

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный научный центр

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre

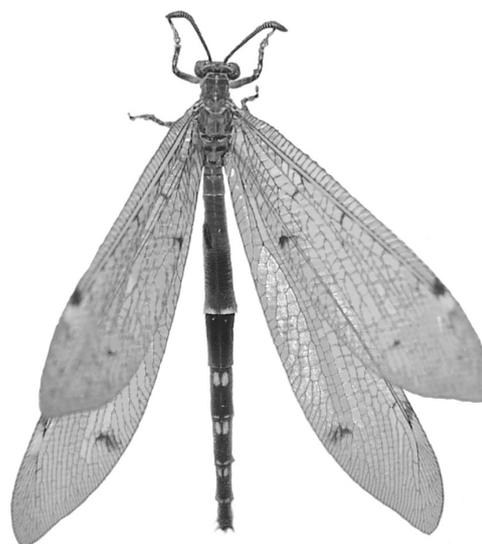


Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 14. Вып. 2

Vol. 14. No. 2



Ростов-на-Дону
2018

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

На титуле оригинальная фотография В.А. Кривохатского *Distoleon tetragrammicus* (Fabricius, 1798)

Специальный редактор выпуска (по Coleoptera: Tenebrionidae):
Эрик Мэтьюс (Южноавстралийский музей, Аделаида, Австралия)

Special editor of the issue (on Coleoptera: Tenebrionidae):
Eric G. Matthews (South Australian Museum, Adelaide, Australia)

Адрес для переписки:
Максим Витальевич Набоженко
nalassus@mail.ru

Address for correspondence:
Dr. Maxim Nabozhenko
nalassus@mail.ru

Русская версия журнала – http://www.ssc-ras.ru/ru/journal/kavkazskii_yntomologicheskii_byulleten/
English version – http://www.ssc-ras.ru/en/journal/caucasian_entomological_bulletin/

Техническое редактирование и компьютерная верстка номера – *С.В. и М.В. Набоженко*; корректура – *С.В. Набоженко*

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

Журнал индексируется в eLibrary.ru, Thomson Reuters (Zoological Record, BIOSIS Previews, Russian Science Index Citation), ZooBank
The journal is indexed/referenced in eLibrary.ru, Thomson Reuters (Zoological Record, BIOSIS Previews, Russian Science Index Citation), ZooBank



Гайирбег Магомедович Абдурахманов
Gayirbeg Magomedovich Abdurakhmanov
(1942–2018)

**К вопросу о классификации и филогении
трибы Helopini Latreille, 1802
и восстановление подтрибы Enoplopina Solier, 1848
(Coleoptera: Tenebrionidae)**

**On the question of classification and phylogeny
of the tribe Helopini Latreille, 1802
and resurrection of the subtribe Enoplopina Solier, 1848
(Coleoptera: Tenebrionidae)**

© М.В. Набоженко

© M.V. Nabozhenko

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН, ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, Республика Дагестан 367000 Россия. E-mail: nalassus@mail.ru
Дагестанский государственный университет, ул. М. Гаджиева, 43а, Махачкала, Республика Дагестан 367000 Россия

Caspian Institute of Biological Resources of Dagestan Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, M. Gadzhiev str., 45, Makhachkala, Republic of Dagestan 367000 Russia.
Dagestan State University, M. Gadzhiev str., 43a, Makhachkala, Republic of Dagestan 367000 Russia

Ключевые слова: Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini, Enoplopina, подтрибы, классификация, вопросы филогении.
Key words: Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini, Enoplopina, subtribes, classification, questions of phylogeny.

Резюме. В работе кратко рассматривается история классификации жуков-чернотелок трибы Helopini Latreille, 1802 (Coleoptera: Tenebrionidae). До настоящего времени система Helopini интерпретировалась в рамках четырех основных классификаций, используемых независимо специалистами из разных регионов. Аргументировано выделение трех подтриб в составе трибы Helopini: Helopina, Cylindrinotina Español, 1956 и Enoplopina Solier, 1848, **subtrib. resurr.** (восстановлена на основании строения передних бедер, эпиплевр, гениталий самца, внутреннего скелета птероторакса и наличия стридуляционного аппарата). Дан критический анализ единственной предварительной филогении трибы. Из состава трибы исключены роды *Gnathelops* Gebien, 1922, *Camarothelops* Kolbe, 1910 и *Afrohelops* Schawaller, 2012 на основе строения лапок, ротового аппарата (только для *Gnathelops*) и яйцеклада (только для *Afrohelops*). Положение этих родов в системе Tenebrionidae остается неясным. Род *Physohelops* Schuster, 1937, без аргументации включенный в трибу Apocryphini Lacordaire, 1859, возвращен в состав трибы Helopini.

Abstract. A brief history of classification of the tenebrionid beetles of the tribe Helopini Latreille, 1802 (Coleoptera: Tenebrionidae) is discussed. Until now, the system of Helopini had been interpreted in accordance with the four main classifications used independently by specialists from different regions. Three subtribes within the tribe Helopini are proposed: Helopina, Cylindrinotina Español, 1956 and Enoplopina Solier, 1848, **subtrib. resurr.**

The subtribe Enoplopina is resurrected on the basis of the following differential characters (from other Helopini): profemora with large tooth on inner side; head and anterior margin of pronotum with stridulatory organ; epipleura very wide, 3–4 times wider than metepisterna; metaventricle very short and strongly widened; metendosternite with very short and wide stalk, much shorter than arms, tendons basal; sternite VIII of male without deep sharp emargination at middle; aedeagus with short triangular alae and without spines of setae (as in many Cylindrinotina), but with very deep triangle emargination on apical lobe dorsally and unusual inner sclerotisation. A critical analysis of the only preliminary phylogeny (which can not be used for classification) of the tribe is given. Three genera, *Gnathelops* Gebien, 1922, *Camarothelops* Kolbe, 1910 and *Afrohelops* Schawaller, 2012 are excluded from the tribe Helopini based on the structure of the cupuliform penultimate tarsomeres, labium (only for *Gnathelops*) and ovipositor (only for *Afrohelops*). The position of these genera in the family Tenebrionidae is unclear. The genus *Physohelops* Schuster, 1937 was included without argumentation in the tribe Apocryphini Lacordaire, 1859, but is returned here to the tribe Helopini.

