aedeagus. C, E, median lobe, dorsal view; D, F, paramere, underside; G, H, labels. All scale bars: 1 mm (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

Also when it was necessary we designated the lectotypes. As a result, the lectotypes were designated for the following eight species: *Q. asiaticus*, *Q. citelli*, *Q. fusicornis*, *Q. cohaesus*, *Q. hauseri*, *Q. imitator*, *Q. solskyi* and *Q. novus* due to heterogeneous series of syntypes and in case of confusion in the understanding of a species. Moreover, for two of them (*Q. imitator* and *Q. citelli*) we found the type specimens for the first time after original description. These specimens are stored at the Zoological Institute in St. Petersburg, but so far they have not been identified as types, and were erroneously cited by Boháč (1988) as general, non-type material. For some species lectotypes were not designated due to the well-established concept of these species and lack of need for such nomenclature acts (Salnitska, Solodovnikov, 2018c; 2019).

3.2. Taxonomy problems and diagnostics of species

Additionally we found and solved a number of taxonomic problems. For example, the original description of *Q. altaicus* was based on two female specimens (a holotype and a paratype) from “Central-Altai” without precise record of the type locality (Korge, 1962). Later Toleutaev (2014)

recorded *Q. altaicus* from Saur Mountains (Eastern Kazakhstan), but this record needs verification. In the newly examined material from Altai we found male specimens of *Q. altaicus* which undoubtedly belong to this species based on the original description and high quality photos of the holotype (made available in the online database of type material kept at the Field Museum) (FMNH, 2018).

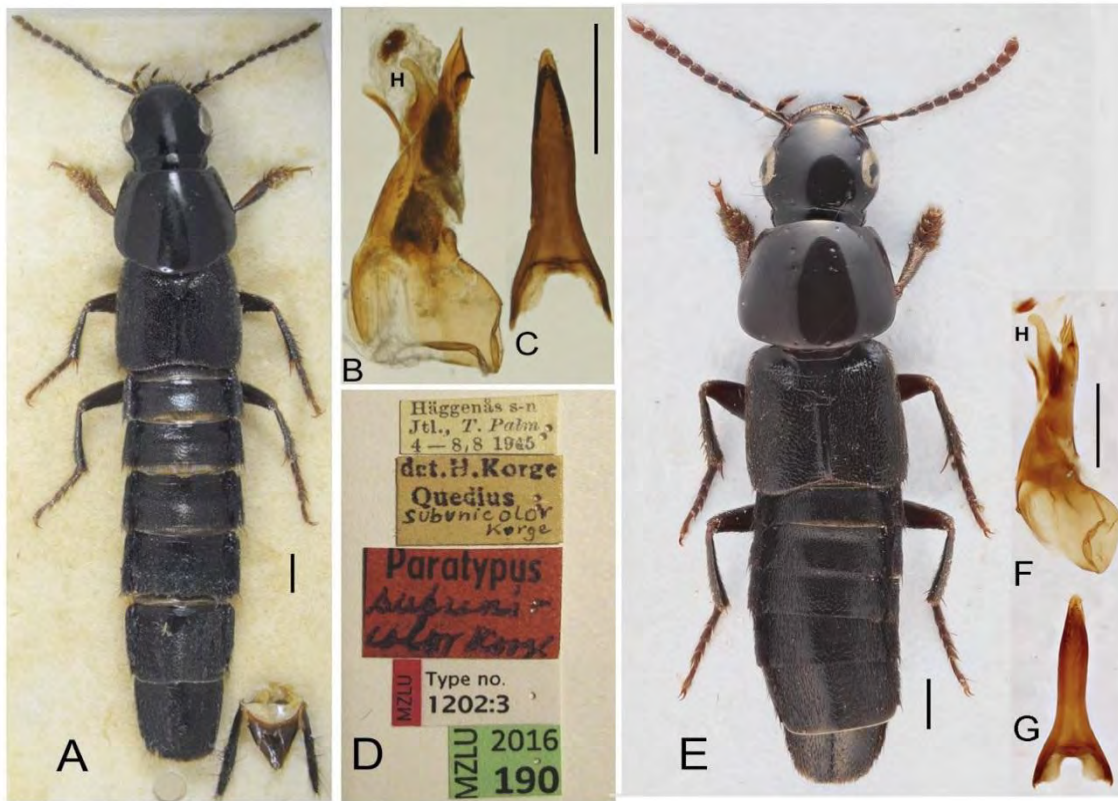


Fig. 6. *Quedius subunicolor* (paratype, male): A–D; *Quedius altaicus* (male): E–G. A, E, habitus; B, C, F, G, aedeagus. D, labels. B, F, median lobe, lateral view. C, G, paramere, underside; H, clerite of internal sac. All scale bars: 1 mm. (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

The aedeagus of *Q. altaicus* (Fig. 6H) here examined for the first time is nearly identical with the aedeagus of the northern European *Q. subunicolor* (Fig. 6H). Both species slightly differ from each other in the shape of a large sclerite in the internal sac and the degree of development of the subapical teeth of the median lobe (less pronounced in *Q. altaicus*, compare Figs 6H for *Q. subunicolor* and *Q. altaicus*). Comparison of the external morphology of the multiple specimens of *Q. altaicus* to each other and with the available specimens of *Q. subunicolor*, including its paratypes, demonstrates that the external characters provided by Korge (1962) as unique for *Q. altaicus* (microstructure of the head, proportions of the pronotum, chaetotaxy of the head and pronotum) do not hold. Given a subtle morphological difference between both species and poorly sampled areas of Russia, there remains a possibility that *Q. subunicolor* may be a polytypic species

continuously distributed from the northern Europe to Altai. Or, *Q. subunicolor* and *Q. altaicus* may be a hitherto unrecorded species with boreo-montane distribution. The area which seems as a distribution gap between both species should be sampled wider. Thereby this problem remains relevant for the future studies. Several other problematic species were analyzed similarly, from the detailed analysis of the original descriptions and type specimens to the examination of all available collection material (Salnitska, Solodovnikov, 2018a, b, c; 2019). Finally, we found and described two new species: *Q. repentinus* Salnitska, Solodovnikov, 2018 from Altai (Russia) and *Q. kungeicus* Salnitska, Solodovnikov, 2018 from Kungey Alatau (Middle Asia). Also one undoubtedly new species was not described because the only available specimen is a female (Salnitska, Solodovnikov, 2018a, b).

For the compilation of new identification keys traditionally used diagnostic characters were critically analysed and the new characters were explored. For example, for the first time we described the structure of the internal sac of the aedeagus for *Q. altaicus*, *Q. subunicolor* and *Q. sundukovi*. For some poorly known species even traditional characters were unavailable.

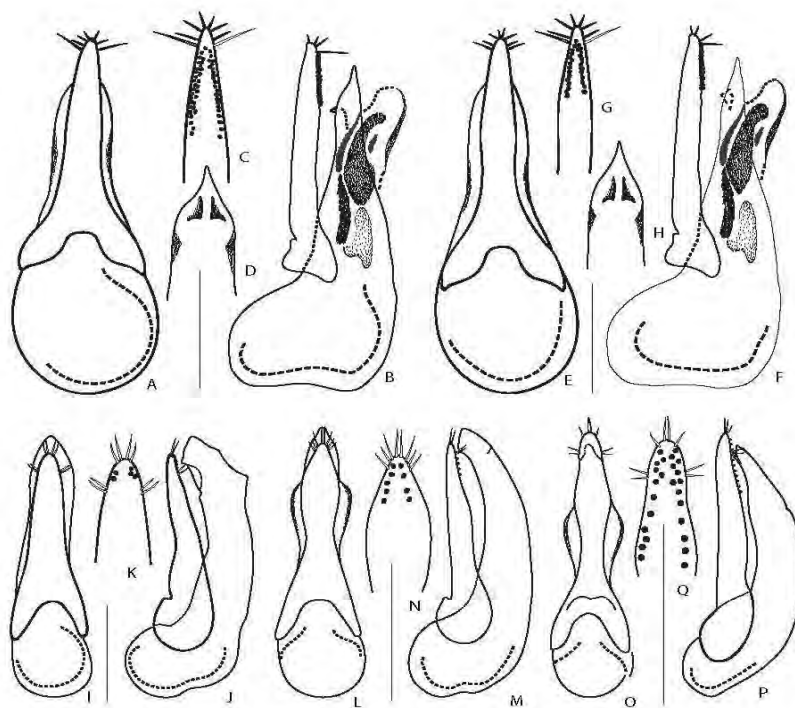


Fig. 7. Fragment of the plate with the illustrations of *Quedius* aedeagi: dorsal view (A, E, I, L, O), lateral view (B, F, J, M, P), parameral underside (C, G, K, N, Q), median lobe, ventral view (D, H). *Q. subunicolor* (A–D); *Q. altaicus* (E–H); *Q. truncicola* (I–K); *Q. microps* (L–N); *Q. infuscatus* (O–Q). All scale bars: 1 mm (A, B, E, F), 0.8 mm (C, D, G, H), 0.5 mm (I, J, L, M, O, P), 0.25 mm (K, N, Q). (Salnitska, Solodovnikov, 2019).

