

3. *Sphaerites dimidiatus* Jureček.

Jureček, 1934 : 45; Рейхардт, 1941 : 7, 10.

Черный, верх с зеленовато-бронзовым блеском, основная половина надкрылий оранжево-желтая без металлического блеска, резко ограничена от вершинной черной части неправильной волнистой линией. От *S. glabratus* (F.) отличается также несколько более крупным и широким телом и сильнее распластанными боковыми краями передне-спинки; ее диск и эпиплевры гладкие, промежутки надкрылий почти без точек, пунктировка пигидия и груди значительно более мелкая. Длина (без головы и пигидия) 5.5 мм.

Распространение. Китай: Сычуань (Нитоу близ Кандина).

Изученный материал. 1 экз. (паратип) в колл. ЗИН.

Сем. HISTERIDAE

Histeroides Paykull, 1811 : 4; Erichson, 1834 : 83; Leconte, 1845 : 34. — *Histeridea* Leach, 1817 : 76. — *Hysteroida* Latreille, 1829 : 57. — *Globicornia* Мочульский, 1845 : 111. — *Histri* Redtenbacher, 1858 : 231. — *Histériens* Lacordaire, 1854 : 242. — *Histéroides* Marseul, 1857 : 112; Jacquelin du Val, 1858 : 97. — *Histeroidae* Thomson, 1862 : 219. — *Histeridae* Horn, 1873 : 273; Schmidt, 1885a : 279; Ganglbauer, 1899 : 346; Reitter, 1909 : 277; Якобсон, 1911 : 637; Bickhardt, 1916—1917 : 1; Рейхардт, 1941 : 11; Wenzel, 1944 : 51; Crowson, 1955 : 25; Arnett, 1962 : 369; Witzgall, 1971 : 156.]

ДИАГНОЗ

Тело сильно склеротизованное, плотное, обычно выпуклое, овальное или цилиндрическое, реже плоское. Усики коленчатые, с длинным стебельком, 6—7-члениковым жгутиком и резко выраженной плотной булавой, нерасчлененной или имеющей 2—3 поперечных шва. Голова тесно примыкает к переднегруди и обычно втягивается в нее, реже невтяжная; снизу с бороздками для вкладывания стебельков усиков. Переднегрудь плотно прилегает к среднегруди; снизу с усиковыми ямками для вкладывания булавы; посредине с более или менее крышеобразным килем; передние тазиковые впадины назад открытые. Надкрылья на вершине обрубленные, не прикрывают пропигидий и пигидий (у *Vasaniini* пропигидий частично прикрыт). Щиток маленький, иногда незаметный. Среднегрудь короткая и широкая, тесно сросшаяся, с сильно развитой, относительно длинной заднегрудью; шов между ними нередко сглажен. Брюшко с 7 свободными тергитами и 5 стернитами. Все тазиковые впадины расставлены; особенно широко — задние; передние тазики поперечные, вальковатые; средние — шаровидные или овальные; задние — поперечно-треугольные. Ноги более или менее уплощенные, плотно прикладываемые к телу, иногда вкладываются в специальные углубления; передние ноги всегда копательные. Все лапки 5-члениковые (лишь у *Acritini* задние лапки 4-члениковые).

Жуки и личинки, как правило, хищные. Развитие личинки обычно протекает очень быстро; жуки, напротив, живут длительное время.

МОРФОЛОГИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

СТРОЕНИЕ ИМАГО

Голова прогнатического типа с хорошо развитыми мандибулами. Ширина головы обычно значительно меньше ширины передне-спинки, лишь у *Niponiinae* равна ей. Голова либо направлена прямо вперед и не может втягиваться в переднегрудь, к которой она плотно прилегает (*Niponiinae*, *Hololeptini*, *Speleaeacritus*), либо, чаще, может втягиваться в переднегрудь и сильно наклоняться, так что мандибулы касаются переднего края переднегруди (остальные группы). Глаза обычно умеренной величины, выступающие или уплощенные, поперечно-овальные или бобовидные, с очень мелкими плоскими фасетками, очень редко они редуцированы. Глазков нет. Наличник и лоб не разделены швом, но лоб часто окаймлен лобной бороздкой, которая проходит над верхним краем глаза в виде надглазничных бороздок, впереди обычно соединяющихся в виде поперечной бороздки, иногда имеющей вид кия (лобный киль), а иногда не соединяющихся и продолженных на наличник; строение лобной бороздки имеет большое диагностическое значение. Наличник обычно короткий, лишь у *Niponiinae* и *Trypaeinae* он сильно выступает вперед, более или менее прикрывая сверху верхнюю губу и мандибулы. Щеки или нижняя часть головы снабжены бороздками для вкладывания стебельков усиков. Горловые швы в задней части на значительном протяжении

слиты в один непарный шов, иногда проходящий почти по всей длине горла (*Macrolister*, *Pachylister*); иногда часть шва сглажена и при осмотре снаружи неразличима; так, парные его части сглажены у многих *Hololepta*, непарная часть неразличима у некоторых *Niponius*; у большинства же *Histeridae* явственно видны обе части.

Усики (рис. 8) коленчатые, прикреплены на щеках под краем лба или на переднем крае лба кнутри от глаз. Стебелек обычно длинный, более или менее изогнутый, к вершине утолщен, иногда расширенный. Жгутик 6—7-члениковый, короткий, его

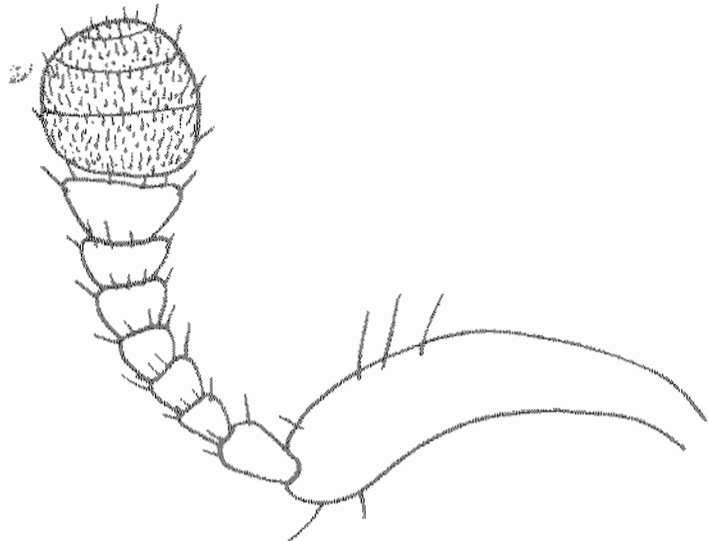


Рис. 8. Усик *Margarinotus graecus* (Brullé).

последние членики иногда трудно различимы, так как плотно примыкают к основанию булавы. Булава обычно более или менее округлена, слегка уплощенная, редко (у *Hetaeriini*) цилиндрическая, обычно резко отделена от тонкого жгутика, реже последний постепенно расширяется по направлению к булаве; булава иногда нерасчлененная, но обычно с 2—3 поперечными швами, указывающими на то, что она образована 3—4 члениками; обычно она более или менее густо опушена.

Ротовые органы (рис. 9—12). Верхняя губа небольшая, обычно короткая и широкая. Мандибулы сильные, изогнутые, иногда длинные (*Pachylister*, *Hololeptini* и др.), с острой вершиной, с режущим вершинным краем и на нем обычно с одним зубцом (ретипакулум) и с густым пучком волосков у основания. Максиллы с кожистыми жевательными лопастями, густо усаженными волосками, из которых внутренняя гораздо меньше наружной. Челюстные щупальца 4-члениковые, 1-й членик короткий, 2-й к вершине утолщен, 3-й обычно цилиндрический, 4-й (вершинный) более или менее удлиненный, обычно слегка суженный к вершине, реже расширенный. Нижняя губа с 2 язычками, которые усажены ресничками и часто сращены с щупиконосцами, придаточные язычки (*paraglossae*) узкие, кожистые, с ресничками, значительно длиннее, чем язычки. Губные щупальца 3-члениковые, их 1-й членик маленький, 3-й не короче 2-го.

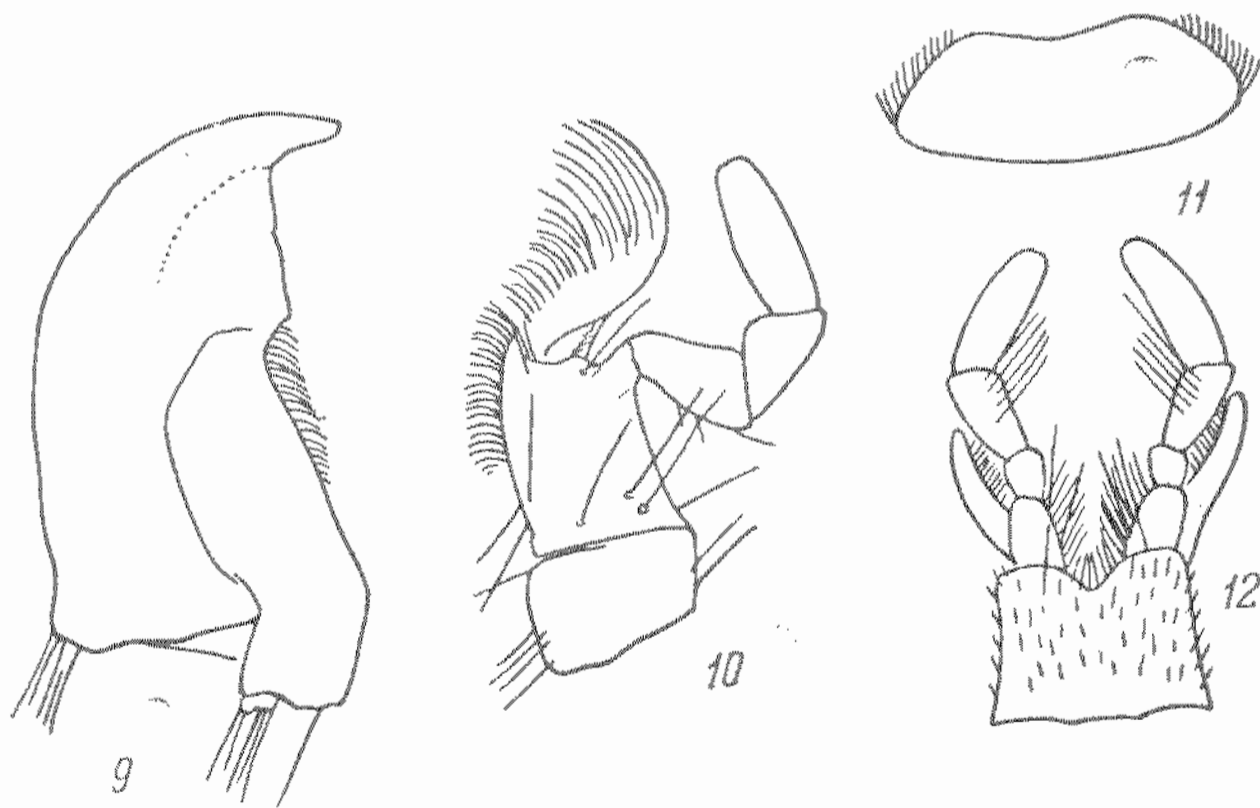


Рис. 9—12. Ротовые органы *Saprinus concinnus* (Gehl.): 9 — мандибула, 10 — максилла, 11 — верхняя губа, 12 — нижняя губа.

Переднегрудной сегмент плотно прилегает к среднегрудному. Переднеспинка у большинства представителей семейства трапециевидная, с более или менее округленными боками и выемчатым передним краем. Бока и передний край обычно окаймлены тонкой краевой бороздкой; кроме того, у большинства *Histerinae* и некоторых представителей других подсемейств более или менее параллельно боковому краю проходят еще 1—2 (редко 3) боковые бороздки, которые могут соединяться впереди с бороздками другой стороны; если их 2, то различают наружную и внутреннюю бороздки. Боковые края переднеспинки обычно более или менее резкие, реже (у *Niponinae*, *Trypnaeinae*, *Teretriini*) она имеет вальковатую форму без резких боковых краев. Эпиплевры переднеспинки иногда усажены волосками или ресничками.

Переднегрудь (рис. 13, 14) в средней части обычно килевидно или плоско приподнята, образуя киль переднегруди; ее задний отросток разделяет передние тазиковые впадины и плотно упирается в передний край среднегруди, с которой он расположен в одной плоскости. Эпистерны не отделены швом от переднегруди, а эпимеры часто сращены с эпиплеврами переднеспинки и не доходят до заднего отростка переднегруди, оставляя передние тазиковые впадины незамкнутыми. Киль переднегруди (рис. 13) часто снабжен 2 продольными бороздками или складками (внутренние бороздки переднегруди), длина и расположение которых очень различны и играют большую роль в диагностике; часто, кроме того, вдоль скатов килия проходит еще одна (очень редко две) пара бороздок или складок (наружные бороздки переднегруди); иногда внутренние или наружные бороздки впереди соединены, образуя концевую петлю. Передняя часть переднегруди нередко окаймлена краевой бороздкой и у ряда подсемейств образует горловую лопасть, отделенную от остальной части поперечным швом.

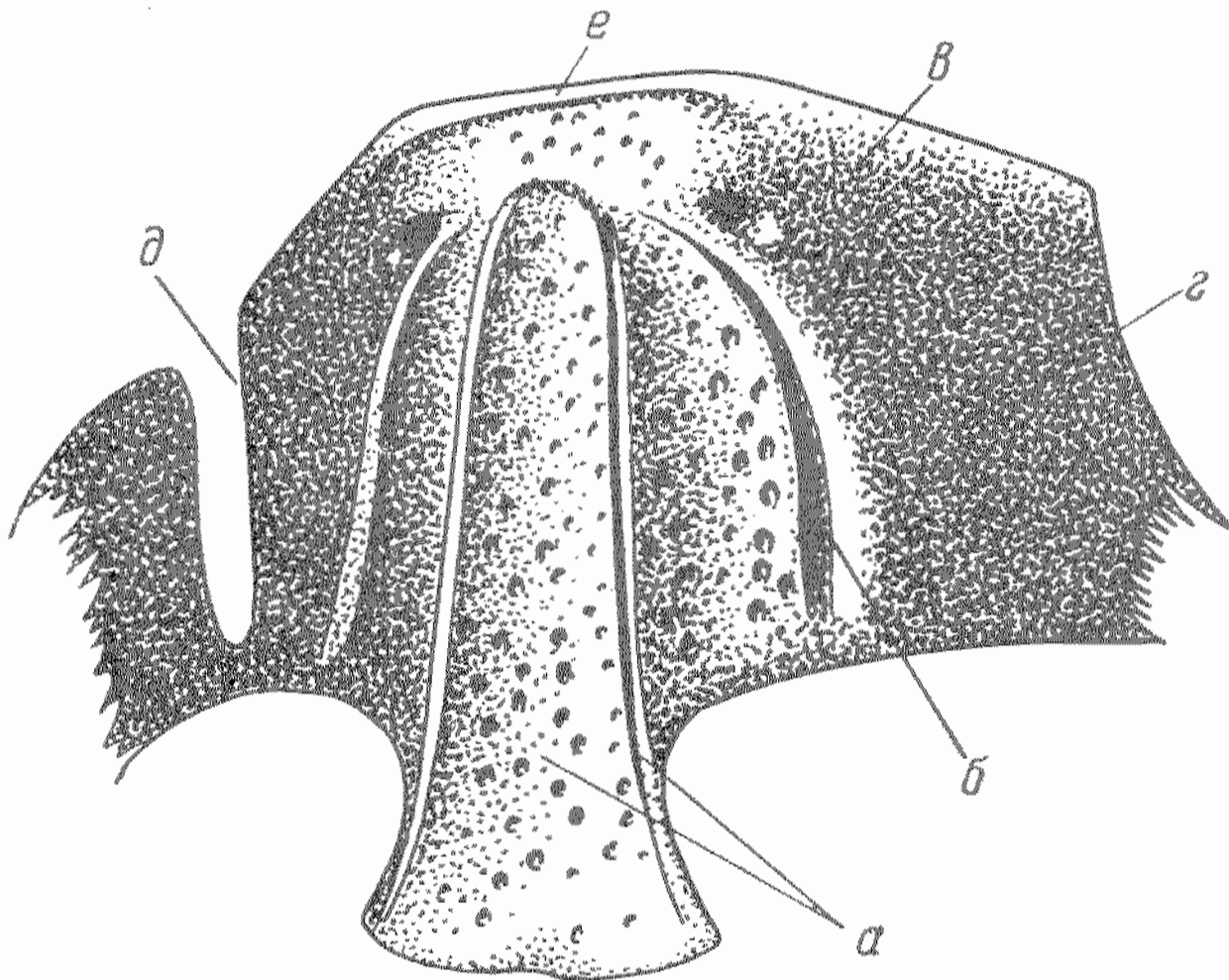


Рис. 13. Переднегрудь *Chalcionellus tyrius* (Mars.).
 а — внутренние бороздки, б — наружные бороздки,
 в — предвершинная ямка, г — усиковая ямка, д —
 вырезка для вкладывания жгутика, е — краевая бороздка.

У большинства *Histeridae* переднегрудь снабжена усиковыми ямками для вкладывания булавы усиков; эти ямки могут располагаться или по бокам килевидной части переднегруди (например, у *Gnathoncus*), или на эпистернах перед передними тазиками (у большинства *Saprininae*), или на эпиплеврах под передними углами переднеспинки (рис. 13) или несколько отступя от переднего края. Положение усиковых ямок важно для различения подсемейств и родов. Если усиковые ямки помещаются в передних углах эпиплевр переднеспинки (например, у *Histerinae*), то они спереди открыты, а снизу закрыты боками горловой лопасти. У *Saprininae* и некоторых других групп средняя часть переднегруди отделена от ее боковых частей узкими щелями, которые служат для вкладывания жгутиков усиков, когда последние прячутся в ямки. У некоторых *Abraeinae* (*Abraeus*) переднегрудь имеет с каждой стороны обширное вдавление, куда вкладывается не только булава усиков, но и вся передняя нога. У *Saprininae* в передней части переднегруди могут иметься более или менее крупные предвершинные ямки, в которые иногда впадают бороздки переднегруди.

Среднегрудной сегмент плотно прилегает к переднегрудному; сочленение между задним отростком переднегруди и передним краем среднегруди имеет различный вид: чаще всего этот край имеет выемку, в которую входит задний отросток переднегруди; реже он прямой или же (у *Teretriini*, *Exosternini*) посередине выступает вперед, вклиниваясь в отросток переднегруди. Средняя часть среднегруди между средними тазиками впереди часто окаймлена краевой бороздкой среднегруди, которая может продолжаться на заднегрудь в виде боковых линий заднегруди (рис. 14, бок. л. згр) или в виде бедренных линий, более или менее охватывающих средние тазиковые впадины (рис. 9), или в виде тех и других.

Щиток очень мал или вовсе неразличим. Эпистерны среднегруды не видны снизу, располагаются на ее вертикальной части, обращенной к переднегруды. Эпимеры среднегруды большие; доходят до средних тазиковых впадин и несколько вклиниваются между задними углами переднеспинки и плечевыми углами надкрылий, так что иногда их небольшая часть видна с дорсальной стороны.

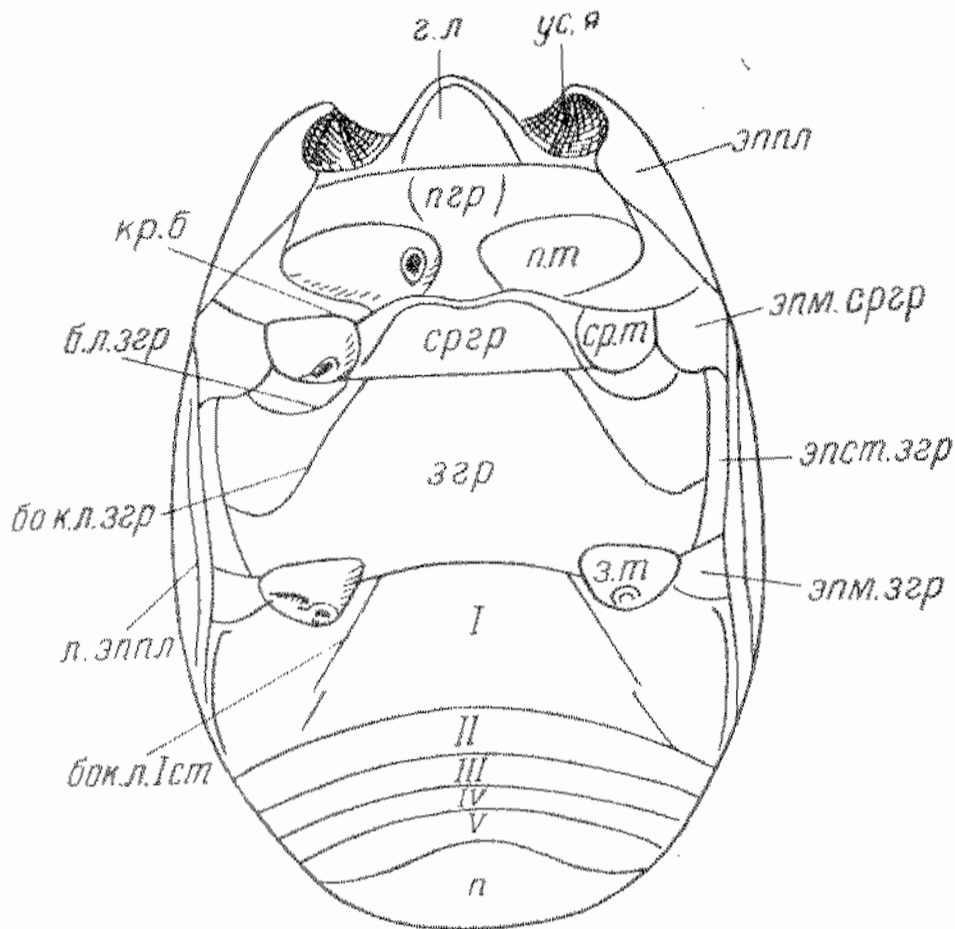


Рис. 14. Низ тела *Hister falsus* Sols. (голова и конечности удалены).

пгр — переднегрудь, ср. гр. — среднегрудь, згр. — заднегрудь, н. т. — передний тазик, ср. т. — средний тазик, з. т. — задний тазик, г. л. — горловая лопасть, ус. я. — усиковая ямка, эппл. — эпиплевры переднеспинки, эпм. ср. гр. — эпимеры среднегруды, эпст. згр. — эпистерны заднегруды, эпм. згр. — эпимеры заднегруды, кр. б. — краевая бороздка среднегруды, б. л. згр. — бедренная линия заднегруды, бо. к. л. згр. — боковая линия заднегруды, бо. л. I ст. — боковая линия I стернита брюшка, л. эппл. — ложные эпиплевры надкрылий, I—V — видимые стерниты брюшка, n — пигидий.

Заднегрудной сегмент сильно развит и очень плотно слит со среднегрудным, иногда (например, у *Plegaderus*) исчезает даже поперечный шов между ними. Эпистерны заднегруды удлиненные, почти всегда ясно отделены от заднегруды (исключение составляют большинство *Abraeus*); эпимеры отделены от них косым швом и доходят до задних тазиковых впадин.

Брюшко широкое и короткое, с 5 видимыми стернитами и 7 видимыми тергитами. Первые 4 тергита слабее склеротизованы, чем 5-й и особенно 6-й и 7-й; надкрыльями покрыты первые 5 тергитов, очень редко (у *Vasaniini*) также большая часть 6-го тергита; 6-й тергит, или пропигидий, имеет горизонтальное или наклонное положение, 7-й тергит, или пигидий, — наклонное или вертикальное, а иногда обращен косо вниз; оба эти тергита значительно длиннее прочих, причем пропигидий обычно имеет обратотрапециевидную или поперечно-шестиугольную форму, а пигидий — форму треугольника с округленной вершиной или полукруга. Первый видимый стернит (S_{2+3}) гораздо длиннее следующих и может, подобно заднегруды, иметь боковые бороздки или же бедренные линии. 3-й видимый стернит (S_5) по бокам продолжается на дорсальную сторону, вклиниваясь между 5-м тергитом и пропигидием (рис. 15). Дыхальца имеются на брюшке в числе 4 или 5 пар; из них дыхальца первой пары крупные, поперечные, расположены между заднеспинкой и 1-м тергитом; дыхальца остальных пар меньше, поперечно-овальные, расположены на плеврах 2—4-го или 5-го тергитов. Втяжная часть брюшка состоит из 3 сегментов: 8-го, 9-го и 10-го, которые более или менее видоизменены в копулятивные органы и описаны ниже. Таким образом, строение брюшка *Histeridae* можно схематически выразить формулой:

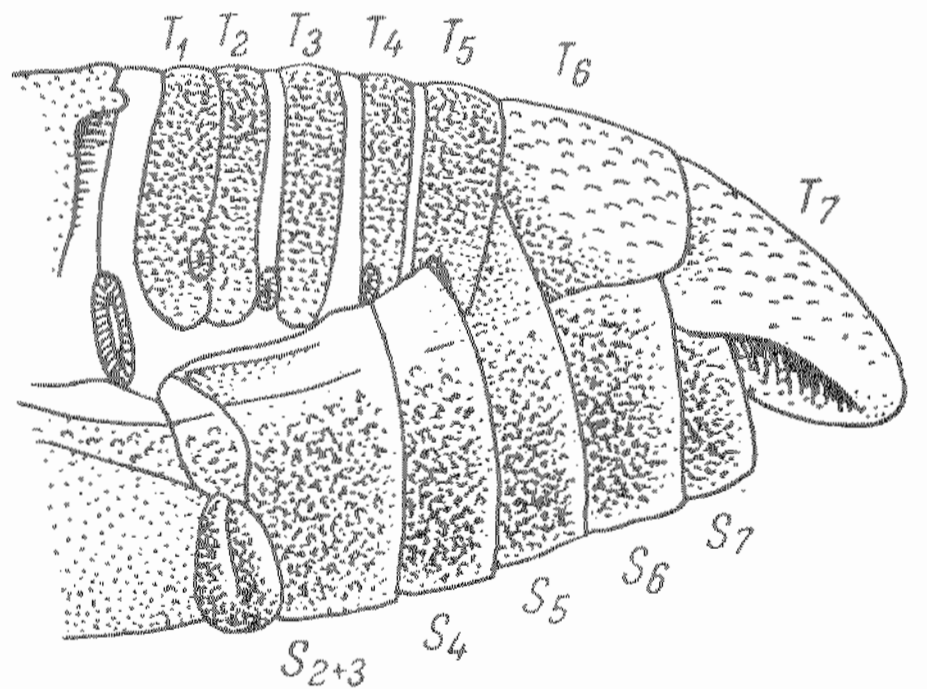


Рис. 15. Брюшко *Hister quadrimaculatus* L., сбоку.

T_1 — T_7 — тергиты, S_2 — S_7 — стерниты.

$$\frac{\circ T_1 \circ T_2 \circ T_3 \circ T_4 \circ T_5 T_6 T_7 (T_8 T_9 T_{10})}{S_{2+3} S_4 S_5 S_6 S_7 (S_8 S_9)?}$$

Надкрылья сильно склеротизованные, укороченные, оставляют открытыми пропигидий и пигидий (редко только пигидий); назад они прямо или слегка косо

обрублены; иногда вершинный край их слегка округлен; у конца шва часто образуется очень тупой входящий угол. Плечевой бугорок развит слабо, иногда совсем не выражен, как и предвершинный бугорок. Боковые края надкрылий слабо и почти всегда постепенно загнуты на нижнюю сторону, образуя здесь э п и п л е в р ы, обычно отграниченные тонкой бороздкой, а также нерезко отграниченные от остальной части надкрылий «ложные эпиплевры». Скульптура надкрылий обычно состоит из простых или точечных бороздок, кроме того, часто имеется и пунктировка; гораздо реже только пунктировка; еще реже скульптура ребристая (*Onthophilini*, *Epiglyptus*) или бугристая (*Monoplius*, некоторые *Margarinotus*).

Число бороздок на надкрыльях уменьшено по сравнению с обычным числом их у жуков и обычно не превосходит 7. Их строение и расположение — удобные диагностические признаки. Для обозначения бороздок имеется своя, чисто условная терминология, которая установилась после появления монографии Марсе (Marseul, 1853—1857, 1860—1862) и была несколько дополнена А. Н. Рейхардтом (1941; рис. 16—17). На плечевом бугорке имеется плечевая бороздка, обычно тонкая и короткая, идущая от основания косо кнаружи и отличающаяся наибольшим постоянством в пределах всего семейства. Между плечевой бороздкой и швом проходят дорсальные бороздки; их бывает не более 6; они разделены примерно одинаковыми промежутками (или междурядиями). Счет этих бороздок ведется снаружи внутрь, т. е. от бокового (костального) края надкрылья к шовному (заднему) краю; при этом учитываются и отсутствующие бороздки, место которых определяется по наличию более широкого промежутка; 6-я бороздка называется пришовной. Счет промежутков ведется в том же направлении, причем первым называется промежуток между 1-й и 2-й дорсальными бороздками. Дорсальные бороздки могут быть цельными или укороченными впереди или назад; некоторые из них часто отсутствуют, реже

наблюдается соединение бороздок (например, 4-й и пришовный у *Saprinini*). Пришовная бороздка может быть двойной (например, у *Philothis suturalis* Rehd. и некоторых тропических форм). Кнаружи от 1-й дорсальной обычно имеются подплечевые бороздки: внутренняя и наружная. Внутренняя редко бывает цельной, обычно она развита в задней половине надкрылий, а впереди кончается близ заднего конца плечевой бороздки или соединена здесь с ней. Наружная подплечевая расположена кнаружи от плечевой и часто сильно укорочена, иногда же идет по всей длине надкрылья. Вдоль бокового края надкрылья, на его загнутой книзу части нередко имеется тонкая эпиплевральная бороздка, а внутри от нее — краевая бороздка, которая может продолжаться и по вершинному краю надкрылья и здесь называется вершинной бороздкой.

Пунктировка надкрылий (и других поверхностей тела) бывает разнообразна по характеру точек и по их густоте. В тексте густота характеризуется отношением расстояния между соседними точками к их диаметру; так, например, «густота 1—1.5» означает, что расстояния между точками равны диаметру точек или превосходят их не более чем в 1.5 раза.

Крылья хорошо развитые, узкие, удлиненные; редукция их известна лишь у немногих видов *Acritini* с Гавайских островов и у пещерных видов. Жилкование крыльев мало изучено и разными авторами интерпретируется по-разному.

По отсутствию поперечных и ясно выраженных возвратных жилок большинство авторов относит его к так называемому стафилиноидному типу. Однако Форбс (Forbes, 1922) отрицает это отсутствие и считает жилкование *Histeridae* производным от жилкования группы «*Clavicornia*», относящегося к кантароидному типу. Эта точка зрения подтверждается несомненной близостью *Histeridae* к *Sphaeritidae* и *Synteliidae*, обладающими жилкованием кантароидного типа. Видоизменение жилкования у карапузиков произошло, по-видимому, в связи со сложным способом складывания крыла, первый перегиб которого приближен к основанию и находится проксимально от середины костального края. В результате возвратная медиальная и возвратная радиальная жилки сильно приближены к основанию крыла и трудно распознаваемы.

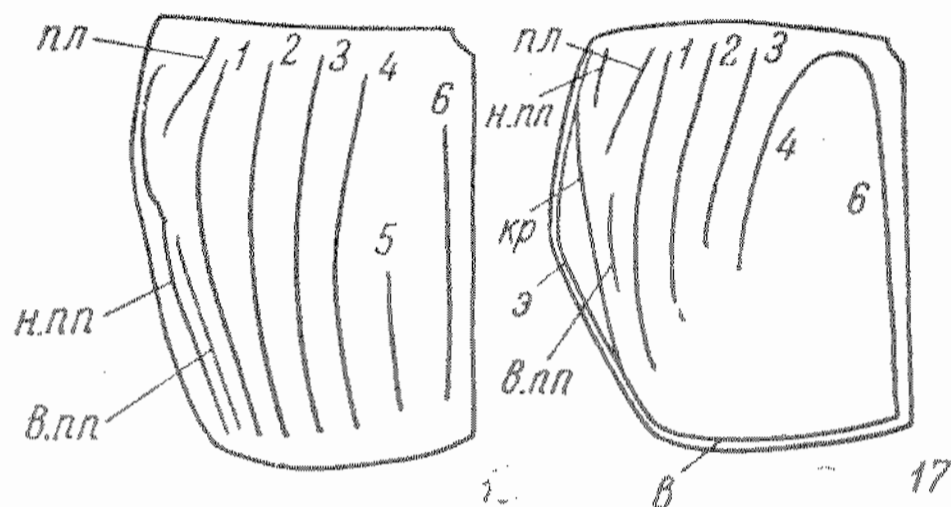


Рис. 16—17. Схема бороздок надкрылий у *Histeridae*: 16 — *Histerinae*, 17 — *Saprininae*.

1—6 — 1—6-я дорсальные бороздки (б — пришовная бороздка), пл — плечевая бороздка, н. плп — наружная подплечевая бороздка, в. плп — внутренняя подплечевая бороздка, кр — краевая бороздка, э — вершинная бороздка, э — эпиплевральная бороздка.

В заднем крыле явственно различимы следующие жилки (рис. 18—22): частично слитые $C+S+R$ у костального края, 1—5 фрагментов ветвей радиуса ($R_1—R_5$) в дистальной части (нередко слабо развитые и частично с трудом различимые); M_1 — одна из наиболее сильных и постоянных жилок крыла; M_4+Cu — отходящая от M_1 под острым

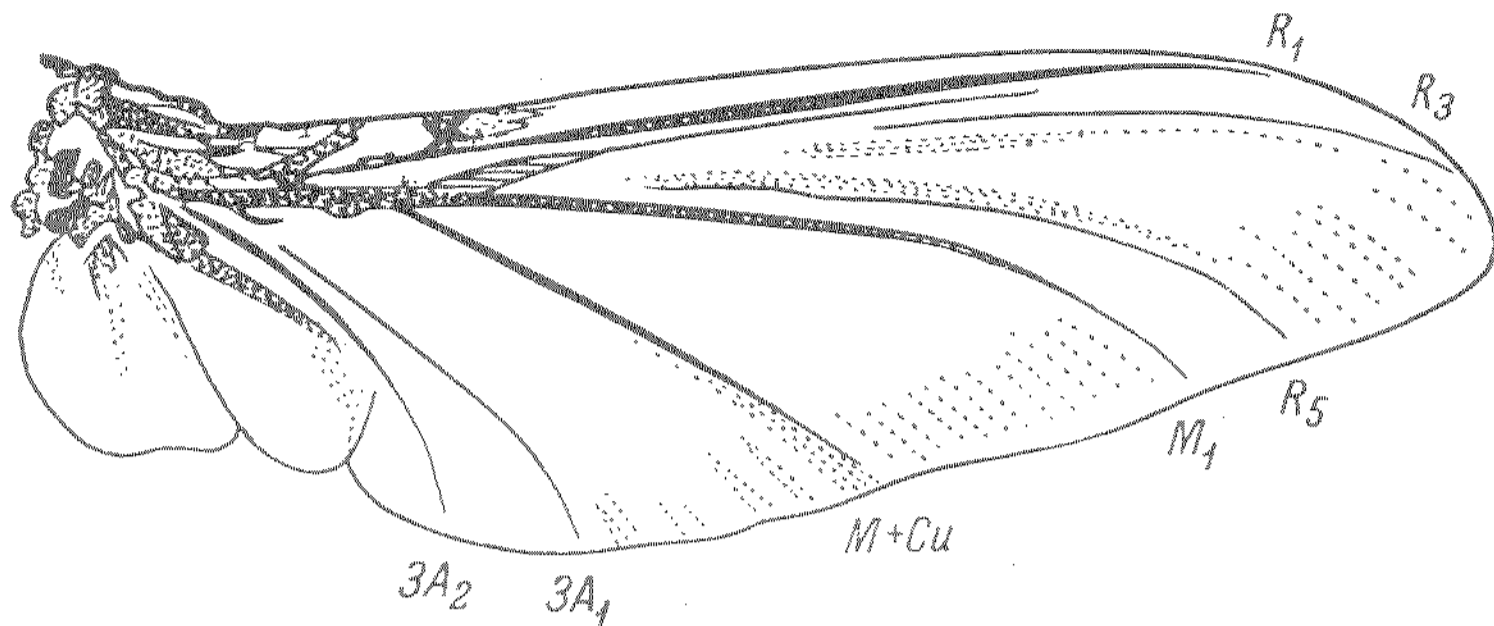


Рис. 18. Крыло *Merohister jekeli* (Mars.).
 R_1, R_3, R_5 — ветви радиальной жилки, M_1 — медиальная, $M+Cu$ — медиокубитальная, $3A_1, 3A_2$ — анальные.