Введение

Классификация трибы Helopini Latreille, 1802 разработана не в полной мере. В XIX веке исследуемая группа рассматривалась в ранге подсемейства Helopinae с включением в нее множества неродственных групп

современных подсемейств Lagriinae, Stenochiinae, Pimeliinae и Tenebrioninae [Lacordaire, 1859; Allard, 1876, 1877; Seidlitz, 1896; Reitter, 1922a, b].

С середины XX века большинство европейских специалистов в таксономических работах использует систему Антуана [Antoine, 1949], основанную на строении гениталий самца. Эта система была поддержана и усовершенствована Эспаньолом [Espanol, 1956], который разделил подсемейство Helopinae на две трибы: Helopini Latreille, 1802 и Cylindrinotini Espanol, 1956. Ранг подсемейства Helopinae был снижен до трибы после работ по высшей классификации Tenebrioninae [Watt, 1974; Медведев, 1977; Doyen, Lawrence, 1979; Tschinkel, Doyen, 1980; Doyen, Tschinkel, 1982 и др.]. В номенклатурном списке Бушара с соавторами [Bouchard et al., 2005] был приведен список подсемейств, триб и подтриб Tenebrionidae без аргументации синонимии и рангов таксонов. Именно эта классификация Tenebrionidae с последующими добавлениями используется до настоящего времени [Matthews et al., 2010]. В этой же работе система Эспаньола была без объяснений проигнорирована и триба Cylindrinotini синонимизирована с трибой Helopini.

Впоследствии две группы Helopini, выделенные на основе структуры гениталий самца, половых протоков самки и строения личинок, были восстановлены в ранге подтриб Cylindrinotina и Helopina в составе трибы Helopini [Набоженко, 2005; Nabozhenko, 2008]. Спорный род *Accanthopus* Dejean, 1821, который предварительно включался Эспаньолом и Ардуаном в трибу Cylindrinotini [Espanol, 1956; Ardoine, 1958], был перенесен в подтрибу Helopina [Nabozhenko, Löbl, 2008].

В работе использован материал Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия) и коллекции автора.

Результаты и обсуждение

Несмотря на то, что наличие двух филогенетических ветвей было обосновано с использованием признаков внешней и внутренней морфологии начиная с середины XX века [Antoine, 1949; Espanol, 1956; Ardoine, 1958; Набоженко, 2005], а также подтверждено предварительными филогенетическими моделями с использованием генетических маркеров *Cox1*, *Cox2* мДНК и *Mrp20* яДНК [Stroschio et al., 2009; Alpagut Keskin et al., 2012; Набоженко и др., 2013], система трибы Helopini не была принята единогласно. До настоящего времени специалисты из разных стран руководствовались различными классификациями, в том числе и устаревшими системами XIX века. Так, система Helopini интерпретировалась в рамках четырех основных классификаций, используемых независимо специалистами из разных регионов, причем применялась только часть системы и только для фауны Helopini конкретного региона:

1. Система Аллара [Allard, 1876, 1877], в которой роды искусственно были разделены на две группы по длине метавентрита, а потом по форме и

блеску тела, использовалась восточноазиатскими и некоторыми европейскими специалистами (обзор работ представлен Набоженко и Андо [Nabozhenko, Ando, 2018]) только для восточноазиатских Helopini, где большинство видов было отнесено к центральноамериканскому роду *Tarpela* Bates, 1870. Остальные роды ими не рассматривались.

2. Слегка модифицированную систему Зайдлица [Seidlitz, 1896], в которой большинство видов Helopini было помещено в род *Helops* Fabricius, 1775, используют американские коллеги, которые, как и в середине XX века, признают только 3 рода, обитающие в пределах Нового света, а другие роды, выделенные в XIX веке для американских Helopini европейскими энтомологами, автоматически и без объяснений были синонимизированы с *Helops* s. l. (полная синонимия в работе [Bousquet et al., 2018]).

3. Система Helopini s. str. Рейттера [Reitter, 1922a, b], где множество групп рассматривалось в ранге подродов в составе обширного сборного рода *Cylindrinotus*, использовалась до недавнего времени большинством отечественных и некоторыми европейскими исследователями (обзор работ представлен Набоженко [2001]).

4. Наиболее обоснованная система Антуана [Antoine, 1949] и Эспаньола [Espanol, 1956], основанная на строении гениталий самца, использовалась западноевропейскими специалистами и в общих чертах принимается нами [Набоженко, 2005; Nabozhenko, Ando, 2018]. До недавнего времени эта классификация применялась только в многочисленных работах по западнопалеарктическим Helopini, однако недавно была унифицирована для Helopini в объеме мировой фауны [Nabozhenko et al., 2016; Nabozhenko, Ando, 2018; Bousquet et al., 2018].