We provided them, which allowed to include these species in our identification keys. For example, for the first time the structure of aedeagus was given for *Q. altaicus*, *Q. citelli*, *Q. fusicornis*, *Q. sofiri* and *Q. solskyi*. All the relevant structures were illustrated with high-quality photographs and illustrations. All these allowed to create the original and well illustrated identification keys of *Quedius* species of Russia and Middle Asia (Salnitska, Solodovnikov, 2018c; 2019).

Thus, in the course of this work many taxonomic problems at the species level were resolved, and the conditions for the reliable identification of *Quedius* species for the faunas of Russia and Middle Asia were significantly improved.

CHAPTER 4. VARIABILITY AND SPECIES BOUNDARIES OF *QUEDIUS*: TRADITIONAL AND MODERN APPROACHES

At all stages our work was significantly hampered by the problem of distinguishing of the closely related species. Among the *Quedius* species, intraspecific polymorphism in the structure of the aedeagus is common. It greatly complicates differentiation of the closely related species and requires examination of a broadly representative sample of specimens from different parts of a species distribution area. Therefore, in the process of this work we clarified the range of the morphological variability for many species of *Quedius*. It was revealed for many of them, that different forms of aedeagus considered as different species can be connected by the intermediate forms through any part of a species range or even within a sample from the same locality (Fig. 8).



Fig. 8. *Quedius imitator*, distribution, median lobe of the aedeagus (laterally) and variability of the paramere among specimens from one locality indicated by black dot. Scale bar: 1 mm. (Salnitska, Solodovnikov, 2018c).

4.1. Traditional methods of studying the intra- and interspecific variability

The variability may occur in the structure of apical part of the paramere and median lobe (*Q. hauseri*, *Q. sublimbatus*, *Q. obliquesriatus*, *Q. gemellus* and others) or only in the structure of the apical part of paramere (*Q. cohaesus*, *Q. imitator*, *Q. novus* and others).

On the contrary, in some groups of the closely related species of *Quedius*, morphological features distinctly correlate with the distribution and show hiatus among allopatric forms. Traditionally, such hiatus can serve as a reason for the separation of species, like, for example, in our revision of *Q. mutilatus*-group of endemic species from Tien-Shan. Earlier there was no clear understanding of the morphological differences and distribution patterns for the species of this group. *Quedius mutilatus*-group can be recognized by the following characters: brown to dark brown and dorso-ventrally flattened body with elongated appendages, with notably small eyes and pronounced signs of brachyptery such as short elytra and absent palisade fringe on abdominal tergite VII.

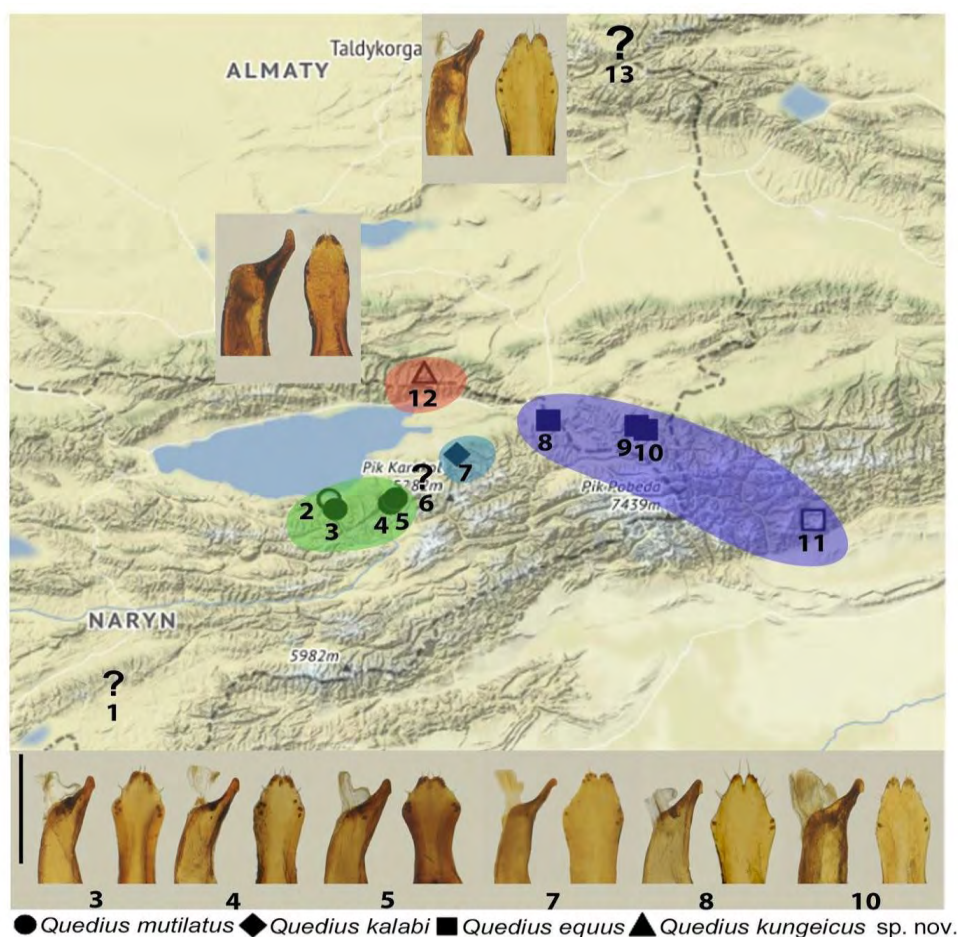


Fig. 9. *Quedius mutilatus*-group of species: distribution and structure of aedeagus. Empty symbols - type localities; filled – localities any other material comes from (Salnitska, Solodovnikov, 2018a). Scale bar 0.5 mm.

The group consists of *Q. equus*, *Q. mutilatus*, *Q. kalabi* and *Q. kungeicus* whose strong morphological specialization can be explained by their hypogean biology. Usually they can be found under stones or deeply in soil (at the altitudes up to 3600 m) in the Tien Shan mountain ranges stretching through Kazakhstan, Kyrgyzstan and Northwest China. As a result of processing of all available materials it was revealed that all species of this group are allopatric as in Fig. 9. *Quedius mutilatus* is known from Karakol Gorge in the west (type locality) to the Chon-Kyzyl-Suu River in the east along Terskey Alatau. The species can be distinguished from other members of this group by the rhomboid (dorso-ventral view) apical portion of paramere and by the presence of 4-6 sensory peg setae in lateral groups there on the underside (Fig. 9: 3, 4, 5). *Quedius kalabi* is reliably known only from one locality in Terskey Alatau, Teploklyuchenka Village (2600 m), while the type locality was not specified and remain unclear. The species can be distinguished by the narrower and somewhat curved apical portion of the median lobe, with a relatively short blade of its subapical tooth (aedeagus in lateral view) (Fig. 9: 7). *Quedius equus* is known from Karkara Valley (Terskey Alatau) to Xinjiang Province in China and is characterized by the deep incision on the apex of paramere (dorso-ventral view) (Fig. 9: 8,10). *Quedius kungeicus* is our newly described species from Kungey Alatau, which can be easily distinguished from other species by the ovoid contour of the apical portion of paramere without a distinct apical incision (aedeagus in parameral view) and by the characteristically curved and elongated apical portion of median lobe (Fig. 9: 12). A hypothesis that wingless hypogean species are characterized by the narrower distribution ranges played an important role in determining the species of this group. It is likely that a more detailed study of this region will show larger diversity of *Q. mutilatus*-group of species since the region is still poorly studied. Then, species boundaries may be refined in the future (Salnitska, Solodovnikov, 2018a).

Also the Palearctic members of *Q. boops*-group have been studied in detail. This group is one of the most difficult complexes of species widely distributed over the Holarctic region. In the Palearctic region this group contains *Q. boops*, *Q. boopoides* and *Q. paraboops*. However, so far a clear idea about the morphological differences between these species and understanding of their distribution patterns were lacking. We were able to clarify the previously almost unknown features of the distributions of these species and confirm the previously proposed hypothesis about their boundaries (Smetana, 1978). Two species, *Q. boops* and *Q. boopoides*, occur sympatrically from Europe to Siberia, but *Q. boopoides* gradually becomes rare from the west to the east of its range, which does not reach the Far East. Meanwhile, *Q. boops* is present in the Far East, with its easternmost record known from the Lower Amur region. At the same time, *Q. paraboops* is known only from Siberia and Far East, but its western form that occurs in Krasnoyarsk and Tuva regions appears as a gradual transition between this species and *Q. boops*. Nevertheless, it is impossible to

make a conclusion about the clinal variability of the corresponding species or exact boundaries between them based on the fragmentary material (Salnitska, Solodovnikov, 2019). Thereby, in the current work *Q. boops* and *Q. paraboops* are accepted as separate species. But it is obvious that the group needs a complete revision with the examination of types and wider Palearctic material using traditional and modern methods of analysis.