углом и также довольно постоянная; накопец 1—2 анальные жилки, вероятно A_1 и A_2 . Близ первого перегиба крыла и близ стигмы от M отходит под очень острым углом короткая и прямая возвратная медиальная жилка Mr , лучше всего заметная у *Tribalinea* (рис. 20) и *Saprininae*. Если развита жилка M_4+Cu , то Mr отходит как раз против

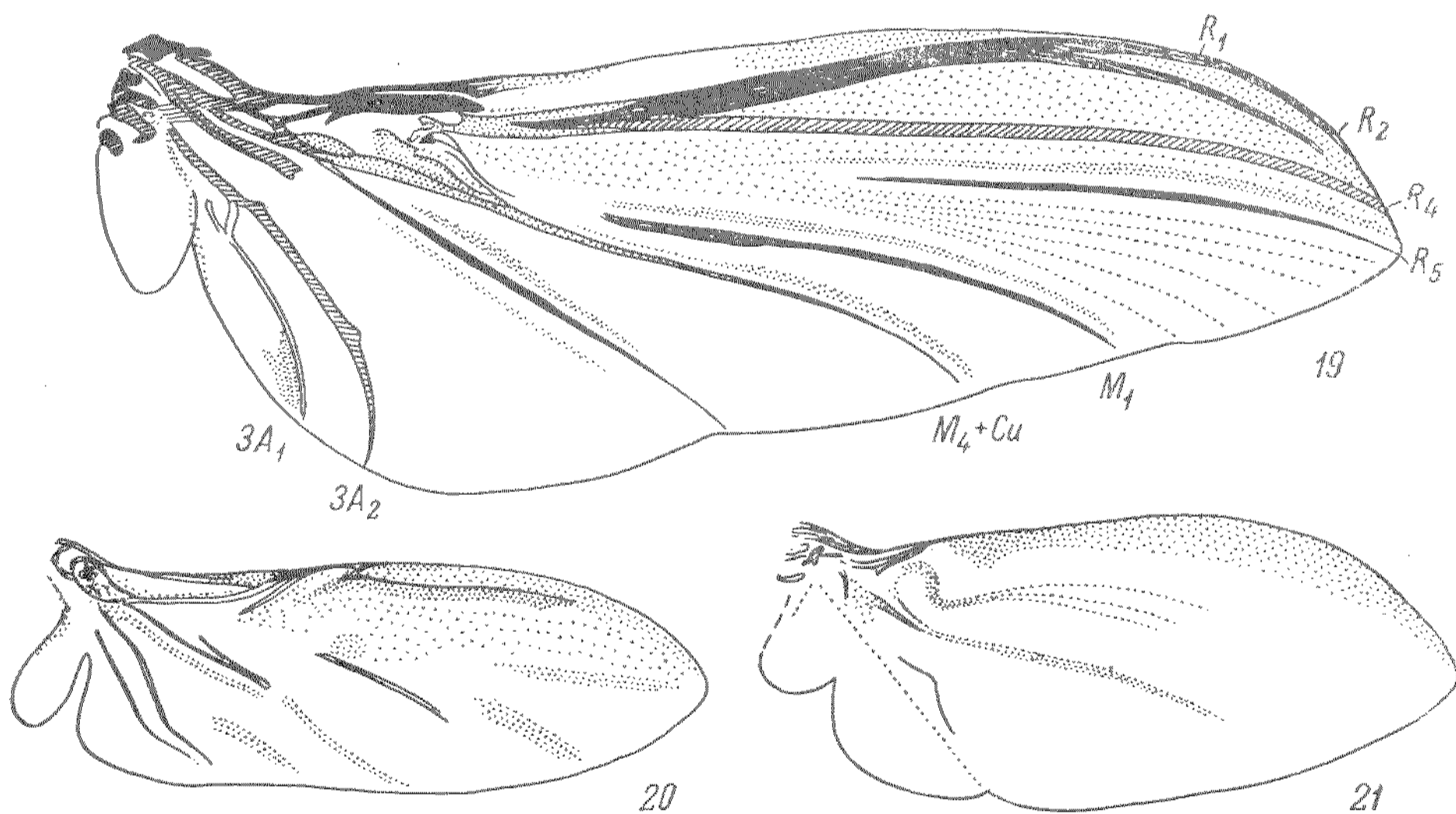


Рис. 19—21. Крыло: 19 — *Pololepta amurensis* Rtt., 20 — *Epiurus comptus* (Pl.), 21 — *Plegaderus*.

R_1, R_2, R_4, R_5 — ветви радиуса, M_1 — первая ветвь медиальной, M_4+Cu — медиокубитальная, $3A_1$ и $3A_2$ — ветви анальной жилки.

места ответвления M_4+Cu от M . Ближе к костальному краю крыла против Mr иногда заметно образование, которое Форбс считал возвратной радиальной жилкой Rr ; обе возвратные жилки могут даже иметь слабое соединение, например у *Saprinus* (рис. 101).

Жилки очень часто имеют вид более или менее широких темных полос, часто с размытыми контурами или совсем неясных; трахеи во многих из них отсутствуют. Часто жилки не доходят до края крыла. Нередко сильно редуцированы или отсутствуют фрагменты R , а также анальные, например у *Trypnaeus* (рис. 22); особенно сильно редуцировано жилкование у мелких форм, где от него часто остаются лишь следы (например, у *Plegaderus* — рис. 21). Иногда, например у *Trypnaeus* (рис. 22) и *Niponius*, пла-

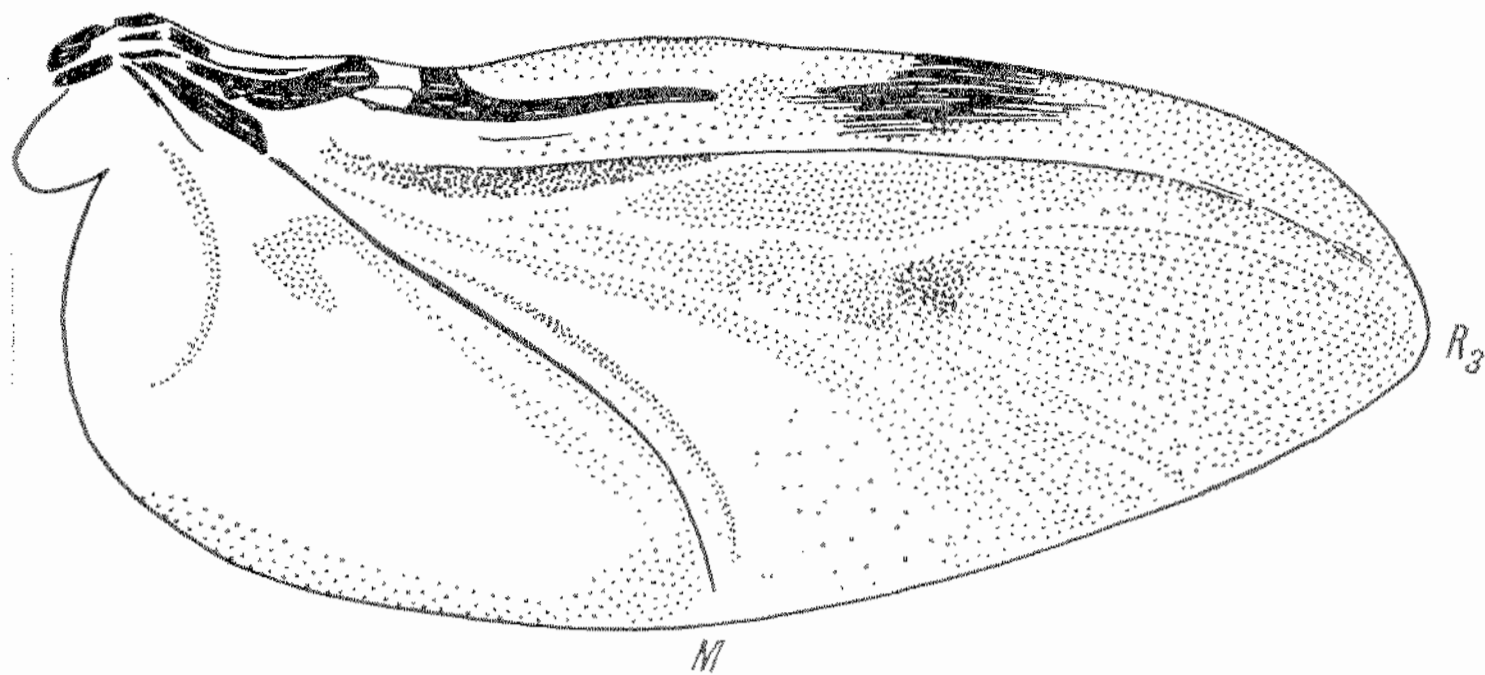


Рис. 22. Крыло *Tyroneus*.
 R_3 — 3-я ветвь радиальной, M — медиальная жилка.

стинка крыла в значительной части затемнена, буроватая. В вершинной части крыла нередко заметно большое число тонких параллельных полосок, направленных к заднему краю (рис. 19). Югальная область всегда отделена от остальной части крыла глубокой вырезкой; величина этой области сильно варьирует; у большинства группы она невелика, но у *Saprinus* и *Hister* более крупная и иногда разделена на 2 части небольшой вырезкой (рис. 101).

Ноги. Тазиковые впадины всех ног расставленные; передние отодвинуты друг от друга сравнительно недалеко и разделены отростком переднегруди, средние расставлены шире, а задние — еще сильнее. Передние тазики поперечные, вальковатые, доходят почти до эпиплевр переднеспинки; их латеральная часть погружена в переднегрудь, а медиальная приподнята до уровня заднего отростка переднегруди. Средние тазики коротко-овальные, не выступающие или едва выступающие. Задние тазики поперечно-треугольные, не выступающие. Трохантеры всех ног небольшие, плотно и несколько косо примыкают к нижнему краю бедер. Бедра короткие, более или менее уплощенные, по нижнему краю с желобком для вкладывания края голени и часто — с короткими щетинками. Голени обычно более или менее плоские и, как правило, ясно выраженного копательного типа, в особенности передние, которые расширены сильнее других. Их наружный (верхний) край бывает вооружен, смотря по степени приспособленности к рытью, мелкими или крупными шипами (рис. 79, 109), которые у многих форм становятся более широкими и превращаются в зубцы (рис. 23); в образовании зубцов может участвовать и склерит самой голени (рис. 23, 116). Число и форма зубцов имеют большое диагностическое значение. Средние и задние голени обычно вооружены только шипами, иногда очень многочисленными, иногда же малочисленными, но сильными. У некоторых *Saprininae*, живущих в песке (*Xenonychus*, *Philothis*), ряд этих шипов сочленен с голенью таким образом, что может откидываться назад, т. е. по направлению самой голени; в результате голень при движении вперед встречает меньше сопротивления со стороны песчинок, чем при движении назад. У других псаммофильных форм задние голени более или менее вздуты и усажены короткими шипами (*Exaesiopus*, *Reichardtius*, *Pachylopus*). У некоторых мирмекофильных *Heteriinae* (*Sternocoelis*, *Teratosoma* и др.) голени и бедра сильно удлинены, вследствие чего жуки получают наукообразный облик, совершенно необыкновенный у *Histeridae*. Передние голени на передней стороне обычно имеют желобок для вкладывания лапки, иногда (например, у *Dendrophilus*) такой желобок есть и на задней поверхности средних и задних голеней. Шпоры всех голеней довольно короткие, неодинаковой длины. Лапки 5-члениковые, только у трибы

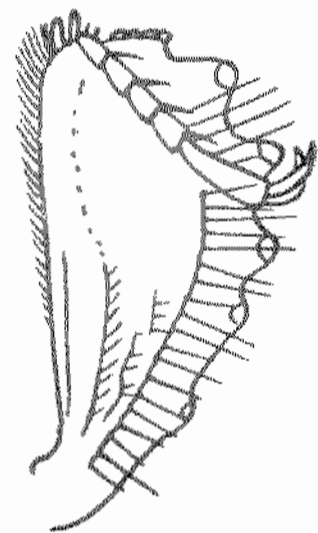


Рис. 23. Передняя голень и лапка *Saprinus pharao* Mars.

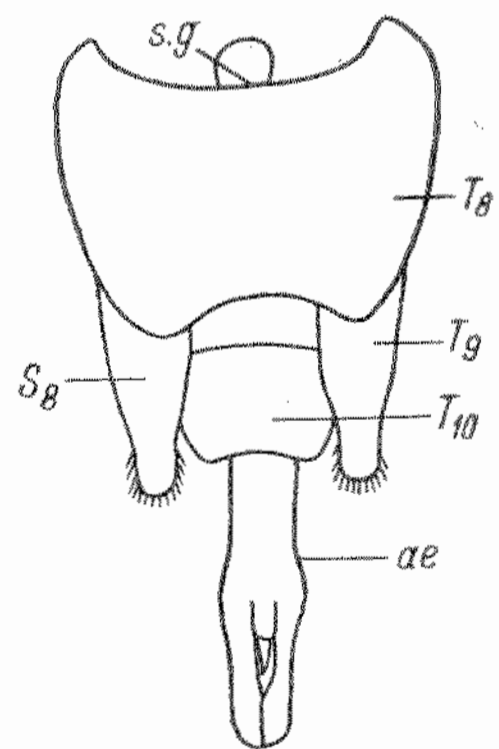


Рис. 24. Мужской копулятивный аппарат *Saprinus intractabilis* Rehdт (схема).

T_8 , T_9 , T_{10} — 8—10-й тергиты, $s. g$ — spiculum gastrale, S_8 — 8-й стернит, ae — эдеагус.

Acritini на задних ногах 4-члениковые (вследствие слияния первых двух члеников). Обычно лапки тонкие и короткие, редко слегка расширенные; средние и задние иногда удлинены; у некоторых пескороев передние лапки сильно редуцированы, особенно у *Philothis* Rchdt. (рис. 116). Коготки небольшие, более или менее тонкие, у псаммофильных форм иногда почти прямые; у африканского рода *Monoplius* лапки лишь с одним коготком.

Строение полового аппарата. Первые данные о строении гениталий *Histeridae* были опубликованы в известной работе Шарпа и Мьюра (Sharp a. Muir, 1912). Пионером использования деталей строения гениталий для целей систематики карапузиков был А. Н. Рейхардт (1932, 1941 и др.). В последующем Уэнзел (Wenzel, 1944) с успехом применил особенности строения эдеагуса для характеристики рода *Margarinotus* и его видов. Дальгрэн (Dahlgren, 1962, 1964, 1967, 1968a, 1968b, 1969a, 1969b) изучал строение 8-го стернита и эдеагуса у самцов многих *Saprininae*.

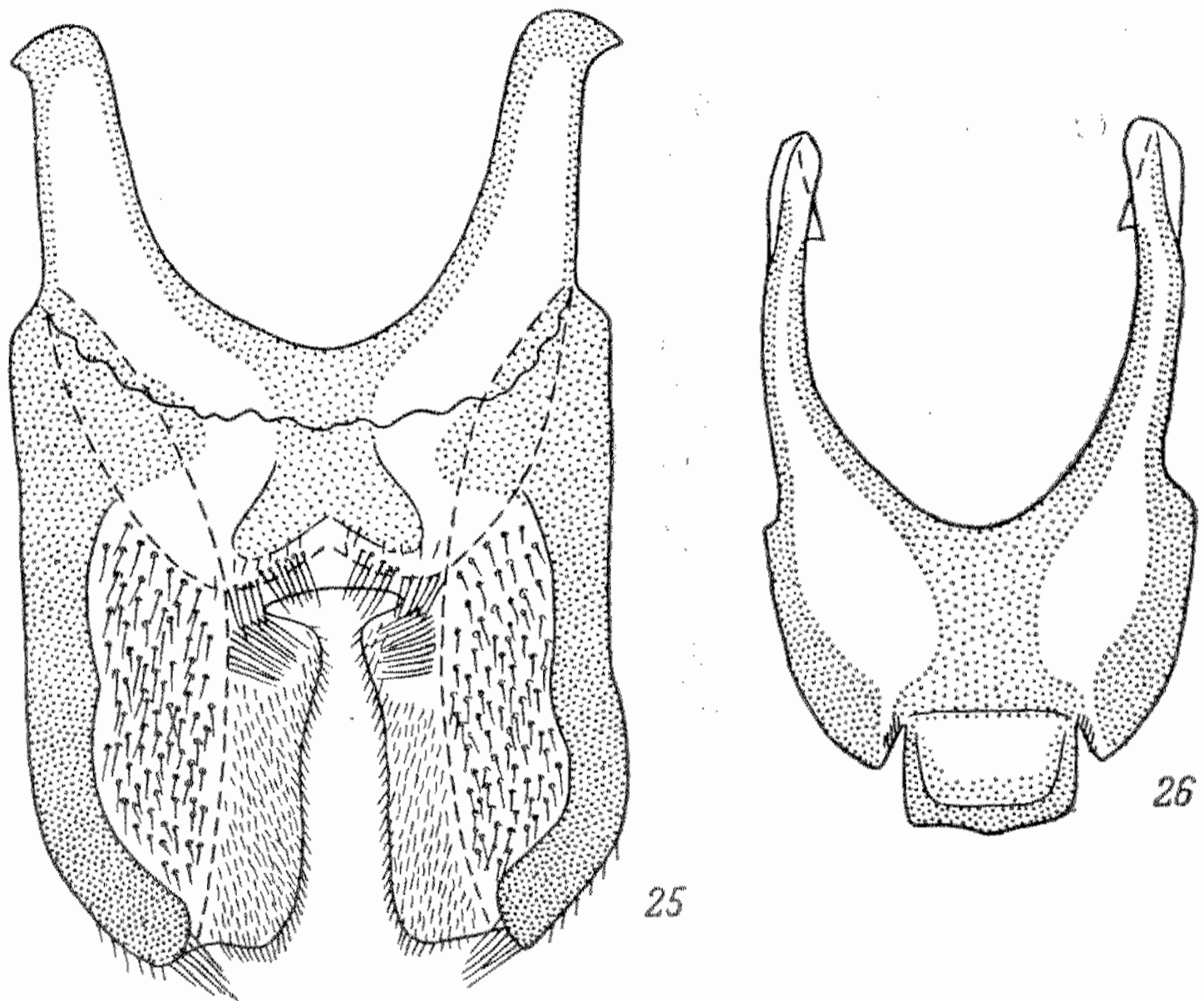


Рис. 25—26. Части мужского копулятивного аппарата *Saprinus stussineri* Rtt.: 25 — 8-й тергит и 8-й стернит снизу, 26 — 9-й и 10-й тергиты сверху.

Строение мужского копулятивного аппарата показано на рис. 24—30. У самца втяжные сегменты брюшка видоизменены меньше, чем у самки. 8-й тергит имеет форму полукольца с выступающими вперед боковыми частями. 9-й тергит у *Saprininae* сходного строения, но меньше по размеру, у *Histerini* разделен на два склерита. 10-й тергит небольшой, иногда также разделен надвое. 8-й стернит обычно полностью разделен на 2 части и явственно смещен назад относительно 8-го тергита. У *Saprininae* нижняя сторона половинок 8-го стернита несет сложное вооружение из щетинок и волосков, а также имеет сильнее склеротизованные более темные участки; размер, число и расположение этих образований крайне разнообразны и нередко имеют первостепенное значение для различения близких форм. 9-й стернит развит не всегда и имеет вид слабо склеротизованной поперечной пластинки; к нему же, вернее к его эндоскелету, относится непарный, более или менее Т-образный склерит — *spiculum gastrale* (рис. 30), сильно развитый у *Saprininae* и гораздо более слабый у *Histerinae*. В центре описанных выше склеритов, которые способны телескопически втягиваться или выдвигаться, помещается собственно копулятивный аппарат, или эдеагус. Он сильно склеротизован и состоит из цельного, нередко слегка асимметричного, более или менее кольцевидного базального склерита (*pars basalis*, «basal piece»), к которому причленены пенис (пенис, «median lobe») и расположенные по бокам от него, сильно склеротизованные и у высших форм более или менее сросшиеся в трубку парамеры (*paramera*, «lateral lobes»). Иногда (например, у *Dendrophilus* Leach) базальный склерит длиннее парамер, но обычно он короткий. У многих групп (*Niponius* Lew., *Trypeticus* Mars., многие *Dendrophilinae*, некоторые *Saprininae*) парамеры не сросшиеся, свободные, что следует

рассматривать как примитивный признак. Базальный склерит не может надвигаться на пенис. В случае, если парамеры срослись, эдеагус может быть более или менее цилиндрическим (у большинства *Histerini*) или же, чаще, дорсовентрально уплощенным и при этом нередко более или менее изогнутым (например, у большинства *Saprininae*). Пенис обычно слабо склеротизованный, в виде трубки (*Saprininae*) или более сильно

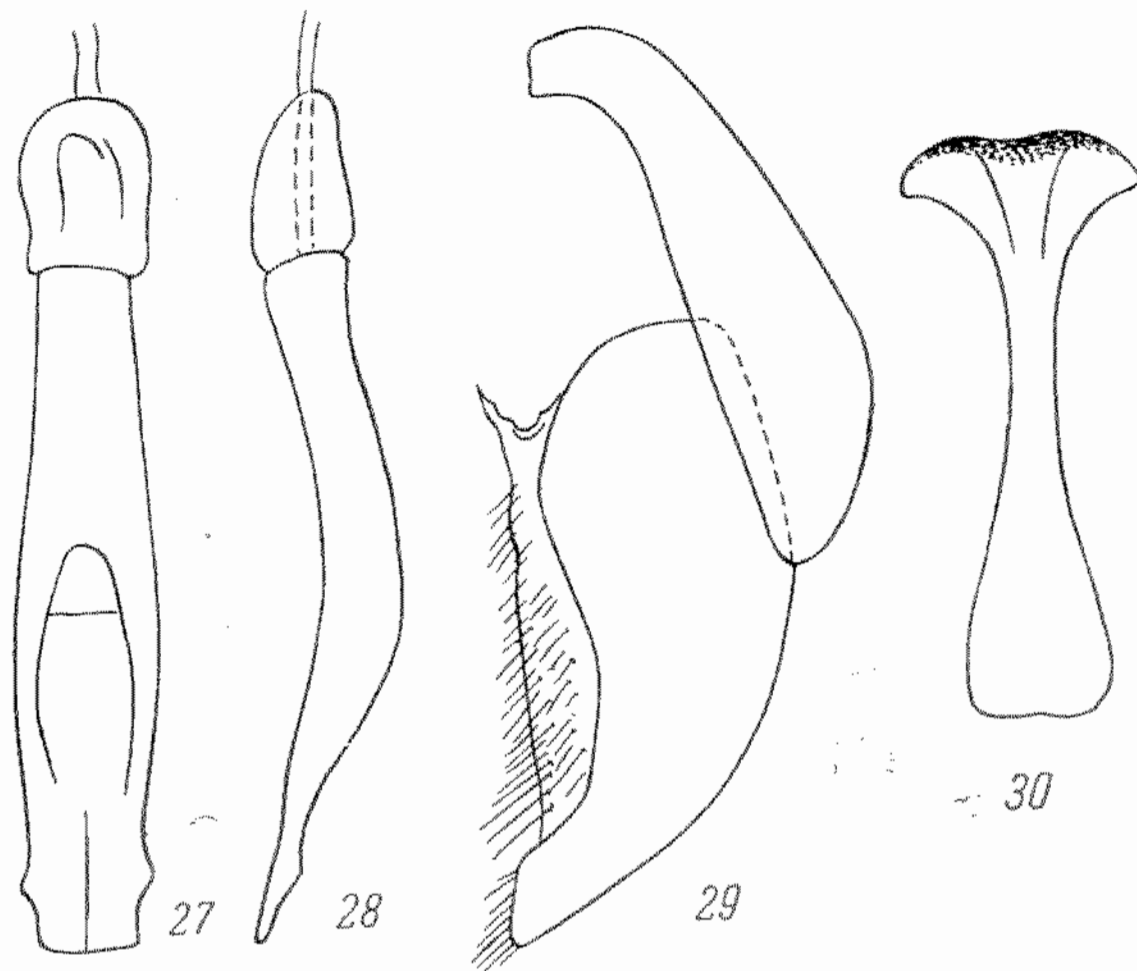


Рис. 27—30. Части мужского копулятивного аппарата *Saprinus stussineri* Rtt.: 27 — эдеагус сверху, 28 — то же, сбоку, 29 — 8-й тергит и 8-й стернит сбоку, 30 — spiculum gastrale.

развит; у *Margarinotus* снабжен крючковидными придатками (парными или непарными), которые при выдвигании пениса откидываются назад; строение этих придатков («internal armature», по: Wenzel, 1944) имеет большое диагностическое значение. Внутренний мешок пениса обычно без сильно склеротизованных структур. Характерная особенность эдеагуса *Histeridae* — сильное развитие тегмена (базальный склерит+парамеры) и обычно незначительная подвижность пениса относительно тегмена, что характерно для серий *Histeroidea*, *Scarabaeoidea* и для многих *Cucujoidea*.

Строение женского полового аппарата (рис. 31—32). Втянутые в клоакальную полость последние сегменты вместе с межсегментными перепонками образуют довольно длинный яйцеклад, в стенках которого можно различить слабо склеротизованные парные рудименты 8-го стернита и тергита в виде продольных тяжей и сильнее склеротизованные парные стержневидные склериты 9-го тергита. С их дистальными концами сочленены половинки 9-го стернита, расположенные по сторонам входа во влагалище. Они сильно склеротизованы, имеют ложковидную или клиновидную форму и обычно густо усажены волосками; при откладке яиц они служат основным органом раздвигания субстрата. Их иногда (но неправильно) отождествляют с пальцами («Vaginalpalpen» — у немецких авторов). Близ вершины каждой из них сидит небольшой подвижный стилус, несущий на конце несколько волосков. У их основания различим еще небольшой непарный склерит, соответствующий, вероятно, 10-му тергиту. Насколько известно, строение половинок 9-го склерита различно у разных групп (рис. 31—32), но серьезных попыток применить их для целей систематики пока не предпринималось.

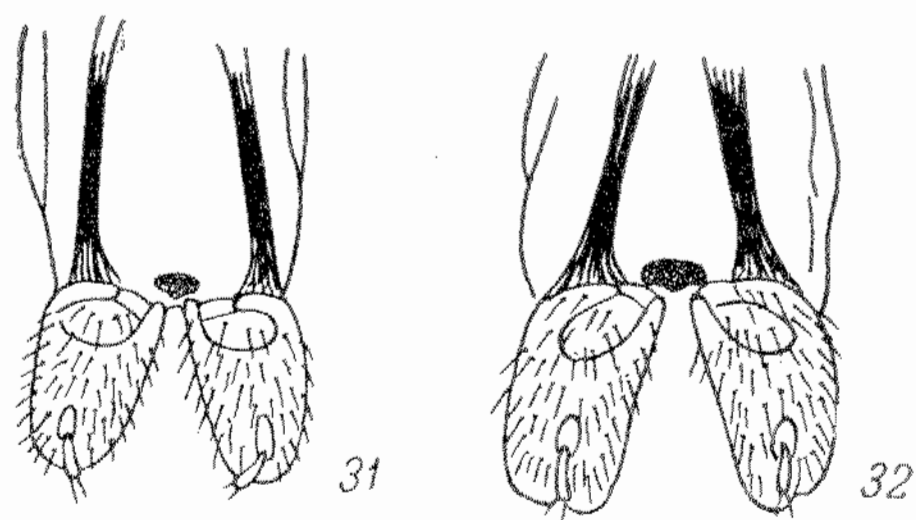


Рис. 31—32. Половинки 9-го стернита самки: 31 — *Saprinus aeneus* (F.), 32 — *S. immundus* (Gyll.).

Что касается строения внутренних половых органов, то оно, как и вообще внутренняя анатомия *Histeridae*, изучено еще слабо. У самца семенники фолликулярного типа, содержат по 4 булавовидных фолликула; имеется одна пара крупных придаточных желез. У самки яичники голоистические, у *Hister* и *Platysoma* содержат лишь по 4 яйце-

вых трубки. Семяприемник у *Hister* в виде грозди из 5—7 коротких мешков, у *Platysoma* простой, яйцевидный, с коротким придатком; имеется непарная придаточная железа.

Методика извлечения и препарирования гениталий.

Для извлечения гениталий следует хорошо размочить жука, погрузив его в воду комнатной температуры на несколько часов (можно на ночь) или же в горячую (но не кипящую) воду на 10—20 мин. Размоченного жука фиксируют брюшком кверху (в ванночке с восковым дном, более крупных — просто придерживая указательным пальцем) и затем тонкой иглой отодвигают пигидий, а затем через расширенное таким образом клоакальное отверстие извлекают гениталии с помощью очень тонкого пинцета или изогнутой крючком энтомологической булавкой (рис. 33).

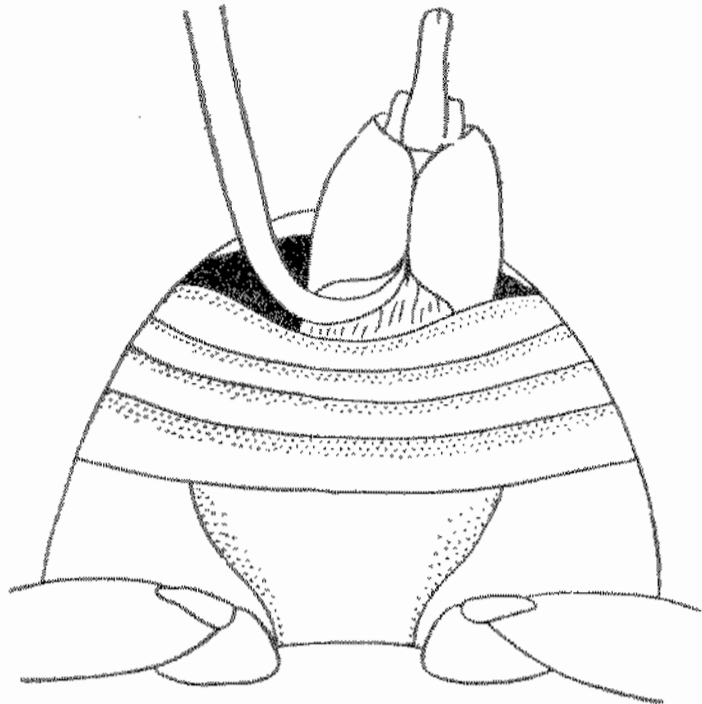


Рис. 33. Извлечение гениталий самца у *Saprinus*.

Извлеченные гениталии помещают в 10%-й раствор едкого калия и кипятят в нем 1—3 мин. (удобно помещать пробирку с едким калием в сосуд с кипящей водой), а затем их тщательно промывают в чистой воде и подвергают окончательной препаровке. Для этого эдеагус тонкой иглой извлекают из охватывающих его последних сегментов брюшка. У рода *Margarinotus* нужно еще извлечь из эдеагуса пенис вместе с его откидывающимся придатком (см. рис. 770).

Отпрепарированные эдеагус и генитальные сегменты брюшка (особенно 8-й стернит) самца или гениталии самки наклеивают на прямоугольный кусочек тонкого (бристольского) картона или ватманской бумаги, подкальываемый на булавке под жуком. При этом эдеагус следует наклеивать кверху дорсальной стороной, а генитальные сегменты *Saprininae* — кверху вентральной стороной, чтобы был хорошо виден

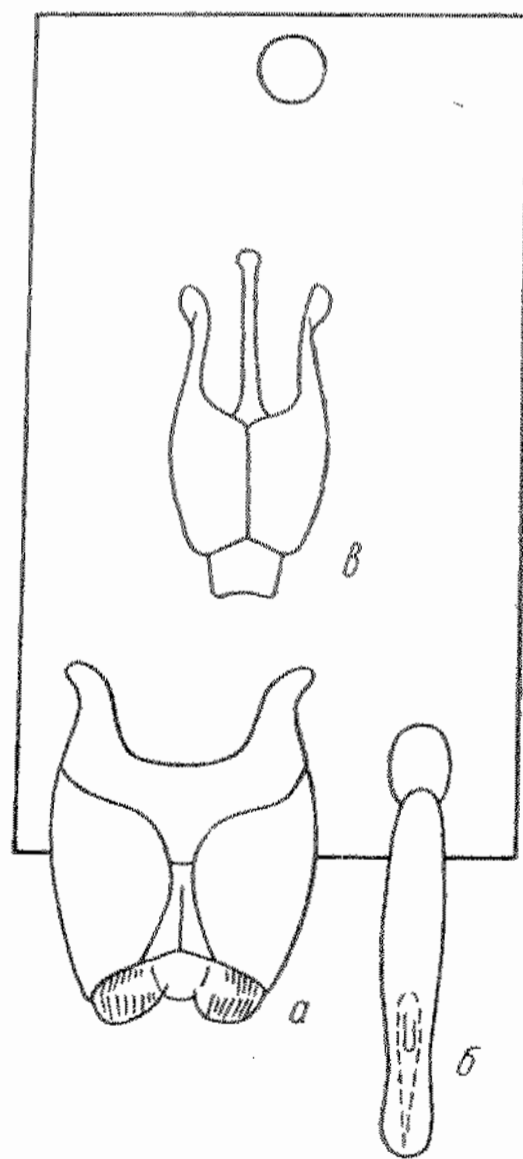


Рис. 34. Гениталии самца *Saprinus* (схема).
а — 8-й стернит, б — эдеагус, в — 8-й и 9-й тергиты.

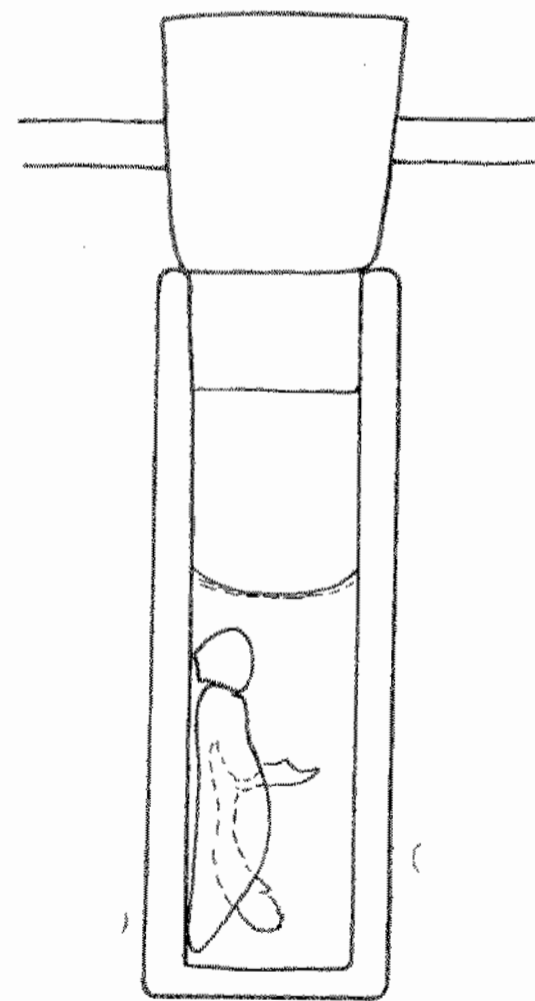


Рис. 35. Пробирка с хранящимся в ней (в глицерине) эдеагусом *Margarinotus*.

8-й стернит (рис. 34). Извлеченные гениталии можно хранить также в очень маленьких пробирках, но они, к сожалению, труднодоступны (рис. 35).

О к р а с к а *Histeridae* довольно однообразна. Можно различить несколько ее типов: 1) темно-бурая, различных оттенков, часто очень близких к черному цвету — у большинства подкорных видов из подсем. *Niponiinae*, *Tryponaeinae*, *Trypeticinae*,

из триб *Teretriini* и *Plegaderini*, у многих *Abraeini*, *Dendrophilinae*, некоторых *Histerinae*, у рода *Gnathonus* и немногих других *Saprininae*; 2) черная, обычно более или менее блестящая — у большинства *Histerinae* и *Tribalinae*, немногих *Saprininae* и др.; 3) рыжая или желто-бурая разных оттенков — у большинства *Hetaerinae*, *Acritini*, *Bacaniini*, у некоторых *Histerinae* (*Notodoma*) и *Saprininae*; 4) металлическая, обычно пепельная, разных оттенков — от черно-бронзового и зеленовато-черного до латуниного, металлически зеленого или синего — у большинства *Saprininae*, а в виде исключения — у *Teretriini* (*Teretriosoma*) и *Histerinae* (*Macrosternus*, некоторые виды *Pachycraerus* и *Phelister* и др.); 5) пятнистая, т. е. с красными, оранжевыми или желтыми пятнами по черному или металлическому фону (почти всегда на надкрыльях, крайне редко на переднеспинке) — у немногих *Saprininae*, *Histerinae* и *Trypnaeus*.

Недоокрашенные особи во всех случаях могут иметь светло-бурую или рыжую окраску; они нередко встречаются среди нормально окрашенных и иногда описывались под особыми, совершенно излишними названиями.

Длина тела у видов фауны СССР колеблется от 0.6 до 15 мм (*Pachylister inaequalis* Ol.); у наиболее крупных тропических представителей семейства (*Oxysternus maximus* L. из Южной Америки) она доходит до 22 мм. Так как у *Histeridae* голова обычно может вытягиваться или подгибаться, а пигидий — в большей или меньшей степени подгибаться, то общая длина тела меняется, и поэтому в настоящей книге (как и в описаниях Марсе и других авторов) везде указывается длина от переднего края переднеспинки до вершины надкрылий. Во всех случаях, когда это было возможно, размеры указываются на основе материала, бывшего в распоряжении авторов.

Половой диморфизм у большинства *Histeridae* выражен слабо, некоторые формы вообще не обнаруживают вторичнополовых различий, и лишь у очень немногих карапузиков диморфизм может быть назван сильным. Чаще всего отличия имеются на пигидии. Так, у большинства группы (*Saprininae*, *Dendrophilinae*, многие *Histerinae*) пигидий у самцов более выпуклый, чем у самок, а последний видимый стернит брюшка несколько выемчатый. У самок *Paromalus* и близких родов, а также у некоторых *Saprininae*, например у *Euspilotus perrisi* (Mars.), на пигидии имеются вдавления и бороздки различной формы, тогда как у самцов пигидий гладкий. У *Trypnaeinae* самец часто имеет конически заостренный пигидий, а самка — тупо закругленный и покрытый волосками. У этого же подсемейства, а также у *Trypeticinae* самка часто отличается формой и скульптурой головы, иногда наличием бугорков на переднеспинке и, что всего любопытнее, всегда более стройным телом, а это среди жуков встречается лишь изредка. У *Pachylister*, *Oxysternus*, *Hololepta* самцы имеют более длинные мандибулы, причем у первых 2 родов левая челюсть длиннее правой. У самок *Pachylorus* вершины надкрылий оттянуты, заострены и несколько расходятся, тогда как у самцов они имеют обычное строение. У некоторых *Saprinus* средние лапки самца несут ряд длинных волосков, образующих бахромку, вместо шипиков, имеющих у самки. Часто у *Saprininae* заднегрудь самца вдавленная, а у самки выпуклая; кроме того, у самцов некоторых представителей этого подсемейства заднегрудь несет 1—2 бугорка. У многих тропических видов *Hololepta* самцы имеют в передних углах переднеспинки ямки, иногда очень глубокие; у этого же рода самцы часто отличаются от самок скульптурой субментума. Функция большинства этих структур пока не выяснены.

