

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный Научный Центр

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre

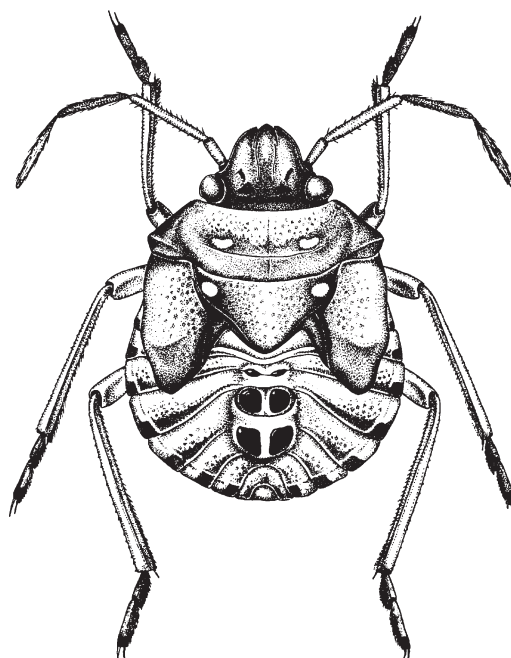


Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 2. Вып. 1

Vol. 2. No. 1



Ростов-на-Дону
2006

© “Кавказский энтомологический бюллетень”
составление, редактирование
compiling. editing

На титуле оригинальный рисунок М.В. Набоженко: личинка V возраста *Chroantha ornatula* (Herrich-Schaffer, 1842)

Адреса для переписки:

Юрий Генрихович Арзанов
Южный научный центр РАН, а/я 3318,
Ростов-на-Дону 344092 Россия
E-mail: arz99@mail.ru

Addresses for correspondence:

Dr. Yu.G. Arzanov
Southern Scientific Centre of RAS
P.O. Box 3318 Rostov-on-Don 344092 Russia

Техническое редактирование и компьютерная верстка номера – *Ю.Г. Арзанов, Б.В. Страдомский*; корректура – *С.В. Набоженко*

Издание осуществляется при поддержке Южного научного центра РАН (Ростов-на-Дону)

Памяти Алексея Юрьевича Исаева посвящается



**Алексей Юрьевич Исаев
20.04.1959 - 17.12.2005**

Обзор рода *Thanatophilus* Leach, 1815 (Coleoptera: Silphidae) юга России

Review of the genus *Thanatophilus* Leach, 1815 (Coleoptera: Silphidae) of Southern of Russia

С.В. Пушкин
S.V. Pushkin

Ставропольский государственный университет, кафедра зоологии, ул. Пушкина, 1, Ставрополь 355009 Россия.
Stavropol State university, chair of zoology, Pushkina str., 1, Stavropol 355009 Russia. E-mail: serg_p@avn.skifitel.ru

Ключевые слова: Coleoptera: Silphidae: *Thanatophilus*, фауна некробионтов, юг европейской части России.
Key words: Coleoptera: Silphidae: *Thanatophilus*, fauna necrobionts, the south of the European part of Russia.

Резюме. Для юга европейской части России приведено, 5 видов рода *Thanatophilus* Leach, 1815, из них 2 вида указаны для региона впервые. В работе приводятся новые данные к морфологическому описанию видов, представлено ландшафтно-биотопическое распределение в регионе и дополнены сведения по биологии и экологии видов.

Abstract. 5 species of the genus *Thanatophilus* Leach, 1815 are recorded for the south of the European part of Russia. Of them, 2 species are found in the region for the first time. New data for the morphological description of the species, and data on their biology and ecology are provided in the paper.

Введение

Жуки-мертвоеды – неотъемлемый компонент наземных биоценозов умеренного пояса. Роду *Thanatophilus* Leach, 1815 свойственна полифагия со склонностью к хищничеству [Есюнин, Козьминых, 2000]. Виды рода – основные утилизаторы падали массой 250-700 г в биоценозах юга России, активно конкурирующие с личинками Diptera.

Первые работы, посвященные изучению этого рода на территории Кавказа и юга России, принадлежат Зайцеву [1914, 1916]. Обзор подсемейства Silphini фауны СССР проведен Щеголевой-Баровской [1932]. Последняя ревизия группы выполнена Шаваллером [Schawaller, 1981].

Сведения по фауне Северного Кавказа, Поволжья, Нижнего Дона и сопредельных территорий отражены во многих работах [Reitter, 1885; Линдемман, 1871; Померанцев, 1908; Кизерицкий, 1912; Якобсон, 1905-1913; Фомичев, 1983, 1984; Хачиков, Арзанов, 1990; Пушкин, 2002; Хачиков, 2004; Пушкин, 2004, 2005].

Задачи нашего исследования: 1) инвентаризация фауны рода *Thanatophilus* на территории юга России; 2) изучение биологии и особенностей ландшафтно-биотопического распределения.

Материалы и методы

Материал собирался автором в 1994-2005 гг. в разных точках юга России. Сбор жуков осуществляется с помощью ловушек с приманками: трупями

позвоночных или говяжьим фаршем; использовался ручной сбор с помощью энтомологического пинцета с трупов. Координаты ряда точек сбора определены при помощи GPS12 (система координат WGS84).

В написании работы использованы материалы: музея кафедры зоологии Ставропольского государственного университета [СГУ]; Ставропольского краеведческого музея [СКМ]; музея кафедры зоологии Ростовского государственного университета [РГУ]; музея Пермского государственного университета [ПГУ]; музея Адыгейского государственного университета [АГУ]; музея Тебердинского природного биосферного заповедника [ТПБЗ]; Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) [ЗИН]; Зоологического музея МГУ (Москва) [ЗММГУ]; музея Одесского государственного университета [ОДУ]. Часть материала передана Р.Б. Дышековым, В.В. Гуриным (Карачаево-Черкесия), О.А. Самойленко и С.Л. Дузём (Украина). В материале по каждому виду приводятся сборы автора и частично других коллекторов; авторские сборы хранятся в музее кафедры зоологии Ставропольского государственного университета [СГУ].

Thanatophilus Leach, 1815

Типовой вид *Silpha sinuata* Fabricius, 1775 по монотипии [Madge, 1980]. Голотип хранится в музее Естественной Науки в Лейпциге (Германия).

В настоящее время известно 20 видов *Thanatophilus* из Евразии, Африки и Северной Америки. В регионе исследования отмечено 5 видов.