4.2. Combined application of modern approaches of studying the variability

Quedius umbrinus is another example of a complicated morphological polymorphism (Solodovnikov, 2002; Assing, 2018) where it is hitherto unknown if we deal with one or with a complex of species. Aedeagal characters of *Q. umbrinus* appear in different morphological forms not corresponding to any patterns of variability in external morphology (Solodovnikov, 2002). To study the polymorphism of *Q. umbrinus*, we used the methods of integrative taxonomy that simultaneously use classical morphological, more advanced morphometric and molecular data.

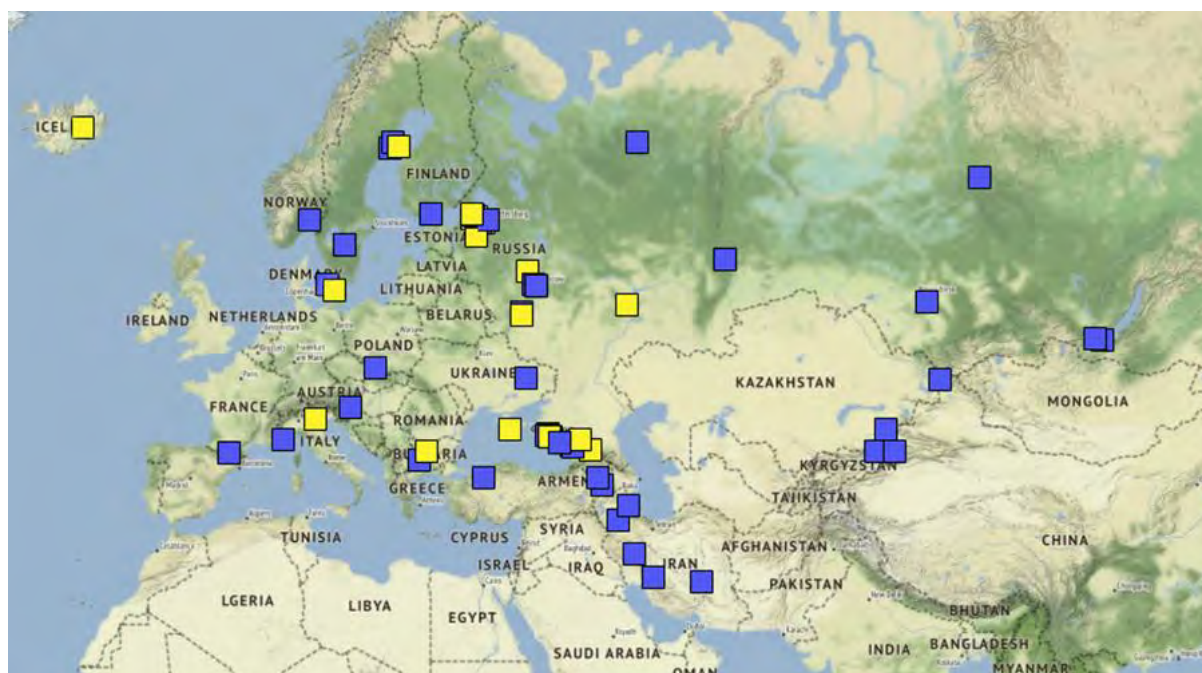


Fig. 10. Geographical coverage of the material of *Q. umbrinus* examined in this work. Samples indicated by yellow symbols were used for the molecular and morphometric analysis, by blue - only for morphometry.

We used a representative sample of 140 specimens for the analysis of *Q. umbrinus* variability (Fig. 10). For the molecular phylogenetic analysis we used the barcoding region of mitochondrial *COI* (cytochrome oxidase) and nuclear *wg* (wingless) genes. Results of the phylogenetic reconstruction for the concatenated dataset of these two gene fragments done by the Bayesian analysis showed clear clustering of certain populations (Fig. 11).

Comparison of the sequences using the pairwise distance method showed differences of up to 7% between some of these populations (Fig. 12). Morphometric analysis based on the photographs of the apical portion of paramere in dorso-ventral view, which is the most variable part of *Q. umbrinus* using R package by Claude (2014) revealed nearly the same groups as in the molecular analysis (Fig. 13).

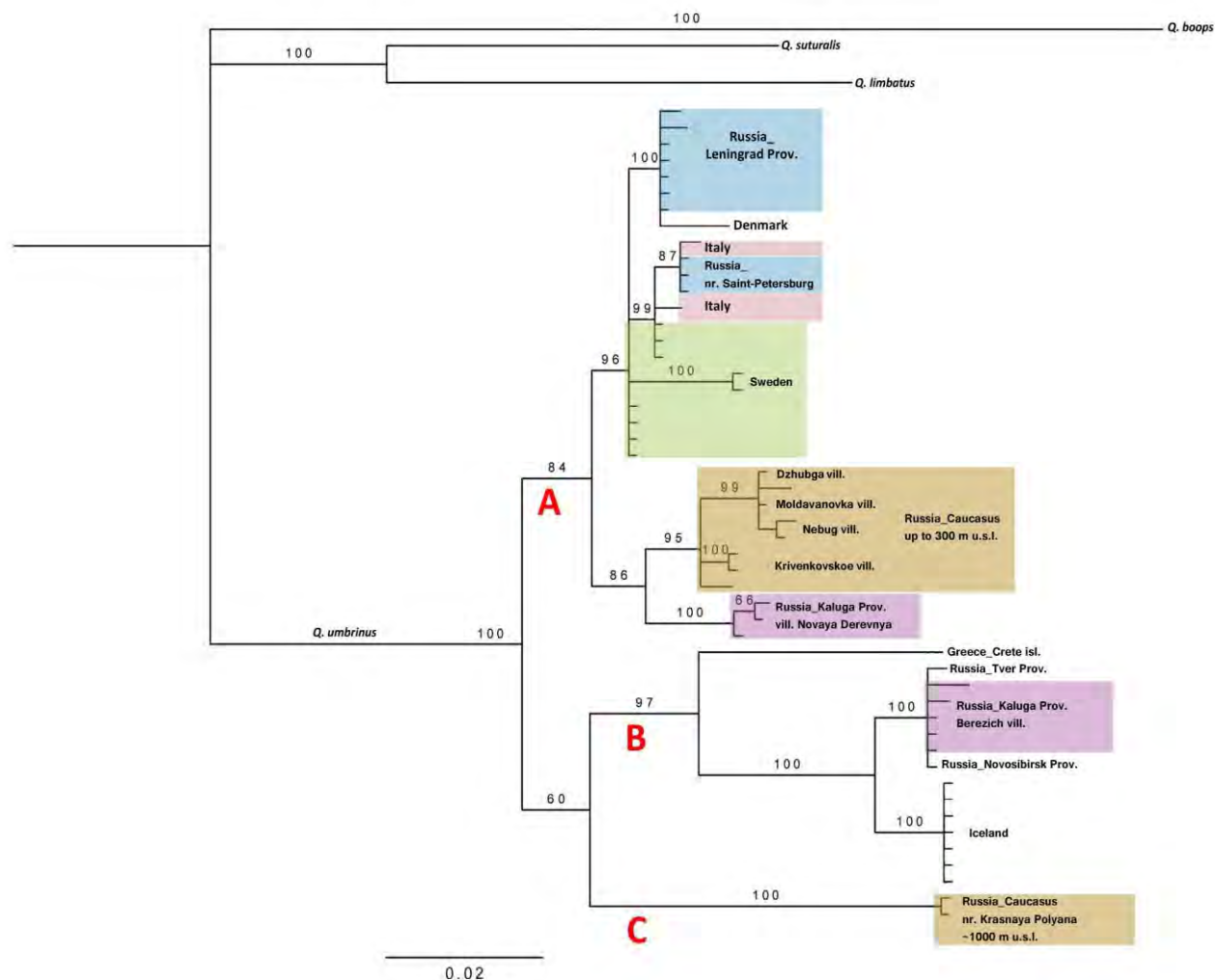


Fig. 11. Phylogenetic reconstruction of *Q. umbrinus* obtained by the Bayesian analysis. Posterior probabilities >50 % showed at the respective nodes. Outgroup - *Q. boops*, *Q. suturalis* and *Q. limbatus*.