СТРОЕНИЕ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ ФАЗ

Строение яйца

Яйца у немногих *Histeridae*, для которых они известны, отличаются чрезвычайно крупными размерами. Так, у *Hister unicolor* (L.) они имеют длину около 3 мм (при длине имаго 7.0—8.0 мм), у *Saprinus semistriatus* (Scr.) — длину 2.2 мм (при длине имаго 4.5—5.5 мм). Форма яиц удлиненно-овальная, слегка изогнутая (рис. 36). В связи с размерами яиц они откладываются по одному с промежутками в 2—4 дня.

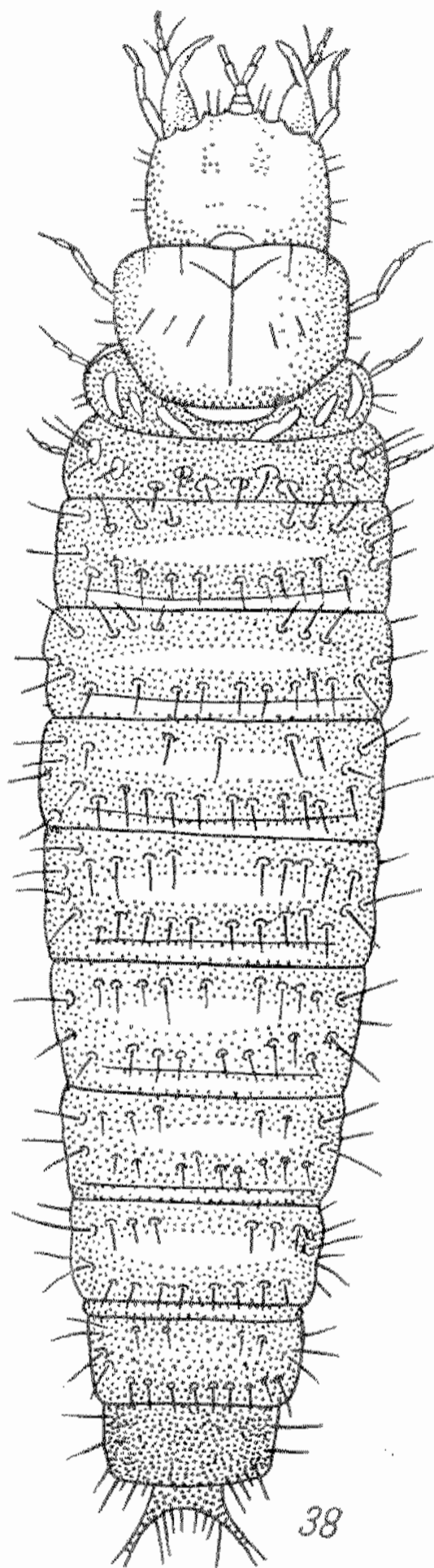
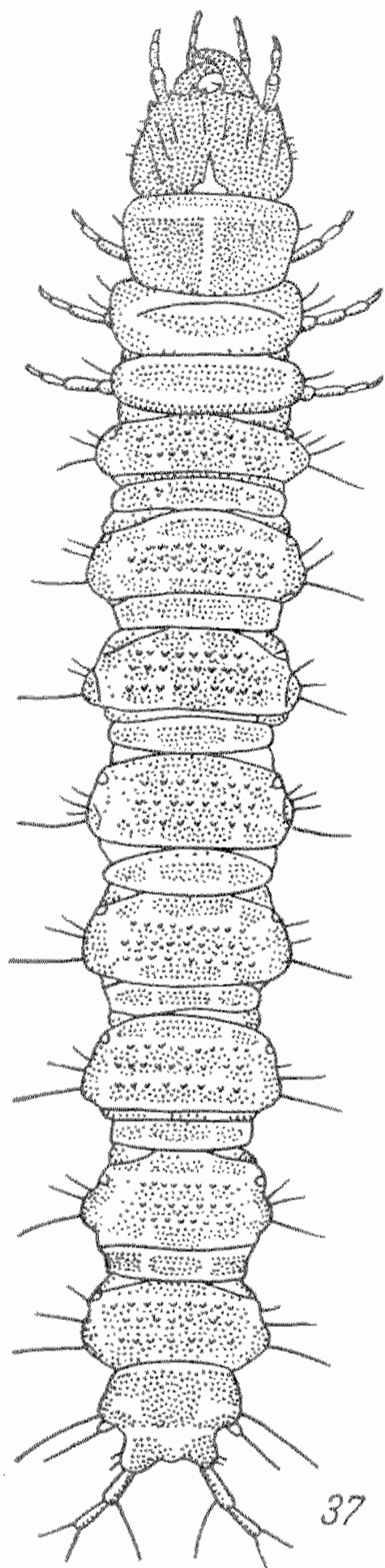


Строение личинки

Личинка у всех *Histeridae* вытянутая, с прогнатической головой. Тело с тонкими, часто складчатыми покровами, беловатое, лишь голова и переднеспинка сильнее склеротизованы, красно-бурые до черных. Наличник не отделен от лба, его передний край (назале) снабжен зубцами, верхней губы нет. Глазки отсутствуют, реже имеются (*Epierus*). Усики приращены над основанием мандибул; они короче головы, 3-члениковые, их 1-й членик удлиненный, 2-й с 1—3 чувствующими папиллами, вершинный — тонкий и короткий. Мандибулы сильные, выступающие, серповидно изогнутые; на

Рис. 36. Яйцо *Histeridae* (схема).

внутреннем крае с одним зубцом, реже без него; на основании с густым пучком щетинок. Кардо и стипес максилл слиты в один цилиндрический членик, несущий одну сосцевидную жевательную лопасть, которая на вершине снабжена щетинкой. Челюстные щупальца 3- или 4-члениковые. Нижняя губа без язычка; губные щупальца 2—3-члениковые. Средне- и задне-спинка не склеротизованы. Брюшко состоит из 10 видимых сегментов, из них 10-й (анальный) короткий и уже других. Первые 8 сегментов имеют по 1 паре 2-члениковых дыхалец. Урогомфы недлинные, склеротизованные, обычно 2-члениковые, иногда их членики могут сливаться (*Plegaderus*); редко урогомфы редуцированы, бородавкообразные. Тазики небольшие, широко расставленные. Ноги короткие, 5-члениковые, лапка полностью слита с единичным коготком, образуя *tarsungulus*, который может быть когтевидным или щетинковидным (рис. 37—38).



До настоящего времени описаны личинки приблизительно 40 видов *Histeridae*, т. е. немного больше 1% всех известных видов семейства. Для палеарктической фауны эта пропорция повышается приблизительно до 5%.

Описанные личинки карапузиков относятся к 22 родам: *Niponius*, *Teretrius*, *Plegaderus*, *Abraeus*, *Gnathoncus*, *Saprinus*, *Chalcionellus*, *Hypocacculus*, *Carcinops*,

Рис. 37—38. Личинки *Histeridae*:
37 — *Hololepta plana* (Sulz.),
38 — *Chalcionellus hauseri* (Schm.).

Dendrophilus, *Paromalus*, *Epierus*, *Pachylister*, *Hister*, *Margarinotus*, *Atholus*, *Monoplius*, *Platysoma*, *Cylister*, *Plaesius*, *Hololepta*, *Oxysternus*.

Строение куколки

Куколки *Histeridae* еще очень мало известны. Наиболее подробные описания куколок нескольких европейских видов принадлежат Линднеру (Lindner, 1967). Они свободные, белые, у них хорошо различимы ротовые части, ноги и гениталии, по которым можно отличать куколку ♂ от куколки ♀ (рис. 39—43). Покровы дорсальной стороны несут многочисленные короткие щетинки, на которых куколка лежит в коконе.

ОБЗОР ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ HISTERIDAE И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Характерный облик карапузиков был причиной того, что род *Hister* был установлен еще Линнеем (Linné, 1758), который относил сюда всех известных ему представителей этой группы (всего менее десятка видов). В последние десятилетия XVIII в. было описано еще несколько десятков видов, которые все включались в этот же род *Hister* (Fabricius, 1775, 1792, 1801; Olivier, 1789; Scriba, 1790; Illiger, 1798, 1807, и др.).

Гофман (Hoffmann, 1803) опубликовал первую монографию известных ему карапузиков (около 60 видов). Вскоре появилась вторая, более полная монография (Paykull, 1811), в которой карапузики впервые трактовались как надродовый таксон под именем *Histeroides*; в ней различались лишь 2 рода — *Hister* L. и *Hololepta* Pk., а род *Hister* был совершенно искусственно разделен на группы по несущественным признакам скульптуры. В дальнейшем Лич (Leach, 1817) выделил роды *Abraeus*, *Dendrophilus*, *Onthophilus* и *Platysoma*. Латрейль (Latreille, 1825) ввел деление насекомых на семейства и выделил карапузиков в качестве особого семейства под названием *Histeroidea*.

Весьма прогрессивной для своего времени была классификация родоначальника современной системы семейства Эрихсона (Erichson, 1834), в основу которой он положили признаки, значение которых признается и ныне (втяжная или не втяжная голова, наличие или отсутствие горловой лопасти, место приращения усиков, положение усиковой ямки). Он не только выделил ряд хорошо очерченных родов (среди них *Teretrius*, *Plegaderus*, *Saprinus*, *Paromalus*, *Tribalus*, *Omalodes* и др.), но и разделил семейство

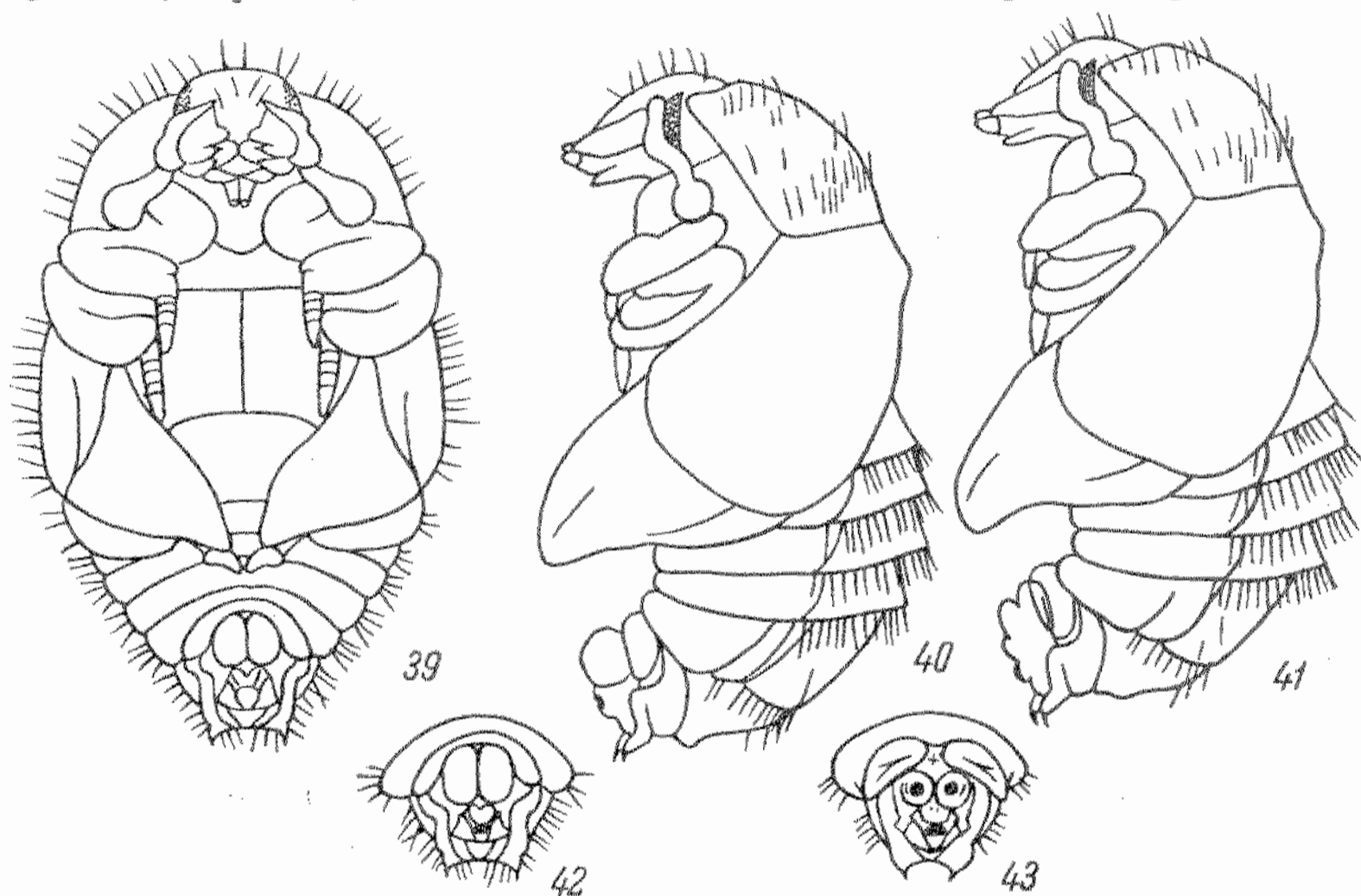


Рис. 39—43. Куколка *Margarinotus cadaverinus* (Hoffm.) (по Линднеру). 39 — куколка ♂ снизу, 40 — то же, сбоку, 41 — куколка ♀ сбоку, 42 — анальный конец тела куколки ♂, 43 — то же ♀.

на 5 групп, которые в значительной части соответствуют современным подсемействам: I — *Hololeptini*; IIА — *Histerinae* + *Tribalus* + *Hetaerius*; IIВ — *Dendrophilinae*; IIIА — *Saprininae* + *Trypanaeus*; IIIВ — *Abraeinae* (включая *Teretrius*). Классификация Эрихсона просуществовала в малоизмененном виде до конца XIX столетия; ее принял ряд авторитетных ученых (Leconte, 1853; Lacordaire, 1854; Jacquelin du Val, 1858; Horn 1873, и др.).

В середине XIX в. появилась обширная монография Марсе (Marseul, 1853—1862); ему уже было известно около 1000 видов карапузиков, причем он описал множество новых видов и значительное число родов, но почти не продвинул вперед общую классификацию семейства, выделив лишь 2 новые трибы, соответствующие подсем. *Trypanaeinae* и *Hetaeriinae*. Эта же система была принята в определителе европейских *Histeridae* Шмидта (Schmidt, 1885a).

В эту же эпоху появились первые крупные работы по биологии карапузиков. Перри (Perris, 1854) и Шиедте (Schiodt, 1861—1883) описали личинок ряда европейских видов, а Фабр (Fabre, цит. по: Фабр, 1905) наблюдал истребление личинок мух видами *Saprinus*.

К последней четверти XIX в. относятся работы ряда авторов, среди них упомянутого выше Шмидта (Schmidt, 1884с и др.). Тогда же началась деятельность англичанина Льюиса (Lewis, 1879, 1884, 1889—1914 и др.), который в течение более чем 30 лет опубликовал очень большое число описаний новых видов и родов преимущественно из Вост. и Южн. Азии и тропических областей Америки и Африки. В частности, он описал своеобразнейший род *Niponius* Lew., который некоторыми авторами (Fowler, 1912; Vickhardt, 1916—1917) был возведен в ранг особого семейства; этот взгляд, однако, вскоре был отвергнут (Рейхардт, 1929б; Gardner, 1930). Итог работы Льюиса был подведен им во всеветном каталоге семейства (Lewis, 1905), в котором он, однако, ограничился только перечнем родов и видов, не группируя их в высшие таксономические категории.

В этот же период важные работы по европейским *Histeridae* были опубликованы Гангльбауэром (Ganglbauer, 1899), объединившим трибы *Histerini* и *Hetaerini* в одну; а также Рейттером (Reitter, 1909a), разделившим трибу *Dendrophilini* на *Dendrophilini* и *Paromalini*. Последний автор описал значительное число палеарктических видов и несколько родов (Reitter, 1875, и др.); особого внимания заслуживает его обзор видов рода *Gnathonus* (Reitter, 1896). Васманн (Wasmann, 1894, 1908a, 1908b, и др.) уделил много внимания мирмекофильным и термитофильным *Histeridae*. Появилось также значительное число фаунистических работ.

В начале XX столетия заслуживает внимания короткая, но очень плодотворная деятельность немецкого энтомолога Г. Бикхардта. Он не только описал значительное число родов и видов из всех зоогеографических областей (Bickhardt, 1908 и др.), но также монографически обработал фауну Эфиопской области и Мадагаскара (Bickhardt, 1919a, 1921) и опубликовал два всемирных каталога семейства (Bickhardt, 1910b, 1916—1917). При этом, если в первом из них он дал лишь перечень родов и видов, то во втором — до сих пор наиболее полном — была сделана попытка критического пересмотра классификации *Histeridae* (правда, используя в основном уже бывшие в ходу признаки). Прежние трибы он возвел в ранг подсемейств, отделил *Trypeticinae* от *Tryponaeinae*, установил подсем. *Teretriinae*, но отверг трибу *Paromalini*, считая, что признаки, предложенные Рейттером для ее выделения, не подтверждаются для тропических родов. Кроме того, он подразделил подсем. *Histerinae* и *Hetaerinae* на трибы. В целом его система имела следующий вид:

Сем. <i>Niponiidae</i>	VIII. Подсем. <i>Histerinae</i>
Сем. <i>Histeridae</i>	1. Триба <i>Tribalini</i>
I. Подсем. <i>Hololeptinae</i>	2. » <i>Platysomini</i>
II. » <i>Trypeticinae</i>	3. » <i>Histerini</i>
III. » <i>Tryponaeinae</i>	4. » <i>Exosternini</i>
IV. » <i>Teretriinae</i>	IX. Подсем. <i>Hetaerinae</i>
V. » <i>Abraeinae</i>	1. Триба <i>Hetaeriomorphini</i>
VI. » <i>Saprininae</i>	2. » <i>Hetaerini</i>
VII. » <i>Dendrophilinae</i>	3. » <i>Chlamydopsini</i>

Важной заслугой Бикхардта был также его интерес к биологии карапузиков, в частности к обитателям нор и гнезд позвоночных (Bickhardt, 1907, 1911b, 1916).

Для этого периода характерно также появление ряда работ о практическом значении *Histeridae* в качестве истребителей личинок мух и естественных врагов вредителей леса (Bickhardt, 1914c; Saalas, 1917, 1923, и др.).

Заслуживают упоминания также некоторые труды французских энтомологов. Среди них Оза (Auzat, 1916—1925 и др.) опубликовал богатую биологическими данными сводку по фауне Франции, а Деборд — ряд статей по систематике тропических *Histeridae* (Desbordes, 1916a, 1917 и др.) и обзорную работу по фауне Индокитая (Desbordes, 1919a).

В период между двумя мировыми войнами *Histeridae* Зап. Европы и Средиземноморья изучали Мюллер (G. Müller, 1931, 1937 и др.), Норман (Normand, 1919 и др.) и другие авторы. Де Кооман опубликовал серию интересных работ по фауне Китая и Вьетнама, основанных главным образом на собственных сборах; среди них особенного внимания заслуживает монографический обзор родов *Platylomalus* Coom. и *Eulomalus* Coom. (Cooman, 1937b). В США появились труды Росса (Ross, 1940), а Рейхеншпергер (Reichensperger, 1924 и др.) изучал неотропических мирмекофильных *Hetaeriomorphini*. Много сведений было опубликовано в различных фаунистических сводках, некоторые из них заслуживают упоминания (Burgeon, 1939; Hogion, 1949, и др.).

С 1921 г. началась выдающаяся деятельность советского ученого А. Н. Рейхардта; подробнее она будет рассмотрена ниже; здесь же целесообразно остановиться на тех изменениях, которые он внес в классификацию *Histeridae*. В основном А. Н. Рейхардт (1941) следовал системе Бикхардта, но внес в нее ряд существенных изменений. Так, он отметил, что традиционное противопоставление форм с втяжной и не втяжной головой не имеет того фундаментального значения, которое приписывалось ему ранее. В связи с этим он подчеркнул взаимную близость *Tryponaeinae* и *Trypeticinae*, которые, возможно, заслуживают объединения. Далее, он поставил *Hololeptinae* рядом с *Histerinae* на основании сходства в жилковании крыльев, строении груди, расположении бороздок на надкрыльях и т. д. и отметил адаптивность их отличий и высокую специализацию. Сохраняя *Teretriinae* как особое подсемейство, он указал на его чрезвычайную близость к *Abraeinae*. *Niponiinae* он безоговорочно (и вполне обоснованно) включил в состав *Histeridae* и поставил его в начале системы в качестве наиболее изолированного подсемейства с примитивным строением мужских гениталий. Далее, он разделил подсем. *Abraeinae* на трибы *Onthophilini*, *Plegaderini* и *Abraeini*, внес большие изменения в систему подсем. *Saprininae* и наметил трибу *Omalodini* в составе подсем. *Histerinae* (но, к сожалению, не описал ее).

В последние десятилетия наиболее значительные работы по *Histeridae* принадлежат американцу Уэнзелу (Wenzel, 1944, 1962 и др.), который внес в классификацию семейства ряд аргументированных изменений. Он разделил семейство на 2 крупные группы — *Saprinomorphi* и *Histeromorphi* — по строению гениталий и наличию или отсутствию горловой лопастки. К *Saprinomorphi* он отнес 6 подсемейств: *Niponiinae*, *Trypaeinae*, *Trypeticinae*, *Abraeinae* (с трибами *Teretriini*, *Plegaderini*, *Acritomorphini* nov., *Acritini* и *Abraeini*; триба *Onthophilini* и роды *Anapleus* и *Bacanius* исключены из этого подсемейства), *Saprininae* и *Chlamydopsinae* (последняя группа ранее включалась в состав *Hetaeriinae*, но сходство с ним, очевидно, есть результат конвергенции, обусловленной мirmekофильным образом жизни). К *Histeromorphi* отнесены 4 подсемейства: *Dendrophilinae* (с включением родов *Bacanius*, *Abraeomorphus* и *Anapleus*, ранее относимых к *Abraeinae*), *Tribalinae* (ранее рассматривалось как триба подсем. *Histerinae*; сюда же в качестве трибы отнесена триба *Onthophilini*, прежде включавшаяся в состав *Abraeinae*), *Histerinae* и *Hetaeriinae*; при этом к *Histerinae* в качестве трибы отнесены *Hololeptini*, ранее считавшиеся особым подсемейством, но весьма близкие к *Platysomini* по морфологии имаго и личинок.

Ниже принята эта последняя, хорошо обоснованная классификация с единственным изменением — расчленением подсем. *Dendrophilinae* на 3 трибы. Таким образом, в этой книге принят следующий порядок подсемейств и триб (внепалеарктические группы опущены):

- | | |
|-------------------------------|-----------------------------|
| I. <i>Niponiinae</i> | VI. <i>Tribalinae</i> |
| II. <i>Trypeticinae</i> | 1. Триба <i>Tribalini</i> |
| III. <i>Abraeinae</i> | 2. » <i>Onthophilini</i> |
| 1. Триба <i>Teretriini</i> | VII. <i>Histerinae</i> |
| 2. » <i>Plegaderini</i> | 1. Триба <i>Exosternini</i> |
| 3. » <i>Abraeini</i> | 2. » <i>Histerini</i> |
| 4. <i>Acritini</i> | 3. » <i>Platysomini</i> |
| IV. <i>Saprininae</i> | 4. » <i>Hololeptini</i> |
| V. <i>Dendrophilinae</i> | VIII. <i>Hetaeriinae</i> |
| 1. Триба <i>Dendrophilini</i> | 1. Триба <i>Hetaeriini</i> |
| 2. » <i>Bacaniini</i> | |
| 3. » <i>Paromalini</i> | |

Уэнзелом выполнен также ряд интересных работ по фауне Северной и Южной Америки, Новой Каледонии и др. (Wenzel a. Dybas, 1941; Wenzel, 1955, и др.).

Из других работ последнего периода отметим ряд интересных статей по систематике и фаунистике карапузиков Евразии и Африки, опубликованных Тероном (Therond, 1963, 1969с и др.); в частности, он выполнил серию работ по фауне МНР (1964, 1965, 1967, 1968, 1969а) и Афганистана (1962, 1969в). Швед Дальгрэн (Dahlgren, 1962, 1964, 1967, 1968а, 1969а, 1969б, 1969с) предпринял ревизию видов *Saprinus* и некоторых других *Saprininae* из восточного полушария. Появился ряд подробных фаунистических сводок (Horion, 1949, и др.) и биологических исследований (Hinton, 1945; Lindner, 1967; Bornemisza, 1968, и др.) и определитель *Histeridae* Средней Европы (Witzgall, 1971).

Отдельно следует рассмотреть историю изучения *Histeridae* в нашей стране. В XIX в. это семейство не привлекало к себе в России серьезного внимания, хотя отдельные авторы (Фишер-Вальдгейм, 1822 и др.; Менетриэ, 1832 и др.; Мочульский, 1845 и др.) и описали ряд видов карапузиков. Более интенсивным стало накопление материала с 1870-х годов (Сольский, 1874); однако обработку его вели преимущественно зарубежные авторы (Reitter, 1879 и др.; Schmidt, 1888, 1889а и др.). Результатом этого периода было появление ряда полезных фаунистических списков (Гохгут, 1872; Ледер, 1888; Черкунов, 1889; Кениг, 1899; Яковлев, 1902; Лебедев, 1912; Плигинский, 1912; Журавлев, 1914, и др.). Основные итоги этого этапа подведены в выдающемся труде Г. Г. Яковлева (1911).

Эпоху в изучении *Histeridae* не только нашей страны, но и мировой фауны составили исследования А. Н. Рейхардта (основные работы опубликованы между 1921 и 1941 гг.). Выше уже говорилось о предложенных им усовершенствованиях системы *Histeridae*, предложенной Бикхардтом. Он впервые широко применил для целей систематики карапузиков (в особенности подсем. *Saprininae*) структуры гениталий самца, как собственно эдеагуса, так и последних сегментов брюшка. Им выполнена хорошо обоснованная ревизия подсем. *Saprininae* Палеарктики и отчасти Эфиопской, Индо-Малайской и Неарктической областей (Рейхардт, 1925а, 1926б, 1932, 1941), в ходе которой он выделил ряд родовых группировок (*Chalcionellus*, *Zorius*, *Pholioxenus*, *Exaesiopus*, *Eopachylopus*, *Neopachylopus*, *Ammostyphrus*, *Philothis* и др.), и очертил естественные границы ранее описанных родов (*Saprinus* Er., *Hypocaccus* Thoms., *Hypocacculus* Bickh., *Pachylopus* Er. и др.). Им глубоко изучена фауна карапузиков нашей страны и опубликована превосходная книга (1941), содержащая, в частности, исключительно интересную и продуманную общую часть, а также ряд фаунистических работ (1921, 1926а, 1930б, 1931а

и др.). Изучил он также обширные коллекции из других районов Палеарктики, Индо-Малайской (Бирма, Южн. Китай) и Эфиопской областей. Наконец, он стимулировал интерес к изучению *Histeridae* в СССР и помогал выполнению ряда работ по их биологии (Бычков, 1933, и др.). Им описано около 40 видов *Histeridae* из пределов СССР и значительное число эфиопских и индо-малайских видов, а также несколько родов (кроме упомянутых выше также *Omotropis*, *Orphistes* и др.).

В период после смерти А. Н. Рейхардта несколько работ по карапузкам опубликовал О. Л. Крыжановский (1944, 1959, 1965а, 1965б, 1971а, 1971б, 1972а, 1972б и др.). Особенно много новых данных было получено при изучении фауны Средней Азии (в частности, среди обитателей нор и псаммофилов); значительные материалы были накоплены также из европейской части СССР, с Дальнего Востока и Кавказа. Несколько работ были опубликованы по фауне Армении и Азербайджана С. М. Яблоковым-Хизорьяном (1964; Хизорьян, 1957), а в работах зарубежных авторов (Krása, 1944; Wenzel, 1944; Dahlgren, 1962, и др.) содержатся описания ряда новых видов с территории СССР. Б. Стриганова (1964) опубликовала первый на русском языке определитель некоторых личинок *Histeridae*.

АКТИВНОСТЬ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

Биология *Histeridae* мало изучена в связи со скрытым образом жизни этих жуков, обитающих в разлагающихся животных и растительных веществах, в норах и гнездах зверей и птиц, в подстилке, под корой деревьев, в муравейниках и т. п.

Многие из них ведут преимущественно дневной образ жизни. В связи с этим днем при ярком свете часто можно наблюдать летающих или ползающих по земле карапузков. В частности, днем активно большинство падальных видов *Saprinus*. В жаркие часы дня бегают по стволам деревьев неотропические *Trypnaeinae*. То же отмечено для многих *Platysomini*. Некоторые виды, например *Teretrius picipes* (F.), наиболее активны по вечерам, перед сумерками, когда отмечен их лёт. Африканский *T. acaciae* Rtt. прилетал на свет. *Acritus nigricornis* (Hoffm.) привлекался светом ультрафиолетовой лампы. По-видимому, ночной образ жизни характерен и для некоторых *Histerinae*.

Должна быть отмечена также значительная термофильность карапузков. Так, многие подкорные виды из родов *Hololepta*, *Platysoma*, *Platylomalus* и других встречаются преимущественно под корой хорошо прогреваемых древесных стволов на опушках, вырубках и т. п., при этом обычно на освещаемой солнцем южной стороне ствола; лишь изредка попадаются они на затененных местах. На термофильность группы указывает также резкое возрастание числа и обилия видов по направлению к тропикам.

Ползают *Histeridae* сравнительно медленно; быстрый бег характерен, насколько известно, лишь для некоторых длинноногих *Metaeriinae* и немногих специализированных тропических форм (например, *Scaphidister* Coom.).

Характерной особенностью почти всех карапузков является их способность впадать в танатоз («притворяться мертвыми») при малейшем прикосновении или иной тревоге. При этом жуки втягивают голову, прячут усики в усиковые ямки, плотно прижимают ноги к телу и становятся совершенно неподвижными на более или менее продолжительное время. С этим связано их немецкое название — Stutzkäfer (от stutzen — остолбенеть). По-видимому, танатоз у *Histeridae* возникает как рефлекторный ответ на тактильное раздражение, однако экспериментально этот вопрос еще не изучен.

Развитие *Histeridae* изучено пока слабо. Их личинки очень редко попадаются на глаза; как правило, они встречаются в тех же условиях, что и имаго, и также ведут хищный образ жизни. Так, у *Pachylister inaequalis* (Ol.), по наблюдениям автора в Маньчжурских стенах летом 1950 г., а также у *P. chinensis* (Quens.) (по Bornemisza, 1968) и у *Hister unicolor* L. (по: Lindner, 1937) личинки встречаются в помете крупного рогатого скота; у *Margarinotus cadaverinus* (Hoffm.) — в пропитанной трупным соком или нечистотами почве, в которой избивают уходящие на окукливание личинки мух; у *Hololepta*, *Platysoma* и *Plegaderus* — под корой; у *Chalcionellus hauseri* (Schm.) — в отмирающих стеблях гигантской заразы *Cistanche*, где во множестве живут личинки мух-журчалок из рода *Eumerus*.

Полный цикл развития прослежен лишь для очень немногих видов. Так, у крупного индо-малайского *Plaesius javanus* Eg. в Квинсленде (Австралия), куда этот вид был завезен в целях биологической борьбы с вредителями бабанов, продолжительность фаз развития составила: яйца — 8 дней, личинки — 143 дня, пронимфы — 33 дня, куколки — 48 дней; все развитие, таким образом, длится приблизительно 8 мес. (Jerson, 1914). Развитие личинок навозных и падальных видов, насколько известно, идет гораздо быстрее. Например, у индо-малайского *Pachylister chinensis* (Quens.) личинка при 25—30° развивается 16—20 дней, куколка — 3—5 недель, а в год этот вид способен дать 6—7 поколений (Bornemisza, 1968). У европейско-сибирского *Hister unicolor* L. развитие яйца занимает 5 дней, личинки — 19—20 дней, куколки — 14—15 дней, а все развитие от яйца до имаго — около 40 дней; у *Margarinotus cadaverinus* (Hoffm.) при 23° развитие завершается за 41 день, а при температуре, колеблющейся между 13

и 16° — за 69 дней (Lindner, 1967). В умеренной зоне большинство видов имеет лишь одно поколение в год, хотя в некоторых случаях успевают развиться и 2 поколения. Зато продолжительность жизни имаго, как правило, очень велика; так, по наблюдениям в садках, *Pachylister chinensis* может жить более 15 мес., а *Hister unicolor* даже до 3 лет.

Обычное время яйцекладки у средневропейских видов — конец весны или начало лета. Число откладываемых яиц невелико (у *Hister* около 10, у *Saprinus semistriatus* (Scr.) за 21 день 16 яиц), однако яйцекладка может продолжаться и на следующий год.

Интересная биологическая особенность карапузиков — то, что их личинки имеют только 2 возраста, причем 2-й возраст (включая предкуколочную стадию) длится примерно вдвое дольше 1-го. Окукливание происходит в камере («коконе»), построенной личинкой из частиц окружающего субстрата, например у *Hister unicolor* — из павоза

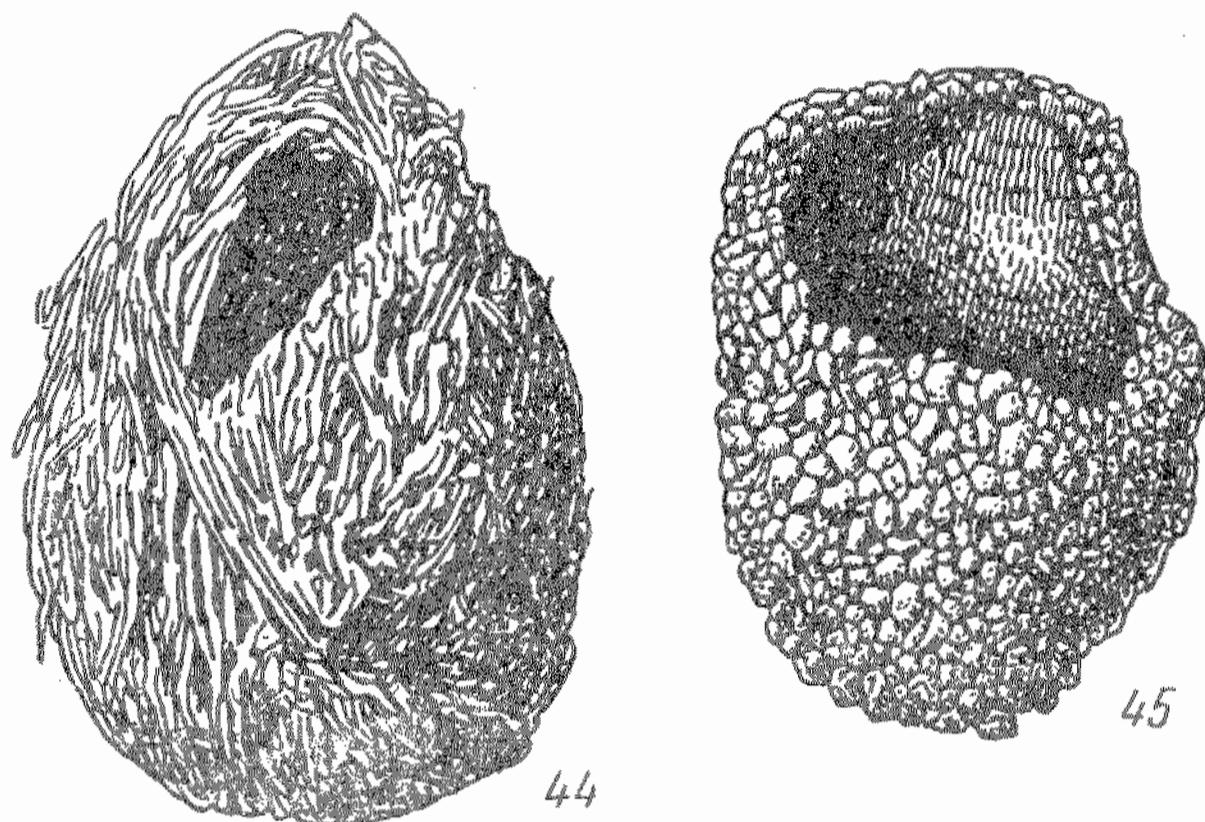


Рис. 44—45. Куколочная камера *Histeridae*: 44 — *Hister unicolor* L., 45 — *Saprinus tenuistrius* Mars.

(рис. 44), у *Saprinus tenuistrius* Mars. — из песчинок (рис. 45). Внутри кокон выстлается гладким слоем светлой массы, выделяемой личинкой (по-видимому, из мальпигиевых сосудов)

В умеренных широтах жуки сем. *Histeridae* встречаются преимущественно весной и осенью; в связи с этим можно полагать, что зимует, как правило, имаго. Это подтверждается наблюдениями Г. И. Шпета (1925) над *Hypocaccus rugifrons* (Pk.) под Киевом, где автор отмечал скопления жуков в толще песка на береговых отмелях Днепра. Жуки осенью (в сентябре) зарываются в песок, причем самки имеют несозревшие яичники; их развитие начинается после выхода с зимовки — в апреле или в начале мая; в июне жуки откладывают яйца. В течение лета развивается новое поколение, которое заканчивает метаморфоз к осени и в свою очередь уходит на зимовку. В апреле 1941 г. О. Л. Крыжановский наблюдал скопления зимующих жуков *Margarinotus bipustulatus* на песчаных обрывах под Москвой.

