

УДК 595.763.3

© 2003 г. М. Ю. ГИЛЬДЕНКОВ

НОВАЯ СИСТЕМА ПОДСЕМЕЙСТВА OXYTELINAE (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE)

До недавнего времени существовали различные подходы к пониманию объёма подсемейства Oxytelinae. Некоторые авторы (Тихомирова, 1973; Кашеев, 1994) объединяли, например, в этом подсемействе на уровне триб не только собственно Oxytelini (в широком понимании), но и Omaliini, Proteini, Piestini, Pseudopsini, Phloeocharini, Dimerini и Osorini. На сегодняшний день объём подсемейства Oxytelinae можно считать обоснованным и общепризнанным, он принимается в соответствии с выявленными филогенетическими отношениями (Herman, 1970, 2001; Newton, 1982; Staphylinidae ..., 2000). В современной системе Staphylinidae подсемейство Oxytelinae входит в группу подсемейств Oxytelinae Group, которая значительно дистанцирована от другой группы подсемейств – Omaliinae Group. В Oxytelinae Group, кроме собственно Oxytelinae, входят подсемейства Osoriinae, Piestinae, Apateticinae и Trigonurinae (Herman, 2001), причем два последних подсемейства до недавнего времени рассматривались в составе Piestinae. Подсемейство Oxytelinae выделяется среди близких подсемейств по апоморфному состоянию комплекса существенных признаков: 1) протергостернальный шов отсутствует или приподнят в виде небольшого гребня, в противоположность протергостернальному шву в виде небольшого углубления; 2) на IX-м брюшном тергите имеется выход крупных анальных желез; 3) II-й и III-й брюшные стерниты не имеют межкоккальных килей и возвышенностей; 4) II-й брюшной стернит отделен от III-го стернита мембранозным швом, а не спаян с ним (Herman, 1970; Newton, 1982). Правда последние два признака у некоторых наиболее примитивных родов Oxytelinae находятся в плезiomорфном состоянии (предполагаемая реверсия).

В предшествующих работах подсемейство Oxytelinae наиболее подробно было изучено Л. Херманом (Herman, 1970), он определил объём подсемейства, поместив в его состав 43 рода. При этом, в схеме филогенетических отношений внутри подсемейства, автор использовал только 39 родов. Это было обусловлено тем, что для остальных 4 родов, по разным причинам, имелся недостаток данных. Например, роды *Crymus* Fauvel, 1904 и *Typhlobledius* Lea, 1906 имели в своем составе всего по одному малоизвестному виду из Австралийской области. По описанию этих видов, *Crymus* считался близким к *Planeustomus* (4-члениковые лапки), а род *Typhlobledius* – к *Blediotrogus* Sharp, 1900 (в основном, по общему габитусу). Однако, не имея чётких признаков, Л. Херман не стал включать эти 2 рода в схему филогенетических отношений без подробного изучения материала, что оказалось совершенно правильным. Род *Typhlobledius* был позднее переведен в подсемейство Osoriinae (Newton, 1983), а род *Crymus* в подсемейство Omaliinae (Steel, 1970). Из остальных двух родов, не включенных автором в филогенетическую схему, монотипический род *Anotylops* Fagel, 1957 был позднее сведен в синоним к *Anotylos* Thomson, 1859 (Hammond, 1976). Только род *Gardnerianus* Paulian, 1941 сохраняется и в современной системе подсемейства Oxytelinae, но его положение в нём неопределенно. Дело в том, что этот род был описан по единственному экзювию личинки и имаго не известны. Если учесть тот факт, что для нескольких родов Oxytelinae личиночный материал остается пока неизвестным, то становится понятным, что род *Gardnerianus* не может быть адекватно помещен в филогенетическую схему (хотя по многим признакам он должен принадлежать к трибе Oxytelini), да и валидность этого рода остается под большим сомнением.

Таким образом, основу подсемейства в системе Л. Хермана (Herman, 1970) составили следующие 39 родов, объединённые, соответственно, в 2 трибы: *Orthophilini* (24 рода) – *Thinobius* Kiesenwetter, 1844, *Sciotrogus* Sharp, 1887, *Neoxus* Herman, 1970, *Carpelimus* Leach in Samouelle, 1819, *Apocellagria* Cameron, 1920, *Trogactus* Sharp, 1887, *Thinodromus* Kraatz, 1857, *Xerophygus* Kraatz, 1859, *Ochthephilus* Mulsant et Rey, 1856, *Mimopaederus* Cameron, 1936, *Teropalpus* Solier, 1849, *Pareiobledius* Bernhauer, 1934, *Blediotrogus* Sharp, 1900, *Bledius* Leach, 1819, *Aploderus* Stephens, 1833, *Syntomium* Curtis, 1828, *Crassodemus* Herman, 1968, *Planeustomus* Jacquelin du Val, 1857, *Manda* Blackwelder, 1952, *Eppelsheimius* Bernhauer, 1915, *Homalotrichus* Solier, 1849, *Coprophilus* Latreille, 1829, *Coprostygnus* Sharp, 1886, *Deleaster* Erichson, 1839; *Oxytelini* (15 родов) – *Sartallus* Sharp, 1871, *Paraploderus* Herman, 1970, *Parosus* Sharp, 1887, *Platystethus* Mannerheim, 1830, *Ecitoclimax* Borgmeier, 1934, *Hoplitodes* Fauvel, 1904, *Paroxytelopsis* Cameron, 1933, *Anisopsis* Fauvel, 1904, *Anisopsidius* Fagel, 1960, *Oxytelus* Gravenhorst, 1802, *Apocellus* Erichson, 1839, *Rimba* Blackwelder, 1952, *Oxytelopsis* Fauvel, 1895, *Oncoparia* Bernhauer, 1936, *Anotylos* Thomson, 1859 (все роды перечислены в порядке их расположения в кладограмме филогенетических отношений по Л. Херману (Herman, 1970)).