Thus, preliminary data clearly supports the fact that the variability of *Q. umbrinus* has a pattern that can not be unambiguously identified by traditional visual comparisons of the specimens. The degree of molecular divergence between certain phylogenetic clusters suggests that current concept of *Q. umbrinus* with all its recent synonyms actually constitutes a group of species and therefore its taxonomy needs a revision. However, a more detailed investigation with the examination of type specimens and wider sampling from all parts of *Q. umbrinus* distribution area is needed for the

clearer and final understanding of the morphological differences and distribution patterns of this complex. Nevertheless, the preliminary results of molecular and morphometric methods undoubtedly showed their suitability for the robust quantitative study of the intraspecific variability of *Quedius* species. They can and should significantly complement classical approaches in the future.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. Q_boops_KJ965433		0.0131	0.0136	0.0137	0.0137	0.0138	0.0136	0.0137	0.0135	0.0135	0.0135	0.0135	0.0135	0.0138
2. Q_suturalis_4c_COI_F	0.1582		0.0118	0.0119	0.0117	0.0112	0.0112	0.0112	0.0110	0.0110	0.0110	0.0110	0.0110	0.0112
3. Q_imbatus_KJ962330_Finland_COI	0.1639	0.1037		0.0026	0.0029	0.0128	0.0123	0.0124	0.0122	0.0122	0.0122	0.0122	0.0122	0.0123
4. Q_imbatus_KJ962563_Finland_COI	0.1654	0.1037	0.0046		0.0033	0.0129	0.0120	0.0121	0.0119	0.0119	0.0119	0.0119	0.0119	0.0125
5. Q_imbatus_KM445171_Germany_COI	0.1639	0.1021	0.0061	0.0076		0.0127	0.0122	0.0123	0.0121	0.0121	0.0121	0.0121	0.0121	0.0121
6. T1	0.1516	0.1100	0.1398	0.1398	0.1383		0.0083	0.0086	0.0083	0.0083	0.0083	0.0083	0.0083	0.0090
7. L12	0.1481	0.1012	0.1188	0.1157	0.1173	0.0519		0.0032	0.0014	0.0014	0.0014	0.0014	0.0014	0.0088
8. L11	0.1497	0.1057	0.1204	0.1173	0.1188	0.0579	0.0074		0.0028	0.0025	0.0028	0.0028	0.0028	0.0088
9. L10	0.1466	0.0997	0.1173	0.1142	0.1157	0.0519	0.0015	0.0059		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0087
10. L9	0.1468	0.0999	0.1175	0.1144	0.1159	0.0520	0.0015	0.0045	0.0000		0.0000	0.0000	0.0000	0.0087
11. L7	0.1466	0.0997	0.1173	0.1142	0.1157	0.0519		0.0059	0.0000	0.0000		0.0000	0.0000	0.0087
12. L6	0.1466	0.0997	0.1173	0.1142	0.1157	0.0519	min	0.0059	0.0000	0.0000	0.0000		0.0000	0.0087
13. MSal-07-11-001-L4-COI-R	0.1466	0.0997	0.1173	0.1142	0.1157	0.0519		0.0059	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		0.0087
14. MSal-07-11-012-GR1-COI-R	0.1643	0.1116	0.1283	0.1283	0.1268	0.0556	0.0015	0.0602	0.0571	0.0571	0.0571	0.0571	0.0571	
15. 63U-COI_Caucasus_Dzh	0.1485	0.1180	0.1240	0.1240	0.1225	0.0560	0.0267	0.0326	0.0267	0.0267	0.0267	0.0267	0.0267	0.0617
16. VC731a_COI_Caucasus_Dzh	0.1502	0.1140	0.1229	0.1229	0.1214	0.0538	0.0250	0.0281	0.0250	0.0250	0.0250	0.0250	0.0250	0.0585
17. 2U-COI_Caucasus_Moldav	0.1485	0.1151	0.1240	0.1240	0.1225	0.0522	0.0225	0.0285	0.0225	0.0226	0.0225	0.0225	0.0225	0.0578
18. 3U-COI_Caucasus_Nebug	0.1501	0.1180	0.1225	0.1225	0.1210	0.0560	0.0297	0.0356	0.0297	0.0297	0.0297	0.0297	0.0297	0.0617
19. VC79bU_COI_Caucasus_Nebug	0.1501	0.1128	0.1216	0.1216	0.1201	0.0503	0.0240	0.0300	0.0240	0.0241	0.0240	0.0240	0.0240	0.0563
20. 77U1_COI_Caucasus_Kriv	0.1478	0.1130	0.1179	0.1179	0.1163	0.0449	0.0184	0.0218	0.0184	0.0185	0.0184	0.0184	0.0184	0.0561
21. 77U2_COI_Caucasus_Kriv	0.1478	0.1130	0.1179	0.1179	0.1163	0.0449	0.0184	0.0218	0.0184	0.0185	0.0184	0.0184	0.0184	0.0561
22. C17bU3_COI_Caucasus_Kriv	0.1435	0.1103	0.1179	0.1164	0.1164		0.0109	0.0140	0.0109	0.0109	0.0109	0.0109	0.0109	0.0566
23. C9b1_COI_Kras	0.1577	0.1202	0.1322	0.1322	0.1307	max	0.0631	0.0676	0.0616	0.0617	0.0616	0.0616	0.0616	0.0715
24. C9b2_COI_Kras	0.1548	0.1186	0.1311	0.1311	0.1295		0.0645	0.0661	0.0630	0.0630	0.0630	0.0630	0.0630	0.0707
25. ITU1-COI_Italy	0.1475	0.1050	0.1244	0.1214	0.1225	0.0754	0.0104	0.0134	0.0104	0.0104	0.0104	0.0104	0.0104	0.0603
26. It6c-COI_Italy	0.1442	0.1046	0.1212	0.1181	0.1196	0.0521	0.0093	0.0108	0.0077	0.0077	0.0077	0.0077	0.0077	0.0549
27. K3a1-COI_Kaluga	0.1518	0.1154	0.1288	0.1273	0.1273	0.0501	0.0252	0.0282	0.0252	0.0253	0.0252	0.0252	0.0252	0.0571
28. K3a2-COI_Kaluga	0.1603	0.1137	0.1273	0.1258	0.1258	0.0487	0.0238	0.0267	0.0238	0.0238	0.0238	0.0238	0.0238	0.0557

Fig. 12. Fragment of the table with pairwise distances between the sequences of various populations of *Q. umbrinus*, showing the minimum and maximum values of the parameter.

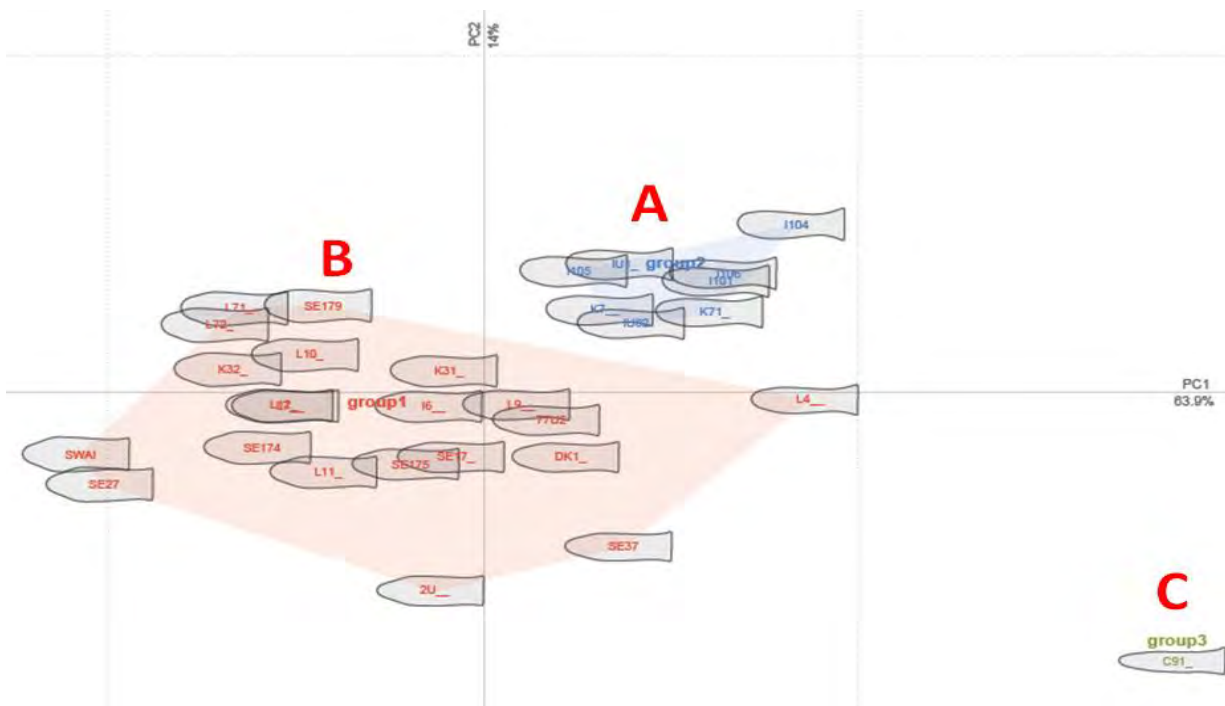


Fig. 13. Morphometric analysis of the parameral apex of *Q. umbrinus*.