Описание. Плоские продолговато-овальные жуки тёмного цвета. Переднеспинка, вершина надкрылий и VIII, IX тергиты брюшка часто с красноватыми пятнами. Верх тела покрыт волосками. Особенно густо волоски расположены на переднеспинке (часто скрывающие основную окраску). Голова не вытянута, за глазами с перетяжкой. На плечевых углах надкрылий у ряда видов развиты зубчики (*T. sinuatus* (Fabricius, 1775) и *T. terminatus* (Hummel, 1825)). Крылья нормально развиты. Тазики средних ног широко расставлены; вершинные членики средних и задних лапок короче 3-х предшествующих, вместе взятых. У самок большинства видов шовные углы надкрылий вытянуты в более или менее заметные отростки, у самцов чаще всего закруглены или обрублены.

Диагноз. От большинства родов подсемейства Silphinae Latreille, 1807 (=Necrodini Portevin, 1926)

[Madge, 1980] отличается широко расставленными тапками средних ног. Род наиболее близок к *Oiceoptoma* Leach, 1815, от которого отличается более длинными апикальными члениками средних и задних лапок.

Распространение. В Палеарктическом регионе широко распространены 15 видов рода [Schawaller, 1981; Николаев, Козьминых, 2002]. 3 вида обитают в Северной Америке [Peck, Miller, 1993]. *T. trituberculatus* (Kirby, 1837) отмечен на севере и северо-востоке европейской части России [Рябухин, Матис, 1987; Николаев, 1998]. Из Африки известны 2 вида. *T. uralensis* Kozminykh, 1994 описан с Урала и отмечен только на этой территории [Николаев, Козьминых, 2002].

Биология. Виды питаются падалью и входят в группу поверхностно-падальных некробионтов [Kozminykh, Esiyunin, 1994; Пушкин, 2002]. Факультативно потребляют разлагающиеся растительные остатки и акцидентально – гниющие шляпочные грибы. Виды *T. sinuatus*, *T. rugosus* (Linnaeus, 1758) были отмечены как вредители сельскохозяйственных культур [Якобсон, 1931; Добровольский, 1951], но, по мнению Крыжановского [1974], большинство из этих указаний ошибочно. В этой же работе *T. lapponicus* (Herbst, 1793) для Фенноскандии описывается как вредитель сельского хозяйства. С продвижением на север доля фитофагии в питании *Thanatophilus* увеличивается. На территории юга России фитофагия имаго этого рода крайне редкое явление. Случаи фитофагии отмечены нами у личинок *T. rugosus*, между тем как некоторые авторы [Schilthuizen, Vallenduuk, 1998] считают его полифагом. Личинки описаны в работах Якобсона [1905–1913] и Бызовой [1964]. На имаго форезируют гамазовые (*Mesostigmata*) и ураподовые (*Uropodina*) клещи, которым необходим для откладки яиц тот же субстрат, что и жукам. При высокой численности на трупе у имаго и личинок последнего возраста наблюдается каннибализм.

О хищниках известно мало, нами найдено 6 экз. видов *T. rugosus* и *T. sinuatus* в погадках золотистой щурки (*Merops apiaster* (Linnaeus, 1758)) в Краснодарском крае (20.08.2003) (предоставлены проф. Л.В. Маловичко). Небольшой процент (менее 1%) в желудках *Bufo bufo verrucosissima* (Pallas, 1814), *B. viridis viridis* Laurenti, 1768 составляют представители рода [Тертышников, 2000]. Автор отмечает поедание видов рода *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776 [Тертышников, 2002]. В 2-х гнездах сорок (*Pica pica* Linnaeus, 1758) в Изобильненском р-не Ставропольского края нами обнаружены 25 элитр *T. sinuatus*.

Thanatophilus rugosus (Linnaeus, 1758)

Th. rugosus: Хачиков, Арзанов, 1990 (Ростовская обл.: Ростов, 8.10.1986; Краснодар 23.7.1968; Кабардино-Балкария: Зольский р-н, верх. р. Малки 1-15.07.1981; Северная Осетия: Ардонский р-н, верх. р. Цейдон 22.08.1987); Фомичев, 1983 (Калмыкия: повсеместно).

Материал. Россия: Астраханская обл., Ахтубинский р-н, с. Грачи, 18.07.2005 (Пушкин), 5♂, 2♀. Волгоградская обл., Палласовский р-н, бер. оз. Эльгон, 1.07.2001 (Пушкин), 2♂, 1♀. Ростовская обл., Родионово-Несветайский р-н, пойма р. Тузлов, 2.07.2000 (Пушкин), 2♂, 1♀. Краснодарский край: Белоглинский р-н, с. Белая глина, 5.05.2000 (Пушкин), 3♂, 2♀; Динский р-н, Краснодар, 2.07.2000 (Пушкин), 5♂, 2♀, ст. Кушевская, 17.08.1997 (Пушкин), 1♂, 1♀; Тбилисский р-н, ст. Тбилисская, 2.05.2005 (Гущина), 2♂ [СГУ]. Ставропольский край: Грачёвский р-н, с. Грачёвка: лес, на трупах, 29.05.2004 (Пушкин), 9♂,

