

ПРИКАСПИЙСКИЙ ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ
ДАГЕСТАНСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН
ДАГЕСТАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

НАБОЖЕНКО

Максим Витальевич

ЖУКИ-ЧЕРНОТЕЛКИ ТРИБЫ HELOPINI
(COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE) МИРОВОЙ ФАУНЫ

03.02.05 – энтомология

диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:

доктор биологических наук
А.Г. Кирейчук

Махачкала
2019

Оглавление

Введение	4
1 История изучения трибы <i>Helopini</i>	10
1.1 Первый этап. Конец XVIII – середина XIX века (до 1870-х гг.)	10
1.2 Второй этап (последняя треть XIX – первая половина XX века)	15
1.3 Третий этап: вторая половина XX века	21
1.4 Четвертый этап: XXI век	25
2 Материал и методы	29
2.1 Коллекционный материал и полевые исследования	29
2.2 Методы сбора и обработки материала	32
2.3 Методы филогенетического анализа на основе морфологических признаков и генетических маркеров	33
2.4 Методы экологических исследований	40
2.5 Благодарности и финансовая поддержка	42
3 Морфологический очерк	46
3.1 Строение имаго в трибе <i>Helopini</i>	46
3.1.1 Форма тела	46
3.1.2 Голова и ее придатки	49
3.1.2.1 Ротовой аппарат	58
3.1.3 Грудной отдел и придатки	65
3.1.3.1 Проторакс	66
3.1.3.2 Птероторакс	72
3.1.3.3 Ноги	89
3.1.4 Брюшной отдел	93
3.1.4.1 Брюшные защитные железы	97
3.1.4.2 Генитальный аппарат	97
3.1.4.2.1 Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самца	98
3.1.4.2.2 Генитальный аппарат самки	110
3.1.4.3 Половые протоки самки	114
3.1.5 Микроскульптура, окраска и опушение покровов	119
3.1.6 Сенсорные органы покровов	122
3.1.7 Половой диморфизм и изменчивость	128
3.2 Преимагинальные стадии	129
3.2.1 Строение личинок	130
3.2.2 Строение куколок	138
3.3 Морфологические адаптации имаго к условиям обитания	141
3.4 Морфологические особенности подтрибы <i>Euplorina</i>	144
4 Палеонтологическая летопись <i>Tenebrionidae</i>	148
4.1 Палеонтологическая летопись подсемейств	158
4.2 Использование палеонтологической летописи <i>Tenebrionidae</i> в филогенетических и эволюционных моделях	174
4.2.1 Использование палеонтологических данных для целей филогении и систематики трибы <i>Helopini</i>	179
5 Филогения трибы <i>Helopini</i>	182
5.1 Филогенетические реконструкции на основании морфологических признаков	182
5.2 Филогенетические реконструкции на основании генетических маркеров	212
6 Классификация трибы	221

6.1	Классификация трибы и вопросы надвидовой систематики	221
6.2	Диагноз трибы Helopini, подтриб, групп и подгрупп родов	236
6.3	Положение трибы Helopini в семействе Tenebrionidae	243
7	Географическое распространение трибы Helopini	251
7.1	Общее распространение трибы	251
7.1.1	Распространение родов подтрибы Helopina	252
7.1.2	Распространение родов подтрибы Cyldrinitina	257
7.1.3	Распространение подтрибы Eporopina	261
7.2	Фауна Helopini различных биогеографических царств	261
7.2.1	Краткие выводы по распространению	270
7.3	Исторические предпосылки современного распространения Helopini	271
8	Образ жизни и трофические связи	277
8.1	Ландшафтно-биотопическое распределение	277
8.2	Сезонная активность и жизненный цикл	289
8.3	Экологические преферендумы	290
8.4	Трофические связи	297
8.5	Биотопическое распределение при совместном обитании и жизненные формы	309
	Выводы	312
	Список литературы	315
	Приложение. Каталог жуков-чернотелок трибы Helopini	362

Введение

Актуальность работы и степень разработанности. Триба *Helopini* относится к семейству *Tenebrionidae* (Coleoptera) и насчитывает в мировой фауне 814 рецентных видов, относящихся к 49 родам. Ареал трибы охватывает Голарктику, Неотропику, Афротропику и Индо-Малайское царство. В Палеарктике триба представлена 41 родом и 655 видами, из которых значительная часть распространена в Средиземноморье, а в Неарктике и в Неотропике – 156 видами из 6 родов, обитающих преимущественно на западе США и в странах Центральной Америки. В подавляющем большинстве эти чернотелки предпочитают умеренный климат, несколько родов распространены в зонах тропических дождевых лесов, *Helopini* отсутствуют в зонах тундры и тайги. В Палеарктике и Неарктике представители трибы являются одной из наиболее многочисленных и распространенных групп чернотелок.

Несмотря на то, что группа древняя (известна из палеоцена) и по некоторым особенностям строения похожа на представителей архаичных лесных групп тенебриоидной ветви жуков-чернотелок, многие ее таксоны освоили аридные ландшафты, приобретя ряд адаптаций к дефициту влаги. Жуки трибы *Helopini* чаще всего бескрылы и малоподвижны, а их личинки развиваются преимущественно в почве, что делает их весьма удобным объектом для фауногенетических исследований. Спектр освоенных ими ландшафтов очень широк: от тропических дождевых лесов до суровых пустынь Средней Азии и Северной Америки, от равнинных степей Евразии до высокогорий Памиро-Алая, Гиссаро-Дарваза и Гиндукуша. Эта особенность обусловила глубокую полиморфность группы.