В настоящее время существует только одна филогенетическая модель для Helopini, основанная на признаках морфологии [Cifuentes-Ruiz et al., 2014], которую следует рассматривать как предварительную и неудачную. В этой модели использовались 30 видов из 9 родов (результат неверной интерпретации, на самом деле 11), 67 морфологических признаков, однако не было представлено обоснование выбора модальности признаков. Для многих из них модальность была неверно определена, в ряде случаев признаки вообще приводились ошибочно. В результате монофилия каждой из подтриб, Helopina и Cylindrinotina, остается недоказанной. В обсуждаемой модели использовалось множество признаков, в которых не выражены филогенетические отношения и с широким диапазоном изменчивости в пределах родов, подродов и даже популяций одного вида: форма антенн (нитевидные / почти чётковидные), длина антенн (короткие, едва заходят за основание переднеспинки / значительно заходят за основание переднеспинки), густота пунктировки (густая / умеренно густая / редкая), опушение (голова и переднеспинка с щетинками / без щетинок), задние крылья (отсутствуют или плохо выражены / полностью выражены), щетинки на парамерах (представлены / неочевидно), соотношение длины и ширины переднеспинки и т.д. Ряд признаков

в этой модели неверно интерпретирован. Так, у *Helops perforatus* Horn, 1880 железа сперматеки оказалась почему-то терминальной, а на самом деле железа у этого вида впадает вместе со сперматеккой в вагину (вероятно, она в рассматриваемом случае повредилась в процессе изготовления препарата), у *Helops cistelooides* Germar, 1823 почему-то вся апикальная доля оказалась густо покрыта щетинками, тогда как это единственный неарктический вид, у которого только апикальная треть этой доли покрыта шипиками (не щетинками) и одновершинный эдеагус имеет очень сходное строение с таковым у палеарктической группы родов *Helops* (*Helops*, *Raiboscelis* Allard, 1876, *Entomogonus* Solier, 1848, *Erionura* Reitter, 1903, *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820). Такой тип апикальной доли эдеагуса интерпретируется авторами как плезиоморфный, хотя большинство Helopini мира, в том числе и ископаемые Helopina, имеет апикальную долю, равномерно полностью покрытую щетинками, и именно такой, катомоидный, тип эдеагуса может считаться плезиоморфным. Модальность всех более или менее пригодных для реконструкции филогении признаков почти во всех случаях определена авторами неверно. Наконец, Чифуентес-Руис с соавторами [Cifuentes-Ruiz et al., 2014] не использовали важнейшие признаки строения эдеагуса (алы апикальной доли, строение медиальной доли и т.д.), стернита VIII самца, гастральной спиккулы, половых протоков самки, торакального соединения (лишь частично использован для неарктических видов), мембранных образований ротового аппарата и брюшного отдела, характер окаймления абдоминальных венитров и многие другие. В результате подтриба Helopina оказалась в этой модели полифилетичной, а две монофилетические ветви трибы Helopini указанными авторами не принимаются. Учитывая многочисленные ошибки и неверную интерпретацию признаков, эта филогенетическая модель не может обсуждаться в дальнейшем.

Роды, положение которых в системе Tenebrionidae остается неясным. Нерешенной проблемой остаются афротропические роды *Gnathelops* Gebien, 1922, *Camarothelops* Kolbe, 1910, *Afrohelops* Schawaller, 2012, *Microcatomus* Pic, 1925, по формальным признакам отнесенные к Helopini. Гебин [Gebien, 1922] ревизовал сейшельский род *Camarothelops* и описал еще один род с Сейшельских островов – *Gnathelops*. В обоих случаях Гебин указал, что положение этих родов в семействе Tenebrionidae неясное, но предварительно они могут быть помещены в «Helopinae», поскольку внешне напоминают их. В то же время Гебин сам отмечал крайне необычный для чернотелок ротовой аппарат, особенно строение прементума у *Gnathelops*. Ряд признаков свидетельствует о том, что этот род не может относиться к Helopini: предпоследний членник всех лапок с лопастинкой; субментум очень широкий, шире ментума, ментум с острыми выступающими передними углами, максиллярные апикальные пальпомеры неправильной формы, сильно асимметричные, четыре вершинных антенномера

очень крупные, гораздо крупнее, чем предыдущие, все вместе такой же длины, как и антенномеры 1–7, образуют неясную булаву. *Camarothelops* также имеет лопастинку на предпоследнем тарзомере всех лапок и волосяную щетку на подошвенной пластике между коготками (Helopini без волосяной щетки) и не может быть отнесен к Helopini. *Afrohelops* Schawaller, 2012, описанный из дождевых горных лесов Кении и Мозамбика [Schawaller, 2012], с сомнением может быть отнесен к Helopini. По меньшей мере яйцеклад *Afrohelops kenyaense* Schawaller, 2012, изображенный в статье, совершенно не похож на таковой у Helopini, поскольку коксит состоит только из 2 долей (у Helopini выражены 4 доли), 1-я доля коксита не поперечная и без поперечных бакулей, вершинная доля коксита удлинённая (у Helopini короткая, дисковидная), а гоностили апикальные (у Helopini терминальные). Таким образом, этот род должен быть исключен из состава трибы Helopini.

Еще один род, *Erulipus* Fairmaire, 1903, который с XIX века находился в составе трибы Helopini, недавно был перенесен в качестве подрода в род *Ainu* Lewis, 1894 (подсемейство Stenochiinae) [Yuan et al., 2018].

Неясным остается и положение монотипичного рода *Microcatomus* с Занзибара [Pic, 1925]. Очень краткое описание может подходить ко многим чернотелкам. В качестве отличий *Microcatomus* от *Helops* s. l. и *Catomus* Allard, 1876 Пик указывает мелкозубчатые боковые стороны переднеспинки. Это вид пока остается в Helopini в неясном положении до изучения типового материала.