4♀; Апанасенковский р-н, с. Дивное, 1.08.1998 (Пушкин), 5♂, 2♀, с. Белье Копани, 29.05.2004 (Пушкин), 1♂, 2♀, бер. Дундинского вдхр., 30.05.2004 (Пушкин), 1♂, Ипатовский р-н, с. Софиевка, 20.07.1997 (Пушкин), 3♂, 1♀; Изобильненский р-н, Солнечнодольск, 20.08.1999 (Пушкин), 10♂, 3♀, Изобильный, 20.08.1999 (Пушкин), 1♂, 2♀, Новотроицкое вдхр., 30.08.2000 (Пушкин), 1♂, 3♀ Шпаковский р-н: Ставрополь: 1-10.05-08.1996-2003 (Пушкин), 25♂, 12♀; 1926 (Лучник), 1♂, 2♀ [СКМ], Михайловск, 2.07.1994 (Пушкин), 35♂, 10 ♀, с. Дёмино, 10.07.1999 (Пушкин), 25♂, 5♀, бл. оз. Вшивое, 10.07.1999 (Пушкин), 8♂, 1♀, х. Гремучий, 10.07.1999 (Пушкин), 5♂, 1♀, г. Холодная, 10.07.1999 (Пушкин), 7♂, 2♀, г. Бударка, 10.07.1999 (Пушкин), 5♂, 5♀, Предгорный р-н: Кисловодск: 10.07.1989 (Арзанов), 1♂ [РГУ], 20.07.1980 (Кузнецова), 1♀ [РГУ], г. Малое Седло: луг, 16.04.1984 (Сигида), 2♂ [СГУ], Минераловодский р-н: с. Побегайловка: бер. р. Кумы, 8.08.2004 (Пушкин), 2♂, 1♀, г. Бештау: лес, окраина скалы, 4.07.1997 (Пушкин), 1♂, Андроповский р-н, Прикалауские высоты (44°44' 32.41" N 42°36' 08.11" E), 1.06.2002 (Пушкин), 5♂, 1♀. Северная Осетия: Владикавказ, 27.06.1886 (Ананов), 1 экз. [ЗИН], Владикавказ, 1-17.05.1899 (Демокитов), 10 экз. (ЗИН). Карачаево-Черкесия: Теберда, 6.08.1951 (Аренс), 1 экз. [ТПБЗ], Зеленчукский р-н, ст. Зеленчукская, 1-5.05.2004 (Гурин), 3♂, 1♀ [СГУ], Хабезский р-н: а. Заюко, 5.08.2005 (Дышкеев), 1♂ [СГУ]. Адыгея: Адлерский р-н: Камышовая поляна, 18.05.2000 (Набоженко), 1♂ [РГУ], КГБЗ: хр. Порт-Артур, 23.05.2003 (Пушкин), 3♂, 2♀, Майкопский р-н: г. Майкоп, возле АГТУ, 25.09.2003 (Пушкин), 1 ♀. Дагестан: Ногайский р-н, низ. р. Кумы, 5.05.2000 (Пушкин), 3♂, 1♀, Кумские пески, 7.05.2000 (Пушкин), 1♂, 2♀.

Абхазия: Авадхара, 28.07.2000 (Набоженко), 1♂, 1♀ [СГУ] Сухумский р-н, долина р. Зап. Гумиста, окр. с. Ахалшени, ловушки, 7.06.1995 (Пушкин), 1♂.

Грузия: Южная Осетия, 06.1929 (Busch), 1 экз. [ЗММГУ].

Украина: Донецкая обл.: Донецк, 19.07.2000 (Пушкин), 5♂, 2♀ с. Макеевка, 19.07.2000 (Пушкин), 2♂, 1♀, Днепропетровская обл.: Днепропетровск, 20.07.2000 (Пушкин), 7♂, 4♀ Кировоградская обл.: Кировоград, 21-24.07.2000 (Пушкин), 9♂, 3♀ Одесская обл.: с. Свердлово, 17.05.2002 (Самойленко), 1♂ [СГУ]. Белгороднестровский р-н: плавни р. Днестр: рыбразвод, 1.04.2002 (Самойленко), 2♂, 1♀ [СГУ]. Крым: Симферопольский р-н: Симферополь, 24.06.1955 (Мальцев), 1 экз. [ОДУ], Керченский п-ов., 10.06.1957 (Мальцев), 6 экз. [ОДУ].

Казахстан: Гурьевский р-н: пос. Бексаала, 26.08.2001 (Пушкин), 2♂.

Описание. Длина тела 10-12 мм. Переднеспинка плотно покрыта короткими светлыми волосками; в местах с более редким опушением заметны темные пятна. Плечевые углы надкрылий без зубчиков (редко с несколькими мелкими насечками). Продольные кили надкрылий острые, ясно заметны на всем их протяжении; наружный киль заходит за предвершинный бугорок. Промежутки между киями с блестящими поперечными морщинками, часть из которых соединена с продольными киями. Вершины надкрылий самца широко закруглены; самки – косо срезаны. Пигидий чёрный.

Диагноз. От видов рода со скульптурированными промежутками килей надкрылий отличается отсутствием зубчиков на плечевых углах надкрылий.

Распространение. Транспалеарктический вид. Известен практически со всей территории региона исследования, кроме аридных участков степи и барханных песков [Николаев, Козьминых, 2002; Пушкин, 2002]. Якобсон [1910: 614] приводит вид для Черноморского побережья Кавказа, Грузии, Дагестана.

Биология. Мезофильный вид [Пушкин, 2002], встречается на трупах в марте. Доминирует на трупах животных в местах повышенной влажности почвы. На трупах весом более 100 кг насчитывается 700-800 особей. Самки полигамны, откладывают яйца непосредственно на субстрат. Яйца продолговатой формы желтоватого цвета, длиной 3.5 (3.4±0.15) мм, диаметром 1 (0.95±0,2) мм, весом 1.8 (1.75±0.15) мг (n=150). Личинки I возраста появляются на 2-й день после яйцекладки. При достаточном количестве пищи развиваются и окукливаются быстрее (18-20 дней),

при нехватке срок растягивается до 30 дней. В этом случае наблюдается канибализм и хищничество: охотно поедают личинки жесткокрылых и двукрылых. Личинки III возраста совершают миграции (по нашим наблюдениям, до 100 м) в поисках пищи. Ранней весной (1-7 марта) имаго часто встречаются в норах рептилий, где, видимо, проходит их зимняя диапауза.

Thanatophilus sinuatus (Fabricius, 1775)

Th. sinuatus: Хачиков, Арзанов, 1990 (Ростовская обл.: Ростов, 7.10.1986, 5.05.1987, 18.04.1976; Калмыкия: х. Прудовый, 31.07.1981. Адыгея: Майкопский р-н: Майкоп, 27.04.1929 [АГУ]; Казахстан: Гурьевский р-н: пос. Бексала, 22.06.1980 [РГУ]).