Система трибы, подробно разработанная в XIX и начале XX века (Seidlitz, 1896; Reitter, 1922), а потом пересмотренная в середине XX века (Español, 1956), требовала существенной переработки в связи с накоплением новых материалов и появлением новых методов исследований. Кроме того, подробный морфологический анализ трибы ранее не проводился, а для классификации использовались лишь некоторые признаки наружного строения, ряд из которых оказался довольно изменчивым, и лишь в отдельных случаях изучались элементы строения гениталий самцов. Серьезной проблемой оставались необозначенные типовые виды для надвидовых таксонов. Типовые виды многих родов и подродов не были изучены, что создавало и создает

большую путаницу при построении системы трибы и обуславливало сборный характер многих таксонов родового ранга. Одна из важнейших проблем – использование нескольких классификаций разными специалистами (достаточно заметить, что в отношении неарктических и неотропических Helopini до сих пор использовалась устаревшая классификация XIX века), что являлось источником противоречий и предметом многочисленных дискуссий. Причина этих проблем – слабая изученность группы в целом, отсутствие адекватной морфологической базы и ревизий большинства родов, а также наличие многочисленных конвергенций и параллелизмов, что значительно осложняло построение системы и выяснение родственных связей внутри трибы. Морфологический анализ во многих таксономических работах до сих пор оставался на уровне начала XX века. Большинство специалистов для диагностики использовались только признаки наружного строения, обычно доступные при осмотре сверху, в редких случаях – контур наружных склеритов эдеагуса самца. Кроме того, среди современных специалистов распространены методы монтирования и фиксации генитального аппарата, которые дают некорректные результаты, и поэтому рисунки и фотографии гениталий из многих работ затруднительно использовать для таксономии и определения.

Филогенетические отношения таксонов внутри трибы и положение этой группы в семействе Tenebrionidae до сих пор оставались неизученными. Единственная предварительная филогенетическая модель, выполненная мексиканскими коллегами на ограниченном материале, оказалась неудачной. Ископаемые Helopini до последнего времени не были известны, что усложняло выбор модальности признаков. В филогенетических моделях семейства Tenebrionidae, построенных на основе морфологических признаков, Helopini не фигурировали или были представлены единичными американскими таксонами, а в единственной для Tenebrionidae модели на основе генетических маркеров использовались данные только по 2 видам рода *Nalassus* и 1 виду рода *Accanthopus*.

Трофические связи, суточная и сезонная активность, влияние экологических факторов на Helopini, роль в экосистеме, взаимоотношения видов и занимаемые ими экологические ниши оставались фактически неизученными.

Таким образом, актуальность исследований была связана со слабой изученностью морфологии, устаревшим данным палеонтологической летописи, неисследованным

образом жизни большинства таксонов, отсутствием обоснованных филогенетических реконструкций для жуков-чернотелок Helopini и несовершенством классификации.

Цель и задачи работы. Цель – усовершенствование системы трибы Helopini на основе обширного морфологического анализа имаго и преимагинальных стадий рецентных и ископаемых таксонов, их распространения и образа жизни, уточнение состава трибы, выяснение родственных отношений между различными родами и построение филогенетической модели с использованием морфологических признаков и генетических маркеров, ревизия крупнейших палеарктических и ряда неарктических родов.

В связи с этой целью были поставлены следующие задачи:

1. Обширный анализ внутреннего и наружного строения взрослых жуков и личинок, аргументация модальности признаков, изменчивости и направлений трансформации для дальнейшего использования в филогенетических моделях и классификации.

2. Уточнение и анализ палеонтологической летописи жуков-чернотелок, в том числе и Helopini, определение этапов и направлений диверсификации Tenebrionidae и их основных причин; пересмотр состава ископаемых Helopini и других групп чернотелок; обоснование применения этих данных в филогенетических и эволюционных моделях; применение палеонтологических данных для целей филогении и систематики трибы Helopini.

3. Построение филогенетических моделей на основе признаков внешнего и внутреннего строения и генетических маркеров митохондриальной и ядерной ДНК, обоснование монофилии трибы и основных ее монофилетичных ветвей.

4. Усовершенствование классификации трибы с учетом филогенетических реконструкций, уточнение состава подтриб, родов и подро́дов, видового состава трибы Helopini в объеме мировой фауны, положения трибы в системе Tenebrionidae.

5. Анализ современного распространения родов трибы, состава и распределения таксонов в различных биогеографических царствах, выявление центров таксономического разнообразия Helopini; анализ возможных исторических причин современного распространения представителей трибы.

6. Выявление закономерностей ландшафтно-биотопического распределения Helopini, их трофических связей, сезонной и суточной активности, экологических

преферендумов (освещенности, температуры и влажности в различные сезоны и время суток), границ экологических ниш и жизненных стратегий при совместном обитании таксонов, а также обоснование возможности использования *Helopini* в лишеноиндикации.