После работы Л. Хермана (Herman, 1970), в системе подсемейства Oxytelinae произошли серьёзные изменения (помимо уже перечисленной синонимии). В подсемейство был введен монотипический род *Trigonobregma* Scheerpeltz, 1944, его первоописание очевидно ускользнуло от внимания Л. Хермана и единственный вид этого рода он рассматривал (Herman, 1970) в роде *Thinobius*. Род *Trigonobregma* чрезвычайно близок к *Thinobius* по всем признакам, отличается наличием своеобразных выступов в передней части головы (следует отметить, что правомерность придания Шеерпельтцем, на основании указанного признака, ранга рода остается весьма сомнительной). Было описано 10 новых родов в составе подсемейства: *Bledioschema* Smetana, 1967, *Metoxytelus* Coiffait et Saiz, 1968, *Neobledius* Abdullah et Qadri, 1968, *Neoplatystethus* Abdullah et Qadri, 1970, *Neopycrocraerus* Abdullah et Qadri, 1970, *Microbledius* Herman, 1972, *Psamathobledius* Herman, 1972, *Mitosynum* Campbell, 1982, *Oxypius* Newton, 1982, *Eugenius* Kastcheev, 1988. Из указанных выше родов, только 3 сохранились в современной системе. Роды *Metoxytelus*, *Neoplatystethus* и *Neopycrocraerus* были сведены в синоним к *Anotylus* (Hammond, 1976). В этой же работе П. Хаммонд свел в синоним к *Anotylus* род *Oncoparia* Bernhauer, 1936, имевшийся в системе Л. Хермана (Herman, 1970). Роды *Neobledius*, *Microbledius* и *Psamathobledius* сведены в синоним к *Bledius* (Herman, 1986). Описанные виды нового рода *Eugenius* были признаны видами хорошо известного рода *Eppelsheimius* Bernhauer, 1915 и род был сведен в синоним (Гусаров, Петренко, 1989). В противоположность названным выше родам, род *Bledioschema* оказался не только валидным, но и весьма интересным с филогенетической точки зрения. Первоначально, на основе габитуального сходства, он был признан близким к *Bledius* (Smetana, 1967). Однако позднее, П. Хаммонд (устное сообщение, цит. по: Loeb, Kodada, 1996) предположил его большую близость не с *Bledius*, а с *Aploderus*, что полностью подтвердилось при тщательном изучении признаков этого рода (Loeb, Kodada, 1996). В отличие от представителей рода *Bledius*, единственный известный вид рода *Bledioschema* имеет 3-члениковые лапки и узкие голени без гребней. Род *Mitosynum* чрезвычайно близок к *Syntomium*, его единственный неарктический вид отличается от представителей *Syntomium* выпуклым краем верхней губы и очень короткими надкрыльями. Новый род *Oxypius*, описанный из Австралии (Newton, 1982), был введен в состав подсемейства Oxytelinae на основании морфологических признаков имаго и личинки (Newton, 1982). Род *Oxypius* оказался очень интересным, так как имаго имеет целый ряд примитивных черт строения, например, наличие на II-м и III-м стернитах брюшка межкоккальных килей. На основании изучения комплекса признаков *Oxypius*, А. Ньютон установил его несомненное родство с родом *Euphantias* Fairmaire et Laboulbene, 1856. Представители рода *Euphantias* ранее традиционно относились к подсемейству Pistinae, что, в частности, подтверждалось наличием килей на II-м и III-м стернитах брюшка. Однако, А. Ньютон посчитал наличие килей недостаточным аргументом для исключения родов из Oxytelinae (предполагаемая реверсия к плезиоморфному состоянию признака) и переместил *Euphantias* из подсемейства Pistinae в подсемейство Oxytelinae. Разделяем данные взгляды и мы, тем более, что эти 2 рода хорошо объединяются с остальными Oxytelinae по расположению выхода анальной железы. Таким образом, роды *Oxypius* и *Euphantias* демонстрируют возможную филогенетическую связь между Oxytelinae и Pistinae. В связи с описанием рода *Oxypius*, А. Ньютон пересмотрел некоторые положения в филогении подсемейства и составил собственную кладограмму (Newton, 1982). Правда, основное внимание в этой кладограмме уделено родам близким к *Oxypius*, а большинство родов не рассматривается. А. Ньютон сохранил деление подсемейства на 2 трибы, хотя в его работе уже четко просматривается обособленность группы примитивных родов (*Oxypius*, *Euphantias*, *Syntomium*, *Deleaster*).