Материал: Россия: Ростовская обл., Родионово-Несветайский р-н, пос. Несветай, 2.07.2000 (Пушкин), 5♂, 2♀ с/к Ёлкинский, 7.05.1971 (Ханин), 1 экз. [РГУ]. Астраханская обл.: Володарский р-н, Астрахань, 2.07.2001 (Пушкин), 5♂, 2♀, Ахтубинский р-н, Капустин Яр, 9.07.2005 (Пушкин), 4♂, 1♀ Калмыкия: Яшалтинский р-н, с. Туттун, 5.08.1998 (Пушкин), 3♂, 1♀; Целинный р-н, с. Кегульта, 5.05.1999 (Пушкин), 1♂, 2♀ Краснодарский край: Динский р-н, ст. Куцевская, 17.8.1997 (Пушкин), 4♂, 1♀; Белоглинский р-н, с. Белая Глина, 10.07.2000 (Пушкин), 6♂, 3♀; Тбилисский р-н: ст. Тбилисская, 2.05.2005 (Гушина), 1♂, 1♀ [СГУ]. Адыгея: КГБЗ: кордон Киша, лесная поляна, 20-28.05.2003 (Пушкин), 2♂, 1♀. Ставропольский край: Ипатовский р-н, с. Софиевка, 10.09.1999 (Пушкин), 7♂, 3♀; Изобильненский р-н, Солнечнодольск, 19.05.2000 (Пушкин), 5♂, 2♀, Изобильный, 20-22.07.1995 (Козьминых), 27 экз. [ПГУ], ловушка у воды с говяжьим мясом, 22-25.07.1995 (Козьминых), 10 экз. [ПГУ], 25.07-14.08.1995 (Козьминых), 3 экз. [ПГУ], 14-16.08.1995 (Козьминых), 2 экз. [ПГУ], осоковые стации у водоёма около лесополосы, банки-ловушки 27.07-20.08.1998 (Козьминых), 1 экз. [ПГУ]; окр. Новотроицкого вдхр., 29.07.2000 (Пушкин), 7♂, 2♀; Шпаковский р-н: Ставрополь, 14.07.1926 (Лучник), 1♂, 2♀ [СКМ], ур. Таманская лесная дача, 16.08.2000 (Пушкин), 7♂, 5♀, с. Татарка, 14.06.1999 (Пушкин), 2♂, 2♀, ур. Татарское городище, 19.06.1999 (Пушкин), 4♂, 1♀, бер. Сенгилеевского вдхр., 20.07.1999 (Пушкин), 1♂, 2♂, о. Кравцова оз., 25.08.1998 (Пушкин), 3♂, 1♀; Кочубеевский р-н, пос. Ново-Екатериновка, 19.05.2000 (Пушкин), 3♂, 1♀, с. Новая Деревня, 30.07.2004 (Пушкин), 2♂, 4♀; Курский р-н: с. Рошинское, 14.07.1978 (Сигида), 1♂ (СГУ); Левокумский р-н: бл. с. Левокумское, 19.07.1994 (Пушкин), 7♂, 2♀; Арзирский р-н: Арзир, 14.07.2001 (Пушкин), 1♂, 1♀; Нефтекумский р-н: Нефтекумск, 19.08.2000 (Пушкин), 5♂; Грачевский р-н: пос. Тугулу, 20.05.1997 (Муныкина), 1♀ (СГУ); Буденковский р-н: с. Дубовая Роща, 29.07.1998 (Пушкин), 2♂, 1♀; Труновский р-н: с. Донское, 20.08.2000 (Пушкин), 5♂, 1♀; Предгорный р-н: г. Малое Седло, луг, 16.04.1984 (Сигида), 1♂ [СГУ]; Минераловодский р-н: с. Побегайловка, 9.08.2004 (Пушкин), 3♂, 2♀; Туркменский р-н: с. Летняя Ставка, 27.05.2004 (Пушкин), 4♂, 2♀; Апанасенковский р-н: с. Дивное, труп ежа, 13.05.2004 (Пушкин), 9♂, 2♀, с. Белые Копани, 29.05-3.06.2004 (Пушкин), 5♂, 2♀ с. Маньчское, 29.05-2.06.2005 (Пушкин), 15♂, 9♀. Карачаево-Черкесия: Прикубанский р-н: Черкесск, 20.04.2001 (Пушкин), 3♂, 1♀

Абхазия: Сухумский р-н: долина р. Зап. Гумиста, окр. с. Ахалшени, 10.06.1994 (Пушкин), 1♂, 1♀.

Украина: Кировоградская обл.: Кировоград, 19.07.2000 (Пушкин), 5♂, 2♀, Пятихатки, 19.07.2000 (Пушкин), 6♂, 2♀; Одесская обл.: Одесса, 19.07.2002 (Пушкин), 3♂, 2♀, Куяльник, 10.08.2000 (Трач), 2♂, 1♀ (ОДУ), 60 км N Одессы, Петровский лес, 1.04.2002 (Дузь), 1♂, 1♀ (СГУ), 80 км N Одессы, Березовый лес, на трупе собаки, 11.05.2000 (Трач), 3♂, 2♀ [ОДУ]. Крым: Симферопольский р-н: Симферополь, 24.06.1954 (Мальцев), 1 экз. [ОДУ].

Казахстан: окр. оз. Зайсан, 13.06.1906 (Караваяв), 1 экз. [ПГУ].

Описание. Размеры тела варьируют в довольно больших пределах (длина тела 8.9-13.2 мм). Жуки черного или черно-бурого цвета, матовые. Переднеспинка у свежих экземпляров опушена короткими светлыми волосками (со временем приобретают темные тона), на фоне которых заметны более редко опушенные темные пятна. Зубчики на плечевых углах надкрылий сильные, всегда хорошо заметны. Продольные кили надкрылий острые, хорошо заметные на всем их протяжении;

наружные кили у обоих полов далеко заходят за предвершинный бугорок. Вершины надкрылий самцов широко закругленные, реже – почти прямо обрубленные; вершины надкрылий самок с сильно выступающим шовным углом, перед которым развита глубокая вырезка. Пигидий и пропигидий черные. Пропигидий самок с глубокой вырезкой.

Диагноз. От всех видов рода, известных из региона, отличается матовыми надкрыльями с хорошо развитым зубчиком на плечевых углах, гладкими промежутками между киями и сильно выступающими шовными углами у самок.

Распространение. Транспалеарктический вид: широко распространен в Евразии (кроме северных районов) от стран Западной Европы до Сахалина и Японских островов, проникает также в Северную Африку [Николаев, Козьминых, 2002]. Указан для Ирана [Růžicka, 1996], Турции [Háva et al., 1998]. Известен со всей территории бывшего СССР [Якобсон, 1910: 614], где является одним из обычных видов. В районе нашего исследования встречается во всех природных зонах, но наиболее характерен для сухой степи [Пушкин, 2002].