К сожалению, жизненные циклы большинства видов *Histeridae* фауны СССР остаются пока неизученными. В частности, много интересного могут иметь они у обитателей нор и гнезд позвоночных, у видов, живущих в пустынной зоне, и у других форм со специфичной биологией. Их исследование представляет благодарную задачу на будущее.

Имаго некоторых видов (например, *Teretrius gussakovskii* sp. n., *T. picipes* (F.), отдельные представители *Saprininae*) встречаются, как правило, летом, в самое жаркое время; можно предположить, что у этих видов жизненный цикл отличается от цикла других карапузиков. Для *Plegaderus vulneratus* (Panz.) отмечена зимовка в личиночной фазе.

МЕСТООБИТАНИЯ И ОБРАЗ ЖИЗНИ

Местообитания *Histeridae* и образ их жизни определяются прежде всего спецификой питания этих жуков. Выше уже указывалось, что почти все карапузики, биология которых в той или иной мере изучена, — активные хищники, приспособленные к питанию в основном личинками высших насекомых (двукрылых, жесткокрылых, реже других отрядов), иногда их яйцами, куколками или взрослыми насекомыми, или же клещами. Исключения из этого правила редки; так, для *Epiurus* и некоторых *Acritus* отмечено питание гифами грибов; для некоторых падальных *Histerini* — питание разлагающимся мясом (Lindner, 1967).

Характер питания обуславливает обитание *Histeridae* в тех станциях, где концентрируются их жертвы и где благодаря этому они имеют возможность относительно легко находить пищу. Он же определяет и выработку у этих жуков морфологических приспособлений, необходимых для охоты в тех или иных конкретных условиях среды.

Анализируя данные, накопленные в отношении местообитаний *Histeridae*, можно установить в пределах семейства 5 основных экологических групп. Границы между ними отнюдь не резки, хотя более специализованные представители отдельных групп несут необычайно резкий отпечаток тех условий, к которым они приспособлены.

1. Обитатели падали, помета, экскрементов и разлагающихся растительных остатков (сапрофилы). Наиболее обширная и широко известная группа. К ней относятся: некоторые *Abraeus* и *Acritini*, почти все подсем. *Saprininae*, многие *Dendrophilinae* (в частности *Carcinops*), некоторые *Tribalini* и *Onthophilus*, большинство *Histerini* (в том числе почти все виды *Macrolister*, *Pachylister*, *Hister*, *Atholus*, *Margarinotus* и др.), обширный неотропический род *Omalodes* Er. и многие виды *Exosternini* (среди них большинство представителей рода *Phelister*). К этой группе принадлежат формы обычного для семейства облика, с телом овальной, умеренно выпуклой формы (как у *Hister* или *Saprinus*) и хорошо развитыми копательными ногами. Последняя особенность связана с пребыванием и передвижением жуков в почве под трупами или экскрементами, где они преследуют свою добычу.

Морфологические адаптации здесь проявляются не столько в отношении жизни среди разлагающихся веществ (гладкое голое тело, к которому не так легко пристают липкие жидкие или полужидкие продукты разложения), как в отношении механического состава почвы. При этом виды, живущие в песке (особенно сыпучем), обладают рядом признаков специализации. Таковы: сильно выпуклая форма тела; значительное расширение копательных ног; увеличение размеров зубцов на передних голених при одновременном сокращении числа этих зубцов; большая густота и длина щетинок на ногах (чем облегчается отметание песчинок); волосистость стебелька усиков и боков груди и др. Эти адаптации хорошо выражены у некоторых *Saprinus* и *Hypocacculus*; еще более заметны они у обитателей песчаных берегов морей и пресных водоемов — представителей родов *Hypocaccus*, *Exaesiopus*, *Eopachylopus* и др., а наибольшего развития достигают у крайне специализованных обитателей песчаных пустынь из рода *Philothis*.

О том, насколько тесно те или иные виды и группы видов приурочены к определенному разлагающемуся субстрату, т. е. о степени разграниченности некрофильных (падальных), копрофильных (навозных) и детритофильных (свойственных разлагающимся растительным веществам) видов, имеется еще сравнительно мало данных. Однако уже сейчас можно считать установленным, что большинство *Saprinus*, *Styphrus corpulentus* Motsch. и некоторые *Histerini* (например, *Margarinotus cadaverinus* Hoffm.) встречаются преимущественно на падали. Большинство других членов первой группы, а именно значительная часть *Saprininae*, многие *Hister*, все *Pachylister* и *Macrolister*, виды *Omalodes* и *Phelister*, предпочитают навоз. Некоторые *Chalcionellus*, *Hypocacculus* и *Saprinus* (например, *S. chalcites* Ill.) попадают чаще всего под человеческими экскрементами.

Что касается некрофильных *Histeridae*, то они встречаются (и, возможно, развиваются) прежде всего под трупами различных позвоночных — млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, реже земноводных и рыб. При этом известны случаи предпочтения тех или иных видов падали. Так, *Saprinus semipunctatus* (F.) особенно характерен для трупов крупных животных. *S. rugifer* (Pk.) попадает преимущественно на трупах птиц; интересно, что этот вид, насколько известно, связан с глезами береговой ласточки. На трупах рыб по берегам морей и рек нередки виды рода *Hypocaccus*. Некоторые виды отмечены на сухих остатках животного происхождения; так, редкий *Margarinotus distinctus* Er. попадает на шкурах, шерсти и в погадках хищных птиц (Рейхардт, 1926b, 1941). На гниющих рогах и копытах найден африканский *Zabromorphus holubi* Schm., питающийся там гусеницами *Tineidae*.

Некоторые некрофильные *Histeridae*, в частности ряд видов *Saprinus* (*S. semistriatus* (Scr.), *S. detersus* (Ill.), *S. chalcites* (Scr.), *S. aeneus* (F.) и др.), подобно другим падальным жукам, привлекаются трупным запахом цветов ароидных (*Dracunculus*, *Amorphophallus*), в початки которых иногда набиваются массами. Однако мнение о том, что такие жуки играют роль опылителей этих цветов, не подтверждается имеющимися наблюдениями; в действительности их опыляют мухи-сапрофаги (Mattei, 1906).

Виды, приуроченные к разлагающимся растительным веществам, возможно, заслуживают выделения в самостоятельную группу. Группа эта далеко не однородна. Прежде всего, в нее входят обитатели таких веществ, как труха гниющих деревьев, речные и морские наносы и т. п. Сюда относятся, например, некоторые *Abraeus*, большинство *Acritus*, *Bacanius*, *Tribalus* и т. п. С эволюционной точки зрения важно, что среди них есть морфологически очень примитивные формы; в особенности мало специализовано у них строение ног, которые слабо адаптированы к рытью. Из таких примитивных форм могут быть выведены остальные, морфологически и биологически более специализованные группы *Histeridae*.

С выброшенными морем наносами, состоящими главным образом из гниющих водорослей, специфически связаны виды рода *Halacritus* Schm. и некоторые *Saprininae*, например *Eopachylopus ripae* Lew. или представители подрода *Baeckmanniolus* Rehd. (род *Pycnocaccus* Lew.).

Ряд видов подрода *Grammostethus* рода *Margarinotus*, а также довольно редкий *Saprinus lautus* Er. регулярно встречаются в грибах (впрочем, последний вид попадает и на падали). Иногда в гниющих грибах можно найти и другие виды (например, *Margarinotus striola* (Sahlb.)). Исключительно в грибах обитают, насколько известно, виды рода *Notodoma* Lac., свойственного преимущественно Индо-Малайской области.

Очень своеобразна биология *Chalcionellus hauseri* (Schm.), который в песках Туркменин встречается в массе (вместе с премагипальными фазами) внутри гниющих стеблей гигантской заразии *Cistanche flava* и в песке около них; по-видимому, пицей жуков и личинок служат личинки мух-журчалок из рода *Eumerus*, развивающиеся в мякоти этих стеблей. У корней и стеблей растений в песке попадают и другие псаммофильные *Histeridae*, например виды *Philothis*, *Xenonychus tridens* Jacq.-Duv. и др. Описываемый ниже *Abraeus subconvex* sp. n. был обнаружен в пустыне Кызылкум в гниющем корне *Ferula*.

Ряд видов, относящихся к этой же группе, регулярно (хотя и не исключительно) попадает на вытекающем соке живых деревьев; таковы, например, некоторые *Onthophilus*, *Margarinotus striola* (Sahlb.) и в особенности *M. stigmus* Mars. Они напоминают в этом отношении виды сем. *Sphaeritidae* и *Synteliidae*.

Пицу всех *Histeridae*, относимых к 1-й группе, составляют главным образом личинки мух — копрофаги, некрофаги и детритофаги. Вероятно, именно обилие этих личинок на разлагающихся веществах разного рода и привлекло сюда карапузиков, как и некоторых других хищных жуков, особенно стафилинов. Отмечено, что на падали *Histeridae* обычно появляются сравнительно поздно, при наступлении так называемой аммиачной стадии гниения, характеризующейся разжижением мягких тканей (кстати в значительной степени в результате деятельности личинок мух, и во всяком случае тогда, когда эти личинки уже появились). При этом *Histeridae* служат важнейшим естественным фактором, регулирующим численность многих видов мух, в том числе синантропных (Крыжановский, 1944; Nuorteva, 1970, и др.).

Кроме личинок мух карапузики, относящиеся к этой группе, поедает и других насекомых. Так, один из наиболее крупных видов *Histeridae* — эфиопский *Macrolister maximus* (Ol.) — поедает жуков-навозников из рода *Onthophagus*. По наблюдениям О. Л. Крыжановского, в степях Предкавказья крупный *Pachylister inaequalis* Ol. также поедает преимущественно жуков-навозников (*Aphodius*, *Sphaeridium*), а *Saprinus externus* (Fisch.-W.) нападает на личинок кожеедов (*Dermestes*) на сухой падали. Некоторые *Saprinus* в Средн. Азии, по данным Ю. И. Бекмана (Рейхардт, 1941), ловят мух, садящихся на экскременты. *Margarinotus bipustulatus* (Schrank) наблюдался на Украине поедаящим свекловичного долгоносика (*Bothynoderes punctiventris* Germ.), а также гусениц подгрызающих совок; этот вид обычен на полях, но относительно редок на падали или в навозе.

Замечательное отклонение биологии представляют *Hister helluo* Truqui и *Saprinus virescens* (Payk.). Морфологически они не обнаруживают никаких особенностей и вполне сходны с другими представителями 1-й группы, но в отличие от них поедаются главным образом на листьях растений, где преследуют личинок некоторых жуков-листоедов (первый вид — в основном *Agelastica alni* L. на ольхе, второй — виды *Phaedon* на крестоцветных). Однако иногда они оба встречаются также в навозе или на падали, и потому не могут быть выделены в особую группу. Также на листьях кустарника в Юго-Зап. Китае (пров. Юньнань) был обнаружен карапузик, относящийся к малоизученному индо-малайскому роду *Lewisister* Bickh. (триба *Histerini*); внешне он сходен с *Hister helluo* и, возможно, ведет такой же образ жизни.

2. Обитатели нор и гнезд животных (нидибольные виды). Довольно богато представленная в фауне СССР и важная в практическом отношении группа, к которой относятся все виды рода *Pholioxenus* Rehd., большинство *Gnathoncus* Jacq.-Duv., некоторые виды *Onthophilus* Leach. и *Dendrophilus* Leach, *Xestipyge puncticulatum* Desb., *Euspilotus perrisi* (Mars.), *Saprinus rugifer* (Payk.), *S. therondianus* Dahlg., *Margarinotus marginatus* (Er.), *M. prometheus* (Kryzh.), *M. koltzei* (Schm.), *M. hailar* Wenz. и ряд других.

Габитуально представители этой группы мало отличаются от предыдущей, однако у наиболее типичных из них можно отметить некоторые специфические морфологические особенности. Две из них впервые отмечены Фалько (Falcoz, 1914); это удлинение задних лапок и крупные, сильно выступающие глаза; обе их нетрудно понять как адаптацию к жизни в порах. Первая хорошо заметна, например, у видов *Pholioxenus*, у обитателей нор грызунов из рода *Gnathoncus*, у *Saprinus therondianus*, *Onthophilus convictor* Norm. и *Margarinotus hailar* Wenz.; вторая резко выражена у *Pholioxenus* и менее ясно у *Gnathoncus*.

Третья особенность, впервые отмеченная А. Н. Рейхардтом (1941) и функционально менее понятная, это уплощенность переднеспинки, особенно близ передних углов

Она хорошо заметна при сравнении видов рода *Gnathoncus*, обитающих в норах грызунов (*G. suturifer* Rtt., *G. kiritshenkoi* Rchdt.) с другими, не типично пидикольными видами рода, а также при сравнении *Pholioxenus* с близкими родами *Hypocacculus* и *Chalcionellus*. Ту же особенность строения имеют и некоторые другие *Histeridae*, экология которых остается неизученной, например *Zorius funereus* (Schm.) и оба вида *Anapleus*, известные из СССР (последние имеют также удлиненные ноги); возможно, что и они являются пидиколами, чем, кстати говоря, можно объяснить их редкость в коллекциях.

Главнейшие хозяева пидикольных *Histeridae* в нашей фауне — роющие грызуны, прежде всего суслики (16 видов *Histeridae*), хомяки (12 видов), песчанки (7 видов), сурки (6 видов) и др. Особо упомянем чрезвычайно своеобразную, хотя и немногочисленную (2 вида) группировку карапузиков, живущих в гнездах кавказской высокогорной прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi* (Satun.)). Из других отрядов млекопитающих в качестве хозяев *Histeridae* назовем барсука (4 вида) и крота (4 вида).

Относительно хорошо изучены пидикольные *Histeridae*, связанные с млекопитающими, в Сев. Америке. Среди них назовем роды *Eremosaprinus* Ross (все 5 известных видов живут в норах *Dipodomys* на юго-западе США) и *Geomysaprinus* Ross (несколько видов в норах *Geomys* и *Citellus*; известны и свободноживущие виды). В других же зоогеографических областях эта группа едва затронута изучением, причем особенно много интересных находок можно ждать из аридных районов Южн. Африки, Южн. Америки и Австралии.

Что касается птиц, то настоящие пидикольные карапузики найдены в основном у видов, гнездящихся в дуплах деревьев (особенно у дятлов, сов, скворцов, галок, диких голубей). Ряд видов встречается и в искусственных гнездах (скворечники, голубятни), которые особенно часто заселяются видами *Gnathoncus* и *Dendrophilus punctatus* (Hbst.). Менее специфична фауна открытых гнезд, в частности крупных дневных хищных и рыбацких видов; здесь попадаются многие падальные виды *Histeridae*, а в Центральной Африке в гнездах цапель обнаружен *Gnathoncus umbrettarum* Therond.

Зато очень своеобразной, хотя и довольно бедной, оказалась фауна *Histeridae* в гнездах птиц, находящейся в норах. Так, специфическим обитателем нор береговой ласточки является *Saprinus rugifer* (Payk.), а очень редкий в коллекциях *Euspilotus perrisi* (Mars.), по наблюдениям С. М. Яблокова-Хизоряна (1964), регулярно встречается в гнездах золотистой щурки. Нужно отметить, что в нашей стране обитатели птичьих гнезд изучены еще меньше, чем *Histeridae*, живущие в гнездах млекопитающих; особенно плохо известны такие карапузики Средн. Азии и Дальнего Востока, хотя первая область особенно богата птицами, гнездящимися в норах, а вторая — дупло-гнездящимися.

Встречаются карапузики и в норах рептилий. Так, в глубоких норах роющей наземной черепахи *Gopherus polyphemus* Daud. на юго-востоке США обитает специфический *Chelyoxenus xerobatis* Hubb. (*Saprininae*). Даже в норах крупного паука из сем. *Mygalidae* в Мозамбике найден (может быть, случайно) *Hypocacculus araneicola* Desb.

По своим взаимоотношениям с хозяином гнезда или норы пидикольные *Histeridae* относятся к сожителям (комменсалстам), которые находят в гнездах питание и другие условия своего существования. Ввиду еще недостаточной изученности многих пидиколов, далеко не для всех видов можно указать их место в экологической классификации, а также роль в биоценозе гнезда.

В табл. 1 представлено распределение пидикольных (в широком смысле) карапузиков по норам и гнездам их хозяев. Вместе с тем они разделены (по: Falcoz, 1914, с изменениями) на три группы по степени постоянства их обитания в этих условиях.

1) Случайные обитатели нор и гнезд (фалеоксены, по Фалько), которые встречаются в основном в других местообитаниях, но иногда посещают норы, привлекаемые туда, вероятно, личинками настоящих пидиколов и копрофагов из других групп насекомых. В таблице они обозначены цифрой 1.

2) Факультативные пидиколы (фалеофилы, по Фалько), встречающиеся не только в норах и гнездах разных животных и птиц, но и в других подходящих убежищах, а иногда и на падали, и в навозе. В таблице они обозначены цифрой 2. К этой категории относятся, например, *Gnathoncus nanus* (Scr.), встречающийся в очень разнообразных условиях, в том числе и в гнездах птиц; *Dendrophilus sulcatus* (Motsch.), попадающийся в норах, в гротах, на падали и даже в жилищах человека; *D. punctatus* (Hbst.), живущий преимущественно в гнездах птиц-дупло-гнездящих, но найденный также в голубятнях, на складах, на вытекающем соке деревьев и даже в муравейниках (интересно, что еще один вид того же рода — *D. pygmaeus* (L.) — является мирмекофилом). Сюда же мы относим *Saprinus turcomanicus* Mén., который обычно встречается на падали, но нередко также в норах суслика и байбака, причем он обладает характерным признаком типичного пидиколола — задними лапками, заметно удлиненными по сравнению с близкими видами.

3) Типичные пидиколы (фалеобонты, по Фалько), которые проходят в норах или гнездах весь жизненный цикл, покидая их только для отыскания нового убежища или для спаривания. В таблице они обозначены цифрой 3. В свою очередь эта группа делится на 2 подгруппы. Первую из них составляют виды, более или менее специализо-

Таблица 1 (продолжение)

Нидикол	<i>Citellus</i>	<i>Marmota</i>	<i>Spermophilopsis</i>	<i>Cricetus, Cricetulus</i>	<i>Meriones</i>	<i>Rhombomys</i>	<i>Microtus, Mus</i>	<i>Prometheomys</i>	<i>Dipodidae</i>	<i>Ochotona</i>	<i>Oryctolagus, Lepus</i>	<i>Sciurus, Pteromys</i>	<i>Myocastor</i>	<i>Rodentia incerta</i>	<i>Talpa</i>	<i>Meles</i>	Птицы				
																	домашние	дупло-гнездящие	норо-гнездящие	прочие	
<i>M. terricola</i> (Germ.)				1							1										
<i>M. bipustulatus</i> (Hbst.)														1							
<i>M. ruficornis</i> (Grimm.)											1										
<i>Atholus corvinus</i> (Er.)	1																				
<i>Eudiplister peyroni</i> Mars.																1					

важные в отношении систематического положения хозяина (вид, род, иногда семейство), ко второй относятся виды, встречающиеся у широкого круга млекопитающих или птиц.

К первой подгруппе относятся, например, *Margarinotus marginatus* (Er.), живущий почти исключительно в норах крота, *M. prometheus* (Kryzh.), известный лишь из гнезд прометеевой полевки, *Saprinus steinbergi* Kryzh. и *Pholioxenus phoenix* Rehd., найденные лишь в норах песчанок, а, вероятно, также *Euspilotus perrisi* (Mars.) из нор-гнезд золотистой щурки (впрочем, этот вид был найден также в норе суслика). Ко второй подгруппе могут быть отнесены: *Onthophilus sulcatus* (F.), встречающийся у очень различных млекопитающих, *Gnathoncus sulurifer* (Rtt.) — обычный обитатель нор многих видов грызунов в степной и отчасти пустынной зонах, а из гнездовых видов — обитатели жилищ очень различных видов птиц *G. schmidtii* Rtt. и *G. buyssoni* Auz. и более специфичный для дупло-гнездящих *G. nidorum* Stockm.

Пищей нидикольным *Histeridae* служат другие обитатели нор и гнезд, главным образом, по-видимому, насекомые и клещи, однако прямых наблюдений на этот счет еще очень мало. Так, *Onthophilus sulcatus* F. питается личинками мух и блох и клещами. *Margarinotus hailer* Wenz. в Забайкалье поедает блох, подобно стафилидам, живущим вместе с ним в норах сусликов (наблюдения В. А. Бычкова, по: Рейхардт, 1941; был определен как *M. koltzei* (Schm.)). Другие виды нидикольных карапузиков, вероятно, также питаются личинками мух, блох и других насекомых, развивающихся в норах. Можно думать, что они играют важную роль в гнездовых и норных биоценозах, регулируя численность живущих там членистоногих.

Промежуточное положение между нидиколами и следующей группой занимают некоторые карапузики, которые были найдены в неглубоких пещерах и гротах, причем по отсутствию особенностей строения, приспособительных к обитанию в пещерах, они не могут быть отнесены к настоящим троглобионтам, а систематически нередко близки к типичным нидиколам. Так, в Бахарденской пещере в Туркмении найдены в помете летучих мышей *Dendrophilopsis sulcatus* (Motsch.) и *Gnathoncus punctator* Rtt. В сходных условиях в одном из гротов Сардинии найден эндемичный *Gnathoncus cerberus* Auz., в Вост. Африке — *Tribalus cavernicola* Lew., а на о-ве Тринидад — *Bacanius troglodytes* Wenz.

3. Обитатели пещер (троглобионты). К настоящим высокоспециализированным троглобионтам относятся только 4 рода. Это *Spelaeacritus anophthalmus* Jeann., 1934, из грота Ферзин на юге Малой Азии; 2 вида *Spelaeabraeus* Moro, 1957, из пещер Сев. Италии, *Sardulus spelaeus* Patrizi, 1955, из Сардинии и *Troglobacanius Vomero*, 1973, из Мексики. Все они имеют характерные признаки пещерных насекомых — отсутствие глаз, депигментированные покровы, редуцированные задние крылья, удлиненные усики и ноги. У *Spelaeacritus*, кроме того, голова вытянута вперед, как у некоторых пещерных *Bathysciinae*, и не втягивается в переднегрудь. Интересно, что каждый из этих пещерных родов, по-видимому, является производным особого рода свободноживущих карапузиков: *Spelaeacritus* близок к *Aeletes*, *Spelaeabraeus* — к *Abraeus*, а *Sardulus* — к *Bacanius*. Таким образом, приспособление к пещерному образу жизни у *Histeridae* происходило, очевидно, параллельно в нескольких эволюционных ветвях.

Нужно особо упомянуть монотипический слепой бескрылый эндогейный род *Geocolus* Wenz. (подсем. *Dendrophilinae*), обнаруженный в почве в штате Джорджия (США). По своим морфологическим адаптациям он очень близок к настоящим троглобионтам, но ноги у него короче и более приспособлены для рытья.

4. Обитатели гнезд общественных насекомых. Мирмекофилы и термитофилы среди *Histeridae* очень многочисленны, а характер их взаимоотно-

шений с муравьями или термитами-хозяевами разнообразен, хотя еще недостаточно изучен. В частности, подсем. *Hetaerinae* и *Chlamydopsinae*, в сумме охватывающие около 400 видов, целиком состоят из форм, так или иначе связанных с муравьями и термитами; многочисленные мирмеко- и термитофильные группы есть и в большинстве других подсемейств.

Так, Палеарктике свойственно большинство представителей голарктической трибы *Hetaerini* (в Палеарктике 5 родов с 66 видами, в основном в зап. Средиземноморье), а также некоторые *Abraeus*, *Acritus*, *Myrmetes piceus* (Payk.), *Dendrophilus pygmaeus* (L.), *Margarinotus (Grammostethus) ruficornis* Grimm, *Spathochus coyei* Mars. и др. Из внепалеарктических *Histeridae*, связанных с муравьями и термитами, нужно назвать: подсем. *Chlamydopsinae*, свойственное исключительно Австралии (4 рода, 37 видов); трибу *Hetaeriomorphini*, характерную главным образом для Неотропической области (около 90 родов и более 230 видов); термитофильный эфиопский род *Monoplius* Lac.; своеобразные палеотропические роды *Paratropus* Gerst. и *Orphistes* Rehd., систематическое положение которых еще не вполне ясно, а также длинный ряд других.

Морфологические адаптации этих карапузиков будут рассмотрены ниже; здесь отметим, что многим представителям этой биологической группы свойственна светлая рыжеватая или бурая окраска, вообще характерная для многих мирмекофилов.

Васманн (Wasmann, 1894) предложил для мирмекофилов и термитофилов классификацию их отношений с хозяевами, включающую 3 основные категории: синойков (индифферентно терпимых сожителей), синэктров (враждебно преследуемых) и более специализированных симфилов (истинных «гостей», о которых хозяева проявляют некоторую заботу). У *Histeridae* эти категории в очень различной степени уклоняются от своих свободноживущих родичей и связаны переходными формами.

К группе синойков и синэктров (в настоящее время среди *Histeridae* их нельзя разграничить из-за недостаточности биологических наблюдений) принадлежат наиболее известные европейские виды мирмекофильных карапузиков: *Aeletes hopffgarteni* (Rtt.), *Abraeus parvulus* Aubé, *Myrmetes piceus* (Payk.), *Dendrophilus pygmaeus* (L.), *Margarinotus ruficornis* Grimm, *Spathochus coyei* Mars., *Hetaerius ferrugineus* (Ol.) и виды рода *Satrapes* Schm. Они живут в муравейниках *Formica*, *Lasius*, *Tapinoma*, *Tetramorium* и др., питаются молодой муравьев, мертвыми муравьями, другими мирмекофилами и т. п. Однако *Myrmetes piceus* (Payk.) и *Hetaerius ferrugineus* (Ol.), по наблюдениям Васманна (Wasmann, 1894), иногда облизываются муравьями, хотя у них еще нет густых пучков выделительных щетинок (трихом), столь характерных для типичных симфилов. Эти виды (как, вероятно, и морфологически высоко специализированный род *Satrapes*) составляют переход к высшей категории сожителей.

Большой интерес по разнообразию морфологических и биологических адаптаций представляют тропические мирмекофильные *Histeridae*, в связи с чем на них целесообразно остановиться несколько подробнее.

Начальный этап эволюции в этом направлении представляют некоторые мало специализированные хищные формы. Так, ряд неотропических видов рода *Phelister* Mars. (*Ph. latus* Wenz. et Dybas, *Ph. quisquiliocolus* Wenz. et Dybas и несколько других) обитает в кучах растительного детрита, выносимого из гнезд муравьев-листорезов рода *Atta*. Жуки и личинки несколько более специализированного африканского рода *Monoplius* Lac. живут в подобных же кучках детрита, покрывающих выходные отверстия галерей некоторых термитов; хищники держатся близ этих отверстий и ловят термитов, выходящих из галерей (Brauns, 1912).

Заметно сильнее морфологически специализованы некоторые *Histerini* (*Idolia* Lew.), *Exosternini* (*Paratropus* Gerst. и близкие) и особенно *Hetaeriomorphini* и *Chlamydopsinae*; по биологии южноамериканских видов имеется ряд интересных работ (Reichen-sperger, 1924, 1925, 1929). Наиболее богаты сожителями неотропические странствующие муравьи рода *Eciton* (у них обнаружено до 20 родов *Hetaeriomorphini* и более 30 видов), а также *Pheidole*, *Acromyrmex*, австралийские *Ectatomma*, *Iridomyrmex* и др., а из термитов — роды *Nasutitermes*, *Odontotermes* и др.

Среди *Hetaeriomorphini*, обнаруженных в гнездах названных насекомых или (у *Eciton*) передвигающихся в их походных колоннах, есть немало ярких примеров синэктрии у видов, которые по строению тела относятся к так называемому «защитному типу» («Trutztypus» — у немецких авторов). Этот тип до некоторой степени свойствен вообще сем. *Histeridae*, представители которого хорошо защищены от нападений муравьев благодаря твердости покровов, их более или менее гладкой поверхности и способности прятать ноги и усики в особые углубления, а также благодаря танатозу, возникающему у них при дотрагивании. У многих мирмекофилов из триб *Histerini* (*Idolia* Lew.), *Exosternini* (*Paratropus* Gerst.), *Hetaeriomorphini* (*Brachylister* Bickh., *Discoscelis* Schm.), а также у палеарктических *Satrapes* Schm. этот защитный тип выражен в более совершенном виде. Так, ноги и у них укорочены и сильно уплощены; они могут быть так тесно приложены к нижней стороне тела, что в позе танатоза на ней вообще не остается никаких торчащих частей. Усик с булавой может быть совсем спрятан под очень расширенным стебельком, который у таких видов закрывает, как крышкой, усковые ямки.

Можно думать, что вообще у *Histeridae* симфилия развилаь лишь на основе первоначального «защитного типа» как предварительного условия сожительства с муравьями (Wasmann, 1918). Первоначально *Histeridae* могли быть привлечены всевозможными отбросами муравейников и живущими в них насекомыми (подобно упомянутому выше виду *Phelister*), причем вначале они проникли в камеры муравейника, содержащие такие отбросы, а в дальнейшем перешли к жизни в жилых камерах и к питанию личинками муравьев.

У относительно хорошо изученных сожителей муравьев рода *Eciton* виды, которым свойствен простой «защитный» тип, по-видимому, ограничиваются поеданием личинок муравьев-хозяев или принесенной в гнезда добычей. У иных же форм выработалась способность сопровождать муравьев во время их передвижений и хищнических набегов, причем ноги у таких форм значительно удлинились. Вместе с таким отклонением от

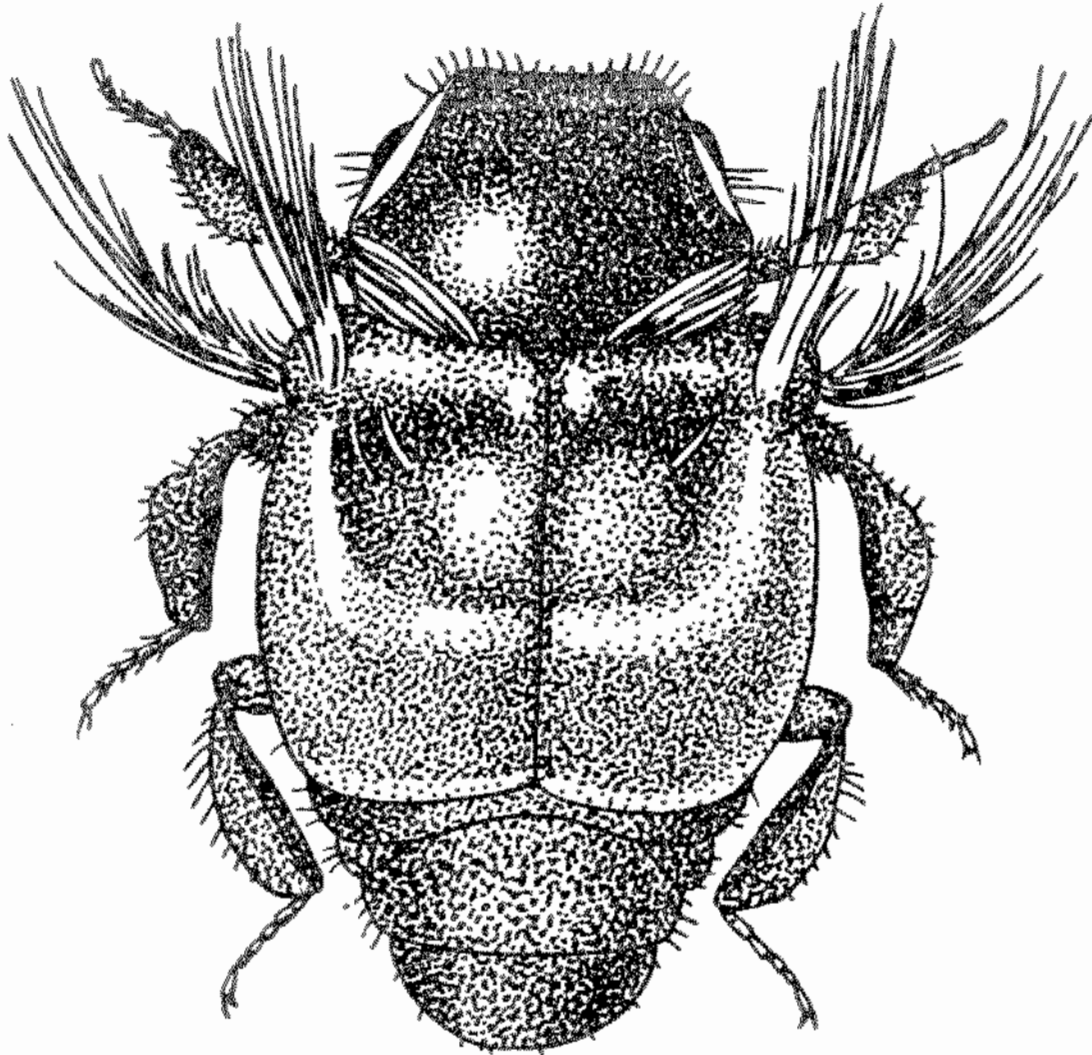


Рис. 46. *Eucurtia comata* Blackb. Австралия (по Мьебергу). Пример крайнего развития симфильной адаптации у *Histeridae*.

«защитного типа» у этих форм наблюдается появление волосяных пучков или длинного волосяного покрова (вообще не свойственного сем. *Histeridae*) и развитие связанных с этими волосками желез, выделяющих привлекательный для муравьев экскрет; таким образом, делается дальнейший шаг к развитию симфилии (роды *Panoplitellus* Hedike, *Mesynodites* Rehd., *Parodites* Reichensp. и др.). Интересно, что у *Panoplitellus* железы и трихомы сосредоточены только в местах, доступных поражению — на длинных ногах и под выступающими каптиками переднеспинки; представитель этого рода *P. comes* Reichensp. был найден бегущим среди колонны *Eciton burchelli*, а еще более специализованный *Teratosoma longipes* Lew. — среди колонны *E. legionis*.

У типично симфильных *Hetaeriomorphini* (например, *Teratosoma* Lew., *Chrysaeterius* Reichensp., *Euxenister* Reichensp.) части ног из плоских стали более или менее цилиндрическими

ми возросло число групп выделительных желез и трихом на теле. У некоторых родов наряду с трихомами на теле развиваются глубокие ямки («Exsudatgruben»), например у *Coelister* Reichensp., *Terapus* Mars., а также у *Chlamydopsinae*. Наибольшего развития достигают трихомы у *Symphilister* Reichensp., у которого они собраны в густые подушки и длинные пучки на голове, усиках, груди, надкрыльях, ногах, пропигидии и пигидии; интересно, что у особей, пойманных весной, пучки трихом чрезвычайно длинные, а у собранных летом часто бывают коротко срезаны; по-видимому, по мере иссякания экссудата у старых особей *Symphilister* муравьи, жадные до этих выделений, челюстями срезают трихомы. Экссудатные ямки достигают наибольшего развития у *Teratosoma* Lew., который представляет высшую форму другого типа симфилии. Наконец, вероятно, наиболее необычную форму симфильной адаптации среди карапузиков представляет австралийский вид *Eucurtia comata* Blackb. (рис. 46), живущий, по-видимому, у муравья *Ectatomma metallicum*; чрезвычайная длина пучков трихом на боках надкрылий у этого вида превосходит в этом отношении всех других мирмекофилов и термитофилов.

Для *Chrysaeterius* непосредственно наблюдалось кормление и облизывание жуков муравьями *Eciton*, а также их активное и пассивное участие в походах муравьев. Некоторых *Chrysaeterius*, *Symphilister* и других симфилов муравьи рода *Eciton* во время своих набегов тащат с собой в челюстях. В отношении *Symphilister hamati* Reichensp. есть наблюдение, что некоторые *Eciton* несут жучков «на весу», другие же держат их так, что жуки сами участвуют в беге (Reichensperger, 1929); здесь, таким образом, происходит преодоление рефлекторного танатоза, обычно наступающего у карапузиков при прикосновении.

Участие симфилов в походах *Eciton* — одна из причин неверных указаний хозяев в литературе: эти муравьи часто совершают набеги на колонии термитов, причем сопровождающие их мирмекофилы могут случайно оставаться в термитниках.

Отметим еще, что в тех случаях, когда наблюдается специализация отдельных видов мирмекофилов по видам муравьев-хозяев (например, разные виды *Xylostega* Reichensp., *Euxenister* Reichensp., *Mesynodites* Reichensp., *Sternocoelopsis* Reichensp. и др., у разных видов *Eciton*), можно констатировать сходство окраски и скульптуры у хозяина и сожителя; это явление известно и у других групп мирмекофильных насекомых.

5. **Обитатели ходов насекомых - ксилофагов.** Иными словами, виды, живущие под корой и в древесине деревьев, пораженных этими насекомыми. Ниже к ней иногда будет применяться термин «дендрофилы».

Эта обширная, разнообразная, интересная биологически и важная в экономическом отношении группа охватывает целиком подсем. *Niponiinae*, *Tryponaeinae*, *Trypeticinae*, трибы *Teretriini* и *Plegaderini* — среди *Abraeinae*, *Paromalini* — среди *Dendrophilinae*, далее некоторых *Tribalinae* (*Parepierus*, большинство *Epierus*) и значительную часть *Histerinae*, в том числе почти всех представителей триб *Platysomini* и *Hololeptini*, многих *Exosternini* (*Pachycraerus* Er., *Anaglymma* Lew., *Grammopeplus* Bickh., вероятно, *Dolicholister* Bickh. и др.) и некоторых *Histerini* (*Chronus* Lew., *Eblisia* Lew. и т. п.).

В общей сложности сюда относятся около трети всех видов семейства. Особенно богато представлена группа во влажных тропических лесах Неотропической и Индо-Малайской областей, тогда как в Палеарктике ее представители относительно малочисленны.