Overall, it is obvious that our knowledge of the intra- and interspecific variability of *Quedius* species is very poor, which has already reflected in the numerous taxonomic problems. In the present work, only a few groups of species were studied in sufficient detail to reveal types of variability within and among them. But here we propose an integrative quantitative method to solve this kind of problems, which could be applied not only for the *Quedius* species, but for other groups of insects as well.

CONCLUSIONS

The information about *Quedius* species of such large territories as Russia and Middle Asia remained extremely fragmented up to this time. There were not any identification keys or complete annotated lists of *Quedius* even for any particular regions of the study area. Moreover, all these scattered publications did not allow to get a complete picture of the genus taxonomy. Our study made it possible to fill this gap and obtain important data on the taxonomy, morphology, distribution and biology of species of the genus.

It was revealed that there are 104 species of *Quedius* in Russia (88 species) and Middle Asia (28) from five subgenera: *Raphirus* (47 species), *Microsaurus* (41), *Quedius* s. str. (10), *Distichalius* (5) and *Velleius* (1). The species *Q. fusus*, *Q. humosus* and *Q. lundbergi* are recorded for the first time for the territory of Russia and *Q. fuliginosus*, *Q. sundukovi* and *Q. pseudonigriceps* for Middle Asia. Two new species are described, *Q. kungeicus* and *Q. repentinus*. At the same time a large number of species were recorded for the first time for the certain countries of Middle Asia or particular regions of Russia. Wider distributions were revealed for the following species: *Q. brevis* previously considered Western Palearctic was shown to be transpalearctic; *Q. fasciculatus* and *Q. sundukovi* previously considered as Far Eastern were shown to be widely distributed through Siberia westwards up to Irkutsk province.

Examination of an extensive materials including types and original descriptions allowed to do a lot of taxonomic decisions. Seven species are redescribed: *Q. altaicus*, *Q. capitalis*, *Q. cohaesus*, *Q. fusicornis*, *Q. mutilatus*, *Q. przewalskii* and *Q. solskyi*; eight are synonymised: *Q. solskyi* Luze, 1904 = *Q. asiaticus* Bernhauer, 1918, **syn. n.**; *Q. cohaesus* Eppelsheim, 1888 = *Q. turkmenicus* Coiffait, 1969, **syn. n.**, = *Q. afghanicus* Coiffait, 1977, **syn. n.**; *Q. hauseri* Bernhauer, 1918 = *Q. peneckeii* Bernhauer, 1918, **syn. n.**, = *Q. ouzbekiscus* Coiffait, 1969, **syn. n.**; *Q. imitator* Luze, 1904 = *Q. tschinganensis* Coiffait, 1969, **syn. n.**; *Q. novus* Eppelsheim, 1892 = *Q. dzambulensis* Coiffait, 1967, **syn. n.**; *Q. pseudonigriceps* Reitter, 1909 = *Q. kirklarensis* Korge, 1971, **syn. n.** Lectotypes are designated for the following species: *Q. asiaticus*, *Q. citelli*, *Q. fusicornis*, *Q. cohaesus*, *Q. hauseri*, *Q. imitator*, *Q. solskyi* and *Q. novus*.

A comparative morphological analysis revealed to assess the suitability of traditional diagnostic *Quedius* characters of external and aedeagal morphology. Additionally we conducted a special study aimed finding of the new effective diagnostic characters for particular taxonomically undeveloped or poorly known species. All these characters were used for the compilation of the *Quedius* species identification keys of Russia and Middle Asia. All the relevant structures were illustrated with high-quality photographs and illustrations.

The variability of some of the main diagnostic characters found in the course of this study allowed us to eliminate the identification mistakes and therefore in understanding of the systematic of some *Quedius* species from Russia and Middle Asia. The species boundaries and the distribution patterns are indicated in the following groups of species *Q. mutilatus* and *Q. boops*, which is crucial for further work and study of the species of these complex groups. The revealed features of variability made it possible to come closer to understanding of the intra- and interspecific boundaries in the *Quedius* species.

All the above mentioned results allowed us to compile the first syntheses of *Quedius* fauna of Russia and Middle Asia accordingly. An original annotated list of *Quedius* species of the fauna of Russia with the distribution, biology and taxonomic comments was prepared. Also a comprehensive taxonomic revision of the genus was conducted for the territory of Middle Asia, with the redescription of many poorly known up to this time species.

Thus, all the results obtained in the course of this study are critically important for the study of *Quedius* species in such huge areas of Palearctic as Russia and Middle Asia, in scientific and applied ways. Moreover, the conducted dissertation research has a good prospect for the further development, as for the topic of the dissertation, as well as for some of its more specific aspects.

REFERENCES

1. Anguita-Salinas, S. et al. Genetic and morphological evidence for a new cryptic species of *Ectinogonia* (Coleoptera: Buprestidae) from central Chile / S. Anguita-Salinas, R.M. Barahona-Segovia, E. Poulin, A. Zuniga-Reinoso // *Zootaxa*. – 2017. – Vol. 4303. – №. 2. – P. 284–292.
2. Assing, V. On the micropterous *Quedius* (*Raphirus*) species with a punctate scutellum of Turkey (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / V. Assing // *Linzer biologische Beitrage*. – 2017. – Vol. 49. – №. 2. – P. 1029–1039. https://www.zobodat.at/pdf/LBB_0049_2_1029-1039.pdf
3. Assing, V. On the taxonomy and zoogeography of some West Palaearctic *Quedius* species, with a focus on the East Mediterranean and the species allied to *Quedius umbrinus* and *Q. nivicola* (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / V. Assing // *Linzer biologische Beitrage*. – 2018. – Vol. 50. – №. 1. – P. 149–182. https://www.zobodat.at/pdf/LBB_0050_1_0149-0182.pdf
4. Aiydov, A.A. The preliminary data of rove beetles fauna (Coleoptera, Staphylinidae) from Kabardino-Balkaria Nature Reserve (Central Caucasus) / A.A. Aiydov // *Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. – 2015. – Vol. 17. – P. 4–2.
5. Babenko, A.S. Ecology of Rove Beetles (Coleoptera, Staphylinidae) in Kuznetsk Alatau / A.S. Babenko. – Publishing house of Tomsk University, Tomsk, 1991. – 191 pp.
6. Bai, Q. et al. Exploring the diversity of Asian *Cryptocercus* (Blattodea: Cryptocercidae): species delimitation based on chromosome numbers, morphology and molecular analysis / Q. Bai, L. Wang, Z. Wang, N. Lo, Y. Che // *Invertebrate Systematics*. – 2018. – Vol. 32. – №. 1. – P. 69–91.
7. Bergsten, J. et al. Species delimitation of the *Hyphydrus ovatus* complex in western Palaearctic with an update of species distributions (Coleoptera, Dytiscidae) / J. Bergsten, E. Weingartner, J. Hájek // *ZooKeys*. – 2017. – Vol. 678. – P. 73–96.
8. Bernhauer, M. Neue *Quedius* Arten der paläarktischen Fauna / M. Bernhauer // *Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*. – 1908. – Vol. 68. – P. 92–96. http://www.zobodat.at/pdf/VZBG_68_0092-0096.pdf
9. Bogdanov-Katkov, N.N. Entomology brief tutorial. 2-nd revised and extended edition / N.N. Bogdanov-Katkov. – Gorizdat, Moscow-Leningrad, 1930. – 535 pp.