Положение рода *Physohelops* Schuster, 1937. Род *Physohelops* (Ирак, Бакуба) был описан в составе трибы Helopini, но впоследствии по непонятным причинам и без аргументации был перемещен в трибу *Aproscyrphini* Lacordaire, 1859 [Löbl et al., 2008]. Нам не удалось выяснить, кто и почему это сделал. На основе изучения типового материала [Nabozhenko, 2005] нами было установлено, что род относится к подрибе Helopina трибы Helopini и близок, вероятно, к номинативному подроду *Euboeus* s. str. Boieldieu, 1865 по строению головы и проторакса, имея при этом полушаровидные надкрылья и объемную субэлитральную полость. Изображение паратипа дано в работе Набоженко [Nabozhenko, 2005]. Таким образом, род должен быть исключен из трибы Aproscyrphini и помещен в Helopini.

Положение рода *Accanthopus* в трибе Helopini. Род *Accanthopus* с двумя видами из Южной Европы длительное время относился к трибе Helopini в ранге отдельной подтрибы Enoptoropina Solier, 1848 [Reitter, 1922a], в составе трибы Cyndrinotini [Ardoine, 1958] или подтрибы Helopina [Nabozhenko, Löbl, 2008], однако отличия этого рода от остальных Helopini столь существенны, что целесообразно восстановить для него отдельную подтрибу Enoptoropina. Принадлежность *Accanthopus* к трибе Helopini подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями [Kergoat et al., 2014; Soldati et al., 2017]. Ниже дана его краткая морфологическая характеристика (приводятся только признаки, которые отличают подтрибу от остальных Helopini). Подробный диагноз для двух других

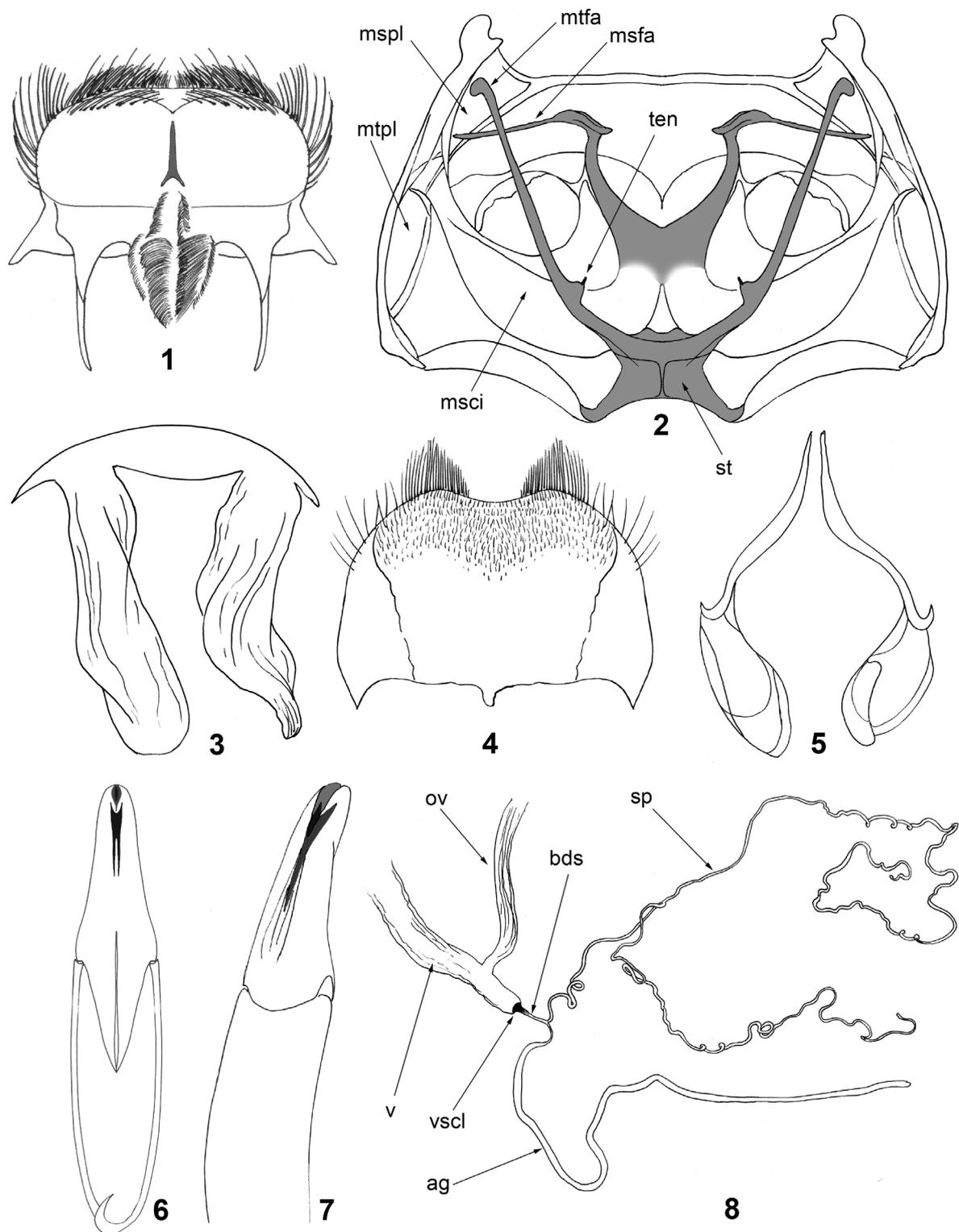


Рис. 1–8. *Ascanthopus velikensis*, детали строения.