Изучая систематику Oxytelinae, в 2000 году мы предложили деление подсемейства на 4 трибы (Гильденков, 2000) вместо традиционных двух, и предоставили обоснование такого деления с точки зрения эволюционной систематики. Одновременно с нашей работой и совершенно независимо такое же деление было принято в публикации американских колеоптерологов (Staphylinidae ..., 2000), правда, без четкого его обоснования для явно парафилетических, с точки зрения кладизма, триб *Sorghophilini* и *Thinobiini*. Предложенное ими деление подсемейства на трибы и распределение в них родов было принято в последнем Каталоге Staphylinidae (Herman, 2001).

Продолжая начатые ранее исследования, мы изучили основные морфологические признаки имаго 43 родов подсемейства Oxytelinae (полный состав мировой фауны без рода *Gardnerianus*, для которого имаго неизвестны). Причём, разработанная нами ранее система жизненных форм подсемейства и схема адаптивной радиации в нём (Гильденков, 2002) способствовали выявлению параллелизмов и конвергенций, а также более четкому определению полярности рядов признаков, для выделения апоморфных и плезиоморфных состояний. В основу были положены как признаки ранее выделенные Л. Херманом (Herman, 1970) и А. Ньютоном (Newton, 1982), так и новые признаки (Л. Херман выделил 51 признак для 39 родов, а А. Ньютон 46 признаков). Учитывая, что набор морфологических признаков конечен, мы не ставили задачей поиск большого количества новых признаков. Все признаки были нами снова тщательно изучены с учётом полученных данных по морфоадаптивной радиации подсемейства. При этом, в некоторых случаях, была изменена оценка «весомости» признаков, изменена интерпретация признака в понимании филогенетической близости или усложнена система градации. В результате нашего исследования, была составлена таблица признаков, куда вошло 72 пары состояний признаков, и построена кладограмма филогенетических отношений в подсемействе Oxytelinae (Гильденков, 2002).

Полученная кладограмма заметно отличалась от предлагавшихся ранее. Однако, чёткой картины деления подсемейства на трибы, также как и в кладограммах Л. Хермана и А. Ньютона, мы, с точки зрения кладизма, не получили. В общем следует отметить, что полученная нами схема филогенетических отношений не имела полностью корректного решения в рамках кладизма: часть таксонов выделялась только на основе симплезиоморфий, а обилие параллелизмов в разных группах чрезвычайно увеличивало количество возможных интерпретаций.

В связи с проблематичностью содержательного анализа кладограммы нами были предприняты попытки анализа филогенетической системы иными методами. Мы использовали кластерный анализ, основанный на разных мерах сходства и алгоритмах, и, в меньшей степени, методы численной филетики. С помощью компьютерной программы «NTSYS», проведенные расчеты привели к созданию серии схем, отражающих сходство без учёта «веса» признаков. Кроме прочего, была проведена процедура многомерного шкалирования в двух- и трёхмерном пространстве. Из полученных схем стало очевидно, что ряд родовых группировок весьма устойчивы и повторяются вне зависимости от выбора метода анализа. Это, в первую очередь, группа из 12 родов (триба *Oxytelini* в обычном понимании, исключая роды *Sartallus* и *Parosus*). Постоянной также являлась группа из 3 родов – *Coprostygnus*, *Homalotrichus* и *Coprophilus*, что подтверждало предположение об их родстве. Кроме того, отчетливо выделялись 4 постоянные родовые группировки (*Ochtephilus*, *Blediotrogus*, *Aploderus*, *Bledioschema*, *Bledius*, *Thinobius*, *Trigonobregma* и *Sciotrogus*; *Carpelimus*, *Thinodromus*, *Trogactus*, *Apocellagria* и *Xerophygnus*; *Mimopaederus* и *Teropalpus*; *Neoxus* и *Pareiobledius*), объединяющие 17 родов *Oxytelinae* (почти 40 % подсемейства). Соподчинение родов в пределах каждой группы и их взаимоотношения варьировали, однако состав оставался постоянным. Близкими к этому комплексу оказывались роды *Manda*, *Planeustomus*, *Eppelcheimius* и *Crassodemus*. В различных дендрограммах они нередко отмечались совместно или образовывали двухродовые комплексы. Все 4 рода характеризуются плезиоморфным строением максиллярного щупика, а *Manda*, *Planeustomus* и *Eppelcheimius*, кроме того, уникальным в подсемействе строением верхней губы. Группы родов *Euphania* и *Oxyptus*, *Syntomium* и *Mitosynum* и род *Deleaster* в полученных дендрограммах занимали обособленное положение. Два рода – *Sartallus* и *Parosus* – традиционно рассматриваемые в составе трибы *Oxytelini*, продемонстрировали невозможность какой-либо, даже условной, трактовки их родственных связей.