Для решения поставленных задач использован материал из 57 учреждений со всего мира, собственные сборы и исследования автора, применен широкий спектр методов, в том числе и сканирующая электронная и конфокальная микроскопия. Оценку модальности признаков проводили с учетом морфологических трансформационных рядов и структур древнейших ископаемых палеогеновых представителей чернотелок. Филогенетический анализ с использованием морфологических признаков был сделан методом максимальной парсимонии в программах PAUP 4.0 и TNT, а кладограммы визуализированы в Mesquite. В альтернативных филогенетических моделях использовали генетические маркеры первой субъединицы цитохром-оксидазы *Cox1* мДНК и участок гена мышечного белка *Mrp20* яДНК, филогенетический анализ проводился в программе PAUP 4.0

Научная новизна. Впервые сделана ревизия обширной группы чернотелок трибы *Helopini* в объеме мировой фауны, описано более 100 новых видов *Helopini* и 26 таксонов надвидовых рангов (в том числе и 2 ископаемых палеогеновых таксона), предложено около 150 новых комбинаций, 61 таксон синонимизирован; разработана морфологическая основа с использованием рецентных и ископаемых таксонов для реконструкции филогении и совершенствования классификации группы; существенно уточнена и проанализирована палеонтологическая летопись семейства *Tenebrionidae*; получены филогенетические модели с использованием морфологических признаков имаго и личинок, а также генетических маркеров; разработана новая сбалансированная классификация трибы *Helopini* с учетом морфологии, данных филогенетических реконструкций, распространения и биологических особенностей таксонов; выявлены предположительные палеогеографическая область и время формирования трибы; впервые установлено, что большинство видов *Helopini* является основными потребителями кустистых и листоватых лишайников среди макробеспозвоночных в Северном полушарии, играя тем самым важнейшую роль во многих экосистемах.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования вносят существенный вклад в познание крупнейшей группы жуков-чернотелок, их

морфологии, филогенетических отношений, систематики, распространения и экологических особенностей. Палеонтологическая летопись семейства Tenebrionidae может быть использована в филогенетических реконструкциях и эволюционных моделях. Выявленные трофические связи Helopini и разработанные методы учета численности, суточной и сезонной активности необходимо применять для совершенствования, а в ряде случаев пересмотра методов лишеноиндикации, широко используемых в прикладных исследованиях и в природоохранных мероприятиях. Результаты работы можно использовать в учебных курсах лекций и практических занятиях по энтомологии, зоологии беспозвоночных, биогеографии, экологии животных, в палеогеографических и фауногенетических реконструкциях.

Положения, выносимые на защиту. 1. Направления трансформации морфологических структур, имеющих важнейшее значение для филогении и систематики трибы Helopini. 2. Палеонтологическая летопись Tenebrionidae и ее использование в филогенетических и эволюционных моделях. 3. Филогенетические отношения трибы Helopini на основании морфологических признаков и генетических маркеров. 4. Обоснование классификации трибы Helopini. 5. Географическое распространение, история возможного происхождения и расселения. 6. Трофические связи, ландшафтно-биотопическое распределение, взаимоотношения жизненных форм в таксоценозах чернотелок-лихенофагов и роль Helopini в экосистемах.

Личный вклад соискателя состоит в том, что в основу диссертации положены оригинальный материал и данные, собранные им на Кавказе, на Ближнем Востоке и в Северной Африке в течении 20 лет, а также самостоятельно изучен и проанализирован обширный материал из 57 научных учреждений со всего мира. Постановка задач, полевые исследования, анализ данных и выводы сделаны соискателем лично. Публикации были выполнены диссертантом самостоятельно или при его существенном непосредственном участии (авторский вклад в опубликованные в соавторстве научные работы составляет не менее 50 %). Весь обработанный материал хранится в упомянутых научных учреждениях, большинство типовых экземпляров описанных автором рецентных таксонов передано на хранение в Зоологический институт РАН.

Степень достоверности. Материалы работы изложены в 107 рецензируемых изданиях, в том числе и в 67 статьях, опубликованных в журналах, рекомендованных ВАК РФ. Достоверность всех опубликованных работ была подтверждена независимыми

рецензентами, ведущими специалистами по жукам-чернотелкам. Достоверность материала подтверждается его хранением в 57 научных учреждениях и частных коллекциях Евразии и Северной Америки, изображениями типовых экземпляров и их этикеток в статьях. Полученные нами данные по генетическим маркерам занесены в международную базу GenBank. Статистический анализ данных (для экологических исследований) проведен с использованием статистических процедур Microsoft® Office Excel® 2010 и пакета статистических программ Statistica 8.0, лишайники были определены специалистом-лихенологом А.М. Веденевым (Волгоградский социально-педагогический университет, Волгоград). Помимо собственных исследований, автором проанализированы сведения, опубликованные в 490 литературных источниках, ссылки на которые присутствуют в тексте.

Апробация результатов. Основные положения работы были представлены и обсуждались на ежегодных международных конференциях «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России» (с 2002 по 2018 г., Махачкала, Нальчик, Грозный, Назрань, Сухум), на XII, XIII, XIV съездах Русского энтомологического общества (2002, 2007, 2012 гг., Санкт-Петербург, Краснодар), на 72-х Чтениях памяти Н.А. Холодковского (2019 г., ЗИН РАН, Санкт-Петербург), на международной конференции «Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии» (25–29 марта 2013 г., Ростов-на-Дону), на международной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (16–20 мая 2011 г., Санкт-Петербург), на XVI Всероссийском совещании по почвенной зоологии (4–7 октября 2011 г., Азов), на втором и пятом международных симпозиумах по жукам-чернотелкам (Tenebrionidae) (2nd International Tenebrionidae Symposium, 10–14 October 2006, Lyon, France; 5th International Tenebrionidae Symposium, 5–6 March 2018, Prague, Czech Republic) и на множестве других международных и региональных конференций.