1 – эпифарингеальная поверхность лабрума; 2 – внутренний скелет птероторакса; 3 – защитные железы; 4 – внутренний стернит VIII самца; 5 – гастральная спикула; 6 – эдеагус, вид снизу; 7 – апикальная доля эдеагуса, вид сверху; 8 – половые протоки самки. msfa – мезопофиз, mtf – метапофиз, mspl – мезоплеврон, mtp – метаплеврон, ten – тендон (прикрепление жилы), msci – мезококсовая выпуклость, st – ствол; v – вагина, vscl – вагинальная склеротизация, ov – яйцевод, bds – базальный проток сперматеки, sp – сперматека, ag – железа сперматеки.

Figs 1–8. *Ascanthopus velikensis*, details of structure.

1 – epipharyngeal surface of labrum; 2 – inner skeleton of pterothorax; 3 – defensive glands; 4 – male sternite VIII; 5 – gastral spicula; 6 – aedeagus, ventral view; 7 – apical lobe of aedeagus, dorsal view; 8 – female genital tubes. msfa – mesofurcal arm, mtf – metafurcal arm, mspl – mesopleuron, mtp – metapleuron, ten – tendon, msci – mesocoxal inflexion, st – stalk; v – vagina, vscl – vaginal sclerotisation, ov – oviduct, bds – basal duct of spermatheca, sp – spermatheca, ag – accessory gland.

подтриб (Helopina и Cyldrinitina) приведен в работе Набоженко и Андо [Nabozhenko, Ando, 2018].

Подтриба *Enoplopina* Solier, 1848, subtrib. resurr.

Типовой род *Accanthopus* Dejean, 1821 (= *Enoplopus* Solier, 1848) (рис. 1–8).

Диагноз. Тело черное, умеренно блестящее, очень широкое, сильно выпуклое, полушаровидное.

Голова. Важнейшим отличием *Accanthopus* от Helopina, Cyldrinitina и вообще от всех тенебрионид является стридуляционный аппарат, расположенный в основании эпикраниума и на внутренней стороне переднего края пронотума. Стридуляционный аппарат состоит из длинного резкого узкого поднятия, начинающегося в районе окципуга и продолжающегося до основания лобной части (у *A. velikensis* Piller et Mitterpacher, 1783), или спрятан под переднеспинкой (у *A. reitteri* (Brenske, 1884)). На поднятии расположено от 135 до 150 очень мелких поперечных насечек, которые при дорсовентральном движении головы трутся о выемку на внутренней стороне пронотума и создают стридуляцию [Dudich, 1920]. Ментум с медиальным выступающим бугром у самцов и медиальным поднятием у самок. Эпикраниум без височных бороздок, отходящих от глаз с вентральной стороны. Эпифаринкс такого же строения, как в подтрибе Helopina трибы Helopini, с вырезкой посередине (рис. 1).

Проторакс сильно поперечный, с наибольшей шириной в основании, с сильно уплощенными наружными краями прогипомер. Внутренняя сторона пронотума с углублением, входящим в состав стридуляционного аппарата.

Надкрылья полушаровидные, с глубокими рядами бороздок. Эпиплевры очень широкие, их ширина примерно равна ширине метавентрита, в 5 раз шире, чем боковые стерниты птероторакса (мез- и метэпистерны).

Метавентрит очень короткий и очень широкий, его ширина в 5 раз больше длины, а длина примерно равна диаметру мезококкальных впадин. Метэндостернит (рис. 2) без ламины, тендоны отходят от полукруглых выростов в основании метапофизов, ствол метэндостернита очень короткий и широкий, в передней части ствола выражена короткая поперечная загнутая вниз пластинка.

Брюшные защитные железы почти не отличаются от таковых у Helopini, но микроскульптура из пузыревидных бугорков с внутренней стороны отсутствует, а размер правой и левой желез одинаковый (рис. 3).

Гениталии и терминалии самца. VIII стернит без глубокой вырезки посередине, только широко дуговидно выемчатый (рис. 4). Гастральная спикула с несоединенными вершинами ветвей, ветви сильно расширенные посередине, ее лопасти крупные, сильно вогнутые, лунковидные (рис. 5). Эдеагус сильно отличается от любого типа у Helopini: апикальная доля с короткими алами в виде треугольника с вентральной

стороны, которые прикрывают только часть базальной доли; апикальная доля без видимых щетинок или шипиков, короткая, сильно утолщенная (при рассмотрении сбоку), посередине с очень глубоким и резким продольным вдавлением в вершинной части, разделяющим ее на две половины, вдавление доходит до вершины; внутренняя часть апикальной доли с резкой отчетливой продольной областью склеротизации, которая раздваивается на вершине (рис. 6, 7).

Гениталии и половые протоки самки. Яйцеклад не отличается от такового у остальных Helopini. Вагина на вершине склеротизованная, базальный проток выражен, сперматека с двумя длинными каналами (как у *Catomus*), но железа не превышает сперматеку по длине (рис. 8).

Ноги. Передние бедра с очень крупным зубцом на внутренней стороне. Передние и средние лапки самца не расширенные. Передние голени слабо изогнутые. Все голени с золотистым густым опушением в вершинной четверти на внутренней стороне.

Состав подтрибы: *Accanthopus velikensis* Piller et Mitterpacher, 1783, *Accanthopus reitteri* (Brenske, 1884).

Благодарности

Автор благодарен А.Г. Кирейчуку и Б.М. Катаеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия) за обсуждение результатов, ценные замечания и исправления.