Изучив, предварительно, взаимосвязи между родами в подсемействе *Oxytelinae* с различных точек зрения, мы попытались сделать некоторые обобщения с позиций эволюционной систематики и определили узлы дивергенции в подсемействе *Oxytelinae*, уделив большое внимание весомости признаков. Весомость признаков оценивалась нами в соответствии с морфоэкологическим анализом подсемейства, а подход к понятию парафилии и оценке дивергенции осуществлялись с позиций эволюционной систематики. Напомним, что кладисты признают оценку веса синапоморфий, хотя и не признают её значение для установления ранга, а эволюционные систематики, и мы в том числе, допускают установление ранга на основании веса синапоморфий. Как уже говорилось выше, подсемейство *Oxytelinae* выделяют четыре синапоморфии (рис.): протергостеральный шов отсутствует или приподнят в виде небольшого гребня [+ 1]; на IX-м брюшном тергите имеется выход крупных анальных желез [+ 2]; II-й и III-й брюшные стерниты не имеют межкоккальных килей и возвышенностей [+ 3]; II-й брюшной стернит отделён от III-го стернита мембранозным швом, а не спаян с ним [+ 4]¹. Однако в подсемействе имеются некоторые примитивные роды для которых характерен возврат к симплезиоморфному состоянию указанных выше признаков. Так, возврат к симплезиоморфии [- 4] (II-й брюшной стернит спаян со III-м стернитом) выделяет группу родов *Euphania*, *Oxyptus*, *Syntomium* и *Mitosynum*, причём первые 2 рода из них имеют, кроме того, симплезиоморфию [- 3] (II-й и III-й брюшные стерниты с межкоккальными килями). Названная группа из 4 родов естественным образом объединяется с родом *Deleaster* наличием синапоморфии [+ 5] (широкое брюшко, почти равное ширине надкрылий). Однако, более тесная связь этих 5 родов прослеживается по симплезиоморфии [- 6] (наличие всего одной пары латеросклеритов на основных сегментах брюшка). Вполне очевидно, что представленные признаки не равнозначны, и появление двух пар латеросклеритов на сегментах брюшка следует признать более значительным событием в дивергенции групп внутри *Oxytelinae*, чем обычное расширение брюшка. Следует отметить, что строение abdomena имеет огромное значение в систематике жесткокрылых, что неоднократно было показано в многочисленных исследованиях, поэтому мы принимаем, что соответствующие синапоморфии имеют значительный вес. Приобретение апоморфного состояния признака [+ 6] (2 пары латеросклеритов на основных сегментах abdomena) значительно дистанцирует от перечисленной группы из пяти родов (*Euphania*, *Oxyptus*, *Syntomium*, *Mitosynum* и *Deleaster*) всех остальных *Oxytelinae* и это обстоятельство вполне может быть признано нами как показатель степени дивергенции уровня трибы. На основании этого мы выделяем трибу *Deleasterini* stat. resur. Впервые данная триба была выделена Э. Райттером для двух родов – *Deleaster* и *Syntomium* (Reitter, 1909). В обособленности трибы, как мы установили, весомую роль играет не только синапоморфия [+ 5], но и

¹ На представленной в данной работе упрощенной схеме (рис.), отражающей филогенетические отношения в подсемействе *Oxytelinae* на уровне триб, нами принята сокращённая нумерация состояний признаков отличающаяся от нумерации в полной схеме (72 пары состояний признаков).

плезиоморфное состояние признака [– 6], что характерно для парафилетических групп. Триба Deleasterini, кроме прочего, в значительной степени насыщена симплезиоморфиями [– 3] (у двух родов) и [– 4] (у четырёх родов), означающими реверсии к предковым состояниям, что подчеркивает её примитивность. Таким образом, триба может быть признана парафилетической, так как в основе её выделения лежат симплезиоморфии, хотя она и поддержана синапоморфией [+ 5].