1 История изучения трибы Helopini¹

Исторический обзор палеонтологических исследований дается в главе 6, а история классификации трибы Helopini подробно рассмотрена в главе 4. Этапы исследования трибы Helopini в целом соответствуют таковым для всего семейства Tenebrionidae (Абдурахманов и др., 2016).

1.1 Первый этап. Конец XVIII – середина XIX века (до 1870-х гг.)

Этот отрезок можно назвать описательным периодом, в течение которого были представлены первые обширные списки с новыми таксонами из различных регионов.

Первый вид трибы Helopini был описан К. Линнеем (Linnaeus, 1758): *Tenebrio caeruleus* [*Helops*]. В дальнейшем, в XVIII веке, Линнеем и другими европейскими авторами в роде *Tenebrio* Linnaeus, 1758 был описан еще ряд широко распространенных европейских видов из современных родов трибы: *Nalassus (laevioctostriatus* Goeze, 1777 = *striatus* Geoffroy, 1785), *Stenomax (aeneus*, Scopoli 1763 = *lanipes* Linnaeus, 1771, *arboreus* Schrank von Paula, 1781 = *cupreus* Geoffroy, 1785), *Enoplopus (velikensis* Piller et Mitterpacher, 1783 = *caraboides* V. Petagna, 1786).

Род *Helops* описан И.Х. Фабрициусом (Fabricius, 1775), в который без обозначения типового вида были включены 8 видов, в том числе шесть ныне относимых к Melandryidae, пыльцедам Alleculinae и к различным другим родам Tenebrionidae, а оставшиеся два (*Helops caeruleus* (типовой вид рода), *Helops lanipes*), описанные Линнеем, в настоящее время включены в Helopini. В более поздних трудах Фабрициус (Fabricius, 1781, 1787, 1792, 1801) включил еще ряд видов в род *Helops*, в результате чего его объем достиг 48 видов (Fabricius, 1801), большинство из которых в настоящее время принадлежат к различным семействам жесткокрылых или подсемействам и родам Tenebrionidae.

В первой половине XIX века П.А. Латрей построил классификацию жесткокрылых, в которой выделил трибу Helopini, назвав ее «Helopiens», с единственным родом *Helops* (Latreille, 1802) и 3 европейскими видами (сейчас они помещены в роды *Stenomax*, *Nalassus* и *Helops*). Латрей (Latreille, 1829) разделил *Helops*

¹ Валидные родовые или видовые названия приводятся в квадратных скобках.

на несколько подродов с большим числом видов, которые в дальнейшем были распределены среди других родов Tenebrionidae. В род *Helops* помимо трех настоящих Helopini (*H. chalybaeus* [= *H. coeruleus*], *H. striatus* [= *Nalassus laevioctostriatus*] и *H. lanipes* [= *Stenomax aeneus*]) автор включал ряд видов из разных семейств. Позже Латрей (Latreille, 1829) разделил род *Helops* на 13 подродов, из которых только один – собственно *Helops* – относится к Helopini в современном понимании; при этом большинство видов, включенных Латреем в этот род, сейчас действительно относятся к трибе Helopini.

В то же время были опубликованы описания новых европейских таксонов Helopini. Во втором десятилетии наибольшую активность в этом плане проявили У.Ф. Гермар (Germar, 1813, 1817), К.Е. Дуфтшмид (Duftschmidt, 1812) и А. Аренс (Ahrens, 1814), описавшие из Южной Европы новые виды «*Helops*» из современных родов *Euboeus* и *Odocnemis*.

В 30-х гг. XIX века начали выходить обзорные труды по европейским жесткокрылым, в том числе и Tenebrionidae, и связаны они были с исследованиями французского энтомолога Г. Брюлле (работал в составе французского военного экспедиционного корпуса), описавшего ряд таксонов Helopini с Балканского полуострова и островов Эгейского моря (Brullé, 1832).

В 1844–1853 гг. под редакцией немецкого малаколога из Нюрнберга Г. Кюстера (H. Küster) вышла 20-томная серия «Die Käfer Europas». В этой работе были приведены все известные на тот момент европейские виды жуков-чернотелок (включая европейскую часть Российской Империи) с литературными ссылками, часто со сравнительными диагнозами и распространением. В описании новых видов Кюстер указал авторство (таксонов) многих энтомологов Европы, предоставивших материал для изучения. В этой серии работ Кюстер описал 66 видов из рода *Helops* (Küster, 1845, 1846, 1850a, b, 1851), почти половина из которых была позже синонимизирована. Кюстер пытался построить систему рода, но логика этой системы была непонятна даже современникам, так как не основывалась на дихотомических ключах (Seidlitz, 1896).