10. Brunke, A.J., Solodovnikov, A. *Alesiella* gen. n. and a newly discovered relict lineage of Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae) / A.J. Brunke, A. Solodovnikov // Systematic Entomology. – 2013. – Vol. 38. – №. 4. – P. 689–707.
11. Brunke, A.J. et al. Early evolution of the hyperdiverse rove beetle tribe Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) and a revision of its higher classification / A.J. Brunke., S. Chatzimanolis, H. Schillhammer, A. Solodovnikov // Cladistics. – 2016. – Vol. 32. – №. 4. – P. 1–25. <https://doi.org/10.1111/cla.12139>
12. Cai, Y.P., Zhou, H.Z. Taxonomy of the subgenus *Quedius* (*Raphirus*) Stephens (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini: Quediina) with descriptions of four new species from China / Y.P. Cai, H.Z. Zhou // Zootaxa. – 2015. – Vol. 3990. – №. 2. – P. 151–196.
13. Chatzimanolis, S. et al. Molecular phylogeny of the mega-diverse rove beetle tribe Staphylinini (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae) / S. Chatzimanolis, I.M. Cohen, A. Schomann, A. Solodovnikov // Zoologica Scripta. – 2010. – Vol. 39. – №. 5. – P. 436–449. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2010.00438.x>
14. Claude, J. et al. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment / J. Claude, P.C. Pritchard, H. Tong, E. Paradis, J.C. Auffray // Systematic Biology. – 2004. – Vol. 53. – №. 6. – P. 933–948.
15. Coiffait, H. Contribution à la connaissance de la faune cavernicole et endogée du Liban. (Mission H. Coiffait au Liban, 1951). II. Staphylinidés nouveaux / H. Coiffait // Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient. – 1954. – Vol. 5. – P. 155–162.
16. Coiffait, H. Biospeologica. LXXV. (Mission H. Coiffait au Liban, 1951) / H. Coiffait // Coléoptères cavernicoles et endogés. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. – 1955. – Vol. 91. – №. 4. – P. 423–436.
17. Coiffait, H. Les *Quedius* du sous-genre *Sauridus* de la région Paléarctique occidentale (avec description de formes nouvelles) / H. Coiffait // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1963. – Vol. 98. – P. 372–420.
18. Coiffait, H. *Quedius* nouveaux. 5e note sur le genre *Quedius* / H. Coiffait // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1967a. – Vol. 105. – P. 44–54.
19. Coiffait, H. *Quedius* nouveaux ou mal connus / H. Coiffait // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1967b. – Vol. 103. – P. 391–424.

20. Coiffait, H. *Quedius* nouveaux. 5e note sur le genre *Quedius* / H. Coiffait // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1969. – Vol. 105. – P. 44–54.
21. Coiffait, H. Staphylinidae d'Ouzbekistan / H. Coiffait // L'Entomologiste. – 1970. – Vol. 26. – P. 142–148.
22. Coiffait, H. Staphylinides nouveaux d'U.R.S.S. récoltés par S.M. Khnzorjan-Iablokoff / H. Coiffait // Nouvelle Revue d'Entomologie. – 1975. – Vol. 5. – №. 1. – P. 31–37.
23. Coiffait, H. Note sur quelques *Quedius* et *Heterothops* nouveaux ou mal connus (Coleoptera: Staphylinidae) / H. Coiffait // Nouvelle Revue d'Entomologie. – 1977. – Vol. 7. – №. 2. – P. 133–143
24. Coiffait, H. Coléoptères staphylinides de la région paléarctique occidentale III. Sous famille Staphylininae, Tribu Quediini. Sous famille Paederinae, Tribu Pinophilini / H. Coiffait // Nouvelle Revue d'Entomologie. – 1978. – Vol. 8. – №. 4. – P. 1–364.
25. Dorofeev, Yu.V. The new findings of beetles (Coleoptera) in Tula Province / Yu.V. Dorofeev // Eversmannia. Entomological research in Russia and adjacent regions. – 2013. – Vol. 33. – P. 17–22.
26. Erichson, W.F. Die Käfer der Mark Brandenburg / W.F. Erichson // Berlin: F. H. Morin. – 1937. – Vol. 1. – №. 2. – P. 385–740.
27. Eppelsheim, E. Staphylinidae / E. Eppelsheim // Beiträge zur Kenntniss der Kaukasischen Käferfauna. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn. – 1878a. – Vol. 16. – P. 90–131.
28. Eppelsheim, E. Neue Staphylinen. Entomologische Zeitung / E. Eppelsheim // Stettin. – 1878. – Vol. 39. – P. 417–424.
29. Eppelsheim, E. Neue Staphylinen Central-Asiens / E. Eppelsheim // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1888. – Vol. 32. – №. 1. – P. 49–67.
30. Eppelsheim, E. Neue Staphylinen aus den Kaukasus ländern, besonders aus Circassien / E. Eppelsheim // Wiener Entomologische Zeitung. – 1889. – Vol. 8. – P. 11–22.
31. Eppelsheim, E. Zur Staphylinen fauna Turkestan's / E. Eppelsheim // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1892. – P. 321–346. <https://doi.org/10.1002/mmnd.48018920111>

32. Ermakov, A.I. Coleopterous fauna (Insecta, Coleoptera) of the “Denezhkin Kamen” Nature Reserve / A.I. Ermakov // Proceedings of Denezhkin Kamen Nature Reserve (Akademkniga, Ekaterinburg). – 2003. – Vol. 2. – P. 79–93.
33. Gabdullina, A.U. The beetles (Insecta, Coleoptera) fauna of Katon-Karagay state national nature park (South-Western Altay, East Kazakhstan) / A.U. Gabdullina // Acta Biologica Sibirica. – 2016. – Vol.2. – №. 1. – P. 41–91. <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v2i1-4.923>
34. Ganglbauer, L. Die Käfer von Mitteleuropa. Die Käfer der österreichisch-ungarischen Monarchie, Deutschlands, der Schweiz, sowie des französischen und italienischen Alpengebietes. 2. Familienreihe Staphylinoidea. Theil I. Staphylinidae, Pselaphidae / L. Ganglbauer. – Wien: Carl Gerold’s Sohn, 1895 – 881 pp.
35. Goreslavets, I.N. On the fauna and ecology of Staphylinidae (Coleoptera, Staphylinidae) of Zhiguli Nature Reserve / I.N. Goreslavets // Samara Luka: problems of regional and global ecology– 2010. – Vol. 19. – №. 2. – P. 98–121.
36. Goreslavets, I.N. Rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) inhabitants of freshwatershores of Samara region / I.N. Goreslavets // Samara Luka: problems of regional and global ecology – 2014. – Vol. 23. – №. 2. – P. 165–177.
37. Goreslavets, I.N. Faunistic and ecologic characteristics of myrmecophilic rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) in Samara region / I.N. Goreslavets // Samara Luka: problems of regional and global ecology. – 2016. – Vol. 25. – №. 3. – P. 133–151.
38. Goreslavets, I.N. et al. Rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of Samara province: subfamilies Omaliinae, Proteininae, Tachyporinae, Habrocerinae, Oxytelinae, Oxyporinae, Steninae, Euaesthetinae, Paederinae and Staphylininae / I.N. Goreslavets, A. Solodovnikov, M. Gildenkov, K. Grebennikov // Entomological Review. – 2002. – Vol. 81. – №. 2. – P. 343–355.
39. Gridelli, E. Studi sul genere *Quedius* Steph. (Coleoptera: Staphylinidae). Secondo contributo. Specie della regione paleartica / E. Gridelli // Memorie della Società Entomologica Italiana. – 1924. – Vol. 3. – №. 1. – P. 5–180.
40. Gusarov, V.I. Fauna and ecology of the Crimean Staphylinidae. Subfamilies Metopsiinae, Proteininae, Omaliinae, Piestinae, Tachyporinae, Oxyporinae, Steninae, Paederinae, Xantholininae, Staphylininae / V.I. Gusarov // Vestnik Leningradskogo Universiteta. – 1989. – Vol. 3. – P. 3–17.

41. Gusarov, V.I. *Quedius cruentus* (Olivier) (Coleoptera, Staphylinidae), a Palaearctic Species New to North America / V.I. Gusarov // The Coleopterists Bulletin. – 2001. – T. 55. – №. 3. – P. 374–378.
42. Khachikov, E.A. Preliminary results of the study of the rove beetles fauna (Coleoptera: Staphylinidae) of Rostov Province / E.A. Khachikov // Proceedings of the Russian Entomological Society. – 2017. – Vol. 88. – №.1. P. 22–45.
43. Hall, T. BioEdit, version 7.2. 5 / T. Hall. – North Carolina State University, Department of Microbiology. Program and documentation, 2005.
44. Herman, L.H. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second Millennium. VI. Staphylinine Group (Part 3). Staphylininae: Staphylinini (Quediina, Staphylinina, Tanygnathinina, Xanthopygina), Xantholinini. Staphylinidae: Incertae Sedis fossils, Protactinae / L.H. Herman // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 2001. – Vol. 265. – P. 3021–3840.
45. Hochhuth, J.H. Die Staphylinen-Fauna des Kaukasus und Transkaukasiens / J.H. Hochhuth // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1849. – Vol. 22. – №. 1. – P. 18–214.
46. Hochhuth, J.H. Beiträege zur naeheren Kenntniss der Staphylinen Russlands. Enthaltend Beschreibung neuer Genera und Arten, nebst Erläuterungen noch nicht hinlänglich bekannter Staphylinen des russischen Reichs / J.H. Hochhuth // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1851. – Vol. 2. – №. 3. – P. 3–58.
47. Hochhuth, J.H. Beiträge zur näheren Kenntnis der Staphyliniden Russlands / J.H. Hochhuth // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1862. – Vol. 35. – №. 3.– P. 1–113.
48. Hu, J.Y. et al. Two new species of *Quedius* Stephens, subgenus *Raphirus* Stephens from Yunnan, Southwest China (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) / J.Y. Hu, L.Z. Li, G.H. Cao // ZooKeys. – 2012. – №. 165. – P. 47–55.
49. Jacobson, G.G. Beetles of Russia and Eastern Europe. Guide to identification of beetles / G.G. Jacobson. – AF Devrien, Saint-Petersburg, 1905. – 1024 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.141879>.
50. Kadyrov, A.X., Yakubova, D.Sh., Dadabaev, X.R. Systematic list of family Staphylinidae (Coleoptera) of the slope Southern Gissar Mountains / A.X. Kadyrov, D.Sh.