Морфологическая адаптация коснулась в этой группе прежде всего формы тела, которая видоизменялась в двух направлениях: либо в сторону резкого дорсовентрального уплощения, либо в направлении выработки цилиндрического, более или менее удлиненного тела. В соответствии с образом жизни и характером специализации в пределах группы выделяются 2 подгруппы.

Первую из них составляют виды с уплощенным телом, которые живут, как правило, под более или менее отстающей корой деревьев (а некоторые тропические виды — в листовых влагалищах бананов и других крупных однодольных). Наивысшего развития эта подгруппа достигает в лице *Hololeptini* и некоторых *Platysomini* (род *Macrosternus* Mars.), тело которых уплощено особенно сильно (см. рис. 845). К ней относятся также большинство других *Platysomini* и некоторые роды из триб *Paromalini* (*Platylomalus* Coom.) и *Exosternini* (*Anaglymma* Lew., *Pachycraerus* Er.). Основную пищу видов этой подгруппы составляют, по имеющимся наблюдениям, личинки двукрылых и тех жуков, которые не прокладывают узких цилиндрических ходов (например, многие долгоносики, *Brenthidae* и др.).

Ко второй подгруппе относятся виды, обладающие более или менее цилиндрической формой тела и благодаря этому способные проникать в ходы различных ксилофагов как под корой, так и в древесине. Эта цилиндрическая форма тела намечается, например, у родов *Plegaderus* Er., *Paromalus* Er., *Cylister* Coom. (= *Cylistosoma* auct.), некоторых *Pachycraerus* Er. В совершенстве она развита у трибы *Teretriini*, у подсем. *Niponiinae*, *Trypeticinae* и в особенности у неотропического подсем. *Tryponaeinae*, у многих представителей которого вдобавок передний и задний концы тела торпедообразно заострены, что облегчает передвижение в ходах, забитых буровой мукой. Представители этой подгруппы, как правило, заметно специализованы в отношении характера питания. Так, большинство *Plegaderus*, виды *Paromalus*, *Cylister* и своеобразнейшие *Niponius* живут преимущественно в ходах короедов и поедают их яйца, личинок и куколок. *Teretrius* и *Teretriosoma* обитают главным образом в ходах жуков-точильщиков и древогрызов из сем. *Anobiidae*, *Lyctidae* и *Bostrichidae*. *Trypeticus*, насколько известно, связаны со своеобразными, близкими к короедам, плоскоходами (*Platypodidae*).

Многие виды этой группы хорошо известны той пользой, которую они приносят в лесном и плантационном хозяйстве. В частности, индо-малайские *Plaesius javanus* Er. и *Platylister abruptus* (Er.) — важные естественные враги слоников, вредящих бананам и сахарному тростнику; неотропический *Oxysternus maximus* (Ol.) преследует личинок и жуков долгоносика *Rhynchophorus palmarum* L., вредящего кокосовым и другим видам пальм. Подробнее этот вопрос будет изложен в главе о хозяйственном значении *Histeridae*.

От настоящих дендрофильных видов, входящих в рассматриваемую группу, следует отличать тех карапузиков, которые хотя и водятся в трухе гнилых деревьев, в дуплах, а иногда и под корой, но и биологически, и морфологически сближаются с представителями других экологических групп. Среди них могут быть детритофилы, как *Epiechinus*, многие *Tribalus*, некоторые *Acritus*, или мирмекофилы (например, *Abraeus parvulus* Aubé, *Aeletes hopffgarteni* (Rtt.)), или даже пидиколы.

В заключение раздела рассмотрим данные о пищевой специализации различных *Histeridae*. Из тех сведений, которые приведены выше о питании различных экологических групп карапузиков, видно, что среди этих жуков преобладают полифаги и широкие олигофаги, которые поедают различную доступную им добычу. Однако в ряде случаев заметна пищевая специализация. Так, большинство *Saprininae* и некоторые

Histerinae питаются главным образом личинками мух. Крупные копрофильные *Histerini* из родов *Pachylister* и *Macrolister* наряду с личинками мух поедают также жуков-навозников. Дендрофильные виды часто преследуют совершенно определенные группы древогрызущих насекомых, — в частности, есть данные о связи *Niponius*, *Cylister* и других с короедами, а *Trypeticus* — с *Platypodidae*. *Hister helluo* Truqui охотится в основном на личинок листоеда *Agelastica alni* (L.). Известны и монофаги; таков *Chalcionellus hauseri* (Schm.), живущий, по-видимому, только за счет определенных видов мух-журчалок, или виды рода *Monoplius*, питающиеся только термитами. Еще более специализованы некоторые другие сожители муравьев и термитов, питающиеся в большинстве случаев личинками своих хозяев. Наконец, *Epiurus* противопоставляются по типу питания всем остальным *Histeridae*, поскольку у них отмечено питание мицелием грибов.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

ТИПЫ АРЕАЛОВ HISTERIDAE

Типы ареалов карапузиков будут рассмотрены в основном на примерах из фауны Палеарктики. В общем они характеризуются значительной протяженностью. Это, вероятно, объясняется способностью к полету подавляющего большинства видов *Histeridae* и редкостью монофагии в пределах семейства.

У многих хорошо изученных *Histeridae* видовые ареалы охватывают целые зоны или подобласти, а нередко и выходят за их пределы. Так, известен ряд видов, свойственных всей европейско-сибирской лесной зоне (*Plegaderus vulneratus* (Panz.), *Dendrophilus punctatus* (Panz.), *Hister unicolor* L., *Cylister linearis* (F.) и др.), или почти всему югу Палеарктики (*Pachylister inaequalis* (Ol.)), или же средиземноморско-туранских (*Saprinus semipunctatus* (F.), *S. maculatus* (Rossi)). Есть также виды, распространенные почти по всей Палеарктике (*S. semistriatus* (Scr.), *Margarinotus cadaverinus* (Hoffm.)); последний широко расселился также в Сев. Америке, куда, вероятно, был завезен) или населяющие южные части Палеарктики и заметно выходящие за ее пределы в тропики Африки и Азии (*Saprinus chalcites* (Ill.), *Hypocacculus rubripes* (Er.)). Немногие виды, в той или иной степени ставшие спутниками человека, сумели распространиться почти всесветно, например *Gnathoncus nanus* (Scr.), *Carcinops pumilio* Er., а близкий к последнему *C. troglodytes* (Pk.) известен из тропических областей всех континентов.

Из видов с более узкими ареалами зонального типа назовем, например, характерного для широколиственных лесов Европы и Кавказа *Margarinotus stigmosus* (Mars.), обитателя степной зоны *Chalcionellus turcicus* (Mars.) или живущего в песчаных пустынях Сев. Африки и Средн. Азии *Saprinus gilvicornis* Er.

В отношении видов, считающихся редкими и локальными, сведения об ареалах часто значительно расширяются по мере накопления материала и выяснения биологии. В ряде случаев кажущаяся редкость таких видов объясняется специфичностью местобитания, в результате чего они могут быть обнаружены только при специальных сборах. Приведем несколько примеров такого «расширения» ареалов. *Saprinus gilvicornis* Er., *Chalcionellus suspectus* (Schm.) и *Hypocacculus biskrensis* (Mars.), прежде указанные лишь из Сев. Африки, обнаружены в ряде пунктов Средн. Азии. Обитатель жалищ птиц-дупло-гнездящих *Gnathoncus nidorum* Stockm., описанный лишь в 1957 г. из Финляндии, ныне известен из ряда стран Зап. Европы, из Белоруссии и Татарской АССР. Живущий в норах грызунов *Onthophilus convictor* (Norm.), ранее известный из Сев.-Зап. Африки (Марокко, Тунис), найден в горах Абхазии. Подкорный *Platylomalus mendicus* (Lew.), описанный из Японии и распространенный через Юго-Вост. Азию до Индии и Суматры, встречен в южн. Приморье.

Действительно, небольшими ареалами обладают, по-видимому, многие мирмекофильные и в особенности пещерные виды и некоторые специализованные пидиколы, например *Margarinotus prometheus* (Kryzh.), связанный, насколько известно, только с норами прометеевой полевки и поэтому ограниченный горами Кавказа. Очевидно, сравнительно небольшие ареалы ряда пустынных псаммофильных видов. Иногда ограниченность ареала связана с реликтовым характером биотопа, например у эндемиков широколиственных лесов вост. Закавказья (*Abraeus areolatus* Rtt., *Acritus tataricus* Rtt.).

Обширность ареалов многих *Histeridae* и недостаточная изученность семейства не позволили ограничиться включением в настоящий том только видов, уже известных из СССР. Поэтому ниже рассматривается ряд видов, живущих не только в ближайших сопредельных странах, но также в Средиземноморье, в Центр. Китае и на юге Японии.

Ряд случаев необычного географического распространения связан с деятельностью человека. Выше уже упоминались некоторые виды, расселившиеся почти всесветно, причем их первоначальную родину трудно установить. Интересен ареал *Atholus bimaculatus* (L.), известного из большей части Палеарктики, из тропической Африки,

Сев. Америки и Аргентины, происходит он, по-видимому, из вост. Средиземноморья. Индо-малайские *Plaesius javanus* Er. и *Pachylister chinensis* (Er.) были успешно интродуцированы во многие тропические страны за пределы их естественных ареалов (см. стр. 58 и 59). Известно также немало случаев завоза единичных особей *Histeridae* из других стран в Европу; некоторые виды были даже описаны по таким найденным в Европе завозным особям (например, неотропические *Phelister haemorrhous* Mars. и *Ph. rouzeti* Mars.). Особенно загадочен *Glymma candezei* Mars.; в 1856 г. экземпляр этого несомненно экзотического жука был найден в Бельгии в грядке с дынями; с тех пор этот вид больше ни разу не находили, а родина его остается неизвестной.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Сем. *Histeridae* включает свыше 3500 описанных видов, которые распространены во всех частях света и распределяются между 294 родами. Обильнее всего оно представлено в тропических областях обоих полушарий. Довольно многочисленны карапузики также в умеренных областях, но уже в таежной зоне Евразии и Сев. Америки их очень мало, а в тундрах они совершенно отсутствуют.

В табл. 2 показано распределение отдельных подсемейств и триб *Histeridae* по зоогеографическим областям. В табл. 3 то же сделано в отношении распределения видов. Если проанализировать обе таблицы, а также рассмотреть распространение важнейших родов, то можно сделать достаточно достоверные зоогеографические выводы. Правда, необходимо принять во внимание недостаточную изученность большинства фаун и возможность заметного изменения числа видов и особенно родов (как за счет открытия новых, так и за счет изменения границ уже известных таксонов). Однако вряд ли эти новые данные изменят существо предлагаемых характеристик. Поэтому уже сейчас возможно следующим образом охарактеризовать фауны *Histeridae* основных зоогеографических областей.

1. **А в с т р а л и й с к а я о б л а с т ь.** Фауну карапузиков этой области, если даже учесть ее недостаточную изученность, следует признать очень обедненной. Эта бедность становится еще более ясной при условии, что в подсчеты включены многие роды и виды, свойственные Папуасской подобласти (о. Новая Гвинея и прилегающие островные группы), фауна которой обнаруживает очень тесную связь с фауной Индо-Малайской области и, вероятно, должна включаться в нее. Так, Папуасской подобластью ограничены в пределах региона такие характерные индо-малайские роды, как *Niponius* Lew., *Trypeticus* Mars., *Pachylomalus* Mars., *Nicotikis* Mars., *Apobletus* Mars., *Plaesius* Er. и др. Чужды собственно австралийской фауне и более 30 видов трибы *Acritini*, описанные с Гавайских о-вов.

Таким образом, на долю Австралийского континента и тяготеющих к нему островов приходится лишь около 150 видов *Histeridae*. Подсем. *Niponiinae*, *Tryponaeinae*, *Trypeticinae* и *Hetaeriinae* здесь отсутствуют, а ряд других групп представлен очень бедно. Так, из обширных триб *Histerini* и *Exosternini* известно соответственно 1 и 3 вида, причем интересно, что род *Pseudister* Bickh. (*Exosternini*) является общим с Неотропической областью. *Saprininae* также малочисленны, насчитывая менее 30 видов, частью общих с другими областями; однако среди них есть и эндемичные роды (*Saprinodes* Lew., *Reichardtia* Wenz.). Наиболее характерную особенность фауны области составляет эндемичное мирмекофильное подсем. *Chlamydopsinae* (4 рода, 37 видов). Довольно много здесь также дендрофильных *Platysomini*, *Paromalini*, *Tribalini*, представленных в основном родами, общими с Индо-Малайской областью (*Platylister* Lew., *Platysoma* Er., *Parepierus* Bickh., *Platylomalus* Coom.).

Особо нужно отметить распространение эндемичного рода *Sternaulax* Mars. (*Platysomini*), один из видов которого живет на Новой Каледонии, другой — на Новой Зеландии; систематически он близок к индо-малайскому *Idister* Mars.

2. **Н е о т р о п и ч е с к а я о б л а с т ь.** В противоположность Австралийской, фауна Неотропической области не только наиболее богата, но и крайне своеобразна. Отсюда известно более 1000 видов и 138 родов, из которых 108 эндемичных.

Только Неотропической области свойственны подсем. *Tryponaeinae* (3 рода, 77 видов), триба *Omalodini* (3 рода, 68 видов) и подавляющее большинство представителей обширной трибы *Hetaeriomorphini*, насчитывающей здесь 228 крайне специализированных мирмекофильных видов, относящихся к 89 почти исключительно эндемичным родам, большей частью монотипическим. Расцвета достигает триба *Hololeptini*, включающая несколько эндемичных для области родов. Подсем. *Saprininae*, *Tribalinae* и *Histerinae* также представлены значительным числом видов, в том числе рядом эндемиков родового ранга. Очень характерен обширный субэндемичный род *Phelister* Mars. (*Exosternini*), из 131 вида которого в Неотропической области живут 125. Заслуживают упоминания также роды *Teretriosoma* Horn (22 вида из 45), *Epiurus* Er. (60 из 87), *Carcinops* Mars. (32 из 58), *Isolomalus* (40 из 48).

Напротив, подсем. *Niponiinae*, *Trypeticinae*, *Chlamydopsinae*, трибы *Onthophilini* и *Hetaeriini* совершенно отсутствуют, а из *Platysomini* (в тесном смысле, без *Omalodini*)

Таблица 2

Распределение родов *Histeridae* по зоогеографическим областям

Подсемейство и триба	Палеарктическая	Неарктическая	Индомалайская	Эфиопская	Неотропическая	Австралийская	Всего
I. <i>Niponiinae</i>	1	—	1 (SE)	—	—	1	1
II. <i>Trypanaeinae</i>	—	—	—	—	3 (3)	—	3
III. <i>Trypeticinae</i>	1	—	1 (SE)	2 (2)	—	1	3
IV. <i>Abraeinae</i>							
1. <i>Teretriini</i>	1	2	4 (2)	3 (1)	3 (1)	2	6
2. <i>Plegaderini</i>	2 (1)	2	—	1 (1)	1	—	3
3. <i>Abraeini</i>	2 (1)	1	1	2 (1)	1	1	3
4. <i>Acritini</i>	4 (1)	3	3	2	3	3	4
5. <i>Acritomorphini</i>	—	—	1 (1)	—	—	—	1
V. <i>Saprininae</i>	19 (11)	11 (5)	6	11 (1)	8 (2)	7 (3)	32
VI. <i>Chlamydopsinae</i>	—	—	—	—	—	4 (4)	4
VII. <i>Dendrophilinae</i>							
1. <i>Dendrophilini</i>	9 (2)	5 (1)	4 (1)	5	3 (1)	2	11
2. <i>Paromalini</i>	3	2	4 (1)	1	1	3	5
3. <i>Bacaniini</i>	3 (1)	1	2 (1)	1	1	2	4
VIII. <i>Tribalinae</i>							
1. <i>Tribalini</i>	2	3 (1)	5 (2)	2 (1)	2 (1)	4	9
2. <i>Onthophilini</i>	3 (1)	2 (1)	2	4 (3)	—	1	7
IX. <i>Histerinae</i>							
1. <i>Exosternini</i>	4 (1)	2 (1)	16 (10)	20 (16)	3 (1)	1	35
2. <i>Histerini</i>	8 (1)	6 (2)	10 (5)	19 (12)	8 (5)	2	34
3. <i>Omalodini</i>	—	—	—	—	4 (4)	—	4
4. <i>Platysomini</i>	3	3	10 (4)	13 (9)	2 (1)	8 (1)	22
5. <i>Hololeptini</i>	1	2	1	1	7 (5)	1	7
X. <i>Hetariinae</i>							
1. <i>Hetaeriini</i>	5 (4)	2 (1)	—	—	—	—	6
2. <i>Hetaeriomorphini</i>	—	5 (1)	—	—	89 (85)	—	90
Всего	71 (24)	52 (13)	72 (28)	87 (47)	138 (109)	43 (8)	294

Примечание. В скобках приведено число эндемичных родов, за скобками — число родов, представленных в данной области. SE — субэндемичные роды.

Таблица 3

Распределение видов *Histeridae* по зоогеографическим областям

Подсемейство и триба	Палеарктическая	Неарктическая	Индомалайская	Эфиопская	Неотропическая	Австралийская	Всего
I. <i>Niponiinae</i>	6	—	15	—	—	1	22
II. <i>Trypanaeinae</i>	—	—	—	—	77	—	77
III. <i>Trypeticinae</i>	2	—	26	12	—	5	45
IV. <i>Abraeinae</i>							
1. <i>Teretriinae</i>	9	14	14	31	25	8	98
2. <i>Plegaderini</i>	15	10	—	1	2	—	28
3. <i>Abraeini</i>	11	1	10	18	2	3	44
4. <i>Acritini</i>	12	27	28	24	39	51	180
5. <i>Acritomorphini</i>	—	—	1	—	—	—	1
V. <i>Saprininae</i>	228	109	32	102	104	31	586
VI. <i>Chlamydopsinae</i>	—	—	—	—	—	37	37
VII. <i>Dendrophilinae</i>							
1. <i>Dendrophilini</i>	16	23	11	16	40	3	106
2. <i>Paromalini</i>	15	9	59	5	40	24	150
3. <i>Bacaniini</i>	12	12	7	14	10	14	69
VIII. <i>Tribalinae</i>							
1. <i>Tribalini</i>	7	15	47	18	67	21	174
2. <i>Onthophilini</i>	19	7	8	20	—	4	56

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Подсемейство и триба	Палеарктическая	Неарктическая	Индомалайская	Эфиопская	Неотропическая	Австралийская	Всего
IX. Histerinae							
1. <i>Exosternini</i>	4 (+2)	13	39	178	146	3	378
2. <i>Histerini</i>	112	86	141	202	73	4	607
3. <i>Omalodini</i>	—	—	—	—	68	—	68
4. <i>Platysomini</i>	26	15	189	63	4	82	375
5. <i>Hololeptini</i>	5	14	19	21	81	4	142
X. Hetaeriinae							
1. <i>Hetaerini</i>	66	28	—	—	—	—	94
2. <i>Hetaeriomorphini</i>	—	5	—	—	228	—	233
Всего	565	388	646	725	1007	284	3573

известны только 4 вида. Фауна области в целом изучена еще недостаточно и дальнейшие исследования, несомненно, должны заметно изменить приведенные данные.

3. Эфиопская область. Фауна *Histeridae* Тропической и Южной Африки в результате исследований последних десятилетий вышла по числу родов и видов на 2-е место после Неотропической. При этом 45 из 85 родов, т. е. более половины, для нее эндемичны. Основу фауны Эфиопской области составляет подсем. *Histerinae*, которое здесь имеет 51 род (в том числе 36 эндемичных) и более 440 видов. Особенно многочисленны навозные и падальные виды из триб *Histerini* и *Exosternini*. Напротив, *Saprininae* хотя и довольно многочисленны (более 100 видов), но мало оригинальны (лишь 1 эндемичный монотипический род *Pachylopus* Er. с побережий Южн. Африки). Из подсем. *Trypeticinae* известны 2 эндемичных рода (из общего числа 3). Среди характерных эфиопских родов назовем эндемичные: *Epitoxus* Lew. (12 видов), *Pelorurus* Lac. (12 видов), *Monoplius* Lac. (термитофилы, 9 видов), *Placodes* Er. (7 видов), а также субэндемичные *Macrolister* Lew. (17 эфиопских видов из 18), *Zabromorphus* Lew. (19 из 21) и *Pachycraerus* Er. (63 из 66). Довольно много здесь *Teretrius* Er. (27 видов), *Abraeus* Leach (17), *Saprinus* Er. (35), *Hypocacculus* Bickh. (48), *Tribalus* Er. (21), *Epicichnus* Lew. (17) и *Hololepta* Pk. (21). Другие группы представлены слабее. *Niponiinae*, *Trypetaeinae* и *Chlamydopsinae* отсутствуют. Из *Hetaeriinae* приведены только 2 рода — общий с Индо-Малайской областью *Paratropus* Gerst. и эндемичный *Orphistes* Rchdt., систематическое положение которых не вполне ясно (может быть, это мирмекофильные производные трибы *Exosternini*). Интересно отсутствие рода *Epiurus* Er., живущего в Неотропической и Индо-Малайской областях и в Средиземноморье.

Особо нужно остановиться на обедненной, но самобытной фауне Мадагаскара. Здесь нет многих эфиопских родов, зато помимо ряда широко распространенных групп заслуживают упоминания эндемичные роды *Notolister* Lew. (*Histerini*), *Cylistosoma* Lew. (*Platysomini*) и субэндемичные *Asolenus* Lew. и *Diablotus* Bickh.

4. Индо-Малайская область. Фауна Индо-Малайской области занимает 3-е место по числу видов и родов, но можно ждать еще очень заметного прироста этих чисел, так как ее изученность уступает изученности Эфиопского региона. Пропорция эндемичных родов относительно невелика (25 из 71), поскольку многие роды, хотя и имеющие центр распространения именно здесь, общи с Палеарктикой, Эфиопской и Австралийской областями.

Особенно характерно для области обилие дендрофильных форм, что связано с богатством древесной растительности. Здесь сосредоточены почти все *Niponiinae* и центральный род подсем. *Trypeticinae* — *Trypeticus* Mars., лишь немногие виды этих групп выходят, с одной стороны, в Восточноазиатскую подобласть Палеарктики, с другой — на о. Новую Гвинею. Крайне многочисленны также представители трибы *Paromalini* (из родов *Platylomalus* Coom., *Eulomalus* Coom., *Pachylomalus* Coom.) и в особенности *Platysomini*, которая имеет в Индо-Малайской области более половины общего числа видов (среди них 4 эндемичных рода). Богато представлены и *Histerinae*, в частности роды *Hister* L., *Atholus* Thoms. и *Pachylister* Lew.; кроме того, заслуживают внимания эндемичные роды *Chronus* Lew., *Eblisia* Mars. и субэндемичный *Nicotikis* Mars., которые в отличие от большинства *Histerini* являются дендрофилами. Сравнительно мало *Exosternini*, хотя между ними есть своеобразнейший субэндемичный род *Notodoma* Lac., виды которого обитают в грибах. Упомянем также обилие *Tribalus* Er. (21 вид), *Parepiurus* Bickh. (13 видов), *Hololepta* Pk. (19 видов) и наличие на Филиппинах эндемичной монотипической трибы *Acritomorphini* (подсем. *Abraeinae*).

Важнейшие отрицательные черты фауны области — бедность *Saprininae* (32 вида; эндемичных родов нет) и особенно *Hetaeriinae* (8 видов из 4 родов, принадлежность

которых к этому подсемейству пуждается в подтверждении). Очень мало известны нидикольные формы.

5. **Неарктическая область.** Фауна Неарктики относится к числу наилучше изученных. По основным закономерностям состава (преобладание *Saprininae* и *Histerinae*, наличие ряда родов с голарктическими ареалами) она сходна с Палеарктикой, которой, однако, заметно уступает как по общему числу видов и родов, так и по обилию эндемиков родового ранга. Сходство между обеими областями столь значительно, что их целесообразно объединить в общей Голарктический доминион.

Голарктические роды будут рассмотрены при анализе палеарктической фауны; на их долю приходится очень значительная часть фауны Сев. Америки. Из эндемиков упомянем несколько родов *Saprininae* — нидикольных (*Chelyoxenus* Hubb. и *Geomysaprinus* Ross.) или береговых (*Neopachylopus* Rehdtd.), а из *Histerinae* — роды *Spilodiscus* Lew. и *Psiloscelis* Mars. Среди *Dendrophilinae* замечателен слепой эндогейный род *Geocolus* Wenz. Для юга области характерно появление многих черт сходства с неотропической фауной. Таковы, например: наличие нескольких видов *Hetaeriomorphini*, присутствие рода *Phelister* Mars., обилие представителей родов *Teretriosoma* Horn (8 видов), *Carcinops* Mars. (14 видов), *Epiurus* Eg. (12 видов) и *Hololepta* Pk. (12 видов).

Отрицательные черты фауны области — отсутствие всех локально распространенных подсемейств (*Niponiinae*, *Trypotaeninae*, *Trypeticinae* и *Chlamydopsinae*), а также трибы *Omalodini*, малочисленность представителей *Abraeini* (1 вид) и *Platysomini*.

6. **Палеарктическая область.** Главную часть фауны Палеарктики составляют (в порядке убывания числа видов) подсем. *Saprininae*, *Histerinae*, *Hetaerinae*, *Abraeinae* и *Dendrophilinae*. *Tribalinae* малочисленны (кроме *Onthophilus*). *Niponiinae* и *Trypeticinae* представлены лишь очень немногими видами в Вост. Азии; то же относится к трибе *Hololeptini* (если не считать очень широко распространенного *Hololepta plana* Fuessly и еще одного вида *Hololepta* на Канарских о-вах). Очень мало также *Exosternini*. Эндемичные роды довольно многочисленны; они приходятся в основном на долю пустынных *Saprininae*, а также мирмекофильных и пещерных форм, распространенных в Средиземноморье.

Чтобы правильно охарактеризовать палеарктическую фауны, нужно выяснить ее связи с фаунами других областей. Наибольшую близость по составу и общему облику она проявляет с фауной Сев. Америки. Это выражается в том, что ряд родов представлен только в умеренных частях Евразии и Сев. Америки, например *Plegaderus* Eg., *Dendrophilus* Leach, *Onthophilus* Leach и *Hetaerius* Eg. Очень своеобразным ареалом обладают пустынные нидиколы из рода *Eremosaprinus* Ross, 5 видов которых известны из Калифорнии, а шестой — из Средн. Азии. Преимущественно для Голарктики характерен обширный род *Margarinotus* Mars. (в широком смысле слова), выходящий, однако, в Индо-Малайскую область и в Мексику. Далее, Палеарктике свойственны 17, а Неарктике около 20 видов рода *Hypocaccus* Thomz., который в других областях представлен лишь единичными видами. Сходство фауны обеих областей столь велико, что автор уже высказывался за объединение их в единый регион высшего порядка — Голарктический доминион (Крыжановский, 1971а, 1971б). Необходимо отметить, что при большом сходстве родового состава общие для обоих континентов виды малочисленны, причем эта общность частично обусловлена недавним завозом.

Совершенно иной характер имеют связи палеарктической фауны с палеотропическими (эфиопской и индо-малайской). Так, индо-малайские роды *Niponius* Lew. и *Trypeticus* Mars. населяют и Вост. Азию (первый — до Приморья и Сахалина, второй — до южн. Японии). Из живущих в грибах видов *Notodoma* Lac. 10 ограничены Индо-Малайской областью, 1 живет в Японии и 1 в горах Ливана. Преимущественно индо-малайский род *Platylomalus* Coom. имеет ряд видов на востоке Азии и только 1 — *P. complanatus* (Pz.) — в лиственных лесах Европы и Кавказа, причем он близок к восточноазиатским *P. niponensis* (Lew.) и *P. kabakovi* sp. n. К индо-малайской фауне явно тяготеют также род *Platysoma* Eg., подрод *Grammostethus* Lew. рода *Margarinotus* Mars. и некоторые другие таксоны. Интересно, что все они — типичные обитатели леса и в большинстве дендрофилы.

Многочисленны в Палеарктике также группы, имеющие связи в эфиопской фауне. Так, из 19 видов эфиопского рода *Macrolister* Lew., включающего самых крупных карапузиков, 1 вид — *M. major* (L.) — широко распространен в Средиземноморье. Подрод *Nessus* Rehdtd. рода *Hypocacculus* Bickh. насчитывает около 40 видов в Африке, свыше 20 в Палеарктике и 6 в материковых частях Индо-Малайской области. Африканскими связями обладают и многие представители рода *Hister*. Эти группы более характерны для открытых пространств. Из дендрофильных карапузиков к Эфиопской области тяготеют палеарктические виды рода *Teretrius* Eg.

Имеются здесь и роды, характерные для обеих областей Палеотропического доминиона. Так, из 22 видов *Pachylister* Lew. 6 живут в Африке и 15 в Южн. Азии, тогда как 1 вид — *P. inaequalis* (Ol.) — очень широко распространен по югу Палеарктики. *Epiechinus* Lew. имеет в Африке 17 видов, в Индо-Малайской и Австралийской областях 10, а в Палеарктике 3 «бордюрных» вида.

По-видимому, современную фауну Палеарктики можно рассматривать как результат длительного взаимодействия и эволюции основных фаунистических комплексов, вероятно, весьма древних и возникших, очевидно, еще в палеогене (Крыжановский, 1971в)

1. Голарктический лесной, к которому принадлежат, например, роды *Plegaderus*, *Dendrophilus*, *Onthophilus*, *Margarinotus* и др., а также, вероятно, *Hetaerius* и *Hypocaccus*, которые, однако, обнаруживают связи и со следующим комплексом.

2. Древнесредиземноморский ксерофильный, куда относятся многие *Saprininae* (например, *Styphrus* Motsch., *Paravolvulus* Rehd., *Philothis* Rehd. и *Xenonychus* Woll.), род *Eudiplister* Rtt. из трибы *Histerini*, большинство *Hetaerini* (*Eretmotes* Mars., *Sternocoelis* Lew.) и, возможно, некоторые другие.

3. Палеотропический, который включает преимущественно лесные группы, тяготеющие к фауне Индо-Малайской области (роды *Niponius*, *Platylomalus*, *Platysoma*, *Hololepta* и т. п.), а частично также саванново-степные, более близкие к эфиопской фауне (*Macrolister*, *Pachylister*, подрод *Nessus* рода *Hypocacculus*, вероятно, *Saprinus*).

Состав фауны *Histeridae* может служить также превосходным материалом для характеристики отдельных подобластей и провинций Палеарктики. В целях экономии места мы не будем специально этим заниматься, а коснемся этих вопросов при рассмотрении фауны СССР.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ В СССР

Наша страна занимает около половины всей территории Палеарктики, и для *Histeridae* характерны все основные особенности фауны этого региона. В ней представлены все группы, сколько-нибудь широко распространенные в пределах области. Всего из СССР известно 49 родов и более 280 видов карапузиков — цифры, близкие, например, к приведенным для всей Австралийской области.

Правда, здесь не отмечено около трети родов, указанных для Палеарктики (22 из 70), но большинство таких групп не играет заметной роли в фауне области. Таковы прежде всего роды, свойственные Индо-Малайской области и лишь слегка заходящие на юго-восток Палеарктики (*Trypeticus* Mars., *Eulomalus* Coom., *Pachylomalus* Schm., *Platylister* Lew. и *Nicotikis* Lew.) или в Средиземноморье (*Notodoma* Lew.). Затем это роды, эндемичные для Средиземноморья, особенно для его западных и южных частей (*Eubrachium* Woll., *Zorius* Rehd., *Eutriptus* Woll., *Triballodes* Schm., *Eretmotes* Mars., *Epieropsis* Norm., *Sternocoelis* Lew., пещерные *Spelaeabraeus* Mogo, *Spelaeacritus* Jeann. и *Sardulus* Patrizi). К ним примыкает *Kissister* Mars., два вида которого живут в Средиземноморье, а третий — в тропической Африке. Далее, это преимущественно эфиопские *Diplostix* Mars. и *Macrolister* Lew., представленные единичными видами в Средиземноморье. Наконец, это завезенные в Европу экзотические роды *Glymma* Mars. и *Phelister* Mars.

Наиболее обильно представлены в фауне СССР следующие роды (в порядке убывания числа видов): *Saprinus* Er. (60 видов), *Margarinotus* Mars. (32 вида), *Hister* L. (20 видов), *Hypocacculus* Bickh. (15), *Hypocaccus* Thoms. (12), *Gnathoncus* Jacq.-Duv. (10), *Chalcionellus* Rehd., *Abraeus* Leach и *Atholus* Thoms. (по 9), *Philothis* Rehd. (8). В сумме на долю этих 10 родов приходится 184 вида, т. е. почти $\frac{2}{3}$ всей фауны нашей страны, тогда как на долю остальных 39 родов приходится лишь около 100 видов.

Целесообразно рассмотреть фауну отдельных крупных природных районов СССР. Ниже мы принимаем 5 таких районов: европейскую часть, Кавказ, Сибирь (с сев. Казахстаном), Средн. Азию (с южн. Казахстаном) и юг Дальнего Востока (Приамурье, Приморье, Сахалин и южн. Курилы). Каждый из этих районов включает различные природные зоны.

В европейской части СССР, взятой в целом с Уралом и Крымом, но без Кавказа, известно примерно 130 видов *Histeridae*, причем их число быстро возрастает с севера на юг. Так, для таежной зоны приведено 27 видов, из которых лишь 2—3 встречаются на севере тайги, а большинство известно только из ее южных частей; зональных эндемиков здесь нет. В зоне смешанных лесов живет уже около 60 видов. Основу фауны обеих зон составляют широко распространенные транспалеарктические и европео-сибирские виды, которые населяют большую часть территории нашей страны, кроме тундры и пустынь (а иногда также Закавказья, гор Средн. Азии и Дальнего Востока). В большинстве это обычные, нередко массовые виды. Среди них назовем следующие: *Teretrius picipes* (F.), *Plegaderus vulneratus* (Panz.), *Abraeus globulus* (Creutz.), *Acritus minutus* (Hbst.), *Gnathoncus nannetensis* Mars., *Myrmetes piceus* (Pk.), *Saprinus semistriatus* (Scr.), *S. planiusculus* Motsch., *S. virescens* (Pk.), *S. immundus* (Gyll.), *S. aeneus* (F.), *Hypocacculus rufipes* (Pk.), *Hypocaccus rugifrons* (Pk.), *Dendrophilus punctatus* (Hbst.), *D. pygmaeus* (L.), *Paromalus parallelepipedus* (Hbst.), *Atholus ducedecimstriatus* (Schr.), *A. corvinus* (Germ.), *Hister unicolor* L., *H. bissexstriatus* F., *H. funestus* Er., *Margarinotus cadaverinus* (Hoffm.), *M. stercorarius* (Hoffm.), *M. purpurascens* (Hbst.), *M. carbonarius* (Ill.), *Platysoma frontale* (Pk.), *P. deplanatum* (Gyll.), *Cylister oblongus* (F.), *C. linearis* (Er.), *C. angustatus* (Hoffm.), *Hololepta plana* (Fuessly) и *Hetaerius ferrugineus* (Ol.).

К ним следует добавить, с одной стороны, более локальные виды, свойственные лесной зоне и не идущие далеко на юг, например *Gnathoncus schmidti* Rtt., *Saprinus rugifer* (Pk.), *Hypocaccus rugiceps* (Er.), *Margarinotus striola* (Sahlb.), *M. ventralis* (Mars.) и др., с другой же — еще шире распространенные, почти космополитные виды, в той или иной степени связанные с человеком: *Acritus nigricornis* (Hoffm.), *Gnathoncus nanus* (Scr.), *Carcinops pumilio* Er. и *Atholus bimaculatus* (L.). Сюда же можно отнести и некоторые виды, пока известные лишь из лесной зоны Европы, но, вероятно, распространенные шире, например *Gnathoncus nidorum* Stockm.

В широколиственных лесах юго-запада европейской части СССР и горного Крыма число видов возрастает до 80. Помимо большинства перечисленных здесь встречается и ряд специфических форм: *Plegaderus saucius* Er., *P. dissectus* Er., *P. caesus* (Hbst.), *Abraeus globosus* (Hoffm.), *A. granulum* Er., *A. parvulus* Aubé, *Platylomalus complanatus* (Panz.), *Epielus comptus* (Ill.), *E. italicus* (Pk.), *Onthophilus sulcatus* (F.) (последние 3 вида приведены у нас только из Закарпатья и с Кавказа), *O. striatus* (Forst.), *Margarinotus stigmosus* (Mars.), *Platysoma compressum* (Hbst.) и др. Только с Южного берега Крыма известен средиземноморский *Plegaderus sanatus gobanzi* Müll.

Наконец, в степной зоне (включая полупустыни Прикаспия) известно уже 88 видов, причем состав фауны здесь резко меняется. Правда, здесь живут многие широко распространенные виды, но большинство обитателей леса либо исчезает, либо ограничено байрачными и приречными лесами. Зато появляется много видов, характерных для открытых аридных ландшафтов, прежде всего из подсем. *Saprininae*. Одни из них имеют обширные средиземноморские ареалы, например *Saprinus maculatus* (Rossi), *S. semipunctatus* (F.), *S. algericus* (Pk.), *Chalcionellus blancheti* (Mars.) и его подвид *tauricus* (Mars.), *Ch. amoenus* (Mars.), *Pachylister inaequalis* (Ol.), *Hister quadrimaculatus* (L.), *H. uncinatus* Ill. и т. п. Ареалы других, например *Saprinus tenuistrius* Mars., *Hypocacculus metallescens* (Er.), *H. rubripes* (Er.), охватывают помимо Средиземноморья также значительную часть тропических Африки и Азии. Третьи, ограниченные преимущественно крайним юго-востоком, общи со Средн. Азией, например *Saprinus biguttatus* (Stev.) и *Exaesiopus atrovirens* (Rehdt.). Наконец, четвертые характерны именно для степной зоны европейской части СССР, Предкавказья и Казахстана; таковы *Saprinus turcomanicus* Mén., *S. cribellatus* Mars., *S. lutshniki* Rehdt., *Hypocaccus formosus* Rehdt., *Eudiplister planulus* Mén.; некоторые виды этой группы, например *Saprinus externus* (Fisch.-W.), встречаются в горных степях Закавказья и Средн. Азии. Очень типичны для зоны нидикольные виды, связанные с норами грызунов (суслики, байбаки); среди них *Margarinotus silantjevi* (Schev.) эндемичен, *Gnathoncus suturifer* Rtt. и *Dendrophilopsis sulcatus* (Motsch.) общи с Кавказом и Средн. Азией, *Gnathoncus kiritschenkoi* Rehdt. найден также в МНР, а слабо изученный *Xestipyge puncticulatum* Desb. известен с востока Украины, из Армении и Турции. Только на побережьях Черного моря найдены средиземноморские литоральные *Halacritus punctum* (Aubé) и *Hypocaccus (Baeckmaniulus) dimidiatus* (Ill.).