Среди европейских работ 40-х гг. XIX века следует отметить три крупные сводки французского энтомолога П.-И. Люка (P.-H. Lucas), работавшего в рамках французской комиссии по разведке Алжира и участвовавшего в длительных экспедициях в Магрибе, на Кипре и Крите (Lucas, 1846, 1847, 1854). В одном только обзоре насекомых Северной

Африки он описал более 30 видов чернотелок, в том числе и ряд видов *Helopini*. Несколько таксонов рода *Hedyphanes* (до сих пор неясного положения) было описано из Греции.

С 1853 по 1870 г. французский фаунист М. Мюльсан (M.E. Mulsant) с соавторами выпустил обширную серию «Естественная история жуков Франции» и ряд обзорных таксономических работ, где подробнейшим образом описал и переописал известных к тому времени чернотелок Франции и ее североафриканских и ближневосточных колоний (в том числе и новые таксоны). Он привел исчерпывающую библиографию и синонимию по каждому виду и дал обширные диагнозы. Важнейшей заслугой Мюльсана можно считать усовершенствование родовой и подродовой классификации некоторых групп тенебрионид, в том числе и выделение *Nalassus* и *Xanthomus* в ранге подродов *Helops*, а также приведение сведений по экологии и биотопическому распределению видов, что было несвойственно для работ того времени (Mulsant, Wachanru, 1853; Mulsant, 1854; Mulsant, Godart, 1855a, b, 1870).

Другой французский исследователь, Л. Рейш (L. Reiche), выпустил серию работ (иногда с соавторами) по энтомофауне французских колоний на Ближнем Востоке и в Северной Африке, а также ряд обзоров по циркумсредиземноморской фауне в период с 1860 по 1878 г., сделав качественные описания *Helopini* и других чернотелок с территорий современных Израиля, Сирии, Иордании, Турции, Алжира и ряда других регионов (Reiche, Saulcy, 1857; Reiche, 1861a, b, 1862). Следует отметить, что Л. Рейш отличался взвешенным подходом к оценке таксономического веса признаков и учитывал полиморфность видов. Большинство описанных им таксонов в настоящее время остаются валидными.

Существенный вклад в познание Tenebrionidae Канарских островов в середине 60-х г. XIX века внес британский энтомолог Т.В. Уолластон (T.V. Wollaston), описавший 80 % известных к настоящему времени видов чернотелок этого архипелага. Особенно стоит отметить ревизии весьма разнообразного рода *Nesotes*, представленного на Канарах большим числом таксонов (Wollaston, 1854, 1861, 1862, 1865, 1871).

Обширные пространства Российской Империи в первой половине XIX века исследовались по поручению императора Александра I. Наиболее выдающиеся работы, содержащие важнейшие сведения по тенебрионидам Кавказа и Средней Азии, были опубликованы в 4 томах «Entomographia Imperii Rossici» Г.И. Фишером фон

Вальдгеймом (Fischer von Waldheim, 1820, 1821, 1823), который описал ряд таксонов трибы с нынешней территории Казахстана и из Крыма. Позже И.А. Криницкий добавил еще два новых вида *Helopini* из Крыма (Krynicky, 1832, 1834).

В 1829 г. Академией наук в Санкт-Петербурге была организована большая естественнонаучная экспедиция на Кавказ, в которой из зоологов участвовал петербургский энтомолог Э. Менетрие. Маршруты экспедиции пролегали по Эльбрусу, Дагестану (хр. Тарки-Тау, Дербент) и Восточному Закавказью (Баку, Зуванд, Ленкорань, Талыш, Шах-Даг). По материалам экспедиции Менетрие описал 126 новых видов насекомых, в том числе и ряд видов *Helopini* (Ménétriés, 1832) из рода *Hedyphanes*. В 1839–1841 гг. зоолог Казанского университета М. Леман организовал экспедицию на юго-восток европейской части России (Оренбург, Башкирия) и в Среднюю Азию (Туркменистан, Бухара). Энтомологические сборы этой экспедиции обработал Э. Менетрие, существенно дополнивший сведения о *Helopini* и других чернотелках этих территорий (Ménétriés, 1848–1849).

Очень активную экспедиционную, музейную и публикационную деятельность вел В. Мочульский, описавший более 80 видов тенебрионид из различных регионов мира. В некоторых работах Мочульский описал новые таксоны *Helopini* и обсудил синонимику *Hedyphanes* на основании материала Менетрие (Motschulsky, 1845).

В 1837–1838 гг. вышел объемный труд московского энтомолога Ф. Фальдермана – «Fauna Entomologica Transcaucasica» (Faldermann, 1837, 1838), – в котором он значительное место отвел трибе *Helopini*. Почти все чернотелки описаны автором по сборам аптекаря и ботаника М. Скovichа в 1820–1827 гг. из Имеретии (Кутаиси), Армении, Северной Персии и с современной территории Азербайджана. Для закавказских видов *Helopini* с «матовой поверхностью» Фальдерман выделил новый род *Cylindrinotus* с описанием 4 новых видов. Здесь же автор подвел своего рода итог в изучении рода *Hedyphanes*, сделав обзор всех известных к тому времени видов и описав ряд новых таксонов с литературными ссылками для каждого вида и иногда со сравнительным диагнозом.