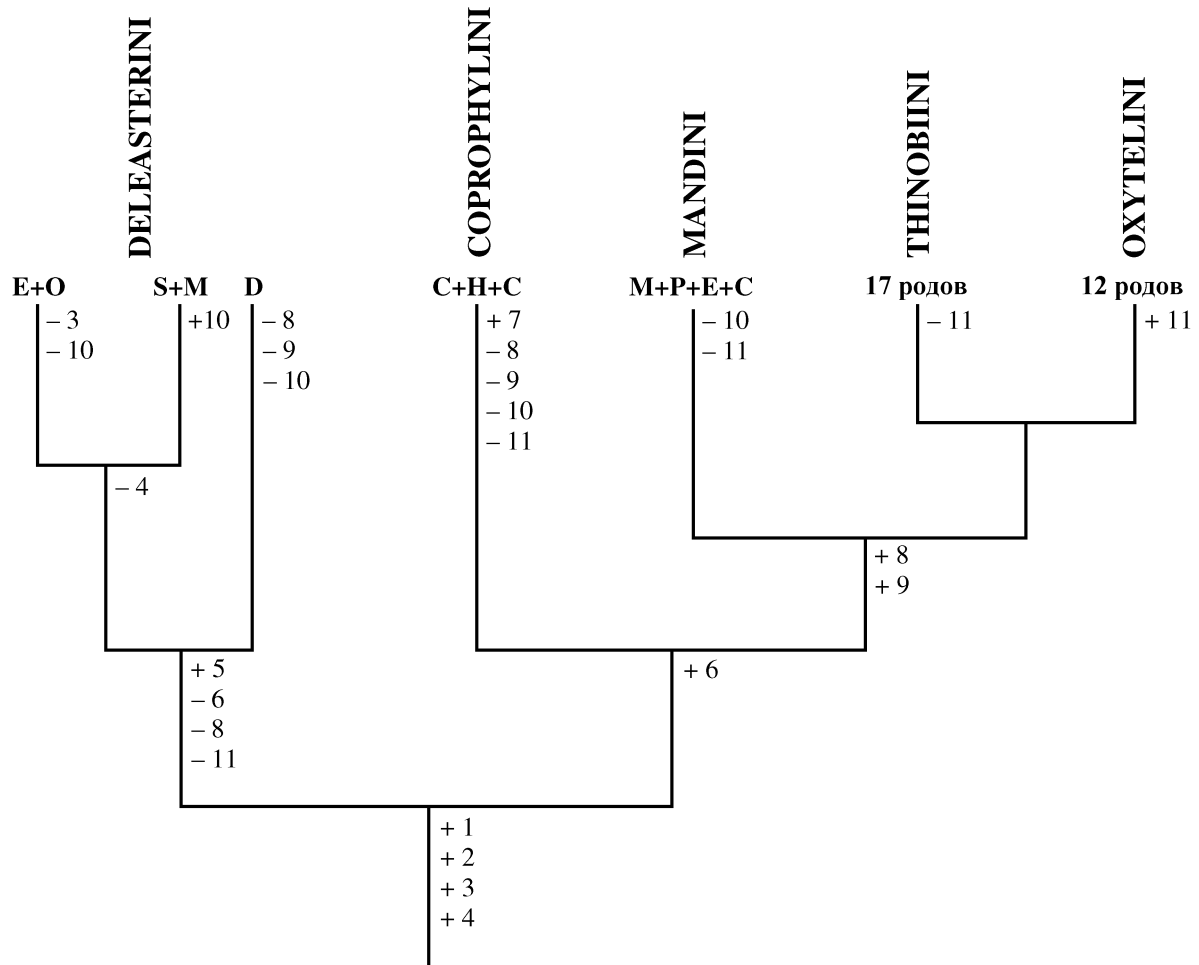


Рис. Упрощённая кладограмма филогенетических отношений в подсемействе Oxytelinae.

Следующая, выделяемая нами триба Coprophilini, образована тремя родами: *Coprostygnus*, *Homalotrichus* и *Coprophilus* (рис.). Выделение данной трибы основано на синапоморфии [+ 7] (наличие рядов точек на надкрыльях). Однако, в большей степени, её обособленность обеспечивается дивергенцией от неё всех остальных Oxytelinae, с приобретением синапоморфий [+ 8] (II-й брюшной стернит составляет по ширине половину или более от III-го стернита) и [+ 9] (II-й брюшной стернит отделён от III-го стернита широким подвижным мембранозным отделом). У представителей Coprophilini II-й брюшной стернит узкий, в самом узком месте он составляет по ширине примерно четвертую часть от III-го стернита [– 8], и II-й брюшной стернит отделён от III-го стернита тонким неподвижным мембранозным швом [– 9]. Особенности соединения II-го и III-го стернитов брюшка в этой трибе сходны с таковыми у рода *Deleaster*. Однако, род *Deleaster* отнесён нами к трибе Deleasterini на основании более примитивного строения основных сегментов брюшка [– 6], о чём подробно говорилось выше. Таким образом, трибу Coprophilini можно признать парафилетической, так как в основе её выделения лежат симплезиоморфии [– 8] и [– 9], хотя она и поддержана синапоморфией [+ 7]. Трибу Coprophilini впервые выделил О. Геер для трех родов – *Coprophilus*, *Deleaster* и *Syntomium* (Heer, 1839). Триба была устойчивой в подсемействе Oxytelinae (Herman, 1970; Newton, 1982), но в прежних построениях она содержала значительно больше родов – 24 рода у Л. Хермана и 26 родов у А. Ньютона. В нашей системе триба Coprophilini сохраняет своё название, так как сохраняет свой типовой род *Coprophilus*, но образована она только тремя родами. Точно такой же состав трибы Coprophilini приводится и в последней работе А. Ньютона с соавт. (Staphylinidae ..., 2000) и в «Каталоге» Л. Хермана (Herman, 2001).