Фауна *Histeridae* Кавказа включает около 128 видов, т. е. сравнима по их численности с европейской частью СССР или со Средн. Азией. Для этой фауны характерна чрезвычайная гетерогенность. В ней встречаются, образуя самые разнообразные сочетания, по крайней мере 6 основных фаунистических комплексов.

Первые 3 из них, состоящие из широко распространенных европейско-сибирских видов, обитателей широколиственных лесов европейского типа, и зональных степных форм, были рассмотрены выше; второй из них особенно характерен для лесных районов зап. и отчасти вост. Кавказа, а третий — для степей Предкавказья.

Более своеобразен собственно средиземноморский комплекс; он включает около 25 видов, общих для Кавказа с другими районами Средиземноморья, особенно восточного; около десятка из них в нашей стране живут лишь на Кавказе: *Saprinus magnoguttatus* Rehdt., *S. biterrensis* Mars., *S. stussineri* Rtt., *S. prasinus* Er., *Hypocaccus specularis* (Mars.), *Onthophilus convictor* Norm., *Spatochus coynei* Mars., *Hister moerens* Er., *Atholus siculus* Tourn., *Eudiplister castaneus* Mén. и, вероятно, *Margarinotus graecus* Brullé. Из видов с несколько более обширными ареалами, включающими в нашей стране также Крым и юг Украины, можно упомянуть *Hister lugubris* Truqui, мирмекофильного *Satrapes sartorii* (Redt.) и нидикольного *Pholioxenus quedenfeldti* (Schm.).

Сравнительно малочисленны виды, общие со Средн. Азией и, по-видимому, имеющие туранское происхождение; на Кавказе они ограничены аридными районами вост. Предкавказья и Закавказья. Некоторые из них были названы при рассмотрении фауны степной зоны. Возможно, сюда же должны быть отнесены слабо изученные *Gnathoncus punctator* Rtt. и *Saprinus suturalis* Mars.

Наконец, последнюю группу составляют эндемики Кавказа. Их известно свыше полутора десятков. Одни из них ограничены лесами вост. Кавказа, в особенности Талыша (*Plegaderus fortesculptus* Rtt., *Abraeus areolatus* Rtt., *Acritus tataricus* Rtt., *Margarinotus mirabilis* (Khnzorian)), другие — западного (*Epiechinus caucasicola* Vickh.), третьи, например *Aeletes clarulus* Rtt. и *Abraeomorphus minutissimus* (Rtt.), встречаются в обоих этих районах. Некоторые тяготеют к более аридным ландшафтам, например *Saprinus submarginatus* J. Sahlb., *Paravolvulus fausti* (Schm.), *Anapleus raddei*

(Rtt.), виды *Satrapes* (*S. reitteri* Lew., *S. talyschensis* Rtt.), вероятно, *Xestipyge ornatum* (Rtt.), ранее считавшийся представителем эндемичного монотипического рода *Homalister* Rtt. Нидикольный *Margarinotus prometheus* (Kryzh.) известен только из субальпийской зоны Большого Кавказа. Недостаточно выясненным остается описанный с Кавказа *Hister caucasicus* Krása. Некоторые из этих видов обнаружены также в сев. Иране (Крыжановский, 1974б).

Исключительным своеобразием отличается фауна *Histeridae* Средн. Азии. Для нее известно более 130 видов. Она уже была подробно рассмотрена ранее (Крыжановский, 1965б), но с тех пор накоплены новые данные, которые нужно учесть, хотя они и не меняют существа сделанных тогда выводов. В отличие от предыдущих эта фауна отличается значительной гомогенностью. Для нее характерны следующие основные особенности.

1. Наличие значительного эндемичного ядра, включающего свыше 60 видов, т. е. около половины всей фауны, а также большое участие в формировании этой фауны степных и средиземноморских видов, которых в сумме насчитывается около 30. Имеется 4 эндемичных рода (*Styphrus* Motsch., *Axelinus* Kryzh., *Reichardtius* Kryzh. и *Ammostyphrus* Rehd. et Sch. et God.) и 1 субэндемичный (*Paravolvulus* Rehd. et Sch. et God.).

2. Преобладание среди эндемиков довольно широко распространенных форм, ареалы которых охватывают значительную часть Средн. Азии или даже несколько выходят за ее пределы. Правда, ряд видов известен пока лишь из одного-двух пунктов, но это обычно мелкие и скрытноживущие формы, так что новые находки нередко значительно расширяют их ареалы. Интересно, что некоторые такие виды недавно обнаружены в пустынях юга МНР.

3. Заметные различия в составе фаун равнинных и горных частей Средн. Азии.

4. Резкое доминирование, в частности на равнинах, подсем. *Saprininae*, к которому принадлежат 90 видов, т. е. около 70% всей фауны. Особенно много их среди эндемиков, и именно в пустынных районах (44 вида); напротив, в горах эндемичных *Saprininae* мало.

5. Более слабо выраженный эндемизм в подсем. *Histerinae*, из 10 эндемичных представителей которого 7 встречаются исключительно или преимущественно в горах и только 3 тяготеют к равнинам.

6. Многочисленность специализированных псаммофилов, к которым относятся виды родов *Styphrus*, *Ammostyphrus*, *Reichardtius*, *Philothis*, а также *Saprinus biguttatus* (Stev.), *S. gilvicornis* Er., *Chalcionellus hauseri* (Schm.), *Hypocacculus eremobius* Rehd. et Sch. et God., *H. vlasovi* Kryzh. и, вероятно, *Pholioxenus orichalceus* Rehd. et Sch. et God. и *Hister megalonyx* Rehd. et Sch. et God. Большинство их эндемично для Средн. Азии, немногие распространены также в Центр. Азии и Сев. Африке.

7. Обилие специализированных нидиколов, каковы большинство видов *Gnathoncus*, оба вида *Pholioxenus*, *Euspilotus perrisi* (Mars.), *Saprinus therondianus* Dahlgr., а также, вероятно, некоторые виды *Hypocacculus* и др.

8. Отсутствие большинства дендрофильных родов палеарктической фауны (триба *Paromalini*, роды *Plegaderus*, *Epiurus*, *Cylister*) и редкость немногих видов этой группы, встречающихся, как правило, в горах и оазисах (*Teretrius picipes* (F.), *T. gussakovskii* sp. n., *Platysoma simeani* Muls. et God., *Hololepta plana* (Fuessly)).

9. Наличие в зап. Копетдаге некоторых видов, общих с Закавказьем или Передн. Азией, но отсутствующих в других районах Средн. Азии (*Onthophilus sulcatus caucasicus* Rtt., *Satrapes talyschensis* Rtt., *Platysoma simeani* Muls. et God.).

10. Малое число мирмекофилов, которых известно лишь 4 вида — два широко распространенных, эндемичный *Satrapes subglaber* J. Müll. и общий с Закавказьем и Турцией *S. talyschensis* Rtt.

Сибирь (без Дальнего Востока, но с сев. Казахстаном) обладает заметно обедненной фауной, включающей 70—75 видов. Из этого числа для таежной зоны приведено 25—30 видов, в большинстве общих с европейской частью; некоторые из них фактически приурочены лишь к степным островкам в тайге. Гораздо многочисленнее карапузики в степной зоне Сибири, откуда указано более 60 видов. Большинство из них встречается и в европейской части СССР и относится к комплексам транспалеарктических, европейско-сибирских и зональных степных видов. Однако здесь есть и ряд специфических форм, имеющих, вероятно, преимущественно монгольско-даурское происхождение. В СССР они наиболее характерны для южн. Забайкалья, большинство их обитает также в МНР, а к северу, западу и востоку число их постепенно убывает. К этой категории относятся: *Saprinus punctisternus* Lew., *S. concinnus* (Geb.), *Hypocacculus balux* Rehd. et Sch. et God., *H. transbaicalicus* Rehd. et Sch. et God., *Hypocacculus dauricus* Rehd. et Sch. et God., *Dendrophilopsis proditor* Rehd. et Sch. et God., *Hister sibiricus* Mars., *H. distans* Fisch.-W., *Margarinotus graciosus* (Mnnh.), *M. hailar* Wenz., а также распространенные и в тайге *Saprinus sedakovi* Motsch. и *S. spernax* Mars. Вероятно, сюда же относятся и общие с Приморьем *S. graculus* Rehd. et Sch. et God. и *Onthophilus ordinarius* Lew.

В заключение рассмотрим фауну юга Советского Дальнего Востока. Она отличается большим своеобразием, представляя северный форпост фауны Восточноазиатской

(Палеарктической) подобласти. Пока здесь известно около 65 видов, но это число, вероятно, должно заметно возрасти в результате будущих исследований.

В состав этой фауны помимо ряда транспалеарктических, европейско-сибирских и сибирских видов входит значительное число типично восточноазиатских форм. Особенно заметно обилие дендрофильных видов, относящихся к родам, характерным для Индо-Малайской области (*Niponius*, *Platylomalus*, *Platysoma*), а также наличие ряда эндемиков из рода *Onthophilus* и из трибы *Histerini*. Напротив, *Saprininae* мало, хотя среди них есть несколько специфических форм, обитающих на морских побережьях.

Среди этих восточноазиатских видов можно выделить три группы, резко разграниченные между собой.

1) Условные эндемики фауны СССР, пока не найденные за его пределами (*Niponius piceae* Rehd., *Platylomalus kabakovi* sp. n., *Bacanius lableri* Rehd., *Onthophilus melampus* Rehd., *O. extraordinarius* Rehd., *Margarinotus reichardti* sp. n., *Platysoma stackelbergi* sp. n., *Hetaerius lavohirt* Krása).

2) Виды, общие с Японией, п-овом Корея, Сев. и Центр. Китаем. Сюда относятся, например, *Niponius impressicollis* Lew., *N. osoriiceps* Lew., *Saprinus niponicus* Dahlgr., *Paromalus vernalis* Lew., *Platylomalus viaticus* (Lew.), *Onthophilus foveipennis* Lew., *Atholus depistor* (Mars.), *A. pirithous* (Mars.), *Merohister jekeli* (Mars.), *Hister congener* Schm., *H. concolor* Lew. (в СССР только на южн. Курилах), *Margarinotus cadavericola* Bickh., *M. koltzei* (Schm.), *M. weymarni* Wenz., *M. tristriatus* Wenz., *M. niponicus* Lew., *Hololepta amurensis* Rtt. и др.

3) Виды, ареалы которых простираются до тропических частей Азии, входящих уже в Индо-Малайскую область. В эту небольшую, но интересную группу входят, например, *Platylomalus mendicus* (Lew.) и *Hister japonicus* Mars.

Особо упомянем литоральных *Saprininae* с побережий Тихого океана. Некоторые из них характерны только для Приморья, Сахалина и Японии; таковы монотипический род *Eopachylopus* Rehd. с видом *E. ripae* (Lew.) и 2 вида *Hypocaccus* — *H. lewisi* Schm. и *H. axeli* sp. n. — близкие к видам, живущим на тихоокеанском побережье Сев. Америки. Другие обладают обширными ареалами, простирающимися через побережье Юго-Вост. Азии, Индонезии и Филиппин до Соломоновых о-вов и Австралии; это *Hypocaccus sinae* (Mars.) и *H. (Baeckmanniolus) varians* Schm.

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ СЕМ. HISTERIDAE

Рассмотренные выше особенности морфологии имаго и личинок *Histeridae*, их жизненного цикла, характера питания и основных биологических группировок позволяют сделать попытку реконструкции основных путей эволюции этого семейства.

Как кажется, основным фактором, определившим морфологическую и биологическую эволюцию *Histeridae*, было приспособление предковых форм этого семейства (вероятно, довольно близких, с одной стороны, к примитивным представителям *Hydrophilidae*, в частности *Helophorinae*, с другой — к *Sphaeritidae*) к питанию личинками насекомых, прежде всего двукрылых, живущими в разлагающихся веществах и образующих там более или менее значительные скопления.

Для таких личинок характерна высокая скорость развития, обусловленная, в частности, быстрыми изменениями питательных свойств субстрата (высыхание, брожение и т. д.). Естественно, что хищники, питающиеся подобной добычей, вынуждены были приспособляться к отысканию разбросанных на значительной территории мест концентрации своих жертв, а личинки этих хищников, не способные преодолевать расстояния между отдельными местами такой концентрации и поэтому вынужденные проходить весь процесс питания в одном месте, должны были поэтому также развиваться столь же быстро.

Действительно, основные особенности строения имаго и личинок *Histeridae* и их жизненного цикла являются резко адаптивными. Именно особенностями их биологии можно объяснить такие характерные черты организации имаго карапузиков, как хорошо развитая способность к полету почти всех видов, концентрация нервной системы и высокая специализация органов чувств, в частности усиков, колелчато-булавоподобное строение которых обеспечивает при небольшой длине усика значительную поверхность хеморецепторных органов и позволяет на большом расстоянии обнаруживать места скопления добычи. Компактное тело и сильные копательные ноги жуков обеспечивают их передвижение как в субстрате, так и в почве под ним. Гладкие покровы, характерные для большинства карапузиков, способствуют, вероятно, меньшему загрязнению тела и его более легкой очистке.

В организации личинок обращает внимание типичное для хищников строение головы и ротовых органов и сильное мускулистое тело, приспособленное для передвижения в субстрате, при относительно коротких ногах, гораздо менее пригодных для преодоления значительных расстояний, чем у личинок многих других хищных жуков (большинство *Carabidae* и *Coccinellidae*).

Еще более интересны биологические приспособления *Histeridae*. Поскольку скопления личинок двукрылых существуют, как правило, лишь в течение короткого времени, то и длительность питания ими личинок карапузиков также очень невелика. Поэтому развитие личинок *Histeridae* должно быть значительно короче, чем у большинства других жесткокрылых. Очевидно, именно с этим связаны необычайно крупные размеры яиц карапузиков, длина которых составляет 30—40% длины тела имаго. Из этих гигантских яиц, откладываемых в местах, где изобилуют жертвы, выходят чрезвычайно крупные личинки, способные сразу же начать активно хищничать и благодаря этому очень быстро растущие. Вероятно, это увеличение размера, как и сокращенное до минимума число линек (всего одна), связаны с далеко зашедшей эмбрионизацией онтогенеза, что, впрочем, требует эмбриологического исследования. Все питание личинки продолжается 10—15 дней (редко до 25, а в некоторых случаях, по-видимому, меньше 10). Лишь для подкорных форм (*Plaesius* и *Plegaderus*) известны более длительные сроки развития.

Крупные размеры яиц обуславливают их сильно растянутую откладку, а последняя имеет следствием удлинение жизни имаго и интенсивное имагинальное питание. Откладка яиц поодиночке позволяет в значительной степени избегать характерного для многих хищников каппибиализма личинок и, таким образом, дополнительно повышает их выживаемость.

Что касается возникновения и эволюции основных биологических групп внутри семейства, то их, исходя из ранее высказанных соображений, можно представить следующим образом.

Наиболее близкими к исходному типу следует, по-видимому, считать карапузиков небольших размеров, со слабокопательными ногами и довольно полным жилкованием крыльев, обитающих в разлагающихся растительных остатках, например некоторых *Tribalinae*. Крайнее уменьшение размеров (у *Acritini*, *Bacaniini*) следует, вероятно, рассматривать как аноморфный признак, связанный с переходом к питанию более дисперсно распределенными мелкими беспозвоночными (клещи, олигохеты и др.); с уменьшением размеров связана редукция жилкования крыльев.

Вероятно, от обитателей растительного детрита произошли немногочисленные слепые эндогейные формы (*Geocolus*) и обитатели пещер (*Spelaeabraeus*, *Spelaeacritus*, *Sardulus* и *Troglobacanius*).

Важнейшим направлением эволюции семейства был переход к обитанию на падали и в навозе, которое ныне характерно для большинства представителей таких обширных и явно процветающих групп, как *Saprininae*, *Histerini*, *Exosternini*. Некоторые наиболее крупные навозные виды (*Macrolister*, отчасти *Pachylister*) наряду с питанием личинками мух поедают также личинок и имаго жуков-навозников. Немногие представители этой группы, внешне не отличающиеся от падальных или навозных видов (*Saprinus virescens* (Payk.), *Hister helluo* Truqui), вторично перешли к охоте на личинок жуков-листослов.

Вероятно, от навозных и падальных форм может быть выведен обширный комплекс обитателей нор и гнезд позвоночных. Морфологически они сравнительно мало специализированы, но обладают рядом характерных признаков (удлинение задних лапок и др.; см. стр. 41). Насколько известно, в питании этого комплекса наряду с личинками *Diptera* заметное место занимают личинки блох и клещи.

Наконец, производным этой же группы, очевидно, следует считать псаммофильные формы, особенно многочисленные среди *Saprininae* и достигавшие крайней морфологической специализации в роде *Philothis*.

Другим из главных направлений эволюции *Histeridae* был переход к жизни под корой и в древесине, в ходах насекомых-древотгрызов, который наложил резкий морфологический отпечаток на всю организацию таких форм. Этот переход, несомненно, происходил у *Histeridae* неоднократно на разных эволюционных уровнях, что обусловило значительное разнообразие дендрофильных форм и в ряде случаев привело к далеко идущему конвергентному сходству между представителями различных эволюционных ветвей (например, *Niponius* и *Dolicholister*).

В пределах этой обширной эволюционной группы можно выделить 2 подгруппы. Первая из них состоит из форм с цилиндрическим, как правило, более или менее вытянутым телом, охотящихся на насекомых-келлсфагов и живущих в их ходах. К этой большой и гетерогенной подгруппе относятся прежде всего все представители нескольких подсемейств, в строении которых крайняя специализация к обитанию в ходах сочетается с плезиоморфными признаками (в частности, в строении гепталлий): очень изолированные в системе *Niponiinae* и более близкие между собой, но почти столь же обособленные от прочих карапузиков, *Trypinae* и *Trypeticinae*. Далее, в этом же направлении эволюционировали представители 2 триб подсем. *Abraeinae* (*Teretriini* и *Plegaderini*), некоторые *Dendrophilinae* (*Paromalus*) и, наконец, часть родов триб *Exosternini* и *Platysomini* из подсем. *Histerinae*.

Остальные *Platysomini*, все *Hololeptini* и некоторые *Paromalini* (*Platylomalus*) образуют другую эволюционную подгруппу среди дендрофильных карапузиков, пойдя

по пути сильного уплощения тела, благодаря которому они способны жить под отмирающей корой вне ходов других насекомых.

Очевидно, неоднократно возникало в различных подсемействах карапузиков также приспособление к мирмекофильному образу жизни. Исходным для него, по-видимому, также было питание личинками, в поисках за которыми *Histeridae* прошикали в муравейники. При этом в ряде групп, например среди *Saprininae* (*Myrmetes*), *Dendrophilinae* (*Dendrophilus pygmaeus* (L.)), *Histerini* (*Margarinotus ruficornis* (Grimm)), мирмекофильные формы еще очень слабо эволюционировали и морфологически едва отличаются от своих свободноживущих родичей. Среди *Exosternini* известен ряд заметно специализированных мирмекофильных форм, а из этой трибы можно вывести целиком мирмекофильное подсем. *Metaeriinae*. Пока неясны родственные связи другого высокоспециализированного мирмекофильного подсемейства — австралийских *Chlamydopsinae*. В своих крайних проявлениях мирмекофилия привела к выработке крайне специализированных симфильных форм, например *Eucurtia* (см. стр. 46).

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В имагинальной и личиночной фазах подавляющее большинство *Histeridae* — активные хищники-энтомофаги, и поэтому многие из них имеют существенное значение как регуляторы численности вредных членистоногих. При этом следует отметить, что скрытый образ жизни большинства представителей *Histeridae* затрудняет правильную оценку их полезной роли, которую легче недооценить, чем переоценить.

С практической точки зрения наиболее важны, с одной стороны, карапузики, уничтожающие личинок синантропных мух и других насекомых, имеющих медицинское и ветеринарное значение, с другой — естественные враги стволовых вредителей.

Значение карапузиков, особенно видов рода *Saprinus*, в качестве истребителей падальных мух отмечалось еще Фабром (Фабр, 1905), который дал красочное описание их деятельности на трупах. Впоследствии данные об исключительно активном истреблении личинок синантропных мух (как падальных, так и навозных видов) карапузиками родов *Saprinus*, *Chalcionellus* и *Atholus* были получены в Таджикистане (Крыжановский, 1944). Было установлено, что эти жуки, действуя вместе с другими хищниками, в частности со стафилидами и с муравьями рода *Pheidole*, способны уничтожить более 90% всех вышедших личинок мух и что в некоторых случаях это истребление может быть почти полным. Имеется также ряд других наблюдений, показывающих, что *Histeridae* являются важнейшими врагами личинок мух (Nuorteva, 1970, и др.).

Были сделаны и попытки использования карапузиков для биологической борьбы с синантропными мухами. Крупный индо-малайский *Pachylister chinensis* (Quens.) был в 1938 г. интродуцирован с Явы на Фиджи и Зап. Самоа для борьбы с личинками комнатной мухи, развивающимися в помете крупного рогатого скота (Bognemisz, 1968); позже, по тем же данным, этот вид был завезен на ряд других островных групп (включая Гавайи, Три니다д и Маврикий), но успешно акклиматизировался только на Соломоновых о-вах, Новой Британии и Новых Гебридах; завозился он также в Сев. Австралию (Квинсленд) для борьбы с жигалкой *Haematobia*, но здесь его численность осталась невысокой. На о-вах Фиджи *P. chinensis* имеет 6—8 поколений в год и очень эффективен; при этом 1 жук способен уничтожить за день до 12 личинок *Musca*. Эффективность действия этого вида снижается, однако, тем, что он обитает лишь в более влажных районах (на Фиджи — с осадками не менее 2500 мм в год) и в то же время избегает затенения, а также тем, что жуки никогда не истребляют всех личинок в куче. Можно думать, что параллельное введение в биоценозы других более мелких видов карапузиков, сопутствующих *P. chinensis* в Юго-Вост. Азии (например, *Eusantalus latitibius* (Mars.), виды *Atholus*), может заметно повысить эффективность истребления личинок мух.

Основательного изучения заслуживает вопрос о медико-санитарной роли *Histeridae* в норах и гнездах, где они очень обильны. Наибольший интерес в этом отношении представляют виды родов *Gnathoncus* Jacq.-Duv., *Pholioxenus* Rehd. и другие пидикольные *Saprininae*, а также некоторые *Dendrophilinae* и представители рода *Margarinotus* Mars., которые вместе со стафилидами составляют важнейший компонент норных биоценозов. Так, имеются наблюдения, что в Нижнем Поволжье и в Туркмении *Gnathoncus suturifer* Rtt. активно поедает блох и их личинок в норах сусликов. Аналогичные данные имеются для Забайкалья (Бычков, 1933) в отношении *Margarinotus hailar* Wenz. (был определен как *Hister koltzei* Schm.). Сходную роль, очевидно, выполняют и другие норные и гнездовые *Histeridae*, тем самым содействующие естественной дезинсекции нор и гнезд. С другой стороны, *Histeridae* часто поедают личинок падальных мух на трупах животных, погибших от эпизоотий (в том числе от чумы), а эти личинки, как экспериментально доказано, могут содержать бактерии чумы и других опасных инфекций. Встает вопрос о судьбе этих бактерий в организме жуков. В исследованных в лабораторных условиях жуках *Margarinotus cadaverinus* (Hoffm.) чумные бактерии

не были обнаружены (Russo, 1930), однако полученные данные нуждаются в дополнительной проверке.

Меньше значение карапузиков, питающихся на поверхности почвы или растений. Так, *Margarinotus bipustulatus* (Schrk.) неоднократно отмечался поедающим свекловичных долгоносиков и гусениц совки-гаммы. *Saprinus virescens* (Payk.) преследует личинок листоедов из родов *Phaedon* и *Gastroidea*, а *Hister helluo* Truqui — личинок *Agelastica alni* (L.), однако последние 2 вида карапузиков относительно редки.

Зато некоторые обычные подкорные *Histeridae* из родов *Platysoma*, *Cylister*, *Paromalus* и *Plegaderus* иногда встречаются в очень значительных количествах на деревьях, заселенных короедами и другими стволовыми вредителями, и поэтому уже давно обратили на себя внимание лесных энтомологов. Так, В. Н. Старк (1926а) отметил, что в Брянской обл. *Cylister oblongus* (F.) является важным регулятором численности большого лесного садовника (*Blastophagus piniperda* (L.)) и при благоприятных условиях способен истреблять очень значительную часть популяции короеда. Аналогичные наблюдения были сделаны О. Л. Крыжановским в отношении *Cylister linearis* Eg. и *Paromalus parallelepipedus* (Hbst.) при размножении короеда-типографа *Ips typographus* L. в оловых насаждениях Московской обл. в 1940—1941 г. В Приморье *Paromalus vernalis* Lew. вместе со стафилидами из рода *Nudobius* успешно уничтожает короедов на корейском кедре (наблюдения автора в 1969 г. в Комаровском заповеднике). Крупные виды *Histeridae* (*Cylister* и *Platysoma*) поедают также личинок и куколок дровосеков, например *Acanthocinus aedilis* (L.), *Crioccephalus rusticus* (L.) и др., а для *Plegaderus vulneratus* (Panz.) отмечено поедание яиц короедов.

Нужно отметить, однако, что массовое размножение карапузиков обычно отстает от размножения короедов, и поэтому они не могут предохранить уже зараженные короедами деревья. Зато они способны предотвратить дальнейшую вспышку размножения и расселения вредителей, уничтожая их в первичных очагах и не допуская массового разлета короедов из мест размножения и образования вторичных очагов.

Полезная деятельность дендрофильных *Histeridae* заслуживает внимания лесных энтомологов и нуждается в проведении дополнительных исследований.

Предпринимались попытки практического использования некоторых *Histeridae* для борьбы биологическим методом с вредителями тропических культур. Попытки эти касались главным образом крупного *Plaesius javanus* Eg., который в Индо-Малайской области играет роль главного естественного врага слоника *Cosmopolites sordidus* Germ. — опаснейшего врага бананов, в стволах которых развиваются личинки слоника («banana borer» прикладной литературы). Жук *P. javanus* поедает до 8 взрослых личинок слоника в день, а личинка — более 30 личинок слоника в день (Jepson, 1914). В 1913 г. *P. javanus* был в числе 3500 экз. завезен с Явы на Фиджи и здесь к 30-м годам акклиматизировался, причем вред от слоника заметно сократился. В 1928 г. этот вид был интродуцирован с Явы также в Сев.-Вост. Австралию (Квинсленд), где к 1932 г. обнаружен на всех фазах развития, однако количество его росло медленно (возможно, в связи с длительностью жизненного цикла и небольшим числом откладываемых яиц). Имеются данные, что в настоящее время этот вид успешно акклиматизировался в Австралии. Неудачными были попытки интродукции *P. javanus* на Гавайские о-ва (1910 г.) и на Ямайку (1918 г.). В 1934 г. несколько партий этого вида были завезены в Уганду (Вост. Африка), по дальнейших сведений о его интродукции в этом районе не удалось обнаружить.

Наряду с многочисленными наблюдениями, указывающими на пользу, которую карапузики приносят уничтожением вредных насекомых, имеется единственное пока указание на их прямой вред культурным растениям: в ФРГ (Ганновер) было отмечено, что *Acritus nigricornis* (Hoffm.) вредил культуре шампиньонов, споры которых жуки, якобы, поедают (Balachovsky et Mesnil, 1936). Это утверждение, однако, очень сомнительно, поскольку в США отмечено, что в грибных теплицах *Acritus* sp. истребляют ногохвосток и, может быть, клещей (Damis, 1935).

Подводя итог, мы должны признать карапузиков важным регулятором численности многих вредных насекомых, прежде всего стволовых вредителей леса и синантропных мух. В связи с этим они заслуживают серьезного внимания исследователей и практиков.

ЛИТЕРАТУРА

- (Баллион Э.) Ballion E. 1870. Eine Centurie neuer Käfer aus der Fauna der Russischen Reichs. Bull. Soc. Nat. Mosc., XLIII, 1 : 320—353.
 (Беккер А.) Becker A. 1871. Reise nach Temir-Chan-Schura und Derbent mit Ergänzungen zur Fauna von Astrachan und Sarepta. Bull. Soc. Nat. Mosc., XLIV, 1 : 290—302.
 Бычков В. А. 1933. Стафилиды (*Coleoptera*), живущие в гнездах грызунов в роли естественных врагов блох. Эптом. обозр., XXV, 1—2 : 94—100.

- В о р о н ц о в с к и й П. А. 1914. Материалы к изучению фауны *Insecta* окрестностей г. Оренбурга. Изв. Оренб. отд. Русск. геогр. об-ва, XXIV : 147, 148.
- (Г е б л е р Ф. А.) G e b l e r F. A. 1830. Bemerkungen über die Insecten Sibiriens, vorzüglich des Altai. Ledebour's Reise, II : 523—751.
- (Г е б л е р Ф. А.) G e b l e r F. A. 1845. Charakteristik der von H. Schrenk in den Jahre 1841—1843 in den Steppen des Dsungarei gefundenen neuen Coleopterenarten. Bull. Phys. Acad. St.-Petersb., III : 97—106.
- (Г е б л е р Ф. А.) G e b l e r F. A. 1859. Verzeichnis der von Herrn Schrenk in der Kreis Ajagus und Kikkaraly in der östlichen Kirgisensteppe und in der Songarey in den Jahren 1840—1843 gefundenen Kaferarten. Bull. Soc. Nat. Mosc., XXXII, I : 426—519; II : 315—356.
- (Г о х г у т И.) H o c h h u t h J. 1872. Enumeration der in der russischen Gouvernements Kiew und Volhynien bisher aufgefundenen Käfer. Bull. Soc. Nat. Mosc., XLV, 2 : 195—234, 283—322 (*Histeridae* : 227—228).
- Ж у р а в л е в С. М. 1914. Материалы к фауне жесткокрылых Уральской обл. Тр. Русск. энт. об-ва, XLI, 3 : 1—61.
- З а й ц е в Ф. А. 1906. Материалы для фауны жесткокрылых Новгородской губ. Тр. Пресноводн. биол. станции. СПб. об-ва естествоисп., II : 78—141.
- (К е п и г Э.) K o e n i g E. 1899. *Coleoptera* Caucasica. In: Radde, Mus. Cauc., Tiflis : 339—403.
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1944. Хищные жуки Таджикистана, уничтожающие личинок мух. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 13, 1 : 73—78.
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1959. Новый вид псаммофильного жука (*Coleoptera*, *Histeridae*) из Туркменской ССР. Энт. обзор., XXXVIII, 1 : 216—218.
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1965а. Сем. *Histeridae* — карапузики. В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Под ред. Г. Я. Бей-Биенко. II : 95—104.
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1965б. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии (главным образом на материале по жесткокрылым). Л. : 1—420 (*Histeridae* : 117—130).
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1966. Новые виды жуков-гистерид (*Coleoptera*, *Histeridae*) фауны СССР. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, XXXVII. Новые виды насекомых фауны СССР : 51—59.
- (К р ы ж а н о в с к и й О. Л.) K r u z h a n o v s k i j O. L. 1971а. The principal peculiarities of Histerid fauna of the Eurasiatic continent. Proc. XIII Intern. Congr. of Entom., I : 159—160.
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1971б. Основные закономерности состава фауны сем. *Histeridae* (*Coleoptera*) Евразийского континента. Зоол. журн., 50, 12 : 1813—1817.
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1972а. К фауне *Histeridae* (*Coleoptera*) Монгольской Народной Республики. I. Насекомые Монголии, вып. 1 : 429—444.
- (К р ы ж а н о в с к и й О. Л.) K r u z h a n o v s k i j O. L. 1972б. On the taxonomy of Extra-Palaeartic *Histeridae* (*Coleoptera*). Ent. Scand., 3 : 19—25.
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1973. Пути эволюции жуков семейства *Histeridae*. Зоол. журн., 52, 6 : 873—878.
- К р ы ж а н о в с к и й О. Л. 1974а. К фауне *Histeridae* (*Coleoptera*) Монгольской Народной Республики. II. Насекомые Монголии, вып. 2 : 102—109.
- (К р ы ж а н о в с к и й О. Л.) K r u z h a n o v s k i j O. L. 1974б. Results of the Czechoslovak-Iranian entomological expedition to Iran, 1970. 11. *Histeridae*. Acta entom. Mus. Nation. Pragae, suppl. 6 : 109—118.
- (К р ы н и ц к и й И.) K r u n i c k i J. 1832. Enumeratio Coleopterorum Rossiae meridionalis et praecipue in Universitatis Caes. Charkovensis circulo obvenerunt etc. Bull. Soc. Nat. Mosc., V : 69—179.
- Л е б е д е в А. Г. 1905. Материалы для фауны жуков Казанской губернии, I. Тр. Русск. энт. об-ва, XXXVII : 322—438.
- Л е б е д е в А. Г. 1912. Материалы для фауны жуков Казанской губернии, II. Русск. энт. обзор., XII : 336.
- Л е б е д е в А. Г. 1925. Материалы для фауны жуков Казанской губернии, III. Русск. энт. обзор., XIX : 133—138.
- (Л е д е р Г.) L e d e r H. 1888. Coleopteren der Talysch-Gebietes. In: Radde. Die Fauna und Flora des südwestlichen Caspi-Gebietes. Leipzig : 89—235 (*Histeridae* : 126—128).
- Л у ч н и к В. Н. 1914. Ивовый шелкопряд. Защ. раст. от вредит., № 4/22 : 1—3.
- (М е н е т р и э Э.) M é n é t r i é s E. 1832. Catalogue raisonné des objets de zoologie requeillis dans un voyage au Caucase et juscuáaux frontieres de la Perse. St.-Petersb., 4 : 1—271.
- (М е н е т р и э Э.) M é n é t r i é s E. 1849. Catalogue des insectes requeillis par feu Lehmann. Mem. Acad. St.-Petersb., (6) VIII : 17—66, 219—329, 4 tab.

- (Мочульский В. И.) M o t s c h o u l s k y V. I. 1845. Remarques sur la collection des Coléoptères Russes de M. Article I. Bull. Soc. Nat. Mosc., XVIII, 1 : 1—127, 3 ta).
- (Мочульский В. И.) M o t s c h o u l s k y V. I. 1849. Coléoptères recus d'un voyage de M. Handschuh dans le midi de l'Espagne. Bull. Soc. Nat. Mosc., XXII, III : 52—163.
- (Мочульский В. И.) M o t s c h o u l s k y V. I. 1856. Enumeration des nouvelles espèces des Coléoptères rapportés de ces voyages. Bull. Soc. Nat. Mosc., XXX, II : 490—517.
- (Мочульский В. И.) M o t s c h o u l s k y V. I. 1858. Sur les collections Coléoptérologiques de Linne et de Fabricius. 4. Études entom., VIII : 123—158.
- (Мочульский В. И.) M o t s c h o u l s k y V. I. 1860a. Coléoptères rapportes de la Songarie par M. Séménof. Mem. Biol. Acad. St.-Petersb., III : 290—309.
- (Мочульский В. И.) M o t s c h o u l s k y V. I. 1860b. Coléoptères de la Sibirie orientale et en particulier des rives de l'Amour. In: Schrenks Reise Forsch. Amurland, St.-Petersb., II : 77—257.
- (Мочульский В. И.) M o t s c h o u l s k y V. I. 1861. Insectes du Japon. Études entom., IX : 4—39.
- (Мочульский В. И.) M o t s c h o u l s k y V. I. 1866. Catalogue des Insectes reçus du Japon. Bull. Soc. Nat. Mosc., XXXIX : 163—208.
- Плигинский В. 1912. Жуки Крыма, II. Зап. Крымск. об-ва естествоисп., II : 1—26.
- Померанцев Д. 1908. Список жуков г. Вельска и других мест Вологодской губ. Horae Soc. Ent. Ross., XXXVIII : 421—501.
- Поспелов В. П. 1913. Свекловичный долгоносик и меры борьбы с ним. С.-х. монография. Изд. 2-е. Изд. главн. упр. землеустр. и землед. (департ. землед.) : 1—116.
- Рейхардт А. Н. 1921. Жуки-карапузики (*Histeridae*) Петроградской губернии. Фауна Петрогр. губ., II, № 4 : 1—45.
- Рейхардт А. Н. 1922a. Новые виды рода *Hister* (*Coleoptera*, *Histeridae*) из Азиатской России. Ежегодн. Зоол. музея АН, XXIII : 507—511.
- (Рейхардт А. Н.) R e i c h a r d t A. N. 1922b. Ueber einige Histeridentypen von Ménétries nebst einer Uebersicht der mit *Hister castaneus* verwandten Arten (*Coleoptera*). Русск. энт. обозр., XVIII : 49—52.
- (Рейхардт А. Н.) R e i c h a r d t A. N. 1923. Was ist *Saprinus concinnus* auct.? Ent. Mitt. Berlin—Dahlem, XII, 5/6 : 235—244.
- (Рейхардт А. Н.) R e i c h a r d t A. N. 1924. Zwei neue Histeriden aus Turkestan. Ent. Blätt., XX : 162—166.
- Рейхардт А. Н. 1925a. О роде *Pachylopus* Er. (*Coleoptera*, *Histeridae*) и его ближайших родичах. Докл. АН СССР : 135—138.
- Рейхардт А. Н. 1925б. Обзор карапузиков (*Histeridae*) Европейской России, живущих под корой деревьев. Изв. энт. и фитопатол. бюро Уральск. об-ва любит. естествозн., № 3 : 1—9, рис. 1—6.
- (Рейхардт А. Н.) R e i c h a r d t A. N. 1925в. Zur Kenntnis der Histeridenfauna der Kirgisensteppe und des Altai. Entom. Blätt., XXI : 108—113.
- (Рейхардт А. Н.) R e i c h a r d t A. N. 1925г. Des species nova secunda generis *Dendrophilopsis* Schm. (*Coleoptera*, *Histeridae*). Русск. энт. обозр., XIX : 61—62.
- Рейхардт А. Н. 1925д. Заметка о типах *Histeridae*, описанных Гохгутом. Русск. энт. обозр., XIX : 157—158.
- Рейхардт А. Н. 1926a. К фауне карапузиков Восточного Закавказья. Изв. Ставроп. энт. об-ва, II : 1—26.
- (Рейхардт А. Н.) R e i c h a r d t A. N. 1926б. Ueber die mit *Pachylopus* Er. verwandten Gattungen. Entom. Blätt., XXII : 12—18.
- Рейхардт А. Н. 1926в. Заметки о палеарктических *Histeridae*, I. Русск. энт. обозр., XX : 269—274.
- (Рейхардт А. Н.) R e i c h a r d t A. N. 1929a. De *Histeridae* (*Coleoptera*) novis faunae palaearticae. Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, XXX : 285—304.
- (Рейхардт А. Н.) R e i c h a r d t A. N. 1929б. Ueber Vertreter der Gattung *Niponius* (*Coleoptera*, *Histeridae*) in der russischen Fauna. Русск. энт. обозр., XXIII : 273—275.
- Рейхардт А. Н. 1930a. Заметки о палеарктических *Histeridae*, II. Русск. энт. обозр., XXIV : 46—55.
- Рейхардт А. Н. 1930б. Жуки сем. *Histeridae*. Тр. Памирской экспедиции 1928 г., II, зоология : 1—26.
- Рейхардт А. Н. 1931a. Материалы к фауне *Histeridae* (*Coleoptera*) Якутии. Ежегодн. зоол. музея АН СССР, XXXII : 559—564.