Биология. Имаго появляются в степи (Ставропольский, Краснодарский края) в начале апреля. Жуки концентрируются под трупом или не далее 4 м от него (прячась под прилегающие к трупу предметы). Самцы и самки появляются одновременно. Численность самок в период размножения в 2-3,5 раза больше, чем самцов. Анализ суточной активности показывает: для имаго в течение суток характерны 2 подъема и спада активности. Снижение активности имаго в полуденные часы обусловлено сильным повышением температуры субстрата, а ночью – ее понижением до 13°C; в обоих случаях жуки уходят в подстилку и ветошь. Яйца продолговатые, изредка овальные, белого или слегка желтоватого цвета, длиной 3.9 (3.8±0.6) мм, диаметром 1.01 (0.95±0.25) мм и весом 1.9 (1.8±0.2) мг (n=200). Некоторые из них сцеплены боковыми сторонами по 3-5 шт. Из яиц выходят личинки белого цвета массой 2.8 (2.7±0.3) мг. В момент вылупления личинкам свойственен отрицательный фототаксис, через сутки – нейтральны по отношению к свету. Личинки сами находят труп, некоторые форезируют на жуках своего и других видов: *Silpha obscura* (Linnaeus, 1758), *Nicrophorus germanicus* (Linnaeus, 1758). Суточная динамика активности личинок сходна с таковой имаго и зависит от суточного колебания температуры воздуха и почвы, а точнее, субстрата. В отличие от личинок II и III возрастов, личинки I возраста более консервативны и способны дольше выдерживать резкие колебания температуры субстрата (для степи характерны перепады t воздуха. в 15-18°C, а t почвы в 20-25°C). Личинки I возраста растут до линьки 3 дня, прибавляя в весе ежедневно 2.5 мг, что соответствует их первоначальному весу. Личинки II возраста до следующей линьки растут в среднем 6 дней (5.5±0.48), ежедневно увеличивая вес на 3.5-6 (±2.5) мг. Личинки III возраста до ухода на окукливание растут 9-11 дней, прибавляя в день по 7-9 мг. Окукливание проходит на хорошо прогреваемых, лишенных растительности участках, плотность куколок на них может достигать 50 экз./м². В Карелии, по данным Лябзиной [2003], доминирует на трупах в мае-июне.

Thanatophilus terminatus (Hummel, 1825)

Th. terminatus: Хачиков, Арзанов, 1990 (Калмыкия: Целинный р-н, х. Прудовый, 6.10.1981 [РГУ]; Уральская обл.: п. Нов. Уштаган, 22.5.1981 [РГУ]; Казахстан: Гурьевский р-н: п. Бексала, 8.07.1980 [РГУ], Кара-Коль, 17-26.07.1980 [РГУ]).

Материал: Россия: Ростовская обл.: Цимлянский р-н: Цимлянск, 2.06.1979 (Пушкин В.В.), 1♂, 1♀ [СГУ]; Орловский р-н: бер. оз. Маныч-Гудило, 25.08.2003 (Пушкин), 3♂, 2♀. Астраханская обл.: Харабалинский р-н, Харабали, 23.05.1999 (Пушкин), 2♂, 1♀; Ахтубинский р-н, окр. с. Садовое, бер. р. Волги (песчаный), 10.07.2005 (Пушкин), 7♂, 3♀. Калмыкия: Юстинский р-н, Цаган-Аман, 7.07.1999 (Пушкин), 2♂, 1♀; Малодербетовский р-н, с. Малые Дербеты, 10.07.1999 (Пушкин), 5♂, 2♀; Целинный р-н, с. Кегульта, 10.07.1999 (Пушкин), 6♂, 3♀; Каспийский р-н: Артезиан, 26.04.1998 (Шохин): 1♀ [РГУ], 1♂, 1♀ [СГУ]; Ики-Бурульский р-н: бер. оз. Лысый лиман, 12.07.1999 (Пушкин), 5♂, 2♀. Ставропольский кр: Апанасенковский р-н: с. Дивное, 20.07.1998 (Пушкин), 9♂, 3♀, оз. Маныч-Гудило, бер., 9.05.2004 (Пушкин), 7♂, 2♀, ур. р. Дунда, трупы, 1-3.06.2003 (Пушкин), 4♂, 3♀, с. Манычское, 29.05-2.06.2005 (Пушкин), 15♂, 9♀; Ипатовский р-н, с. Софиевка, 12.08.2000 (Пушкин), 6♂, 7♀, Ипатово, 6.08.1999 (Касьянов), 1♂, 1♀ [СГУ]; Нефтекумский р-н: Нефтекумск, 19.08.2000 (Пушкин), 10♂, 4♀; Благодарненский р-н: с. Серафимовское, 27.05.2004 (Пушкин), 6♂, 4♀, окр. Благодарного, 10.07.2001 (Пушкин), 4♂, 2♀; Петровский р-н: с. Гофицкое, 20.07.2000 (Пушкин), 4♂, 2♀; Кочубеевский р-н: с. Новая Деревня 31.07.2004 (Пушкин), 5♂, 3♀; Туркменский р-н: с. Владимирова, 10.06.1996 (Пушкин), 4♂, 1♀. Чечня: Грозненский р-н: Грозный, 10.07.1989 (Луговой), 1♂, 1♀ (СГУ); Наурский р-н: Терский песчаный массив, 1.08.1989 (Павлов), 1♂ [СГУ]. Дагестан: Ногайский р-н: Кумские пески, 2.07.2000 (Пушкин), 2♂, 1♀, с. Терекли-Мектеб, 3.07.2000 (Пушкин), 7♂, 3♀ [СГУ].

Украина: Одесская обл.: Одесса, 20.07.1996 (Трач), 1 экз. [ОДУ]; 24.08.2002 (Пушкин), 4♂, 1♀ [СГУ], Куяльник, 14.07.1999 (Дузь), 2♂, 1♀ [СГУ].

Казахстан: Чаган-Аба, 19-23.06.1910 (Караваев), 2 экз. [ПГУ].

Описание. Относительно крупный вид (длина тела 12-14 мм). Верх тела матовый. Цвет черный; задний край переднеспинки, вершины надкрылий, пигидий и вершина пропигидия красно-коричневые. Голова и переднеспинка покрыты густыми светло-серыми волосками; на переднеспинке заметны несколько круглых темных пятен, менее густо покрытых волосками. Плечевой угол надкрылий без зубца. Продольные кили надкрылий не очень высокие, но хорошо прослеживаются на всем их протяжении; у самцов наружное ребро заметно заходит за предвершинный бугорок надкрылий, у самок заканчивается сразу за бугорком.

Диагноз. От большинства видов, известных из региона, отличается окраской переднеспинки и надкрылий; от имеющего похожую окраску *T. ferrugatus* (Solsky, 1874) – светло опушенной переднеспинкой.