Единую группу на нашей схеме образовывали также роды *Manda*, *Planeustomus*, *Eppelcheimius* и *Crassodemus*. Их сходство уже было нами отмечено. Все 4 рода, имея апоморфное строение абдомена, характеризуются плезиоморфным строением четвёртого максиллярного щупика, он удлинённый и расширенный, не уже третьего [– 10]. У всех остальных представителей оставшейся группы Oxytelinae

(после выделения триб *Deleasterini* и *Coprophilini*) он утончённый или щетинковидный [+ 10]. Кроме того, представители этой группы обладают рядом уникальных синапоморфий. Так, роды *Manda* и *Planeustomus* выделяются уникальным в подсемейства строением клипеуса в виде узкой полосы и расположением глаз (глаза простираются на вентральную стороны головы). Представители родов *Manda*, *Planeustomus* и *Eppelcheimius* имеют уникальные сильно развитые верхнегубные лепестки. Род *Crassodemus* объединяется с родами этой группы не только плезиоморфным строением щупика, но и плезиоморфным состоянием признака разделения мезококк мезостернумом. Морфоадаптивно все представители этой группы характеризуются адаптациями к активному движению в почве. Нам представляется целесообразным выделять эту группу в составе отдельной трибы – *Mandini* nom. nov. – типовой род *Manda* Blackwelder, 1952 (Blackwelder, 1952: 230). Впервые обособление данной группы в качестве трибы *Acrognathini* предложил Э. Райттер (Reitter, 1909) для родов *Acrognathus* (= *Manda*) и *Planeustomus*. Триба не поддержана синапоморфиями и является парафилетической.

Кроме строения abdomena, большое значение в систематике жесткокрылых придается строению и расположению кокс. Действительно, в нашей схеме синапоморфии, связанные с коксами, имели значительный вес, так как проявляли устойчивость и отделяли крупные, хорошо очерченные группы. На основании синапоморфий [+ 11] (в разделении мезококк значительную роль играет метастернум) мы выделяем голофилетическую номинативную трибу *Oxytelini*, придавая большое значение в дивергенции данной группы от остальных представителей подсемейства участию метастернита в разделении мезококк. Состав трибы *Oxytelini* несколько изменился, по сравнению с трибой *Oxytelini* из 15 родов, выделяемой ранее Л. Херманом и А. Ньютоном (Herman, 1970; Newton, 1982). Из трибы *Oxytelini*, в прежнем понимании, нами выведены роды *Sartallus* и *Parosus*, как не обладающие синапоморфией [+ 11]. В отличие от нашей системы, последняя система подсемейства *Oxytelinae*, представленная А. Ньютоном с соавт. (*Staphylinidae ...*, 2000) и отраженная в «Каталоге» Л. Хермана (Herman, 2001), сохраняет в составе трибы *Oxytelini* роды *Sartallus* и *Parosus*. Для родов *Sartallus* и *Parosus* мы предлагаем использовать пока статус *Incertae sedis*.

Для оставшейся группы, сестринской трибе *Oxytelini*, мы предлагаем использовать название *Thinobiini* stat. resur., хотя состав трибы совершенно отличается от трибы, предложенной Дж. Сальбергом для единственного рода *Thinobius* (Sahlberg, 1876). Триба *Thinobiini* не вполне чётко выделяется с помощью кладистического анализа, но хорошо дискриминируется от трибы *Oxytelini* по плезиоморфии [– 11], и от трибы *Mandini* по синапоморфии [+ 10]. Несмотря на то, что в нашей схеме триба является монофилетической, сестринской группой для трибы *Oxytelini*, по характеру выделения, согласно кладистической трактовке, она может считаться парафилетической, так как не поддержана уникальными синапоморфиями.

Таким образом, принимая положение эволюционной систематики о законности парафилетических групп и возможности оценки дивергенции для придания ранга, в подсемействе *Oxytelinae* нами впервые выделено 5 триб. Выделение триб осуществлено на основании кладистического анализа апоморфных и плезиоморфных состояний признаков с последующим выявлением хиатуса – степени дивергенции групп внутри подсемейства. Ниже приводится краткий диагноз каждой из триб.

Триба *Deleasterini* Reitter, 1909

Мезококсы сближены и разделены длинным шиповидным или коротким узким килевидным мезостернумом; лапки 5–5–5; abdomen с 1 парой латеросклеритов на основных сегментах; abdomen широкий, по ширине не уступает надкрыльям; abdomen имеет 6 хорошо развитых стернитов – II-й стернит abdomen узкий, составляет по ширине не более четвертой части от ширины III-го стернита. Триба образована 5 родами.

Триба *Coprophilini* Heer, 1839

Мезококсы сближены и разделены длинным шиповидным мезостернумом; лапки 5–5–5; abdomen с двумя парами латеросклеритов на основных сегментах; abdomen имеет 6 хорошо развитых стернитов – II-й стернит abdomen узкий, составляет по ширине не более четвертой части от ширины III-го стернита; II-й стернит отделён от III-го стернита тонким неподвижным мембранозным швом; все представители имеют хорошо выраженные ряды точек на надкрыльях. Триба образована 3 родами.

Триба *Mandini* Gildenkov, nom. nov.

Мезококсы сближены и обычно разделены длинным шиповидным мезостернумом, иногда коротким узким килевидным мезостернумом; лапки 4–4–4 или 5–5–5; abdomen с двумя парами латеросклеритов на основных сегментах; abdomen имеет 7 хорошо развитых стернитов – II-й стернит abdomen широкий, составляет по ширине половину или более от ширины III-го стернита; II-й стернит отделён от III-го стернита широким подвижным мембранозным отделом; все представители имеют удлинённый и широкий четвертый членик максиллярных щупиков. Триба образована 4 родами.