- (Рейхардт А. Н.) Reichardt A. N. 1931b. Sur un nouveau représentant du genre *Philothis* Rehd. (*Coleoptera, Histeridae*). Докл. АН СССР : 308—311.
- (Рейхардт А. Н.) Reichardt A. N. 1932. Beiträge zu einer Monographie der *Saprininae*. I. Teil. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 18, I : 1—168.
- (Рейхардт А. Н.) Reichardt A. N. 1933a. Uebersicht der palaearktischen Arten der Gattung *Onthophilus* Leach (*Col., Histeridae*). Sborn. entom. odd. Nar. Musea v Praze, XI, 93 : 137—144.
- (Рейхардт А. Н.) Reichardt A. N. 1933b. Eine neue *Niponius*-Art aus dem Ussurigebiet (*Coleoptera, Histeridae*). Notulae entom., XIII : 90—91.
- (Рейхардт А. Н.) Reichardt A. N. 1934. *Histeridae*. In: Schwedisch-Chinesische wissenschaftliche Expedition nach der nord-westlichen Provinzen Chinas. *Coleoptera*, 7. Ark. Zool., XXVII, A, N 9 : 1—6.
- (Рейхардт А. Н.) Reichardt A. N. 1935. Notiz über *Plegaderus haraldi* Jansson (*Col., Histeridae*). Mem. Soc. pro Fauna et Flora Fenn., 10 (1933—1934) : 395—398.
- Рейхардт А. Н. 1938. Описание новых представителей *Histeridae* с замечками об известных видах. Энтом. обозр., XXVII, 3—4 : 234—238.
- Рейхардт А. Н. 1941. Фауна СССР (н. с.). Жесткокрылые, V, 3. *Sphaeritidae* и *Histeridae*. М.—Л. : 1—420.
- Рейхардт А. Н. и Крыжановский О. Л. 1964. К фауне жуков сем. *Histeridae* юго-восточного Китая. Энтом. обозр., XLIII, 1 : 170—174.
- Самко К. 1929. К фауне *Histeridae* Тобольского округа. Русск. энтом. обозр., XXIII : 277—279.
- Сахаров Н. Л. 1904. Жуки окрестностей Мариинского земледельческого училища и других мест Саратовской губ. Тр. Саратовск. об-ва естествоисп., IV, 2.
- Семенов А. П. 1899. Несколько соображений о прошлом фауны и флоры Крыма. Зап. СПб. Акад. наук, (8) VIII, 6 : 1—19.
- Силантьев А. А. 1894. Фауна Падов, имения В. Л. Нарышкина, Балашовского уезда, Саратовской губ. СПб. : 1—213.
- Сольский С. М. 1874. Путешествие в Туркестан А. П. Федченко. Жесткокрылые, I. Изв. общ. любит. естествозн., антропол. и геогр., XI, 5 : 1—398 + I—XXIV, 4 табл.
- Старк В. Н. 1926a. Список *Histeridae* Брянской губернии. Тр. Смоленск. об-ва естествоисп. и врачей, 1 : 147—152.
- Старк В. Н. 1926b. Влияние жука-карапузика *Platysoma oblongum* F. на развитие в сосновых шишках *Blastophagus piniperda* L. Защ. раст., III, № 4—5 : 339—348.
- Стриганова Б. Р. 1964. *Histeridae*. В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. Под ред. М. С. Гилярова. М. : 1—918 (*Histeridae* : 204—206).
- Фабр Ж. 1905. Инстинкт и нравы насекомых. СПб., II : 1—607 (*Histeridae* : 183, 467).
- (Фальдерман Ф.) Faldermann F. 1835a. Fauna entomologica Transcaucasica. *Coleoptera*. I. Nouv. Mem. Soc. Nat. Mosc., IV : 1—310, IV : 1—310, 10 tab.
- (Фальдерман Ф.) Faldermann F. 1835b. Colcopteororum ab ill. Bungio in China boreali, Mongolia et montibus Altaicis collectorum nec non ill. Turczanoffio et Stschukino e provincia Irkutsk missorum illustrationes. Mem. Acad. St.-Petersb., II : 335—464, 5 tab.
- (Фишер-Вальдгейм Г. И.) Fischer-Waldheim G., von. 1822, 1823, 1824. Entomographia Imperii Rossici, I, II, Mosquae : 208—264.
- Хнзорян С. М. 1957. Новые виды жесткокрылых из Талыша. Изв. АН АзербССР, сер. биол. и с.-х. наук, 1959, № 3 : 57—62.
- Черкунов Н. 1889. Список жуков, водящихся в Киеве и его окрестностях. Зап. Киевск. об-ва естествоисп., X (1888) : 147—204.
- Шряев Н. П. 1903. Новый вид *Hister* из Южной России. Русск. энтом. обозр., III : 16.
- Шпет Г. И. 1925. К фауне *Histeridae* Киевской губернии. Русск. энтом. обозр., XIX : 217—218.
- Яблоков-Хнзорян С. М. 1961. Опыт восстановления генезиса фауны жесткокрылых Армении. Изд. АН АрмССР, Ереван : 1—266.
- Яблоков-Хнзорян С. М. 1964. Жесткокрылые Армянской ССР, живущие в порах, гнездах и муравейниках (фалеофилы, нидиколы и мирмекофилы). Зоол. сборн. Зоол. ин-та АН АрмССР, 13 : 187—212.
- Якобсон Г. Г. 1911, 1915. Жуки России и Западной Европы. СПб., IX : 637—653 (*Histeridae*); XI : 869 (*Sphaeritidae, Synteliidae*).
- Яковлев А. И. 1902. Список жуков Ярославской губернии. Тр. Ярославск. об-ва естествоисп., I : 88—168.
- Arnett R. H. 1962. The beetles of United States. Washington : 1—1112.
- Aubé Ch. 1842. Notes sur quelques Coléoptères nouveaux. Ann. Soc. Ent. Fr., XI : 225—237.

- A u b é Ch. 1850. Description de quelques Insectes Coléoptères appartenant à l'Europe et à l'Algérie. Ann. Soc. Ent. Fr., (2) VIII : 299—346.
- A u d r a s G. et T h e r o n d J. 1950. Catalogue des Histerides de la région Lyonnaise. Bull. Soc. Linn. Lyon, 49 : 138—143.
- A u z a t V. 1914. A propos d'*Hister cadaverinus* et d'*H. striola* Sahlb. (succicola Thoms.). Bull. Soc. Ent. Fr., 1914 : 171—173.
- A u z a t V. 1916—1925. *Histeridae* gallo-rhenane. Misc. Ent., XXIV—XXXIII, sep. pagin. : 3—130, fig. 1—123.
- A u z a t V. 1917. Revision des *Gnathoncus* françaises. Bull. Soc. Ent. Fr., 1917 : 206—208.
- A u z a t V. 1920. Quelques observations sur la sculpture superficielle des Histerides, variétés nouvelles, synonymies. Echange, XXXVI, № 399 : 1—4.
- A u z a t V. 1921. Description d'un nouveau *Pachylopus* d'Algérie. Bull. Soc. Ent. Fr., 1921 : 191.
- A u z a t V. 1922, 1926, 1927, 1928. Notes sur les Histerides. Misc. Ent., XXXI : 57, XXXIV : 73, 83—84; XXXV : 73, 74; XXXVI : 54.
- B a c h M. 1856. Nachträge und Verbesserungen zur Käferfauna von Nord und Mitteldeutschland. Stett. ent. Ztg., XVII : 241—247.
- B a l a c h o w s k y A. et M e s n i l L. 1936. Les insectes nuisibles aux plantes cultivées. Leur moeurs, leur destruction. Paris, II : XI+1141—1921, 368 figs.
- B a u d i a S e l v e F. 1864. Coleopterorum messis in der ins. Cypro et Asia Minore ab. Eug. Truqui congregata recensito. Berl. Ent. Zeitschr., VIII : 195—233.
- B a u d u e r 1876. Chasses aux Coléoptères dans les environs de Sos (Lot-et-Garonne). Bull. Soc. Ent. Fr. (S) VI : CXXX—CXXXII.
- B i c k h a r d t H. 1907. Käfer in Nestern, Entom. Blätt., III : 81—86, 97—102.
- B i c k h a r d t H. 1908, 1909, 1910a, 1911a. Beiträge zur Kenntnis der Histeriden, I—VII. Entom. Blätt., IV (1908) : 41—48, 185—188; V (1909) : 201—203, 220—224, 240—246; VI (1910) : 177—186, 223—227; VII (1911) : 107—113.
- B i c k h a r d t H. 1910b. *Histeridae*, in: J u n k et S c h e n k l i n g, Catalogus Coleopterorum, 24 : 1—137.
- B i c k h a r d t H. 1911b. Verzeichnis der in den Nestern von Warmblütern gefundenen Käfer. Arch. Naturg., LXXVII, Suppl. 1 : 11—18.
- B i c k h a r d t H. 1912a. Neue Histeriden und Bemerkungen zu bekannten Arten (Col.) Ent. Mitt. Berlin—Dahlem, I : 289—294.
- B i c k h a r d t H. 1912c. Bemerkungen über paläarktischen Histeriden. Ent. Blätt., VIII : 87—91.
- B i c k h a r d t H. 1912c. Zufällige Käferfunde. Ent. Blätt., VIII : 317.
- B i c k h a r d t H. 1913a. H. Sauters Formosa-Ausbeute. *Histeridae*, II (16. Beitrag zur Kenntnis). Ent. Mitt. Berlin—Dahlem, II : 166—177.
- B i c k h a r d t H. 1913b. Histeridenstudien. Deutsche Ent. Zeitschr. : 696—701.
- B i c k h a r d t H. 1914a. Das System der Histeriden (vorläufige Mitteilung). Entom. Blätt., X : 305—308.
- B i c k h a r d t H. 1914b. Neue Histeriden und Bemerkungen zu bekannten Arten. Entom. Blätt., X : 309—316.
- B i c k h a r d t H. 1914c. Die Bedeutung der Histeriden im Kämpfe gegen die Waldverderber. Zeitschr. angew. Entom., I : 381—384.
- B i c k h a r d t H. 1916. Biologische Notizen über paläarktischen Histeriden. Entom. Blätt., XII : 49—54.
- B i c k h a r d t H. 1916—1917. Coleoptera, fam. *Histeridae*. In: P. W y t s m a n n, Genera Insectorum, 166a, b : 1—302, t. 1—15.
- B i c k h a r d t H. 1918a. Neue paläarktische Histeriden und Bemerkungen zu bekannten Arten. Entom. Blätt., XIV : 226—232.
- B i c k h a r d t H. 1918b. Neue Histeriden aus dem Ungarischen National Museum und Bemerkungen zu bekannten Arten. Ann. Mus. Nat. Hung., 16 : 283—289.
- B i c k h a r d t H. 1919a. Die *Histerini* des aethiopischen Faunengebiets. Abh. Verein Naturk. Cassel, LV : 1—158.
- B i c k h a r d t H. 1919b. Eine neue indomalayische Histeridengattung. Entom. Blätt., XV : 213—217.
- B i c k h a r d t H. 1920a. Histeridenstudien. Entom. Blätt., XVI : 29—32.
- B i c k h a r d t H. 1920b. Uebersicht der mit *Hister terricola* und *cadaverinus* verwandten paläarktischen Arten. Entom. Blätt., XVI : 97—102.
- B i c k h a r d t H. 1921. Die Histeriden des aethiopischen Faunengebiets. I—II. Arch. Naturg., LXXXVI, A, 6 : 43—145, 146—208.
- B i n a g h i G. et M o r o G. B. 1946. Il *Saprinus semistriatus* Scr. e specie affine in Italia. Boll. Soc. Ent. Ital., LXXVI : 59—63, fig. 1—16.
- B l a c k b u r n e T. 1903. Further notes on Australian *Coleoptera* with description of new genera and species. Trans. Roy. Soc. S. Austral., XXXII : 92—182.
- B l a t t n y C. 1924. Entomologicke poznámky. Ochrana rostlin, V, 1 : 9—10.

- B l u n c k H. 1925. Syllabus der Insektenbiologie. Coleopteren, 1. Lief. 1, Berlin : 1—136 (*Histeridae* : 129—136).
- B o d e m e y e r E. v. 1900. Quer durch Klein-Asien in der Bulgar-Dagh. Emmelungen : 1—169 (*Histeridae* : 112—119).
- B o h e m a n. 1858. *Coleoptera*, in: Kongliga Svenska Fregatten Eugenie Resa Omkring Jordan under Befäll af C. A. Virgin, 1851—1853. Vetenskapl. Jakttegelser, Insecten, I : 1—112.
- B o r n e m i s z a G. 1968. Studies on the histerid beetle *Pachylister chinensis* in Fiji and its possible value in the control of buffalo-flies in Australia. Austral Journ. Zool., 16, 4 : 673—688.
- B ö v i n g A. G. and C r a i g h e a d F. G. 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order *Coleoptera*. Ent. Amer., Brooklyn, 11 : 1—351, 125 pls.
- B r a h m N. J. 1790. Insecten-Kalendar. Mainz, I : 92+248 pp.
- B r a n c s i k K. 1900. Additamenta ad faunam provinciae russicae asiaticae Transcaspia. Jahresh. Naturf. Verein Trencsén. XXI—XXII : 106—134 (*Histeridae* : 113).
- B r a u n s H. 1912. Über südafrikanische Käfer als Termitengäste. Entom. Blätt., VIII : 273.
- B r e t h e s J. 1923. Description de deux nouveaux Coléoptères du Chili. Rev. Chil. Hist. Nat., 27 : 39—43.
- B u r g e o n L. 1939. Catalogue raisonnés de la faune entomologique du Congo Belge. Les *Histeridae* du Congo Belge. Ann. Mus. Congo Belge, C, Zool., ser. III (II) 5 : 49—120.
- B u y s s o n H., du. 1910. Materiaux pour servir a l'histoire des insectes de l'Aulne. Ann. Soc. Ent. Fr., 79 : 105—128.
- C a i l l o l H. 1913. Catalogue des Coléoptères de Provence, 2-me part. Mem. Soc. Linn. de Provence, 3 : 1—602 (*Histeridae* : 64—99).
- C a r n o c h a n F. G. 1917. *Hololeptinae* of United States. Ann. Ent. Soc. Amer., X : 367—398, pls. 28—36.
- C a s e y T. L. 1893. Coleopterological Notes, V. Ann. New York Acad. Sci., 7 : 281—606 (*Histeridae* : 533—578).
- C a s e y T. L. 1916. Some random studies among the *Clavicornia*. Mem. Coleopt., 7 : 35—292 (*Histeridae* : 201—292).
- C h o b a u t A. 1922. Description d'une espee nouvelle de *Saprinus* du Nord de l'Afrique. Bull. Soc. Ent. Fr. : 233—235.
- C h o b a u t A. 1923. Coléoptères nouveaux du Maroc. Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc., III : 75—77.
- C o o m a n A., de. 1936. Remarques sur le genre *Bacanius* (Col., *Histeridae*) avec description d'un s. g. nouveaux *Müllerister* et d'une n. sp. *tonkinensis*. Notes ent. chin., Mus. Heude, Schanghai, II : 135—140.
- C o o m a n A., de. 1937a. Remarques sur les *Abraeus* du Tonkin (Col., *Histeridae*). Rev. Franc. d'Entom., 4 : 37—39.
- C o o m a n A., de. 1937b. Etude sur les genres *Paromalus* Er. et *Eulomalus* n. g. (Col., *Histeridae*) avec descriptions d'espees nouvelles. Notes ent. chin., Mus. Heude, IV : 89—167.
- C o o m a n A., de. 1939. Coléoptères *Histeridae* d'Extreme-Orient, principalement du Tonkin. Notes ent. chin., Mus. Heude, VI (2) : 61—76, VI (6) : 137—142.
- C o o m a n A., de. 1941. Coléoptères *Histeridae* d'Extreme-Orient, principalement du Tonkin. Notes ent. chin., VIII : 291—333. 1948. Coléoptères *Histeridae* d'Extreme-Orient. Notes ent. chin., Mus. Heude, XII : 123—141, 16 figs.
- C r e u t z e r Ch. 1799. Entomologische Versuche. Wien : 1—142, 3 Taf.
- C r o w s o n R. A. 1955. The natural classification of the families of *Coleoptera*. London : 1—187.
- C s i k i E. 1901. Bogorac, Coleopteren in: E. Zichy, Ergebnisse 3. Asiat. Forschungsreise, II, Zool. : 75—120.
- D a h l g r e n G. 1962. Über einige *Saprinus*-Arten (Col., *Histeridae*). Opusc. Entom., XXVII, 3 : 237—247, fig. 1—15.
- D a h l g r e n G. 1964. Fünf neue und einige andere Arten von *Saprinus* (Col., *Histeridae*). Opusc. Entom., XXIX, 1—2 : 152—162.
- D a h l g r e n G. 1967. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Saprinus* (Col., *Histeridae*). Opusc. Entom., XXXII, 3 : 213—224, 19 figs.
- D a h l g r e n G. 1968a. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Saprinus* (Col., *Histeridae*), 2. Opusc. Entom., XXXIII, 2 : 82—94.
- D a h l g r e n G. 1968b. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Saprinus* (Col., *Histeridae*). 3. Entom. tidskr., 89 : 255—268.
- D a h l g r e n G. 1969a. Zur Taxonomie der Gattungen *Chalcionellus*, *Hypocacculus*, *Baeckmanniolus* und *Hypocaccus* (Col., *Histeridae*). Entom. tidskr., 90 : 59—70.
- D a h l g r e n G. 1969b. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Saprinus* (Col., *Histeridae*). 4. Opusc. Entom., XXIV : 257—269.

- D a h l g r e n G. 1971. Zur Taxonomie der Gattung *Chalcionellus* und *Saprinus*. Ent. Tidskr., 92, 3—4 : 263—266.
- D a n i e l K. 1906. Neue paläarktische Koleopteren. Münchn. Kol. Zeitschr., III : 170—187.
- D e l a h o n P. 1913. Nachtrage zu Schilsky's Systematischem Verzeichnis der Käfer Deutschlands von 1909. Deutsche ent. Zeitschr. : 637—643.
- D e s b o r d e s H. 1916a. Contribution a la connaissance des Histerides. 2. Synopsis de divers groupes d'Histeridae. Ann. Soc. Ent. Fr., 85.
- D e s b o r d e s H. 1916b. Sur le *Saprinus* (*Hypocaccus*) *radiosus* Mars. et *interpunctatus* Schm. (*Col.*, *Histeridae*). Bull. Soc. Ent. Fr., 1916 : 230—231.
- D e s b o r d e s H. 1917. Contribution a la connaissance des Histerides. 3. Synopsis de divers groupes d'Histeridae. Ann. Soc. Ent. Fr., 86 : 163—192.
- D e s b o r d e s H. 1919a. Etude des Histerides de l'Indo-Chine. Ann. Soc. Ent. Fr., 87 (1918) : 341—424.
- D e s b o r d e s H. 1919b. Description d'une nouvelle espèce de *Xestipyge* d'Asie Mineure. Bull. Soc. Ent. Fr., 1919 : 206.
- D e s b o r d e s H. 1926. Fauna buruana. *Coleoptera* fam. *Histeridae*. Treubia, VII : 114—117.
- D e s b o r d e s H. et L e s n e P. 1914. Liste des types de Coléoptères Histerides décrits par S. de Marseul et conservés au Museum National d'Histoire naturelle. Bull. Mus. d'Hist. Nat., 5 : 270—284.
- D o d e r o A. 1922. In: Z a n o n V. Contributo allo conoscenza della fauna entomologica di Bengasi. Coleotteri. Mem. Soc. Ent. Ital., I : 112—139.
- D u f t s c h m i d C. 1805, 1812. Fauna Austriaca. Linz u. Leipzig, I, II : 1—311 ÷ 1—311.
- E i c h l e r W. 1929. Chrząszcze okolicy Eczmiadzinu Erywańskiej gub., Kaukaz połudn. (Zakavkazie). Polsk. Piśmo entom., VIII : 141—183.
- E r i c h s o n W. F. 1834. Übersicht der Histerids der Sammlung. In: Klug, Jahrb. Insektenkunde, I : 83—208.
- E r i c h s o n W. F. 1839. Die Käfer der Mark Brandenburg. Berlin, I, Abt. II : 385—740 (*Histeridae* : 649—687).
- E s c a l e r a M., de la. 1914. Coleopteros de Marruecos. Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat., ser. zool., 11 : 1—543 (*Histeridae* : 116—122).
- F a b r i c i u s J. Ch. 1775. Systema Entomologiae sistens Insectorum classis, ordines, genera, species adjectis, synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. Flensburgi et Lipsiae : XXX ÷ 832 pp.
- F a b r i c i u s J. Ch. 1792. Entomologia Systematica. Hafniae, t. I, 1 : XX ÷ 330 pp., 2 : 538 pp.
- F a b r i c i u s J. Ch. 1801. Systema eleutheratorum. Kiliae, I : XXIV ÷ 506 pp.
- F a h r a e u s O. J. 1851. Familia Histeres. In: B o h e m a n C. H., Insecta Caffra-riae, ann. 1838—1845ab. J. A. Wahlberg collecta, p. I, f. 2 : 529—557.
- F a i r m a i r e L. 1852. Excursion entomologique dans la baie de la Somme. Ann. Soc. Ent. Fr., (2) X : 663—691.
- F a i r m a i r e L. 1875. Coléoptères de la Tunisie, récoltes par. Mr. Abdul Kerim. Ann. Mus. Civ. Genova, VII : 475—540.
- F a l c o z A. 1914. Contribution a l'étude de la faune des microcavernes: Faune des terriers et des nids. Ann. Soc. Linn. Lyon (n. s.), LXI : 59—245, figs. 1—38.
- F e r r a r i. 1866. Drei neue Käfer aus der Oesterreichischen Monarchie, Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, XVI : 367—372.
- F i o r i A. 1905. Descrizioni di una nuove specie d'Histeride Italiano. Nat. Sicil., 18 : 4—7.
- F o r b e s W. T. M. 1922. The wing venation of Coleoptera. Ann. Ent. Soc. Amer., 15 : 328—352, pls.
- F o r s t e r J. R. 1771. Novae species insectorum, Centuria I. London, White : VIII ÷ 1—100.
- F o w l e r W. W. 1912. The fauna of British India including Ceylon and Burma. *Coleoptera*. I. General introduction, *Cicindelidae*, *Paussidae*. London : XX ÷ 529 pp.
- F u e n t e M., de la. 1908. Sinopsis los Histeridos de España, Portugal i Pirineos. Bol. Soc. Aragon Cienc. Nat., VII : 165—225.
- F u e n t e M., de la. 1912. Datos para la fauna de la provincia de Ciudad Real. Bol. R. Soc. Españ. Hist. Nat., 12 : 358—366.
- F u e n t e M., de la. 1924. Enumeracion de las especies zoologicas. . . de la provincia de Ciudad Real. Bol. Soc. Españ. Hist., Nat., 24 : 203—207.
- F u s s H. 1868. Neue deutsche Käferarten. Berl. Ent. Zeitschr., XII : 353—357.
- G a n g l b a u e r L. 1899. Die Käfer von Mitteleuropa, III, 1 : 1—1046 (*Histeridae* : 346—408).
- G a n g l b a u e r L. 1903. Systematisch-koleopterologische Studien. Münchn. Kol. Zeitschr., I : 272—319.

- Gardner J. M. C. 1926. Description of new species of *Niponiidae* and *Cerambycidae* from India. Ind. Forest Record, XII : 193—209, 1 pl.
- Gardner J. M. C. 1930. The early stages of *Niponius andrewesi* Lew. (*Col., Hist.*). Bull. entom. Res., XXI : 15—17, 1 pl.
- Gardner J. M. C. 1935. *Niponiinae*. In: P. Wytzman, Genera insectorum, fasc. 202 : 1—6.
- Gemminger M. et Harold E. 1868. Catalogus Coleopterorum, München, III : 1—384.
- Gerhard J. 1900. Neuheiten der schlesischen Käferfauna aus dem Jahre 1899. Deutsche Ent. Zeitschr. : 69—71.
- Gerhard J. 1903. Neuheiten der schlesischen Käferfauna aus dem Jahre 1902. Deutsche Ent. Zeitschr. : 237—240.
- Gerhard J. 1909. Die Käfer in Nestern. Ent. Blätt., V : 128—132, 145—147.
- Germar E. F. 1813. Beschreibung neuer Insecten. Magaz. Ent., I : 114—133.
- Germar F. F. 1817. Reise nach Dalmatien und das Gebiet von Ragusa Leipzig, II : 12+323 pp.
- Germar F. F. 1824. Insectorum species novae auf minus cognitae descriptionibus illustratae. Halle : XXIV+624 pp.
- Gomy Y. 1965. La larve de *Dendrophilus pygmaeus* L. Morphologie et biologie. Ann. Soc. Ent. Fr., n. s., 1, 1 : 23—28.
- Gozis M., de. 1886. Les Histerids Gallo-Rhenans. Avec catalogue supplementaire par A. Fauvel. Rev. d'Ent., Caen, V : 152—213.
- Gridelli E. 1930. Risultati zoologici della Missione inviata dalla R. Societa Geographica Italiana per l'esplorazione del'oasi di Giarabub. Coleotteri. Ann. Mus. Civ. Genova, LIV : 1—487 (*Histeridae* : 85—95).
- Gyllenhal L. 1807. Insecta suecica descripta. Coleoptera. Scaris. Vol. I : 12+572 pp.
- Habermann P. 1861. Notizen uber einige Arten der Gattung *Hister*. Berl. Ent. Zeitschr., V : 183—185.
- Hafez M. 1939. The external morphology of the full-grown larva of *Hister bimaculatus* L. Bull. Soc. Ent. Egypte, 23 : 344—348.
- Halbert J. N. Records of Irish Colcoptera. Ent. Monthly Mag., 73 : 82—87.
- Halstead D. G. H. 1963. Handbook for identification of British Insects, vol. IV, p. 10. *Coleoptera, Histeroidea*. London : 1—16.
- Handlirsch A. 1925. Systematik der Insekten in: Schröder's Handbuch der Entomologie. Jena, III : 377—1039 (*Histeridae* : 579—581).
- Harold E. 1877. Beiträge zur Käferfauna von Japan, III. Deutsche Ent. Zeitschr., XXI : 337—367.
- Harris T. W. 1837. Characteristic of some previously described North American Coleopterous Insects and descriptions of others. Trans. Hartford Nat. Hist. Soc., 1 : 65—99.
- Hatch M. H. 1939. Records of *Histeridae* from Iowa. J. Kansas ent. Soc., 11 : 17—20.
- Hatch M. H. 1962. The beetles of Pacific Northwest, p. 3. Univ. of Washington publ. in biol., 16, 3 : XVI+384 (*Histeridae* : 253—276).
- Heer O. 1842. Fauna Coleopterorum Helvetica. Turici : 12+652 pp.
- Herbst J. F. W. 1792. Natursystem aller bekannten in- und ausländischen Insecten. . . von C. G. Jablonsky, fortgesetzt von J. F. H. Herbst, Berlin, IV : 1—197, 12 Taf.
- Heselhaus M. 1915. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nidicolen. Tijdschr. voor Entom., LVIII : 265.
- Hetschko A. 1926. *Synteliidae*. In: Junk et Schenkling. Coleopterorum Catalogus, p. 83 : 13.
- Hinton H. E. 1945. The *Histeridae* associated with stored products. In: Insect Pests of Food, London : 309—340.
- Hisamatsu 1965. Some beetles from Formosa. Spec. Bull. Lepidopt. Soc. Japan, № 1 : 130—140, 17 figs.
- Hoffmann J. G. 1803. Monographie der Stutzkäfer (*Hister*). Ent. Hefte, Frankfurt a/M., I : 1—119, II : 120—128.
- Horion A. 1935. Nachtrag zu Fauna Germanica. Die Käfer des Deutsches Reiches. Krefeld : 1—358 (*Histeridae* : 209—241).
- Horion A. 1949. Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Frankfurt a/M., B. II, Palpicornia-*Staphylinioidea* (ausser *Staphylinidae*) : 1—388 (*Histeridae* : 317—369).
- Horn G. 1873. Synopsis of the *Histeridae* of the United States. Proc. Amer. Philos. Soc., XIII : 273—360, pl. V.
- Houlbert G. et Monnot E. 1922—1923. Fauna entomologique Armoricaire. *Histeridae*. Bull. Soc. Scient. et Med. de l'Ouest, Rennes, XXXI—XXXII, sep. pagin. : 1—75.
- Hubenthal 1909. Bemerkungen und Berechtigungs zur deutschen Käferfauna. Ent. Blatt., 5 : 22—24.

- I h s s e n G. 1950. *Saprinus semistriatus* Scriba — eine Mischart. Kol. Zeitschr., Frankfurt a/M., 1 : 176—190, 6 figs.
- I l l i g e r K. 1798. Verzeichnis der Käfer Preussens. Halle : XVI+ 510 pp.
- I l l i g e r K. 1807. Portugiesische Käfer. Magaz. f. Insektenkunde, VI : 29—49.
- J a c q u e l i n d u V a l C. 1852. Description de deux genres nouveaux et de plusieurs especes nouvelles de Coléoptères propres a la faune française. Ann. Soc. Ent. Fr., (2) X : 695—718.
- J a c q u e l i n d u V a l C. 1858. Genera des Coléoptères d'Europe. Paris, II : 282 pp., 67 pl. (*Histeridae* : 97—119, pl. 29—33).
- J a n s s o n. 1930. Coleopterologiska bidrag. Ent. Tidskr., 51 : 160—172.
- J e a n n e l R. 1934. Coléoptères cavernicoles de la grotte de Fersine en Asie mineure. Ann. Soc. Ent. Fr., 103 : 159—174.
- J e a n n e l R. 1949. *Coleoptera*. In: P. Grassé, Traité de Zoologie, Paris, 9 : 771—1077, 346 figs.
- J e p s o n F. 1914. A mission to Java in quest of natural enemies of a coleopterous pest of Bananas. Fiji Dept. Agric. Bull. № 7.
- J o y N. H. 1907. A coleopterous inhabitant of bird nests. Ent. Record, 19 : 28, 133—136.
- J u r e č e k S. 1934. Zwei neue palaearktische Käferarten. Acta Soc. Ent. Čechosl., XXXI : 45.
- K a r s c h F. A. 1880. Die Käfer der Rohlf'schen Afrikanischen Expedition. Berl. Ent. Zeitschr., 25 : 41—50.
- K e m p e r s K. J. W. 1938. Larvalform of *Plegaderus vulneratus* Panz. Tijdschr v. Entom., 81 : 239—241.
- K i e s e n w e t t e r E. A. H. 1858. Beiträge zur Käferfauna Griechenland, 4. Berlin Entom. Zeitschr., 2 : 231—249.
- K o l b e H. 1901. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Coleopteren nebst Grundlagen zu einer System und zur Systematik derselben. Arch. Naturg., Beih. Festschr. f. Martens : 89—150.
- K o l b e H. 1908. Mein System der Coleopteren. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., 4 : 116—123, 153—162, 219—226, 246—251, 286—294, 389—400.
- K o l e n a t i F. A. 1846. Meletemata Entomologica, V, Petrop. : 1—169, 3 tab.
- K o l t z e G. T. 1861. Sammelberichten Coleoptera bei Hamburg. Berl. Ent. Zeitschr., V : 402—403.
- K r a a t z G. 1859. Beitrag zur Käferfauna Griechenlands, III (*Histeridae*). Berl. Ent. Zeitschr., II : 130—132.
- K r a a t z G. 1871. *Hister succicola* Thoms. Berl. Ent. Zeitschr., XV : 192.
- K r á s a Th. 1944. Drei neue *Histeridae* aus dem palaearktische Gebiete. Acta Soc. ent. bohém., 41 : 81—83. 1945. Nekolik poznamek k druhu *Hister distinctus* Er. Časop. Čechosl. spol. ent., 42 : 117—119.
- K r á s a Th. 1956. Prispěvek k poznání mršinků Slovenska. Časop. Čechosl. spol. ent., 53 : 181—183.
- K u g e l a n n J. G. 1794. Verzeichnis der in einigen Gegenden Preussens bis jetzt entdeckten Käferarten etc. . . 4. Schneider's Magaz., V : 513—582.
- K ü s t e r H. C. 1848. Käfer Europas, XV : 1—100, 3 tab.
- L a b l e r K. 1930a. Coleoptera Českosloveniae nova. Kol. Rundsch., XVI : 137—138.
- L a b l e r K. 1930b. Über das Vorkommen einheimischer Histeriden in Tiernestern. Kol. Rundsch., XVI : 255.
- L a b l e r K. 1933a. Catalogus coleopterorum Cechoslovakiae. 3. *Histeridae*. Entom. priručki, XVII : 1—59.
- L a b l e r K. 1933b. Beitrag zur Histeridenfauna von Bulgaria. Bull. Inst. Hist. Nat. Sofia, 6 : 46—48.
- L a b l e r K. 1935. Zweiter Beitrag zur Histeridenfauna von Bulgaria. Bull. Inst. Hist. Nat. Sofia, 8 : 111—112.
- L a c o r d a i r e J. Th. 1854. Histoire naturelle des Insects. Genera des Coléoptères. Paris, I : XX+468 pp. (*Histeridae* : 212—281).
- L a m e e r A. 1900. Notes pour la classification des Coléoptères. Ann. Soc. Ent. Belg. XLIV : 355—357.
- L a t r e i l l e P. A. 1807. Genera Crustaceorum et Insectorum. Paris, II : 1—289.
- L a t r e i l l e P. A. 1829. Familles naturelles du regne animal. In: C u v i e r. Regne animal, ed. II, vol. 4, Paris : 1—584.
- L e a c h W. E. 1817. The Zoological Miscellany. London, 3 : 1—151, Tab. 121—150.
- L e a c h W. E. 1830. On the character of *Abbotia*, a new genus belonging to the family Hister. . . Trans. Plymouth Inst., 8 : 155—157.
- L e c o n t e J. E. 1845. A monograph of the North American Histerides. Boston J. Nat. Hist., V : 32—87, pl. I—V.