Работа выполнена в рамках базовой темы ПИБР ДНЦ РАН «Биологическое разнообразие, организация и динамика популяций и сообществ животного населения, научные основы управления биологическими ресурсами Восточно-Кавказского экорегиона», регистрационный номер АААА-А17-117081640018-5, и программы Президиума РАН «Особенности формирования биологического разнообразия и ресурсного потенциала наземных и водных экосистем Восточно-Кавказского экорегиона (Республика Дагестан)».

Литература

- Медведев Г.С. 1977. Таксономическое значение антеннальных сенсилл жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae). В кн.: Труды Всесоюзного энтомологического общества. Том 58. Морфологические основы систематики насекомых. Л.: Наука: 61–86.
- Набоженко М.В. 2001. О системе трибы Helopini и обзор жуков-чернотелок родов *Nalassus* Mulsant и *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) Европейской части СНГ и Кавказа. *Энтомологическое обозрение*. 80(3): 627–668.
- Набоженко М.В. 2005. Межструктурные корреляции в эволюции жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Кавказский энтомологический бюллетень*. 1(1): 37–48.
- Набоженко М.В., Кескин Б., Кескин Н.А. 2013. Молекулярно-генетические исследования жуков-чернотелок рода *Odocnemis* (Coleoptera: Tenebrionidae). В кн.: Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии. Тезисы докладов научной конференции (25–29 марта 2013 г., Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН: 65.
- Allard E. 1876. Révision des Helopines vrais de Lacordaire. *L'Abeille, Journal d'Entomologie*. 14: 1–80.
- Allard E. 1877. Révision des Helopides vrais. *Mitteilungen der*

- Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft.* 5: 13–268.
- Alpagut Keskin N., Keskin B., Papandopoulou A., Vogler A. 2012. Molecular systematic analyses of the *Odocoemis* Allard, 1876 species (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini) from Turkey. *In: Abstracts of 12th International congress on the zoogeography, ecology and evolution of Southeastern Europe and the Eastern Mediterranean (18–22 June 2012, Athens, Greece).* Athens: Hellenic Zoological Society: 12.
- Antoine M. 1949. Notes d'entomologie Marocaine XLIV. Matériaux pour l'étude des Helopinae du Maroc (Col. Tenebrionides). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc.* 1945–1947. 25–27: 123–162.
- Ardoin P. 1958. Contribution à l'étude des Helopinae de France (Col. Tenebrionidae). *Annales de la Société Entomologique de France.* 127: 9–49.
- Bousquet Y., Thomas D.B., Bouchard P., Smith A.D., Aalbu R.L., Johnston M.A., Steiner W.E., Jr. 2018. Catalogue of Tenebrionidae (Coleoptera) of North America. *ZooKeys.* 728: 1–455. DOI: 10.3897/zookeys.728.20602
- Bouchard P., Lawrence J.F., Davies A.E., Newton A.F. 2005. Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names. *Annales zoologici.* 55(4): 499–530.
- Cifuentes-Ruiz P., Zaragoza-Caballero S., Ochoterena-Booth H., Morón M.A. 2014. A preliminary phylogenetic analysis of the New World Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) indicates the need for profound rearrangements of the classification. *ZooKeys.* 415: 191–216. DOI: 10.3897/zookeys.415.6882
- Doyen J.T., Lawrence J.F. 1979. Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera). *Systematic Entomology.* 4: 333–337. DOI: 10.1111/j.1365-3113.1979.tb00619.x
- Doyen J.T., Tschinkel W.R. 1982. Phenetic and cladistic relationships among tenebrionid beetles (Coleoptera). *Systematic Entomology.* 7: 127–183. DOI: 10.1111/j.1365-3113.1982.tb00129.x
- Dudich E. 1920. Über den Stridulationsapparat einiger Käfer. *Entomologische Blätter.* 16(4–9): 146–161.
- Español F. 1956. Los *Probaticus* de España (Col. Tenebrionidae). *Eos, Revista Española de Entomología.* 32: 83–123.
- Gebien H. 1922. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905. No. V. Coleoptera, Heteromera: Tenebrionidae. *Transactions of the Linnean Society of London (ser. 2).* 18: 261–324.