Yakubova, X.R. Dadabaev // News of the Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan. Department of Biological and Medical Sciences. – 2014. – Vol.2. – №. 186. – P. 46–50.

51. Kascheev, V.A. To the fauna of rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of Ili River / V.A Kascheev // Izvestiia Akademii Nauk Kazakhskoi SSR. Biologicheskaya. – 1984. – Vol. 1. – P. 24–29.

52. Kascheev, V.A. Distribution of staphylinidae (Coleoptera: Staphylinidae) in floodplains of the middle and downstream of Ili River / V.A Kascheev // Entomological review. – 1985. – Vol. 2.– P. 42–47

53. Kascheev, V.A. The population of rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) in agrosystems of southeast Kazakhstan / V.A. Kascheev // Tethys Entomological Research – 2001. – Vol. VII. – P. 179–192.

54. Kirshenblat, J. Neue und wenig bekannte palaearktische Staphyliniden (Coleoptera) / J. Kirshenblat // Revue d'Entomologie de l'URSS. – 1933. – Vol. 35. – P. 101–103.

55. Kirshenblat, J. Rove beetles. In: Identification key to insects of the European part of USSR. Part 2 / J. Kirshenblat. – Nauka, Leningrad, 1965. – P. 111–156.

56. Kolesnikova, A.A. Beetles (Carabidae, Staphylinidae) of the North Ural / A.A. Kolesnikova // Biodiversity, ecological issues of gorny Altai and its neighbouring regions: present, past, and future. Materials of II international Conference, September 22–26 Gorno-Altaysk, 2008. – P. 118–121.

57. Kolesnikova, A.A. The structure of herpetobiont communities of Ural / A.A. Kolesnikova // Proceedings of the Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. – 2012. – №.4. – P. 2–7.

58. Kolesnikova, A.A. Taskaeva, A.A. (2003) Soil invertebrates of Pechora-Ilych Nature Reserve / A.A. Kolesnikova, A.A. Taskaeva // Bulletin of Dnipro National University. – 2003. – P. 32–37.

59. Kolesnikova, A.A., Konakova, T.N. Beetles (Carabidae, Staphylinidae) of the Subpolar Ural / A.A. Kolesnikova, T.N. Konakova // Biodiversity, ecological issues of gorny Altai and its neighbouring regions: present, past, and future. Materials of II international Conference, September 20–24, Gorno-Altaysk, 2010. – P. 49–52.

60. Konakova, T.N., Kolesnikova, A.A. Formation and distribution of assemblages of Carabidae and Staphylinidae at the humidity gradient in spruce forests of Komi Republic / T.N. Konakova, A.A. Kolesnikova // Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.– 2011. – Vol. 13. – №. 1 (4). – P. 1001–1004.
61. Le Conte, J.L. Classification of the Coleoptera of North America. Part. 1 / J.L. Le Conte // Prepared for the Smithsonian Institution. Smithsonian Miscellaneous Collections. – Vol. 3. – №. XXV. – P. 1–214.
62. Luze, G. Beitrag zur Staphyliniden Fauna von Russisch Central Asien (Coleoptera) / G. Luze // Horae Societatis Entomologicae Rossicae. – Vol. 37. – P. 74–115.
63. Majka, C.G., Brown, L. *Quedius spelaeus* Horn, a troglomorphic beetle discovered in New Brunswick, Canada / C.G. Majka, L. Brown // Journal of the Acadian Entomological Society. – 2010. – Vol. 6. – №. 11. – P. 44–47.
64. McKeown, N. et al. Isolation and characterisation of the first microsatellite markers for the European stag beetle, *Lucanus cervus* (Coleoptera: Lucanidae) / D. Harvey, A. Healey, I. Skujina, K. Cox, A.C. Gange, & P. Shaw // European Journal of Entomology. – 2018. – Vol. 115. – P. 620–623.
65. Porta, A. Fauna coleopterorum italica. II. Staphylinoida / A. Porta. – Piacenza: Stalilimento Tipografico Piacentino, 1926. – 405 pp.
66. Posada, D. jModelTest: phylogenetic model averaging / D. Posada // Molecular biology and evolution. – 2008. – Vol. 25. – №. 7. – P. 1253–1256.
67. Rambaut, A. FigTree 1.4. 2 software / T. Rambaut. – Institute of Evolutionary Biology, University. Edinburgh. – 2014.
68. Redtenbacher, L. Fauna austriaca. Die Käfer / L. Redtenbacher. – Ed. 2. Wien: C. Gerold's Sohn, 1857. – pp. 129–976.
69. Ronquist, F. et al. Draft MrBayes version 3.2 manual: tutorials and model summaries [электронный ресурс] / F. Ronquist, J. Huelsenbeck, M. Teslenko. – 2001. – режим доступа: <http://brahms.biology.rochester.edu/software.html>.
70. Roubal, J. Zwei neue Staphyliniden aus dem paläarktischen Gebiete / J. Roubal // Entomologische Mitteilungen. 1914. – Vol. 3. – №. 6. – P. 164–166.

71. Roubal, J. Vier neue Coleopteren aus SSSR / J. Roubal // Entomologische Blätter. – 1929. – Vol. 25. – №. 1. – P. 46–48.
72. Ryabukhin, A.S. A catalogue of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae exclusive of Aleocharinae) of the northeast of Asia / A.S. Ryabukhin. – Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 1999. – 137 pp.
73. Ruchin, A.B. The third contribution to the entomofauna of the Mordovian State Nature Reserve / A.B. Ruchin // Proceedings of the P.G. Smidovic Mordovian State Nature Reserve. – 2017. – №. 19. – P. 161–181.
74. Ryabukhin, A.S. Zoogeographical Characteristics of the Rove Beetle Fauna (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae) of Kamchatka / A.S. Ryabukhin // Bulletin of the North-East Scientific Center, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences. – 2008. – Vol. 4. – P. 96–100.
75. Ryabukhin, A.S. Contribution to the study of the rove beetle fauna (Coleoptera, Staphylinidae) of Korykia (Kamchatka) / A.S. Ryabukhin // Bulletin of the North-East Scientific Center, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences. – 2010. – Vol. 3. – P. 71–77.
76. Salnitska, M., Solodovnikov, A. Taxonomy of the poorly known *Quedius mutilatus* group of wingless montane species from Middle Asia (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini) / M. Salnitska, A. Solodovnikov // European Journal of Taxonomy. – 2018a. – Vol. 401. – P. 1–17. doi.org/10.5852/ejt.2018.401
77. Salnitska, M., Solodovnikov, A. Hypogean presumably sister species *Quedius repentinus* sp. n. from Altai and *Q. roma* from Sikhote-Alin (Coleoptera: Staphylinidae): a disjunct distribution or poorly sampled Siberia? / M. Salnitska, A. Solodovnikov // Zootaxa. – 2018b. – Vol. 4394. – №. 1. – P. 95–104. doi: 10.11646/zootaxa.4394.1.5
78. Salnitska, M., Solodovnikov, A. Revision of the *Quedius* fauna of Middle Asia (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) / M. Salnitska, A. Solodovnikov // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2018c. – Vol. 65. – №. 2. – P. 117–159. doi : 10.3897/dez.65.27033
79. Salnitska, M., Solodovnikov, A. Rove beetles of the genus *Quedius* (Coleoptera: Staphylinidae) fauna of Russia: a key to species and the annotated catalogue / M. Salnitska, A. Solodovnikov // ZooKeys. – 2019. – №. 847. – P. 1–100. doi: 10.3897/zookeys.847.34049