Распространение. Имеет широкий ареал, от крайнего юго-востока Европы до юго-запада Азии. На северо-востоке достигает южных районов Западной Сибири (Красноярский край, 11.8.1982 И. С. Закаржевский). Известен из Украины (Крым) [Pushkin, 2003], России (Поволжье, Кавказ, Южный Урал, юг Западной Сибири), из всех стран Закавказья и из всех среднеазиатских государств [Николаев, Козьминых, 2002]. Для Астраханской области приводится Якобсоном [Якобсон, 1910: 614]. Указан для территории Астраханского и Волгоградского Заволжья [Комаров, 2002], отмечен в Турции [Háva, et al., 1998], в Иране [Růžička, 1996], на западе КНР [Schawaller, 1981].

Биология. Мезоксерофильный вид [Пушкин, 2002]. Его численность находится в прямой

зависимости от количества трупов рептилий, которым отдает предпочтение. В Калмыкии [Цеденова, 1982] и Дагестане, по нашим данным, доминирует на трупах, вытесняя другие виды рода. Для Калмыкии [Цеденова, Сельникова, 1982] установлено, что жуки появляются на трупе на 5-11-й день, однако нами жуки собирались и раньше (например, на 2-й день). Имаго появляется в Ставропольском крае в мае, Дагестане, Астраханской области, Калмыкии в апреле. Самки откладывают около 20 яиц овальной формы желтоватого цвета, длиной 2.6 (2.5±0.1), диаметром 1.5 (1.3±0.22) мм, весом 1.5 (1.4±0.13) мг (n=50). Личинки появляются через 23-24 часа после откладки яиц. Развитие личинок длится в среднем 19 дней. Личинки активно конкурируют с другими некробионтами, однако каннибализм не наблюдается. Диapaуза протекает на стадии куколки. По данным Крыжановского и Тер-Минасян [1958], один из самых обычных видов рода степей Кавказа, Медведевым [1950] отмечается как нередкий вид на падали в европейских степях.

Thanatophilus ferrugatus (Solsky, 1874)

Материал: Россия: Астраханская обл.: Ахтубинский р-н: Большое Богдо [ББГПЗ], 12.07.2005 (Пушкин), 2♂, 1♀. Калмыкия: Яшалтинский р-н: с. Тугтун, 5.08.1998 (Пушкин), 5♂, 2♀; Приютнинский р-н: с. Троицкое, 6.08.1998 (Пушкин), 5♂, 1♀; Яшкульский р-н: пос. Утта, 7.08.1998 (Пушкин), 6♂, 3♀; Ики-Бурульский р-н: бер. оз. Лысый лиман, 12.07.1999 (Пушкин), 4♂, 1♀. Ставропольский кр: Курский р-н: с. Рошинское, 7.06.1997 (Пушкин), 7♂, 1♀; Нефтекумский р-н: Нефтекумск, 19.08.2000 (Пушкин), 1♂, 3♀. Апанасенковский р-н: с. Белье Копани, 24.05.2004 (Пушкин), 9♂, 2♀. Дагестан: Ногайский р-н: Кумские пески, 2.07.2000 (Пушкин), 2♂, 2♀. с. Терекли-Мектеб, 3.07.2000 (Пушкин), 4♂, 2♀ [СГУ].

Туркмения: кордон Шерловка, Баухыз, 14.04.1990 (Наполов), 1 экз. [РГУ].

Описание. Длина тела 9-11 мм. Верх тела матовый. Цвет черно-коричневый; распластанная часть переднеспинки, узкая полоска по ее основанию, плечевые углы и вершины надкрылий красно-бурные. Пигидий и большая часть пропигидия красно-оранжевые. Членики усика, за исключением темно-окрашенной булавы, красно-коричневые. Голова покрыта длинными желтыми волосками, переднеспинка и надкрылья – короткими темными волосками, не скрывающими на переднеспинке основную окраску. Плечевой угол надкрылий без зубца. Продольные кили надкрылий хорошо прослеживаются на всем протяжении. Наружный киль у самок заметно заходит за предвершинный бугорок, у самцов обрывается сразу за бугорком.

Диагноз. От близкого *T. terminatus* отличается менее плотно опушенной переднеспинкой и более крупными светлыми пятнами на теле, а также менее крупными размерами.

Распространение. Калмыкия, Ставропольский край [Пушкин, Сигида, 2001], страны Средней Азии: Узбекистан, Туркменистан, Кыргызстан, Казахстан [Николаев, Козьминых, 2002]. Указывается для Таджикистана: хр. Санглок, с. Себистон, [Овчинников, 1996]. По сообщению Г. В. Николаева, отмечен в Афганистане [Afghanistan, O. Lataband, Kabul pass. 2000 m. 4.04.1970, Kabakov].

Биология. Малочисленный ксерофильный вид. Предпочитает ландшафты с песчаной почвой

и барханные пески. В полупустынной зоне местами доминирует на трупах, вытесняя *T. terminatus*. Чаше встречается в Астраханской области. Имаго появляются в конце апреля-начале мая. Самки откладывают яйца под труп или возле него. Личинки появляются через 24-26 часов. Личинки окукливаются вблизи от трупа через 25-27 дней, активно конкурируют с другими некробионтами, вытесняя их с субстрата.

Thanatophilus dispar (Herbst, 1793)

Материал. Россия: Адыгея: Кавказский заповедник, кордон Киша, 20-22.05.2003 (Пушкин), 2♂, 1♀. Ставропольский кр: Шпаковский р-н: Таманская лесная дача, труп собаки, 23.4.1996 (Пушкин), 1♂, 1♀, г. Стрижамент (44°48'01.40" N 42°01'42.46" E), 19.05.2000 (Пушкин), 2♂, 2♀.

Казахстан: Атырауская обл.: пос. Бексала, 26.08.2001 (Пушкин), 2♂, 1♀.

Узбекистан: Сырдарьинская обл.: пер. Чай-Сайдин, 23.06.1910 (Кириченко), 1 экз. [ПГУ].

Описание. Размеры тела колеблются в значительных пределах (длина тела 7-12 мм). Черные матовые жуки. Голова покрыта длинными желтоватыми волосками; переднеспинка – более короткими прилегающими волосками того же цвета с отдельными размытыми пятнами из черных волосков; на надкрыльях преобладают желтоватые волоски. Надкрылья без зубчиков на плечевых углах; наружные кили надкрылий сильнее выступающие, но более короткие, чем 2 внутренних, заметно заходят за предвершинный бугорок. Предвершинный бугорок надкрылий самцов расположен на срединном киле, но захватывает также и наружный киль. Пигидий и пропигидий черные. Вершина эдеагуса лишь немного не достигает вершин параметра.