Сороковые годы XIX века отмечены построением первой классификации трибы (Laporte de Castelnau, 1840), в которой Ф.Н.Л. Лапорт разбил род *Helops* на 5 подродов: *Helops*, *Anteros*, *Hipponome*, *Pyanisia* и *Prionychus*. Три первых подрода относятся к *Helopini*, но *Hipponome* синонимизирован с *Raiboscelis*, а *Anteros* с *Helops*. *Pyanisia*

относится в настоящее время к подсемейству *Stenochiinae*, трибе *Amarygmini*, а *Prionichus* – к подсемейству *Alleculinae*.

В этот же период родовая система трибы *Helopini* совершенствовалась Ш.Э. Бланшаром и А.Ж. Солье (Blanchard, 1845; Solier, 1848), выделившими новые роды *Nephodes* Blanchard, 1845, *Entomogonus* Solier, 1848 и *Enoplopus* Solier, 1848 с трибой *Enoplorini*. Солье (Solier, 1848) выделил трибу *Blapsites* с двумя отделами (Divisions): *Enoplorites* и собственно *Blapsites*. В качестве основного признака для различения этих отделов он использовал форму антенн: равномерно нитевидные у *Enoplorites* и нитевидные в основании и с короткими четковидным члениками на вершине у *Blapsites*. В отделе *Enoplorites* он объединил 12 родов из трех разных подсемейств и восьми триб, включая *Helopini*: *Enoplopus* (сейчас *Accanthopus*, *Accanthopini*), *Entomogonus* (*Tenebrioninae*: *Helopini*), *Psorodes* (*Tenerioninae*: *Amarygmini*), *Micrantereus* (*Tenerioninae*: *Helopinini*), *Cymatothes*, *Misolampus* (*Stenochiinae*: *Cnodalonini*), *Cymathotes* (*Tenerioninae*: *Amarygmini*), *Laena* (*Lagriinae*: *Laenini*), *Adelium* (*Lagriinae*: *Adeliini*), *Distecopus* (*Tenerioninae*: *Helopinini*), *Helopinus* (*Tenerioninae*: *Helopinini*), *Drosochrus* (*Tenerioninae*: *Helopinini*), *Isoncophalus* (= *Menederes*) (*Tenebrioninae*: *Pedinini*). Эти роды Солье разделил по строению апикального максиллярного пальпомера: топоровидный у первых восьми родов и овальный у последних четырех. Роды с топоровидным максиллярным апикальным пальпомером были разделены им по строению грудных сегментов. Роды, относящиеся сейчас к *Helopini*, вошли в группу с протораксом, плотно прилегающим к мезотораксу и с хорошо выраженными плечевым углами надкрылий.

Знаковым событием в исследовании трибы в 50-х гг. XIX века стала новая классификация Ж.Т. Лакордера (Lacorder, 1859), который существенно расширил состав трибы за счет включения в нее разнородных таксонов из современных подсемейств *Lagriinae*, *Opatrinae*, *Stenochiinae*. Эта система просуществовала до конца XIX века.

Неарктических представителей трибы в первой половине XIX века исследовал Т. Сэй (Say, 1824, 1826), а в середине XIX века активно изучал Ж. Леконт (LeConte, 1851, 1857, 1858, 1859, 1861, 1866), описавший множество американских видов в роде *Helops* [*Coscinoptilix*].

1.2 Второй этап (последняя треть XIX – первая половина XX века)

Этот период можно назвать ревизионным. Накопление объемного материала и описание фаун различных территорий Западной Палеарктики способствовало всплеску таксономических публикаций и, как следствие, ревизий, но уже не по регионам, а по родам и надродовым таксонам в целом. Немалую роль в этом сыграли энтомологи-любители во главе с О. Штаудингером и Э. Рейттером, организовывавшие экспедиции или покупавшие материалы из ранее недоступных регионов и подогревавшие страсть к коллекционированию насекомых у европейской общественности. Среди выдающихся колеоптерологов конца XIX – начала XX века, исследовавших тенебрионид Палеарктики и внесших заметный вклад в изучение трибы Helopini, необходимо отметить Э. Аллара (E. Allard), Ф. Бауди (F. Baudi di Selve), Г. Краатца (G. Kraatz), Л. Хейдена (L. Heyden), Э. Рейттера (E. Reitter), Г. Зайдлица (G. von Seidlitz), А.П. Семенова-Тян-Шанского, ревизовавших многие трибы жуков-чернотелок в объеме Палеарктики или, в отдельных случаях, мировой фауны. Среди энтомологов, которые внесли существенный вклад в познание Helopini Неарктики и Неотропики, можно выделить американских энтомологов Г.Э. Хорна (G.E. Horn), Т.Л. Кесэя (T.L. Casey), Г.К. Чемпиона (G.C. Champion) и европейских Э. Аллара (E. Allard) и Ф. Бэйтса (F. Bates).