- Kergoat G.J., Soldati L., Clamens A.-L., Jourdan H., Zahab R., Genson G., Bouchard P., Condamine F.L. 2014. Higher-level molecular phylogeny of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae). *Systematic Entomology.* 39: 486–499. DOI: 10.1111/syen.12065
- Lacordaire J.T. 1859. Histoire naturelle des insectes. Genera des coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans ce ordre d'insectes. Tome Cinquième. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret. 750 p.
- Löbl I., Merkl O., Ando K., Bouchard P., Lillig M., Masamoto K., Schawaller W. 2008. Family Tenebrionidae Latreille, 1802. *In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera.* Vol. 5. Tenebrionidae. (I. Löbl, A. Smetana eds). Stenstrup: Apollo Books: 105–352.
- Matthews E.G., Lawrence J.F., Bouchard P., Steiner W.E., Šlipiński Jr., Šlipiński S.A. 2010. 11.14. Tenebrionidae Latreille, 1802. *In: Handbook of zoology. Arthropoda: Insecta. Part 38. Coleoptera, beetles.* Vol. 2. Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). Berlin: Walter de Gruyter: 574–659.
- Nabozhenko M.V. 2008. Tenebrionidae: Helopini. *In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera.* Vol. 5. Tenebrionidae. (I. Löbl, A. Smetana eds). Stenstrup: Apollo Books: 36–38.
- Nabozhenko M.V., Ando K. 2018. Subtribal, generic and subgeneric composition of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Eastern Palaearctic. *Acta zoologica Academia Scientiarum Hungaricae.* 64(4): 277–327. DOI: 10.17109/AZH.64.4.277.2018
- Nabozhenko M.V., Löbl I. 2008. Tribe Helopini Latreille, 1802. *In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera.* Vol. 5. Tenebrionidae. (I. Löbl, A. Smetana eds). Stenstrup: Apollo Books: 241–257.
- Nabozhenko M.V., Nikitsky N.B., Aalbu R. 2016. Contributions to the knowledge of North American tenebrionids of the subtribe Cylindrinotina (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini). *Zootaxa.* 4136(1): 155–164. DOI: 10.11646/zootaxa.4136.1.7
- Pic M. 1925. Nouveautés diverses. *Mélanges Exotico-Entomologiques.* 44: 1–32.
- Reitter E. 1922a. Bestimmungs-Tabellen der europaischen Coleopteren. H. 92. Tenebrionidae. 16. Teil: Unterfamilie Helopina, I. Wiener Entomologische Zeitung. 39: 1–44.
- Reitter E. 1922b. Bestimmungs-Tabellen der europaischen Coleopteren. H. 93. Tenebrionidae. 17. Teil: Unterfamilie Helopina, II. Wiener Entomologische Zeitung. 39: 113–171.
- Schawaller W. 2012. *Afrohelops* gen. nov. (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from relict montane forests in Kenya and Mozambique. *Annals of the Ditsong National Museum of Natural History.* 2: 75–79.
- Seidlitz G. von. 1896. Tenebrionidae. *In: Kiesenwetter H. von., Seidlitz G. von. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Erste Abteilung Coleoptera. Fünfter Band. Erste Hälfte.* Berlin: Nicolaische Verlags-Buchhandlung: 609–800.
- Soldati L., Condamine F.L., Clamens A.-L., Kergoat G.J. 2017. Documenting tenebrionid diversity: progress on *Blaps* Fabricius (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae, Blaptini) systematics, with the description of five new species. *European Journal of Taxonomy.* 282: 1–29. DOI: 10.5852/ejt.2017.282
- Stroschio S., Baviera C., Lo Paro G. 2009. Il gene *cox2* per l'individuazione delle relazioni sistematiche nella famiglia Tenebrionidae. *Bollettino dei Musei e Degli Istituti Biologici dell'universita di Genova.* 71: 213.
- Tschinkel W.R., Doyen J.T. 1980. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology.* 9: 321–368.
- Watt J.C. 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Journal of Zoology.* 1(4): 381–452.
- Yuan C., Nabozhenko M., Ren G.-D. 2018. Contribution to the knowledge of the genus *Ainu* Lewis, 1894 (Coleoptera: Tenebrionidae: Stenochiinae). *Journal of Asia-Pacific Entomology.* 21: 1292–1298. DOI: 10.1016/j.aspen.2018.10.004