Диагноз. От близких видов *T. sagax* (Mannerheim, 1853), *T. uralensis* с одноцветно окрашенной переднеспинкой, матовыми, лишенными плечевых бугорков надкрыльями и продолжающимся за предвершинный бугорок наружным килем надкрылья, *T. dispar* отличается лишь незначительными признаками: окраской переднеспинки и строением эдеагуса самца – у *T. uralensis* более толстый и не достигает вершин параметра, у *T. sagax* вершина эдеагуса более короткая и практически равна таковой у *T. dispar*.

Распространение. Транспалеарктический вид; широко распространен в Евразии (за исключением аридных районов Юга). Указан для Белоруссии, Украины, Молдавии, большей части России (на восток доходит до Камчатки и Сахалина) [Николаев, Козьминых, 2002], севера Казахстана, найден в Киргизии [Овчинников, 1996]. Указание для Закавказья [Зайцев, 1916] ошибочно. На территории исследования вид распространен дизъюктивно.

Замечания. Для Адыгеи вид указывается впервые, где собран на трупе лесной мыши. В степной зоне может встречаться только при наличии крупных лесных массивов возрастом не менее 250-300 лет. Численность на территории исследования низкая.

Биология. По нашим данным, обитает в гумидных биотопах, как правило, в лесах. Самки полигамны, откладывают около 100 яиц возле трупа. Яйца округлой формы беловатого цвета длиной 2.8 (2.7±0.9) мм, диаметром 2.75 (2.6±0.95) мм, весом 2.25 (2.19±0.85) мг (n=55). Личинки не требовательны к субстрату. Иногда

развиваются, довольствуясь небольшим количеством пищи. Диапауза протекает на стадии куколки.

Ландшафтно-биотопическое распределение рода *Thanatophilus* на юге России

Изменение видового состава фауны рода на территории юга России имеет юго-западную и северо-восточную направленность. Условно 5 видов можно разделить на 5 экологических групп: полупустынные (*T. ferrugatus*), степные (*T. terminatus*), лесные (*T. dispar*), лесостепные (*T. rugosus*), степные мезофилы (*T. sinuatus*).

Особенности распространения связаны не только с конкретным биотопом, но и с особенностями микрорельефа, влажностью почвы, экспозицией склона, а в ряде случаев с обитающими на конкретной территории видами позвоночных животных. Развитие после 1940 г. ползащитных лесонасаждений привело к созданию множества экотонных в степной зоне, которые приводят к "смешению" степных и лесных видов. Распашка целины в степной зоне и строительство оросительных каналов в полупустынной привело к обоюдному связанным процессам: опустыниванию степи и остепнению полупустыни. В этом мы видим объяснение причин проникновения *T. ferrugatus* на территорию Ставропольского края и находки *T. dispar* в лесах степной зоны юга России.

Нами установлено, что в местах хозяйственной деятельности численность видов рода сокращается на 50% по сравнению с целинными участками. Предложено использовать в мониторинговых исследованиях *T. sinuatus*, *T. rugosus* [Сигида, Пушкин, 2002]. *T. sinuatus* обитает в городской черте на территории Северного Кавказа. Наибольшей численности достигает в рудеральной зоне.

Благодарности

Выражаю благодарность за предоставленные материалы и помощь в изучении коллекций Ю.Г. Арзанову, Э.А. Хачикову, М.В. Набоженко, И.В. Шохину (Ростов-на-Дону); Г.В. Николаеву (КазНУ, Алматы, Казахстан) и В.О. Козьминых (СевКавГТУ, Ставрополь, Россия) за помощь в подборе материалов по Silphidae и критические замечания; директору Кавказского государственного природного биосферного заповедника С.Г. Шевелеву, директору Богдинско-Баскунчакского государственного природного заповедника С.Б. Глаголеву и их сотрудникам за разрешение и помощь в проведении исследований на территории заповедников, а также всем энтомологам, принимавшим участие в сборе материала. Отдельно выражаю благодарность доктору Вольфгангу Шаваллеру (Музей Натуральной Истории, Розенштейн, Штуттгард, Германия) за информацию по типовым материалам.

Литература

- Бызова Ю.Б. 1964. Семейство Silphidae – Мертвоеды // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М. С. 212–225.
Добровольский В.Б. 1951. Вредные жуки. Ростов-на-Дону. 458 с.