80. Semenov, V.B. An annotated checklist of beetles (Coleoptera) of Central Meshchera. Addition 1. / V.B. Semenov // *Eversmannia*. – 2010. Entomological research in the Russia and adjacent regions №. 23–24. – P. 26–29.
81. Semenov, V.B., Egorov, L.V. Contribution the knowledge of Staphylinid beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of the Chuvash Republic. Report 1 / V.B. Semenov, L.V. Egorov // *Scientific proceedings of the State Nature Reserve "Prisursky"*. – 2009. – Vol. 22. – P. 56–57.
82. Semenov, V.B. Contribution to the knowledge of Staphylinid beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of the Mordovia Reserve / V.B. Semenov // *Proceedings of the P.G. Smidovic Mordovian State Nature Reserve*. – 2017. – Vol. 18. – P. 190–205.
83. Serri, S. et al. Genetic variability of two ecomorphological forms of *Stenus* Latreille, 1797 in Iran, with notes on the infrageneric classification of the genus (Coleoptera, Staphylinidae, Steninae) / S. Serri, J. Frisch, T. von Rintelen // *ZooKeys*. – 2016. – №. 626. – P. 67.
84. Schaum, H. *Catalogus Coleopterorum Europae*. Herausgegeben vom Entomologischen Verein in Stettin. Vierte Auflage / H. Schaum. – Berlin: Schaum, 1852. – v + 96 pp.
85. Schaum, H. *Catalogus Coleopterorum Europae* / H. Schaum. – Berlin: Nicolai, 1859. – iv + 121 pp.
86. Schülke, M., Smetana, A. Staphylinidae / M. Schülke, A. Smetana In: Löbl I, Löbl D (Eds) *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 2. Hydrophiloidea–Staphylinidea*, Revised and updated edition. – Brill, Leiden, Boston, 2015. – P. 304–1134.
87. Shilov, V.F. Beetles of the subfamily Staphylininae (Coleoptera, Staphylinidae) from the Komi ASSR / V.F. Shilov // *Entomological Review*. – 1975. – Vol. 54. – №.2. – P. 374–377.
88. Smetana, A. Revision of the tribe Quediini of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Smetana // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. – 1971. – Vol. 79. – №. vi. – P. 1–303.
89. Smetana, A. Revision of the tribe Quediini of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae). Supplementum 4 / A. Smetana // *The Canadian Entomologist*. – 1978a. – Vol. 110. – P. 815–840.
90. Smetana, A. Remarks on some Siberian *Quedius* (Coleoptera, Staphylinidae) / A. Smetana // *Entomologische Blätter*. – 1978b. – Vol. 74. – №. 1–2. – P. 84–88.

91. Smetana, A. Revision of the tribe Quediini of America North of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae). Supplementum 6 / A. Smetana // The Coleopterists Bulletin. – 1990. – Vol.44. – №. 1. – P. 95–104.
92. Smetana, A. Taxonomic and faunistic contributions to the knowledge of Palaearctic Quediina (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) / A. Smetana // Elytra. – 1995. – Vol. 23. – №. 1. – P. 77–88.
93. Smetana, A. *Quedius (Quedius) sundukovi* (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini, Quediina), an Interesting New Species from the Russian Far East / A. Smetana // Elytra, Tokyo. – 2003. – Vol. 31. – №. 1. – P. 189–193.
94. Smetana, A. *Velleius* Leach, 1819 stat. nov., a subgenus of *Quedius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini: Quediina) / A. Smetana // Studies and Reports, Taxonomical Series. – 2013. – Vol. 9. – №. 1. – P. 201–206.
95. Smetana, A. Taxonomic review of the ‘quediine’ subtribes of Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) of mainland China / A. Smetana. – Prague, Nakladatelství Jan Farkač, 2017. – 434 pp.
96. Smetana, A., Webster R. P. A new species of the genus *Quedius* Stephens, 1829, subgenus *Microsaurus* Dejean, 1833, from northeastern North America (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini, Quediina) // ZooKeys. – 2011. – №. 126. – C. 39.
97. Smetana, A., Shavrin, A.V. (2018) Contribution to the knowledge of the genus *Quedius* Stephens, 1829 of Siberia and Russian Far East (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini: Quediina) / A. Smetana, A.V. Shavrin // Linzer biologische Beiträge. – Vol. 0050. – №. 1. – P. 825–836.
98. Solodovnikov, A. Taxonomy and faunistics of some species of *Quedius* Stephens, 1829 from the Caucasus and Asia Minor (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Solodovnikov // Koleopterologische Rundschau. – 2002a. – Vol. 72. – P. 137–158.
99. Solodovnikov, A. A remarkable pair of syntopic nidicolous sibling species of *Quedius* Stephens, 1829 from the Caucasus (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / A. Solodovnikov // Russian Entomological Journal. – 2002b. – Vol. 11. – №. 3. – P. 265–272.
100. Solodovnikov, A. Taxonomy and faunistics of some West Palearctic *Quedius* Stephens subgenus *Raphirus* Stephens (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Solodovnikov // Koleopterologische

Rundschau. – 2004. – Vol. 74. – P. 221–243. https://www.zobodat.at/pdf/KOR_74_2004_0221-0243.pdf

101. Solodovnikov, A. Revision and phylogenetic assessment of *Afroquedius* gen. nov. from South Africa: toward new concepts of the genus *Quedius*, subtribe Quediina and reclassification of the tribe Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / A. Solodovnikov // Annals of the Entomological Society of America. – 2006. – Vol. 99. – №. 6. – P. 1064–1084.

102. Solodovnikov, A. Rove beetle subtribes Quediina, Amblyopinina and Tanygnathinina: systematic changes affecting Central European fauna (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) / A. Solodovnikov // ZooKeys. – 2012. – №. 162. – P. 25–42.

103. Solodovnikov, A., Schomann, A. Revised systematics and biogeography of ‘Quediina’ of sub-Saharan Africa: new phylogenetic insights into the rove beetle tribe Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Solodovnikov, A. Schomann // Systematic Entomology. – 2009. – Vol. 34. – №. 3. – P. 443–466.

104. Solodovnikov, A., Hansen, A.K. Review of subterranean *Quedius*, with description of the first hypogean species from the Russian Far East (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini) / A. Solodovnikov, A.K. Hansen // Zootaxa. – 2016. – Vol. 4170. – №. 3. – P. 475–490. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4170.3.3>

105. Stephens, J.F. A systematic catalogue of British insects / J.F. Stepehens. – 11, 1829. – 388 pp.

106. Tamura, K. et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, & S. Kumar // Molecular biology and evolution. – 2013. – Vol. 30. – №. 12. – P. 2725–2729.

107. Thomson, C.G. Försök till uppställning af Sveriges Staphyliner / C.G. Thomson // Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. – 1858. – Vol. 15. – P. 27–40.

108. Thomson, C.G. Skandinavien Coleoptera, synoptiskt bearbetade / C.G. Thomson // Lund: Berlingska Boktryckeriet. – 1859. – Vol. 1. – P. 1–290.

109. Uhova, N.L. Structure and abundance of leaf litter mesofauna in native and secondary biotops of Visim Nature Reserve / N.L. Uhova // In: Research of standard natural complexes of Ural. Materials of scientific conference dedicated to 30th anniversary of Visim Nature Reserve. Ekaterinburg, Ekaterinburg, 1999. – P. 169–175.

110. Vinogradova, E.Yu. et al. (2010) Materials for the knowledge of rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of the Chuvash Republic. Report 2 / E.Yu. Vinogradova, L.V. Egorov, V.B. Semenov // Scientific proceedings of the State Nature Reserve "Prisursky". 2010. – Vol. 25. – P.10–18.
111. Waterhouse, C.O. Catalog of British Coleoptera / C.O. Waterhouse. – London: Taylor and Francis, 1858. – iv + 3–117 pp.
112. Wüsthoff, W. Die Forcipes der mir bisher bekannt gewordenen Arten der Gattung *Quedius* / W. Wüsthoff // Entomologist Tidskrift. – 1938. – Vol. 59. – P. 214–223.
113. Zheng, F.K. New species and records of *Quedius* (*Raphirus*) *multipunctatus* and Himalayicus groups (Coleoptera: Staphylinidae) from China / F.K. Zheng // Oriental Insects. – 2003. – Vol. 37. – №. 1. – P. 289–300.
114. Zheng, F.K. et al. Three new species of the subgenera *Microsaurus* and *Raphirus* of the genus *Quedius* from China (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) / F.K. Zheng, F. Xiao, J. Li // 動物分類學報. – 2007. – Vol. 32. – №. 2. – P. 301–307.
115. Zheng F., Zheng, X. Three new species of the genus *Quedius* (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) from China / F. Zheng, Z. Zheng // Acta Zootaxonomica Sinica. – 2006. – Vol. 31. – №. 1. – P. 173–179.
116. Zhu L.L. et al. Two new species of the genus *Quedius* from Tibet, China (Coleoptera: Staphylinidae) / L.L. Zhu, L.Z. Li, Y. Hayashi // Entomological Review of Japan. – 2006. – Vol. 61. – №. 1. – P. 39–44.