Триба *Thinobiini* Sahlberg, 1876

Мезококсы сближены и разделены коротким узким килевидным мезостернумом; лапки 2–2–2, 3–3–3, 4–4–4 или 5–5–5; abdomen с двумя парами латеросклеритов на основных сегментах; abdomen имеет 7 хорошо развитых стернитов – II-й стернит abdomen широкий, составляет по ширине половину или более от ширины III-го стернита; II-й стернит отделён от III-го стернита широким подвижным мембранозным отделом; все представители имеют утончённый и укороченный четвёртый членик максиллярных щупиков. Триба образована 17 родами.

Триба *Oxytelini* Fleming, 1821

Мезококсы разделены широким метастернумом, только у одного рода в разделении мезококсов участвует, наряду с метастернумом, короткий килевидный мезостернумом; лапки 3–3–3; abdomen с двумя парами латеросклеритов на основных сегментах; abdomen имеет 7 хорошо развитых стернитов – II-й стернит abdomen широкий, составляет по ширине половину или более от ширины III-го стернита; II-й стернит отделён от III-го стернита широким подвижным мембранозным отделом; все представители имеют утончённый и укороченный четвёртый членик максиллярных щупиков. Триба образована 12 родами.

Таким образом, в составе подсемейства Oxytelinae мы рассматриваем следующие 44 рода (2018 видов) в 5 трибах (Пал. – Палеарктика; Непр. – Неарктика; Неотр. – Неотропики; Эф. – Эфиопская обл.; Мад. – Мадагаскарская обл.; Ор. – Ориентальная обл.; Австр. – Австралийская обл.; Ок. – Океания):

Deleasterini Reitter, 1909

- Deleaster* Erichson, 1839 – 11 видов (Пал., Непр., Эф.)
- Euphantias* Fairmaire et Laboulbene, 1856 – 5 видов (Пал., Неотр.)
- Mitosynum* Campbell, 1982 – 1 вид (Непр.)
- Oxypius* Herman, 1982 – 1 вид (Австр.)
- Syntomium* Curtis, 1828 – 8 видов (Пал., Непр.)

Coprophilini Heer, 1839

- Homalotrichus* Solier, 1849 – 7 видов (Неотр., Австр.)
- Coprophilus* Latreille, 1829 – 30 видов (Пал., Непр.)
- Coprostygnus* Sharp, 1886 – 4 вида (Австр.)

Mandini Gildenkova, nom. nov. (= *Acrognathini* Reitter, 1909)

- Crassodemus* Herman, 1968 – 1 вид (Неотр.)
- Eppelsheimius* Bernhauer, 1915 – 2 вида (Пал.)
- Manda* Blackwelder, 1952 – 3 вида (Пал., Непр.)
- Planeustomus* Jacquelin du Val, 1857 – 24 вида (Пал., Ор., Эф.)

Thinobiini Sahlberg, 1876

- Aploderus* Stephens, 1833 – 12 видов (Пал., Непр., Ор.)
- Apocellagria* Cameron, 1920 – 6 видов (Эф., Ор.)
- Bledioschema* Smetana, 1967 – 1 вид (Пал.)
- Blediotrogus* Sharp, 1900 – 4 вида (Австр.)
- Bledius* Leach, 1819 – 456 видов (Пал., Непр., Неотр., Эф., Мад., Ор., Австр., Ок.)
- Carpelimus* Leach in Samouelle, 1819 – 417 видов (Пал., Непр., Неотр., Эф., Мад., Ор., Австр., Ок.)
- Mimopaederus* Cameron, 1936 – 1 вид (Ок.)
- Neoxus* Herman, 1970 – 2 вида (Непр., Неотр.)
- Ochtheophilus* Mulsant et Rey, 1856 – 49 видов (Пал., Непр., Ор.)
- Pareiobledius* Bernhauer, 1934 – 3 вида (Эф., Мад.)
- Sciotrogus* Sharp, 1887 – 2 вида (Неотр.)
- Teropalpus* Solier, 1849 – 9 видов (Неотр., Непр., Австр., Пал. (завезен))
- Thinobius* Kiesenwetter, 1844 – 125 видов (Пал., Непр., Неотр., Ор., Эф.)
- Thinodromus* Kraatz, 1857 – 110 видов (Пал., Непр., Неотр., Эф., Мад., Ор., Австр.)
- Trigonobregma* Scheerpeltz, 1944 – 1 вид (Пал.)
- Trogactus* Sharp, 1887 – 7 видов (Неотр.)
- Xerophygus* Kraatz, 1859 – 4 вида (Ор., Эф.)

Oxytelini Fleming, 1821

- Anisopsidius* Fagel, 1960 – 1 вид (Эф.)
- Anisopsis* Fauvel, 1904 – 1 вид (Эф.)
- Anotylus* Thomson, 1859 – 356 видов (Пал., Непр., Неотр., Эф., Мад., Ор., Австр., Ок.)
- Apocellus* Erichson, 1839 – 38 видов (Неотр., Непр.)
- Ecitoclimax* Borgmeier, 1934 – 1 вид (Неотр.)