- Емец В.М. 1975. К фауне Silphidae (Coleoptera) Монгольской Народной республики // Насекомые Монголии. Л. Вып. 3. С. 99–107.
- Емец В.М. 1977. Жуки-мертвоеды трибы Silphini (Coleoptera, Silphidae) фауны Дальнего Востока СССР // Энтомофауна Дальнего Востока. Владивосток. Том 46 (149). С. 35–42.
- Есюнин С.А., Козьминых В.О. 2000. Тренды разнообразия жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) на Урале // Зоол. журнал. Том 79 No 2. С. 171–179.
- Кизерицкий В.К. 1912. К фауне жуков Области Войска Донского // Русск. энтомол. обзор. Том 12. Вып. 1. С. 81–94.
- Комаров Е.В. 2002. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Приэльтонья и окрестностей озера Баскунчак // Биоразнообразие насекомых Юго-Востока Европейской части России. Волгоград. С. 147–177.
- Крыжановский О.А. 1974. Семейство Silphidae – Мертвоеды // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Том 2. Жесткокрылые. Л.: Наука. С. 15–16.
- Крыжановский О.А., Тер-Минасян М.Е. 1958. Жесткокрылые – Coleoptera // Животный мир СССР. Том 5. Горные области Европейской части СССР. М.-Л. С. 384–431.
- Линдеман К.Э. 1871. Обзор географического распространения жуков в Российской империи // Тр. Русск. энтомол. общ. Вып. 4. С. 41–366.
- Лябзина С.Н. 2003. Беспозвоночные-некробионты и их участие в утилизации органического вещества в наземных и водных экосистемах Европейского севера: Автореф. дис...канд. биол. наук. Петрозаводск. 26 с.
- Медведев С.И. 1950. Жесткокрылые – Coleoptera. Животный мир СССР. Том 3. Зона степей. М.-Л. С. 298.
- Николаев Г.В. 1987. Пластинчатогусые жуки Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата. 232 с.
- Николаев Г.В. 1989. Материалы к фауне и синонимии видов семейств Silphidae, Agyrtidae и Scarabaeidae (Coleoptera) Монгольской Народной Республики и сопредельных территорий Сибири // Насекомые Монголии. Л. Вып. 10. С. 296–300.
- Николаев Г.В. 1998. Новые и малоизвестные для Центральной Азии виды насекомых (Insecta: Mantoptera, Raphidioptera, Neuroptera, Coleoptera, Mecoptera) // Вестник КазГУ. Серия биологическая. Вып. 7. С. 55–63.
- Николаев Г.В., Козьминых В.О. 2002. Жуки-мертвоеды. Алматы: Казак университети. 159 с.
- Овчинников С.В. 1996. Семейство Silphidae // Кадастр генетического фонда Кыргызстана. Бишкек. С. 116.
- Померанцев Д. 1908. Список жуков окрестностей г. Вельска и других мест Вологодской губернии // Тр. Русск. энтомол. общ. Том 38. С. 458.
- Пушкин С.В. 2002. Жуки-мертвоеды и кожееды (Coleoptera: Silphidae, Dermestidae) Центрального Предкавказья (фауна, экология, хозяйственное значение): Автореф. дис...канд. биол. наук. Астрахань. 26 с.
- Пушкин С.В. 2004. Некробионтный энтомокомплекс высокогорий Северо-Западного Кавказа // Евразийский энтомологический журнал. Том 3. Вып. 3. С. 195–202.
- Пушкин С.В. 2005. Обзор фауны мертвоедов (Coleoptera: Silphidae) Кавказа // Горные экосистемы и их компоненты: Тр. Международ. конф. Том 2. Нальчик. КБНЦ РАН. С. 79–84.
- Пушкин С.В., Сигида С.И. 2001. Экологический и зоогеографический анализ фауны мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) Центрального Предкавказья // Современная биогеография. Москва-Ставрополь. С. 91–100.
- Рябухин А.С., Матис Э.Г. 1987. Материалы по фауне жуков-мертвоедов (Coleoptera: Silphidae) северо-востока СССР. Магадан: ДВНЦ АН СССР. 39 с.
- Сигида С.И., Пушкин С.В. 2002. Жуки-мертвоеды, кожееды (Coleoptera: Silphidae, Dermestidae) как биоиндикаторы изменения состояния окружающей среды // Вестник Кабардино-Балкарского университета. Вып. 5. Нальчик. С. 45–48.
- Тертышников М.Ф. 2000. Земноводные Ставрополя. Ставрополь. СГУ. 110 с.
- Тертышников М.Ф. 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь. Ставропольсервисшкола. 240 с.
- Хачиков Э.А., Арзанов Ю.Г. 1990. Материалы к фауне жесткокрылых (Coleoptera) Северного Кавказа и Нижнего Дона. 1. Жуки-мертвоеды (Silphidae). Фауна и особенности распределения в регионе // Рукопись деп. в ВИНТИ No 2165 – B90. 15 с.
- Хачиков Э.А. 2004. Семейство Silphidae – жуки-мертвоеды // Флора, фауна и микобиота государственного музея-заповедника М.А. Шолохова. Ростов-на-Дону. С. 121.
- Фомичев А.И. 1983. Список видов жесткокрылых Калмыкии и сопредельных районов. // Рукопись деп. в ВИНТИ No 1921–B83. 61 с.
- Фомичев А.И. 1984. Жуки. Элиста. 92 с.
- Цеденова Л.У. 1982. К фауне жуков-некрофагов Ики-Бурульского района // Животный мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование. Элиста. С. 130–134.
- Цеденова Л.У., Сельникова В.Э. 1982. Зависимость видового состава жуков-некрофагов от давности трупа // Животный мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование. Элиста. С. 135–138.
- Щеголева-Баровская Т.И. 1932. Жуки-мертвоеды Silphini фауны СССР // Тр. Зоол. Института АН СССР. Вып. 1-2. С. 161–191.
- Якобсон Г.Г. 1905-1913. Жуки России и Западной Европы. СПб.: Изд. Девриена. 1024 с.
- Hatch M.H. 1928. Coleopterorum Catalogus. Family Silphidae. Vol 2. Bd. 95. 244 p.
- Háva J., Růžička J., Schneider J. 1998. Faunistické údaje o mrchožroutovitých broučích (Coleoptera: Silphidae) z Turecka // Klapalekiana. No. 34. P. 173–181.
- Kozminykh V.O., Esiyunin S.L. 1994. Spectra of ecological groups and the structure of Coleoptera necrobiont communities // Russian Entomol. Journal. Vol. 3, No 1-2. P. 75-80 [in English, with Russian summary].
- Madge R.B. 1980. A catalogue of the type-species in the family Silphidae (Coleoptera) // Ent. Scand.. Vol. 11. P. 353–362.
- Peck S.B., Miller S.E. 1993. A catalog of the Coleoptera of America north of Mexico. Family: Silphidae. Agricultural research service. Ottawa. 25 p.
- Portevin G. 1926. Les Grands Necrophages du Globe. Silphini, Necrodini, Necrophorini. Encyclopedie Entomologique. Paris. Vol. 6. 270 p.
- Pushkin S.V. 2003. Landscape-biotopical distribution of the carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in territory of Ukraine // 6 з'їзд Українського ентомологічного товариства. Біла Церква: БДАУ. С. 96–97.
- Reitter E. 1885. Bestimmungs-Tabellen der europaischen Coleopteren. 12. Necrophaga (Platypyllidae, Leptinidae, Silphidae, Anisotomidae und Clambidae). 122 s.
- Růžička J. 1996. Výsledky Československo-Iránských entomologických expedic do Iránu // Klapalekiana. No 32. P. 73–75.
- Schawaller W. 1979. Die Gattung *Thanatophilus* in Nordwest-Afrika (Coleoptera: Silphidae) // Frankfurt Ent. Z. No 89. S. 23–28.
- Schawaller W. 1981. Taxonomie und Faunistic der Gattung *Thanatophilus* (Coleoptera: Siphidae) // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A. No 351. S. 1–21.
- Schilthuisen M., Vallenduuk H. 1998. Kevers op kadavers. Wetenschappelijke Mededeling KNNV. Utrecht. 222 p.