Первые полноценные ревизии трибы Helopini вышли в 70-х гг. XIX века. Вклад в познание европейских Helopini внес туринский энтомолог Ф. Бауди (Baudi di Selve, 1876a, b, 1877), который сделал обзор Helopini на основе коллекций итальянских и крымского музеев. Трибу Helopini (Tribus Helopidae) Бауди рассматривал в расширенном составе, с включением в нее совершенно неродственных видов рода *Laena* (подсемейство Lagriinae) и *Misolampidius* (подсемейство Stenochhinae). Среди других родов Бауди признавал только *Helops* в самом широком понимании, *Nephodinus* и *Parablops* [Allardius]. Из подродов *Helops* Бауди ревизовал только *Hedyphanes*. В первой работе Бауди (Baudi di Selve, 1876a) рассмотрел в общей сложности 70 таксонов из различных изученных им коллекций (итальянских и коллекции, собранной Х.Х. Стевенсом и хранившейся тогда в Таврическом музее). Бауди установил синонимию многих таксонов, которая, однако, не основывалась на изучении типового материала. В этом же году Бауди (Baudi di Selve, 1876b) опубликовал определительную таблицу

рода *Helops* (в пределах Западной Палеарктики), в которую включил 7 видов подрода *Hedyphanes* (в современном понимании *Hedyphanes* и *Catomus*), 2 вида подрода *Entomogonus*, 70 видов номинативного подрода *Helops* и 3 вида подрода *Euboeus*. В двух указанных работах он описал 3 новых вида с Ближнего Востока и Северного Прикаспия. Позже Бауди (Baudi di Selve, 1877) сделал переописания преимущественно уже указанных и рассмотренных им видов (всего 81) на основе изучения итальянских коллекций (в основном из музеев Турина и Генуи) и разделил их на несколько секций, объединенных в 4 группы (подрода), причем в первой части работы он указал секции с 1 по 9, а во второй с новой нумерацией с 1 по 5. Позже Бауди описал еще 1 вид с Ближнего Востока (Baudi di Selve, 1881).

Наиболее значимыми для классификации группы в конце XIX века следует считать фундаментальные публикации французского энтомолога Э. Аллара (Allard, 1876, 1877a, b). Аллар первый упорядочил систему Helopini s. str. («*Helopides vrais*»). Он объединил известные к тому времени виды Helopini (включая американские таксоны) в 20 родов. Всего Алларом в первой ревизии рассмотрен 201 вид, имевшийся в его распоряжении, и указано 72 синонима. В двух ревизиях Алларом было описано 28 новых видов из различных районов Палеарктики и из Северной Америки, из которых только 5 были впоследствии синонимизированы. 80 % родов и 82 % видов, описанных Алларом, к настоящему времени являются валидными.

В следующей ревизии (Allard, 1877a) количество и состав родов, а также ранг некоторых надвидовых таксонов претерпели изменения (таблица 1). В этой работе Аллар описал 19 новых видов, из которых 7 (37 %) рассматриваются в настоящее время как синонимы.

Таблица 1 – Количество и состав таксонов родового ранга в двух ревизиях Helopini Аллара (Allard, 1876, 1877a)*

Роды / подроды	Allard (1876)	Allard (1877a)
<i>Accanthopus</i>	1	1
<i>Catomus</i>	22	28
<i>Conscinopter</i> (1876); <i>Conscinoptilix</i> (1877a)	1	2
<i>Cylindrinotus</i>	4	6
<i>Diastixus</i>	11	14

<i>Entomogonus</i>	3	6
<i>Euboeus</i>	1	3
<i>Hedyphanes</i>	14	10
<i>Hegemona</i>	2	7
<i>Helops</i>	28	34
<i>Lamperos</i> (1876); <i>Tarpela</i> (<i>Lamperos</i>) (1877a)	4	5
<i>Nalassus</i>	25	13
<i>Nalassus</i> (подрод <i>Xanthomus</i>)	–	17
<i>Nautes</i>	8	8
<i>Nephodes</i>	4	5
<i>Nesotes</i>	20	25
<i>Odocnemis</i>	4	4
<i>Omalus</i> (1876); <i>Stenomax</i> (<i>Omaleis</i>) (1877a)	10	10
<i>Parablops</i>	–	3
<i>Ptilonix</i>	–	5
<i>Raiboscelis</i>	8	8
<i>Stenomax</i>	26	26
<i>Tarpela</i>	5	9
Всего	201	249

Примечание – *Серым фоном отмечен изменившийся во второй ревизии состав родов и подродов.

Несколько слов необходимо сказать и об известном берлинском энтомологе Э. Г. Краатце, описавшем с 1862 по 1886 г. 22 вида Helopini преимущественно из Европы и Северной Африки. Ряд видов *Catomus* и *Eustenomacidius* (в роде *Helops*) был описан с Тянь-Шаня (Heyden, Kraatz, 1882, 1886) по сборам О. Штаудингера. Из 22 описанных им видов 9 в дальнейшем были синонимизированы.

Через 19 лет после последней ревизии Аллара вышел объемный труд Г. Зайдлица (Seidlitz, 1896), в котором он сделал критический обзор предыдущих классификаций, придал трибе статус подсемейства и включил в него четыре секции: Aropolitina, Coelometopina, Laenina, Helopina. В каждом роде Зайдлиц рассмотрел виды, обитающие в Германии, и привел подробную синонимию, литературу и переописания. Всего

Зайдлиц описал 49 видов, из которых 41 (84 %) до настоящего времени валидные. Следует отметить, что Зайдлиц впервые после Менетрие и Краатца описал ряд видов из Средней Азии (из современных родов *Catomus* и *Eustenomacidius*), что связано с поступлением в Европу значительного материала от сборщика и торговца насекомыми О. Штаудингера. Множество видов описано Зайдлицем из Турции по сборам различных немецких ученых и инженеров, строивших сеть железных дорог для этой страны. Стоит заметить, что впоследствии с узловых железнодорожных станций (Стамбул, Амася, Конья, Эрзурум) некоторые европейские энтомологи повторно описали те же самые виды.