Hoplitodes Fauvel, 1904 – 1 вид (Эф.)
Oxytelopsis Fauvel, 1895 – 26 видов (Ор.)
Oxytelus Gravenhorst, 1802 – 198 видов (Пал., Неар., Неотр., Эф., Мад., Ор., Австр., Ок.)
Paraploderus Herman, 1970 – 5 видов (Эф., Ор.)
Paroxytelopsis Cameron, 1933 – 24 вида (Эф.)
Platystethus Mannerheim, 1830 – 52 вида (Пал., Неар., Неотр., Эф., Ор., Австр., Ок.)
Rimba Blackwelder, 1952 – 4 вида (Ор.)

Tribus incertae sedis

Gardnerianus Paulian, 1941 – 1 вид (Ор.)
Parosus Sharp, 1887 – 3 вида (Неотр.)
Sartallus Sharp, 1871 – 1 вид (Австр.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гильденков М. Ю. Филогенетические отношения в подсемействе Oxytelinae (Coleoptera: Staphylinidae): кладизм или эволюционная систематика? // Чтения памяти профессора В. В. Станчинского. – Смоленск: Смоленск. гос. пед. ун-т, 2000. – Вып. 3. – С. 53–57.
- Гильденков М. Ю. Система и филогения подсемейства Oxytelinae (Coleoptera: Staphylinidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук / ИПЭЭ РАН. – М., 2002. – 53 с.
- Гусаров В. И., Петренко А. А. *Eugenius* Kastscheev, 1988 – новый синоним родового названия *Eppelsheimius* Bernhauer, 1915 (Coleoptera, Staphylinidae) // Энтотол. обозрение. – 1989. – Т. LXVIII, вып. 3. – С. 608–611.
- Кащеев В. А. Оксителины (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) фауны бывшего СССР (систематика, филогения, географическое распространение, экология): Автореф. дис. ... докт. биол. наук / Ин-т зоологии НАН Республики Казахстан. – Алматы, 1994. – 46 с.
- Тихомирова А. Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). – М.: Наука, 1973. – 190 с.
- Blackwelder R. E. The generic names of the beetle family Staphylinidae, with an essay on genotypy // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. – 1952. – Vol. 200. – P. 230.
- Hammond P. M. A review of the genus *Anotylus* C. G. Thomson (Coleoptera: Staphylinidae) // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Entomol. – 1976. – Vol. 33, № 2. – P. 137–187.
- Heer O. Fauna Coleopterorum Helvetica. – Turici: Orellii, Fuesslini et Sociorum, 1839. – Parts 1 (3). – P. 198.
- Herman L. H. Phylogeny and reclassification of the genera of the rove-beetle subfamily Oxytelinae of the world (Coleoptera, Staphylinidae) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. – 1970. – Vol. 142. – 427 pp.
- Herman L. H. Revision of *Bledius*. Part IV. Classification of species groups, phylogeny, natural history, and catalogue (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. – 1986. – Vol. 184, parts 1. – P. 1–368.
- Herman L. H. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second Millennium. III. Oxytelinae Group // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. – 2001. – Vol. 265, parts 3. – P. 1067–1806.
- Loebl I., Kodada J. Redescription of adult *Bledioschema schweigeri* (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) with description of its presumed larva and taxonomic comments // Eur. J. Entomol. – 1996. – Vol. 93. – P. 629–639.
- Newton A. F. A New genus and species of Oxytelinae from Australia, with a description of its larva, systematic position, and phylogenetic relationships (Coleoptera, Staphylinidae) // Amer. Mus. Novit. – 1982. – № 2744. – P. 1–24.
- Newton A. F. *Typhlobledius* Lea transferred to *Osoriini* (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae, Osoriinae) // Coleopterists Bull. – 1983. – Vol. 37, № 2. – P. 176.
- Reitter E. Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. – 1909. – Bd. 2. – S. 1–392.
- Sahlberg J. Enumeratio Coleopterorum Brachelytrorum Fenniae. I. Staphylinidae // Acta Soc. fauna et flora fenn. – 1876. – Vol. 1. – P. 242.
- Smetana A. Eine neue Gattung und Art der Familie Staphylinidae aus Kleinasien (Col.) // Annot. Zool. et Botan. – 1967. – № 44. – P. 1–5.
- Staphylinidae / A. F. Newton, M. K. Thayer, J. S. Ashe, D. S. Chandler // American Beetles / R. H. Arnett, Jr., M. C. Thomas (eds.). – FL, Boca Raton: CRC Press LLC, 2000. – Vol. 1: Archostemata, Myxophaga, Adepaga, Polyphaga: Staphyliniformia. – P. 272–418.
- Steel W. O. Coleoptera: Staphylinidae of South Georgia // Pacific Insects Monograph. – 1970. – Vol. 23: Gressitt J. Subantarctic entomology, particularly of South Georgia and Heard Island. – P. 240–242.

Смоленский государственный педагогический университет

Поступила 8.04.2003

UDC 595.763.3

M. YU. GILDENKOV

A NEW SYSTEM OF SUBFAMILY OXYTELINAE (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE)

Smolensk State Pedagogical University

SUMMARY

A division of the subfamily Oxytelinae into 5 tribes is proposed, with diagnoses of the resulting tribes and genera comprised in each.

1 fig., 19 refs.