Поступила / Received: 9.12.2018

Принята / Accepted: 20.12.2018

References

- Allard E. 1876. Révision des Helopines vrais de Lacordaire. *L'Abeille, Journal d'Entomologie*. 14: 1–80.
- Allard E. 1877. Révision des Helopides vrais. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*. 5: 13–268.
- Alpagut Keskin N., Keskin B., Papandopoulou A., Vogler A. 2012. Molecular systematic analyses of the *Odocnemis* Allard, 1876 species (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini) from Turkey. In: Abstracts of 12th International congress on the zoogeography, ecology and evolution of Southeastern Europe and the Eastern Mediterranean (18–22 June 2012, Athens, Greece). Athens: Hellenic Zoological Society: 12.
- Antoine M. 1949. Notes d'entomologie Marocaine XLIV. Matériaux pour l'étude des Helopinae du Maroc (Col. Tenebrionides). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*. 1945–1947. 25–27: 123–162.
- Ardoin P. 1958. Contribution à l'étude des Helopinae de France (Col. Tenebrionidae). *Annales de la Société Entomologique de France*. 127: 9–49.
- Bouchard P., Lawrence J.F., Davies A.E., Newton A.F. 2005. Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names. *Annales zoologici*. 55(4): 499–530.
- Bousquet Y., Thomas D.B., Bouchard P., Smith A.D., Aalbu R.L., Johnston M.A., Steiner W.E., Jr. 2018. Catalogue of Tenebrionidae (Coleoptera) of North America. *ZooKeys*. 728: 1–455. DOI: 10.3897/zookeys.728.20602
- Cifuentes-Ruiz P., Zaragoza-Caballero S., Ochoterena-Booth H., Morón M.A. 2014. A preliminary phylogenetic analysis of the New World Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) indicates the need for profound rearrangements of the classification. *ZooKeys*. 415: 191–216. DOI: 10.3897/zookeys.415.6882
- Doyen J.T., Lawrence J.F. 1979. Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera). *Systematic Entomology*. 4: 333–337. DOI: 10.1111/j.1365-3113.1979.tb00619.x
- Doyen J.T., Tschinkel W.R. 1982. Phenetic and cladistic relationships among tenebrionid beetles (Coleoptera). *Systematic Entomology*. 7: 127–183. DOI: 10.1111/j.1365-3113.1982.tb00129.x
- Dudich E. 1920. Über den Stridulationsapparat einiger Käfer. *Entomologische Blätter*. 16(4–9): 146–161.
- Español F. 1956. Los *Probatiscus* de España (Col. Tenebrionidae). *Eos, Revista Española de Entomología*. 32: 83–123.
- Gebien H. 1922. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905. No. V. Coleoptera, Heteromera: Tenebrionidae. *Transactions of the Linnean Society of London (ser. 2)*. 18: 261–324.
- Kergoat G.J., Soldati L., Clamens A.-L., Jourdan H., Zahab R., Genson G., Bouchard P., Condamine F.L. 2014. Higher-level molecular phylogeny of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae). *Systematic Entomology*. 39: 486–499. DOI: 10.1111/syen.12065
- Lacordaire J.T. 1859. Histoire naturelle des insectes. Genera des coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans ce ordre d'insectes. Tome Cinquième. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret. 750 p.
- Löbl I., Merkl O., Ando K., Bouchard P., Lillig M., Masamoto K., Schawaller W. 2008. Family Tenebrionidae Latreille, 1802. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionidae. (I. Löbl, A. Smetana eds). Stenstrup: Apollo Books: 105–352.
- Matthews E.G., Lawrence J.F., Bouchard P., Steiner W.E., Šlipiński Jr., Šlipiński S.A. 2010. 11.14. Tenebrionidae Latreille, 1802. In: Handbook of zoology. Arthropoda: Insecta. Part 38. Coleoptera, beetles. Vol. 2. Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). Berlin: Walter de Gruyter: 574–659.
- Medvedev G.S. 1977. Taxonomic significance of antennal sensilla of darkling-beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). In: Trudy Vsesoyuznogo entomologicheskogo obshchestva. Tom 58. Morfologicheskie osnovy sistematiки nasekomykh [Proceedings of the All-Union Entomological Society. Vol. 58. Morphological bases of Insect Systematics]. Leningrad: Nauka: 61–86 (in Russian).
- Nabozhenko M.V. 2001. On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of the genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of CIS and the Caucasus. *Entomological Review*. 81(8): 909–942.
- Nabozhenko M.V. 2005. Interstructural correlations in evolution of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Caucasian Entomological Bulletin*. 1(1): 37–48 (in Russian).
- Nabozhenko M.V. 2008. Tenebrionidae: Helopini. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionidae. (I. Löbl, A. Smetana eds). Stenstrup: Apollo Books: 36–38.
- Nabozhenko M.V., Ando K. 2018. Subtribal, generic and subgeneric composition of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Eastern Palaearctic. *Acta zoologica Academia Scientiarum Hungaricae*. 64(4): 277–327. DOI: 10.17109/AZH.64.4.277.2018
- Nabozhenko M.V., Keskin B., Keskin N.A. 2013. Molecular genetic studies of darkling beetles of *Odocnemis* genus (Coleoptera: Tenebrionidae). In: Molekulyarno-geneticheskie podkhody v taksonomii i ekologii. Tezisy dokladov nauchnoy konferentsii [Molecular genetic approaches in taxonomy and ecology. Abstracts of the Scientific Conference (March 25–29, 2013, Rostov-on-Don, Russia)]. Rostov-on-Don: Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences Publ.: 65 (in Russian).
- Nabozhenko M.V., Löbl I. 2008. Tribe Helopini Latreille, 1802. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionidae. (I. Löbl, A. Smetana eds). Stenstrup: Apollo Books: 241–257.
- Nabozhenko M.V., Nikitsky N.B., Aalbu R. 2016. Contributions to the knowledge of North American tenebrionids of the subtribe Cylindrinotina (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini). *Zootaxa*. 4136(1): 155–164. DOI: 10.11646/zootaxa.4136.1.7
- Pic M. 1925. Nouveautés diverses. *Mélanges Exotico-Entomologiques*. 44: 1–32.
- Reitter E. 1922a. Bestimmungs-Tabellen der europaischen Coleopteren. H. 92. Tenebrionidae. 16. Teil: Unterfamilie Helopina, I. Wiener Entomologische Zeitung. 39: 1–44.
- Reitter E. 1922b. Bestimmungs-Tabellen der europaischen Coleopteren. H. 93. Tenebrionidae. 17. Teil: Unterfamilie Helopina, II. Wiener Entomologische Zeitung. 39: 113–171.
- Schawaller W. 2012. *Afrohelops* gen. nov. (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from relict montane forests in Kenya and Mozambique. *Annals of the Ditsong National Museum of Natural History*. 2: 75–79.
- Seidlitz G. von. 1896. Tenebrionidae. In: Kiesenwetter H. von., Seidlitz G. von. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Erste Abteilung Coleoptera. Fünfter Band. Erste Hälfte. Berlin: Nicolaische Verlags-Buchhandlung: 609–800.
- Soldati L., Condamine F.L., Clamens A.-L., Kergoat G.J. 2017. Documenting tenebrionid diversity: progress on *Blaps* Fabricius (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae, Blaptini) systematics, with the description of five new species. *European Journal of Taxonomy*. 282: 1–29. DOI: 10.5852/ejt.2017.282
- Stroschio S., Baviera C., Lo Paro G. 2009. Il gene *cox2* per l'individuazione delle relazioni sistematiche nella famiglia Tenebrionidae. *Bollettino dei Musei e Degli Istituti Biologici dell'universita di Genova*. 71: 213.
- Tschinkel W.R., Doyen J.T. 1980. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 9: 321–368.
- Watt J.C. 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Journal of Zoology*. 1(4): 381–452.
- Yuan C., Nabozhenko M., Ren G.-D. 2018. Contribution to the knowledge of the genus *Ainu* Lewis, 1894 (Coleoptera: Tenebrionidae: Stenochiinae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*. 21: 1292–1298. DOI: 10.1016/j.aspen.2018.10.004