- L e c o n t e J. E. 1853. Synopsis of the species of the Histeroid genus *Abraeus* inhabiting the United States with the descriptions of two nearly allied genera. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., VI : 287—292.
- L e c o n t e J. L. 1861. Classification of the *Coleoptera* of North America. Smithson. Misc. Coll., Washington, III, № 136 : 1—214.
- L e c o n t e J. L. 1865. List of the *Coleoptera* of North America. Smithson. Misc. Coll., Washington, VI : 1—70.
- L e v e r R. J. 1938. Entomological notes. 3. A Javanese beetle to control houseflies. Agric. J. Fiji, IX, 9 : 15—18.
- L e v o i t u r i e r. 1879. *Saprinus virescens* Payk. L'Abeille, 48 (nouv. et faits div., № 26) : 103.
- L e w i s G. 1879. Descriptions of new species of *Histeridae*. Ent. Month. Mag., XVI : 76—79.
- L e w i s G. 1882. *Synteliidae*. A family to include *Syntelia* and *Sphaerites* with a note of new species of the first genus. Ent. Month. Mag., 19 : 137—138.
- L e w i s G. 1884. On some *Histeridae* new to the Japanese fauna and notes of others. Ann. Mag. Nat. Hist., (5) XIII : 131—140.
- L e w i s G. 1885. On a new genus of *Histeridae*. Trans. Ent. Soc. Lond., 1885 : 331—335.
- L e w i s G. 1886. On the nomenclature of soundry *Histeridae* including a note on a fourth species of European *Dendrophilus*. Wien. Ent. Ztg., V : 280.
- L e w i s G. 1889—1914. On the new species of *Histeridae* and notes on others. Ann. Mag. Nat. Hist., (6) III (1889) : 277—287; (6) VIII (1891a) : 380—405; (6) IX (1892c) : 341—357; (7) IV (1899) : 1—29; (7) XIV (1904) : 137—151; (7) XV (1905b) : 301—303; (7) XVIII (1906) : 397—403; (7) XIX (1907) : 311—322; (7) XX (1907) : 95—107, 339—351, 480—484; (8) II (1908) : 137—160; (8) XII (1913) : 81—87, 351—357; (8) XIII (1914) : 235—248; (8) XIV (1914) : 283—289.
- L e w i s G. 1891b. On the structure of the claws in *Sternocoelis* and *Hetaerius* and notes on the geographical distribution of the species. Ent. Monthly Mag., 27 : 161—162.
- L e w i s G. 1891c. A new genus of *Histeridae*. Ent. Monthly Mag., 27 : 319—320.
- L e w i s G. 1892a. On some Japanese species of *Paromalus*. Ann. Mag. Nat. Hist., (6) IX : 32—38.
- L e w i s G. 1892b. Note on *Sternocoelis* and on one new species. Ent. Monthly Mag., 28 : 263.
- L e w i s G. 1894. Insectes de Bengale. *Histeridae*. Ann. Soc. Ent. Belg., 38 : 212—214.
- L e w i s G. 1895. On five new species of *Histeridae* and notes on two others. Ent. Monthly Mag., 31 : 186—189.
- L e w i s G. 1905. A systematic catalogue of *Histeridae*. London : VI+81 pp.
- L i n d n e r W. 1967. Ökologie und Larvalbiologie einheimischer Histeriden. Zeitschr. Morphol. Ökol. d. Tiere, 59 : 341—380.
- L i n n a e u s C. 1758. Systema naturae, ed. X, t. 1 : 1—823. 1767. Systema naturae, ed. 12, t. 2 : 1—736.
- L u c a s P. H. 1849. Exploration scientifique de l'Algérie, Zoologie, 2, Coléoptères. Paris : 1—590. 47 Pl.
- M a d e r L. 1921. Coleopteren aus Albanien. Wien. Ent. Ztg., 38 : 181.
- M a n n e r h e i m C. G. 1846. Nahtrag zur Käferfauna der Aleutischen Inseln und der Insel Sitka. Bull. Soc. Nat. Mosc., XIX, 1 : 501—516.
- M a n n e r h e i m C. G. 1852. Insectes Coléoptères de la Sibérie orientale nouveaux ou peu connus. Bull. Soc. Ent. Mosc., XXV, 2 : 273—309.
- M a r s e u l S. A. 1853—1857. Essai monographique sur la famille des Histérides. Ann. Soc. Ent. Fr., (3) I (1853) : 131—294, 477—553, t. IV—VII, XIV—XVI; (3) II (1854) : 161—311, 525—529; 671—677; t. VI—X; (3) III (1855) : 83—165, 327—506, 677—758, t. VIII—IX, XVI—XX; (3) IV (1856) : 97—144, 259—383, 549—628, t. II—III, XI, XIV; (3) V (1857) : 109—167, 397—516, t. X—XI.
- M a r s e u l S. A. 1860—1862. Supplement au essai monographique etc. Ann. Soc. Ent. Fr., (3) VIII (1860) : 581—640, 853—866, t. XI, XV; (4) I (1861) : 141—184, 509—566, t. III—IV, VI, XIII—XV; (4) II (1862) : 5—48, 437—516, 669—720, t. IV, VII, XII, XVI—XVII.
- M a r s e u l S. A. 1864. Histérides de l'Archipel Malaise ou Indo-Australien. L'Abeille, I : 271—341.
- M a r s e u l S. A. 1868. Description d'espèces nouvelles. L'Abeille, V : 171—218.
- M a r s e u l S. A. 1870. Descriptions d'espèces nouvelles d'Histérides. Ann. Soc. Ent. Belg., 13 : 54—138.
- M a r s e u l S. A. 1872. Répertoire des Coléoptères d'Europe. L'Abeille, IX : 1—160.
- M a r s e u l S. A. 1873. Coléoptères du Japon recueillis par M. George Lewis. Énumération des Histérides et des Heteromeres avec la description des espèces nouvelles. Ann. Soc. Ent. Fr., (5) III : 219—230.
- M a r s e u l S. A. 1875a. Diagnoses de nouvelles espèces d'Histérides de Barbarie. Bull. Soc. Ent. Fr. (1875) : CIII—CIV.
- M a r s e u l S. A. 1875b. Nouvelles et faits divers. L'Abeille, XIV : 35.

- Marseul S. A. 1876. Nouvelles et faits divers. L'Abeille, XV : 39—40.
- Marseul S. A. 1886. Histerides et Anthicides nouveaux du Musée de Leyde. Notes Leyd. Mus., VIII : 149—155.
- Martin J. O. 1922. Studies on the genus *Hetaerius*. Ent. News, Philadelphia, XXXIII : 272—277, 289—293.
- Mattei G. E. 1906. Elenco dei Coleotteri saprofiti visitanti infiorescenze di Aroidae in Italia. Natur. Sicil., XI : 17—20.
- Mazur S. 1970a. Uwagi o występowaniu niektórych gniliaków (*Coleoptera*, *Histeridae*) w Polsce. Fragm. faunist. PAN, XV, 17 : 273—277.
- Mazur S. 1970b. Contribution to the knowledge of *Histeridae* of Korea (*Coleoptera*). Fragm. faunist. PAN, XVI, 6 : 57—61.
- Mazur S. 1970c. Contribution to the Knowledge of *Histeridae* (*Coleoptera*) of Bulgaria. Polsk. piśmo entom., XL, 4 : 731—737.
- Mazur S. 1972a. Systematic and synonymic notes upon certain species of *Histeridae* (*Coleoptera*). Polsk. piśmo entom., XLII, 1 : 137—143.
- Mazur S. 1972b. Contribution to the knowledge of *Sphaeritidae*, *Histeridae* and *Cleridae* (*Coleoptera*) of Balkans. Polsk. piśmo entom., XLII, 1 : 145—150.
- Mazur S. 1974. Neue Histeriden (*Col.*, *Histeridae*) and dem Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Rev. suisse Zool., 81, 2 : 401—404.
- Meixner J. 1935. *Coleoptera*. In: Kükenthal W. Handbuch der Zoologie, IV, 2. Insecta, 2. Berlin. Lief. 3 : 1133—1244; Lief. 4 : 1245—1340; Lief. 5 : 1341—1382.
- Moro G. B. 1968. *Merohister ariasi* nuovo reperto per il Lazio (*Coleoptera*, *Histeridae*). Boll. Soc. Ent. Ital., XCVIII, 1—2 : 37.
- Müller G. 1925. Le specie europee del genere *Bacanius*. Studi ent. Trieste, I : 18—20.
- Müller G. 1929. Due nuovi *Saprinus* della Cirenaica. Ann. Mus. Civ. Stor. nat. Genova, LIII (1928—1930) : 243—245.
- Müller G. 1931. Note sugli *Histeridae* della Tripolitania e Tunisia. Mem. Soc. Ent. Ital., XI, 1 : 93—104.
- Müller G. 1933. Spedizione scientifica all'oasi di Cufra (Marzo—Juglio, 1931). *Coleoptera* fam. *Histeridae*. Ann. Mus. Civ. Stor. nat. Genova, LVI : 186—191.
- Müller G. 1937. Histeriden-Studien. Ent. Blätt., 33 : 97—134, 337.
- Müller G. 1938. Raccolte entomologiche del dott. A. Andreini in Eritrea. Boll. Soc. Ent. Ital., 70 : 165—175.
- Müller G. 1955. Ricerche zoologiche sul massiccio del Pollino (Lucania—Calabria), XVI. *Coleoptera*, 6, *Histeridae*. Ann. Ist. Zool. Univ. Napoli, 7, 13 : 1—7.
- Müller G. 1960a. Ricerche coleotterologiche sul litorale ionico della Puglia, Lucania et Calabria, campagne 1956—1957—1958. VI. *Col.*, *Histeridae*. Boll. Soc. Ent. Ital., 90, 7—8 : 136—140.
- Müller G. 1960b. Critical list of the *Histeridae* from Eretz Israel. Bull. Res. Council Israel, ser. B, 9, 1 : 41—56.
- Müller J. 1899. *Histeridae* Dalmatiae. Wien. Ent. Ztg., XVIII : 149—155.
- Müller J. 1900. Ueber neue und bekannte Histeriden. Wien. Ent. Ztg., XIX : 137—142.
- Müller J. 1903. Kleinere Beiträge zur Kenntnis der Histeriden. Münch. Kol. Zeitschr. I : 218—220.
- Müller J. 1908. Kleinere Beiträge zur Kenntnis der Histeriden. Münch. Kol. Zeitschr., III : 336—340.
- Müller J. 1910. Zwei neue von Herrn A. Schatzmayr in Mazedonien gesammelten Koleopteren. Wien. Ent. Ztg., XIX : 129—131.
- Müller O. F. 1776. Zoologiae Danie Prodrum etc. Hafniae : XXXII+282 pp.
- Mulsant E. 1853. Description de quelques Coléoptères nouveaux de la tribu de Brachelytres. Ann. Soc. Linn. Lyon., (2) : 1 : 22—72 (Opuscula, v. 2 : 35—85).
- Mulsant E. et Godart A. 1875. Description d'une espèce nouvelle d'*Histeridae*. Ann. Soc. Linn. Lyon., XXI : 419.
- Mulsant E. et Rey C. Description de deux Coléoptères nouveaux de la tribu des Fracticornes. Ann. Soc. Linn. Lyon., (2) 1 : 73—76.
- Normand H. 1919. Nouveaux Coléoptères de la faune Tunisienne (11-e note). Bull. Soc. Ent. Fr., (1919) : 221—225.
- Normand H. 1935. Contribution au catalogue des *Histeridae* de Tunisie. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord, XXVI : 106—116.
- Nuorteva P. 1970. Histerid beetles as predators of blowflies (*Diptera*, *Calliphoridae*) in Finland. Ann. Zool. Fenn., 7 : 195—198.
- Olivier A. G. 1789. Entomologie ou Histoire naturelle des Insectes avec leurs caractères génériques et spécifiques, leur description, leur synonymie et leur figure enluminée. Coléoptères. Paris, I : 497 pp., 63 tab.
- Panzer G. 1791. Faunae Insectorum Germaniae initia oder Deutschlands Insecten. Heft 1—12.
- Paykull G. 1798. Fauna Suecica, *Coleoptera*, I. Uppsala : 1—358 (*Histeridae* : 35—53).

- Paykull G. 1809. Beskrifning öfver fyra nya Insekter of slägtet Hister. Vetensk. Acad. Handl., Stockholm, 30 : 228—232.
- Paykull G. 1811. Monographia Histeroidum. Upsaliae : VIII+114 pp., 13 tab.
- Penecke K. A. 1901. Coleopterologische Miscellen. Wien. Ent. Ztg., XX : 11—21.
- Perris E. 1854. Histoire naturelle des insectes du Pin maritime. I. *Coleoptera*. Ann. Soc. Ent. Fr., (3) II : 85—160, 593—646.
- Perris E. 1876—1877. Larves de Coléoptères. Paris : 590+14 pp., 14 tab.
- Peyrimhoff P., de. 1917. Nouveaux Coléoptères du Nord African. 25-e note avec des renseignements synonymiques sur les Silphides et les Histerides. Ann. Soc. Ent. Fr., 86 : 117—148.
- Peyrimhoff P., de. 1931. Mission scientifique du Hoggar. Coléoptères. Mem. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord., 2 : 1—172 (*Histeridae* : 39—40).
- Peyrimhoff P., de. 1933. Les larves des Coléoptères d'après A. G. Böving et F. C. Graighead et les grands criteriums de l'ordre. Ann. Soc. Ent. Fr., 102 : 77—106.
- Peyrimhoff P., de. 1934. Qu'est-ce que le *Saprinus spretulus* Mars., 1855 (*Col.*, *Histeridae*)? Bull. Soc. Ent. Fr., 39 : 259—261.
- Peyrimhoff P., de. 1936. Les Saprinés sabulicoles du Nord de l'Afrique. Bull. Soc. R. Ent. Egypte, 20 : 213—228.
- Peyron E. 1856. Description d'une espèce nouvelle de genre *Hister* découverte aux environs de Marseille. Ann. Soc. Ent. Fr., (3) IV : 727—729.
- Peyron E. 1858. Catalogue des Coléoptères des environs de Tarsous (Caramanie) etc. Ann. Soc. Ent. Fr., (3) VI : 353—434 (*Histeridae* : 406—412).
- Porta A. 1923. Fauna Coleopterorum Italica. Piacenza, II : 1—405 (*Histeridae* : 366—383).
- Porta A. 1939. Fauna Coleopterorum Italica. Supplementum. Piacenza, 1 : 1—208 (*Histeridae* : 150—154).
- Portevin G. 1929. Histoire naturelle des Coléoptères de France, I, *Adephaga*, *Staphylinidea*. Encycl. Ent., ser. A, XII, Paris : X+649 pp., 5 pls.
- Preysler J. D. E. 1792. Beschreibungen und Abbildungen derjenigen Insecten u. s. w. In: Meyer Samml. Phys. Aufs., 2 : 1—46.
- Quensel C. 1806. In: Schöenherr. Synonymia insectorum. Stockholm : XXII+289 pp.
- Ragusa. 1882. Coleotteri nuovi o poco conosciuti della Sicilia. Natural. Sicil., 1 : 5—9, 42—44, 62—64, 226—231, 248—251, 302—304.
- Rambousek F. 1928. Škůdcovcé a ochránci řepní. Publik. Minist. Zemedel. RČS, LXXIV.
- Reclaire A. et Wiel P., van der. 1936. Bijtrage tot de kennis der Nederlandsche Kevers, II. Ent. Ber., Amsterdam, 9 : 228—239.
- Redtenbacher L. 1858. Fauna Austriaca. Die Käfer. Nach der analytischen Methode bearbeiten. Zweite Aufl., Wien : CXXXVI+1017 pp.
- Reiche L. 1861. Espèces nouvelles de Coléoptères de la faune circa-méditerranéenne, I. Ann. Soc. Ent. Fr., (4) I : 361—374.
- Reichensperger A. 1924. Neue südamerikanische Histeriden als Gäste von Ameisen und Termiten, II. Rev. Suisse Zool., XXXI, N 4 : 117—153, figs.
- Reichensperger A. 1925. Neue Beiträge zur Artkenntnis und zur Lebensweise myrmecophiler Histeriden. Abh. III Intern. Entom. Kongr., II : 184—203.
- Reichensperger A. 1929. Systematische und oekologische Myrmekophilen-Beiträge. Zool. Anz. Wasmann-Festband : 257—268.
- Reitter E. 1875. Neue Käferarten aus Ungarn. Deutsche Entom. Zeitschr., XIX : 355—364.
- Reitter E. 1876. Neue transcaucasische Coleopteren gesammelt von H. Leder. Berl. Entom. Zeitschr., XX : 289—294.
- Reitter E. 1877a. Neue caucasische Coleopteren gesammelten von H. Leder. 2. Deutsche Entom. Zeitschr., XXI : 289—296.
- Reitter E. 1877b. Coleopterologische Ergebnisse einer Reise nach Südungarn und in die Transsylvanische Alpen. Verh. Naturf. Ver. Brünn, XVI : 3—30.
- Reitter E. 1878. Beitrag zur Coleopteren-Fauna der Carpathen. Deutsche Entom. Zeitschr., XXII : 33—64.
- Reitter E. 1879. Verzeichnis der von H. Christoph in Ostsibirien gesammelten Clavicornier etc. Deutsche Entom. Zeitschr., XXIII : 209—226.
- Reitter E. 1880. Beschreibungen neuer Coleopteren. In: Leder H. Beitrag zur kaukasischen Käferfauna, III. Verh. zool.-bot. Gesellsch. Wien, 30 : 501—518.
- Reitter E. 1883. Diagnosen neuer Histeriden aus Europa. Wien. Ent. Ztg., 2 : 143—144.
- Reitter E. 1884a. In: Brenske E. und Reitter E. Neuer Beitrag zur Käferfauna Griechenlands. Deutsche Entom. Zeitschr., XXVIII : 17—100.
- Reitter E. 1884b. Einige neue Coleopteren aus Sudeuropa. Deutsche Entom. Zeitschr., XXVIII : 256.

- Reitter E. 1885. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. XII. Necrophaga. Verh. Naturf. Ver. Brünn, XXIII : 3—122.
- Reitter E. 1886a. Beschreibung neuer Coleopteren. In: Radde G. Die Fauna und Flora des südwestlichen Kaspi-Gebietes. Leipzig : 89—235.
- Reitter E. 1886b. Über die mit *Abracus* Leach verwandten Gattungen. Wien. Ent. Ztg., V : 271—275.
- Reitter E. 1887. Neue Coleopteren aus der Europa, den angrenzenden Ländern und Sibirien, mit Bemerkungen über bekannte Arten. Deutsche Entom. Zeitschr., XXXI : 241—288.
- Reitter E. 1889. Insecta a clarissime G. N. Potanin in China et in Mongolia novissime lecta. VIII. Horae Soc. Ent. Ross., XXIII : 555—559.
- Reitter E. 1890. Neue Coleopteren aus der Europa, den angrenzenden Ländern und Sibirien, mit Bemerkungen über bekannte Arten. Deutsche Entom. Zeitschr., XXXIV : 385—396.
- Reitter E. 1894. Elfter Beitrag zur Coleopteren Fauna des russisches Reiches. Wien. Ent. Ztg., XIII : 238—248.
- Reitter E. 1896. Uebersicht der mir bekannten *Gnathoncus*-Arten der palaearktischen Fauna. Ent. Nachr., XXII : 306—308.
- Reitter E. 1897. Fünfzehnter Beitrag zur Coleopteren-Fauna von Europa und angrenzenden Ländern. Wien. Ent. Ztg., XVI : 121—127.
- Reitter E. 1898. Siebzehnter Beitrag zur Coleopteren-Fauna des russischen Reiches. Wien. Ent. Ztg., XVII : 109—127. 1904. Ueber neue und wenig bekannte Histeriden. Wien. Ent. Ztg., XXIII : 29—36.
- Reitter E. 1906. Neue Coleopteren aus der paläarktischen Fauna. Wien. Ent. Ztg., XXV : 31—37.
- Reitter E. 1909a. Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Stuttgart, II : 1—392, Taf. 41—80 (*Histeridae* : 277—297).
- Reitter E. 1909b. Eine neue Art der Coleopteren-Gattung *Onthophilus* Leach aus Palästina. Ent. Blätt., V, 9 : 180—181.
- Reitter E. 1910a. Über *Hister stercorarius* Hoffm. und *H. götzelmanni* Bick. nebst der Beschreibung einer neue mit diesen verwandten Art. Wien. Ent. Ztg., 29 : 37—38.
- Reitter E. 1910b. Uebersicht der Arten der Coleopteren-Gattung *Xenonychus* Mars. Ent. Blätt., VI : 13.
- Reitter E. 1913. Coleopterologische Novitäten der paläarktischen Fauna. Kol. Rundsch., II, 8—9 : 169—173.
- Reitter E. 1915. Neue Coleopteren aus Aegypten. Bull. Soc. Ent. Egypte, VI : 135—137.
- Rey C. 1888. Remarques en passant. Échange, IV, № 47 : 4.
- Roger J. 1856. Verzeichnis der bisher in Oberschlesien aufgefundenen Käferarten. Zeitschr. Entom. Breslau, 10 : 1—132.
- Rosenhauer W. 1847. Beiträge zur Insekten-Fauna Europas. Erlangen, I : 1—160 (*Histeridae* : 24—26).
- Rosenhauer W. 1856. Die Thiere Andalusien nach der Resultaten einer Reise, etc. Erlangen : 1—429 (*Histeridae* : 82—93).
- Ross E. S. 1940. A preliminary review of the North American species of *Dendrophilus* (*Coleoptera*, *Histeridae*). Bull. Brookl. Ent. Soc., 35 : 103—108.
- Rossi P. 1790. Fauna Etrusca, sistens insecta etc. Liburnia, I, II : 272+348 pp.
- Rossi P. 1792. Mantissa insectorum exhibiens species nuper in Etruria collectas etc., I, Pisa : 1—148.
- Rottenberger A. 1870. Beiträge zur Coleopteren-Fauna von Siciliens. II. Berl. Entom. Zeitschr., XIV : 235—236.
- Roubal J. 1928. Zwei neue Coleopteren aus der Tschechoslowakei. Wien. Ent. Ztg., 45 : 27—30.
- Roubal J. 1930a. Katalog koleopter (brouků) Slovenska a Podkarpatska na zaklade bionomickém a zoogeografickém. I. Praha : 1—527.
- Roubal J. 1930b. *Abracus brevissimus* sp. n. Bull. R. Soc. Españ. Hist. Nat., XXX, № 10 : 507—508.
- Roubal J. 1933. Beschreibung einiger neuen Coleopterenformen aus der Slovakei. Časop. Čechosl. Spol. Ent., XXX : 139.
- Roubal J. 1934. Descriptiones quattuor coleopterorum novorum e republica Ceskoslovenska. Časop. Čechosl. Spol. Ent., XXXI : 36—38.
- Russo C. 1930. Recherches expérimentales sur l'épidemiogenese de la peste bubonique par les insects. Bull. offic. intern. Hygiene publ., XXII, 11 : 2108—2120.
- Saalas U. 1917. 1923. Die Fichtenkäfer Finnlands, I—II, Helsinki : XX+547+746 pp.
- Sahlberg C. R. 1817—1839. Dissertatio entomologica insecta Fennica enumerans (*Coleoptera*). Aboae, I : VIII+519 pp.

- Sahlberg J. 1889. Enumeratio Coleopterorum Clavicornium Fenniae. V. Fracticornia. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn., VI : 127—138, 151—152.
- Sahlberg J. 1900. Catalogus coleopterorum faunae Fennicae. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn., XIX, 4 : VIII+132 pp. (*Histeridae* : 85—89).
- Sahlberg J. 1913a. Coleoptera mediterranea et rosso-asiatica nova et minus cognita. Öfvers. Finsk. Vetensk. Soc. Förhandl., LX, A, 9 : 33—76.
- Sahlberg J. 1913b. Coleoptera mediterranea orientalia. Öfvers. Finsk. Vetensk. Soc. Förhandl., LX, A, 19 : 85—89.
- Sainte-Claire-Deville J. 1906. Catalogue critique des Coléoptères de la Corse. Rev. d'Entom., XXV : 1—400.
- Sainte-Claire-Deville J. 1935. Catalogue raisonnée des Coléoptères de France. 2. L'Abeille, 2 : 160—264 (*Histeridae* : 184—190).
- Say Th. 1825. Description of new species of *Hister* and *Hololepta* inhabiting the United States. J. Acad. Nat. Sci. Philad., 5, 1 : 32—47.
- Schatzmayer A. 1911. Die Kolopteren-Fauna der Villacheralpe. Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, 49 : 210—220.
- Sch aufuss L. W. 1882. Zoologische Ergebnisse von Excursionen auf den Balearen. III. Nunquam otiosum, 3 : 527—552.
- Schenkling S. 1931. *Niponiidae*. In: Junk et Schenkling. Coleopterorum Catalogus, 117, Berlin : 1—2.
- Schilsky J. 1888. Systematisches Verzeichnis der Käfer Deutschland und Deutsch-Oesterreichs. Stuttgart : VI+159 pp. (*Histeridae* : 69—71).
- Schioedte J. C. 1861—1883. De metamorphosis Eleutheratorum observationes. Kroyers Naturh. Tidskr., Köbenhavn, I (1861—1863) : 193—232; III (1864—1865) : 131 : 224; IV (1866—1867) : 415—552; VI (1869—1870) : 353—378, 467—536; VIII (1872—1873) : 165—226, 547—564; IX (1874) : 227—376; X (1875—1876) : 369—458; XI (1877—1878) : 479—598; XII (1878—1883) : 513—598; XIII (1883) : 415—426.
- Schleicher H. 1924. Einige neue Aberrationen meiner Sammlung. Ent. Blätt., XX : 57—69.
- Schleicher H. 1930. Neue Histeriden und Bemerkungen zu bekannten. Verh. Vereins f. naturwiss. Heimatforsch. zu Hamburg, XXI (1929) : 133—137.
- Schleicher H. 1931. Über Aufenthalt, Fang und Zucht der einheimischen Histeriden. Kol. Rundsch., XVI : 16—29.
- Schmaus M. 1936. Käfer aus Vögelnestern in Hunsrück. Ent. Blätt., XXXII : 237—238.
- Schmidt J. 1884a. Drei neue europäische Histeriden. Wien. Entom. Ztg., III : 9—10.
- Schmidt J. 1884b. Einige Bemerkungen über Histeriden. Berl. Entom. Zeitschr., XXVIII : 236—238.
- Schmidt J. 1884c. Einige Bemerkungen über Histeriden. Deutsche Entom. Zeitschr., XVIII : 236—238.
- Schmidt J. 1885a. Tabellen zur Bestimmung der europäischen Histeriden. Berl. Entom. Zeitschr., XIX : 279—330 (отдельно: Best.-Tab. d. europ. Coleopteren, XIV (1885) : 1—53).
- Schmidt J. 1885b. Zwei neue europäische Histeriden und Bemerkungen zur Synonymie dieser Familie. Deutsche Entom. Zeitschr., XXIX : 237—242.
- Schmidt J. 1885c. Beitrag zur Kenntnis der Histeriden. Deutsche Entom. Zeitschr., XXIX : 440—444.
- Schmidt J. 1886. In: Heyden L., von, und Kraatz K. Beiträge zur Coleopteren-Fauna von Turkestan. Deutsche Entom. Zeitschr., XXX : 177—194.
- Schmidt J. 1887. Verzeichnis der von Herrn Premier-Leutnant M. Quedenfeldt in Marocco 1885—1886 gesammelten Histeriden. Ent. Nachr., XIII : 353—356.
- Schmidt J. 1888. Neue Histeriden. Horae Soc. Ent. Ross., XXII : 189—191.
- Schmidt J. 1889a. Neue und bekannte Histeriden aus dem europäischen und asiatischen Russland. Horae Soc. Ent. Ross., XXIV : 1—20.
- Schmidt J. 1889b. Histeriden aus Tripolitanien und Tunesien. Berl. Ent. Zeitschr., XXXII : 285—288.
- Schmidt J. 1890a. Neue Histeriden. Ent. Nachr., XVI : 39—46, 50—57.
- Schmidt J. 1890b. Neun neue *Saprinus* aus der Gruppe des *metallescens* und *rufipes*. Deutsche Entom. Zeitschr., XXXIV : 81—87.
- Schmidt J. 1892. Neue Histeriden. Ent. Nachr., XVIII : 17—29.
- Schmidt J. 1893a. Neue Histeriden. Ent. Nachr., XIX : 5—16.
- Schmidt J. 1893b. *Histeridae* des îles Séchelles. Bull. Soc. Ent. Fr. : XCIX—CIII.
- Schmidt J. 1893c. Bemerkungen zu des Gozis «*Histerides gallo-rhénales*». Deutsche Entom. Zeitschr., XXXVII : 189—190.
- Schmidt J. 1894. *Histeridae* aus Turkestan. In: Hauser F. Beitrag zur Coleopteren-Fauna von Transcaspien und Turkestan. Deutsche Entom. Zeitschr., XXXVIII : 41—43.

- Schmidt J. 1895. Notes critiques sur les Histerides des Îles Canaries avec observations synonymiques. L'Abeille, 28 : 175—179.
- Schmidt J. 1897. *Histeridae* auf Sumatra gesammelt von Dr. Modigliani. Ann. Mus. Stor. Nat. Genova, (2) 17 : 285—290.
- Schneider H. und Leder H. 1878. Beiträge zur Kenntnis der kaukasischen Käferfauna. Verh. Naturf. Ver. Brünn, XVI (1877), Abh. : 3—258.
- Schrank F. P. 1781. Enumeratio insectorum Austriae indigenorum. Augusti Vindelicorum : 9+548 pp.
- Schrank F. P. 1798. Fauna boica. I. Nürnberg : 1—720.
- Scott H. 1908. In: Sharp D. and Scott H. Fauna Hawaiiensis. III, p. V. Cambridge : 367—579 (*Histeridae* : 508—534).
- Scriba G. L. 1790. Verzeichnis der Insecten der Darmstadter Gegend, 1. J. Liebhaber d. Ent., Frankfurt-am-Main, I : 40—73.
- Seidlitz G. 1875. Fauna Baltica. Coleoptera. Die Käfer der Ostseeprovinzen Russlands. Dorpat : XVII+142+560 pp. (То же в: Arch. Naturk. Livlands, (2) V, 1875 : 1—560).
- Sénac H. 1868. Un *Hister* nouveau. L'Abeille, V : 139—140.
- Sharp D. 1891. *Syntellidae*, in: Biologia centrali-americana. Coleoptera, II, 1 : 438—440.
- Sharp D. and Muir F. 1912. The comparative anatomy of the genital tube in Coleoptera. Trans. Ent. Soc. Lond. : 477—642, pl. 43—78.
- Sick F. 1940. Nestuntersuchungen in Ostholstein. Ent. Blätt., XXXVI : 129—144.
- Spett G. 1925. Beobachtungen über Geselligkeit (Kolonienbildung) bei überwinterten Käfer der Gattung *Saprinus*. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., (2) XX : 5—8.
- Stephens J. F. 1830. Illustrations of British Coleoptera. III. London : 1—374 (*Histeridae* : 140—162).
- Steven Ch. 1806. Decas Coleopterorum Rossiae meridionalis nondum descriptum. Mem. Soc. Nat. Mosc., I : 155—167.
- Stockmann S. 1957. Beiträge zur Kenntnis der Koleopterenfauna Ostfennoskandiens. 5. Die *Gnathoncus*-Arten Ostfennoskandiens. Notulae ent., 37, 3 : 67—76.
- Sturm J. 1805. Deutschlands Fauna in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. V. Die Insecten. Nürnberg : XLIV+268 pp., 20 tab. (также под названием: Deutschlands Insecten, Käfer, 1).
- Suffrian E. 1855. Synonymische Miscellaneen. Stett. Ent. Ztg., XII : 142—150.
- Sulzer J. H., 1776. Abgekürzte Geschichte der Insecten. I. Zurich : 1—274.
- Therond J. 1962. Contribution a la connaissance de la faune de l'Afghanistan. 54. *Coleoptera — Histeridae*. Rev. Fr. d'Ent., XXIX, 1 : 62—65.
- Therond J. 1963. Histerides recueillis par F. Pierre an Sahara Nord-Occidental (Col.). Bull. Soc. Ent. Fr., 68 : 67—71.
- Therond J. 1964. Ergebnisse der Zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 12. *Histeridae* (Col.). Rovart. Közlem. (Folia Entom. Hungar.), XVII, 11 : 187—191.
- Therond J. 1965. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 46. *Histeridae*, II (Col.). Reichenbachia, 7, № 2 : 33—38.
- Therond J. 1966. Contribution de la faune de la Basse Casamance (Senegal), XVIII. Col., *Histeridae*. Bull. Inst. Fond. Afr. Noire, XXVIII, A, 3 : 994—997.
- Therond J. 1967. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 94. *Histeridae*, III (Col.). Reichenbachia, 9, № 7 : 67—73.
- Therond J. 1968. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 159. *Histeridae*. IV (Col.). Reichenbachia, 11, № 23 : 249—253.
- Therond J. 1969a. *Histeridae*, V. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei (*Coleoptera*). Faunist. Abhandl. Staatl. Mus. Tierkunde, Dresden, 3, 5 : 19—25.
- Therond J. 1969b. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. *Histeridae*. Acta Mus. Morav., LIV. Suppl. scient. natur. : 183—198.
- Therond J. 1969c. Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes. 72. Beitrag. *Coleoptera : Histeridae*. Beitr. Entom., 19, 7/8 : 817—824.
- Therond J. 1971. *Histeridae* VI (Col.). Ergebnisse der Zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. Folia Entom. Hungar. (n. s.), XXIV, 32 : 343—356.
- Therond J. et Holland A. 1965. Contribution a l'étude des Coleoptères de la région de Beni-Abbes et de la vallée de Saoura. Ann. Soc. Ent. Fr. (n. s.), I, 4 : 851.
- Théry A. 1921. Histerides nouveaux du Maroc. Bull. Soc. Sc. nat. Maroc, I, 1 : 16—21.
- Thomson G. G. 1862, 1867. Scandinaviens Coleoptera synoptis bearbetade, IV. Lund : 1—270 (*Histeridae* : 219—258).
- Thunberg C. P. 1784. Insecta Suecica, V. Uppsaliae : 1—113.
- Truqui E. 1852. Novae Histerinorum et Cryptocephalinorum species descriptae. Ann. Soc. Ent. Fr., (2) X : 61—68.

- Viehmeyer H. 1905. Kleine Beiträge zur Biologie einiger Ameisengäste. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., I : 292—294.
- Vitale F. 1892. Fauna coleopterologica Sicula, Scaphidiidi et Histeridi. Att. Acad. Peloritana : 107—146.
- Voet J. E. 1778. Catalogus systematicus Coleopterorum. I. Haag : 1—104, 51 pls.
- Waltl J. 1839. Reise durch Tirol, Oberitalien und Piemont nach dem südlichen Spanien. 2 Aufl., Passau : 1—247.
- Wasmann E. 1894. Kritisches Verzeichnis der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin.
- Wasmann E. 1908a. Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl., XXVIII : 257—271, 289—306, 321—333; 353—382.
- Wasmann E. 1908b. Zur näheren Kenntnis der echten Gastverhältnisses bei der Termitengästen. Biol. Centralbl., XXVIII : 417—441.
- Wasmann E. 1918. Die *Histeridae* der Genera Insectorum von Heinrich Bickhardt. Ent. Blätt., XIV : 37—41.
- Weber F. 1801. Observationes Entomologicae. Kiliae : 12 + 146 pp.
- Wenzel R. L. 1944. On the classification of the Histerid beetles. Field Mus. Publ. zool., 28, 2 : 51—151, pl. 1—9.
- Wenzel R. L. 1955. The Histerid beetles of New Caledonia (*Coleoptera*, *Histeridae*). Fieldiana, zool., 37 : 601—634, pl. 14—16.
- Wenzel R. L. 1962. In: Arnett R. H. Beetles of the United States. Fasc. 26 : 369—383 (part.).
- Wenzel R. L. 1971. Zoogeography of the Holarctic genus *Margarinotus* (*Col.*, *Histeridae*). XIII Intern. Congr. of Entom., Proceedings, I : 215—216.
- Wenzel R. L. and Dybas H. S. 1941. New and little known Neotropical *Histeridae* (*Coleoptera*). Field Mus. Nat. Hist. Publ. Zool., XXII, 7 : 433—472, pls. XIII—XVIII.
- Westhoff F. 1881. Die Käfer Westfalens. Verh. Naturf. Verein Preuss. Rheinl. und Westfalen, 38, Suppl. : I—XXVIII + 1—140.
- Westwood J. O. 1864. Descriptions of new species of *Coleoptera*. Proc. Ent. Soc. Lond. (1864) : 11—12.
- Witzgall K. 1971. Familienreihe *Histeroidea*. In: Freude H., Harde K. W., Lohse G. A. Die Käfer Mitteleuropes. Krefeld, 3 : 156—189.
- Wollaston T. W. 1854. Insecta Maderensia. London : 43 + 634 pp., 13 tab.
- Wollaston T. W. 1857. Catalogue of the coleopterous insects of Madeira etc. London : XVI : 235 pp.
- Wollaston T. W. 1862. On the Euphorbia infesting Coleoptera of the Canary Islands. Trans. R. Ent. Soc. Lond., (3) : I : 136—189.
- Wollaston T. W. 1864. A catalogue of the Coleopterous insects of the Canaries etc. London : XIII + 648 pp. (*Histeridae* : 162—184).
- Wollaston T. W. 1867. Coleoptera Hesperidarum, being an enumeration of the Coleopterous insects of the Cap Verde Archipelago. London : XXIX + 285 pp. (*Histeridae* : 81—89).

ДОПОЛНЕНИЕ

- Мамасв Б. М. 1974. Преимагинальные фазы развития жука *Syntelia histeroides* Lewis (*Synteliidae*) в сравнении с некоторыми *Histeridae* (*Coleoptera*). Энт. обозр., 53, 4 : 866—871.
- Никитский Н. Б. 1976. Морфология личинок хищных и сопутствующих коро-едам жесткокрылых Северо-Западного Кавказа. В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М. : 175—201.
- Сроузон Р. А. 1974. Observations on *Histeroidea* with description of an apterous larviform male and of the internal anatomy of a male *Sphaerites*. J. Entom., 42, № 2 : 133—140.
- Дahlgren G. 1973. *Saprinus*, *Chalcionellus* und *Hypocacculus* s. str. der Histeriden aus der Mongolei. Ergebn. der Zool. Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei, 242. Reichenbachia, 14, № 23 : 187—196.
- Дahlgren G. 1974. Über die Verbreitung der *Saprinus*-Arten der Alten Welt (*Col.*, *Histeridae*). Entom. Tidstr., 95, 2 : 95—99.
- Оlexa A. 1975. Sur la variabilité de *Saprinus perrisi* Marseul, 1871 (*Col.* *Histeridae*). Bull. soc. entom. Mulhouse, 2 : 21.
- Виенна Р. 1974. Gli *Histeridae* paleartici conservati nella collezione del Museo civico di storia naturale di Milano. Att. Soc. Ital. sci. natur., 115, № 3—4 : 271—284.
- Вомеро В. 1973. Stato attuale delle conoscenze sugli *Histeridae* ipogei. Intern. J. Speleol., 5, № 3—4 : 361—367.