В конце XIX века также появляются первые описания Helopini из Восточной Азии (Marseul, 1876; Fairmaire, 1888; Lewis, 1894) в составе рода *Helops* s. l. Из значимых работ этого периода следует отметить труд французского исследователя М. Воложе (Vauloger de Beaupré, 1900), сделавшего обширные сборы Helopini в североафриканских колониях Франции. Он включал в Helopini 5 родов: *Diplocyrtus*, *Misolampidius*, *Helops*, *Nephodes* и *Adelphinus*. Только последние три в настоящее время относятся к этой трибе. Первый род позже был перенесен в американскую эндемичную трибу Aprocryphini подсемейства Lagriinae, а второй рассматривается в составе подсемейства Stenochiinae (Löbl et al., 2008). В роде *Helops* Воложе выделил 8 секций с названиями подродов: *Helops*, *Pelorinus*, *Xanthomus*, *Stenomax*, *Diastixus*, *Gunarus*, *Catomidius* и *Catomus*. Почти все группы Воложе оказались вполне оправданными, за исключением подрода *Stenomax*, в который были включены настоящие *Nalassus* и *Odocnemis*. Воложе рассмотрел 65 видов собственно Helopini, из которых описал в качестве новых 22 вида. Впоследствии из них остались валидными 16 (73 %).

Наиболее существенный вклад в познание Helopini Палеарктики внес выдающийся немецкий энтомолог Э. Рейттер (E. Reitter), который обработал огромный массив материалов с Кавказа и из Северного Ирана (по сборам Г. Ледера (H. Leder) и Г.И. Сиверса), из Средней Азии (по сборам российских путешественников и О. Штаудингера), из Турции (по сборам известных экспедиций Б. Бодемейера (B. Bodemeier) по всей Турции и А. Пентера (A. Penther) на потухший вулкан Эрчиаз) и из Средиземноморья (на основе коллекций европейских музеев и разрозненных сборов различных путешественников). В общей сложности Рейттером было опубликовано 24 работы с описанием и ревизиями различных представителей трибы Helopini (Reitter,

1885, 1887, 1888, 1890a, b, 1900, 1901a, b, 1902a–d, 1903, 1905, 1906a–c, 1907a, b, 1908a, b, 1914, 1922a, b).

Итогом многолетних исследований явилась последняя часть определительных таблиц (Bestimmungstabelle) Рейттера по чернотелкам, посвященная трибе *Helopini* (Reitter, 1922a, b). Рейттер значительно усовершенствовал систему трибы *Helopini*. Его классификация с небольшими изменениями использовалась вплоть до XXI века. За все годы исследований Рейттер описал 90 видов, из которых 34 (38 %) были впоследствии рассматривались в качестве синонимов. Из надвидовых таксонов Рейттер выделил 15 новых родов и подродов, все они остаются валидными и в первоначально установленных рангах.

В конце XIX – начале XX века были изданы каталоги жесткокрылых Европы и Кавказа в соавторстве с Рейттером (Heyden et al., 1891, 1893, 1906), а впоследствии и каталог чернотелок мира (Gebien, 1910–1911).

После работ Рейттера вплоть до конца 40-х гг. XX века появлялись только описания новых видов из Северной Африки (Koch, 1935, 1937 и др.). Антуан (Antoine, 1937) сделал обзор североафриканского рода *Sabularius*.

В исследовании *Helopini* Нового света большую роль сыграла серия работ Г.Х. Хорна (G.H. Horn, 1870, 1874, 1878, 1880) и Г.Э. Хорна (G.E. Horn, 1885, 1894), в которых они описали ряд таксонов рода *Helops* s. l. [*Coscinoptilix*] из США и Байя Калифорнии. Выдающиеся ревизии по центральноамериканским *Helopini* выпустил английский энтомолог Дж. Чэмпин (Champion, 1887, 1893, 1895), как по собственным сборам в Панаме, Гватемале и Мексике, так и по коллекционным материалам. Всего он описал 76 видов из родов *Helops* s. l., *Tarpela* и *Nautes* из Центральной Америки. Бэйтс (Bates, 1870) описал род *Tarpela* с 4 видами из Никарагуа. В конце XIX – первой половине XX века Ф. Блэйсдел (Blaisdell, 1895, 1921, 1923, 1925, 1931, 1933, 1943) дополнил неарктическую фауну еще несколькими видами *Helops* [*Coscinoptilix*].

В течение второй половины XIX века в фауне Северной Америки были описаны 5 родов, впоследствии включенных в состав *Helopini*: *Tarpela*, *Nautes*, *Stenotrichus*, *Biomorphus*, *Coscinoptilix*. Последние три впоследствии были отнесены к младшим синонимам рода *Helops*, поскольку американские специалисты с XIX века и до настоящего времени интерпретируют род *Helops* s. l. в широком понимании.

Из отечественных ученых в период с 1931 по 1950 г. в Закавказье и Средней Азии работал замечательный советский энтомолог и блестящий специалист по жукам-чернотелкам А.В. Богачёв. Его в тот период деятельность была сосредоточена большей частью в Азербайджане, где он собрал богатую коллекцию чернотелок (в настоящее время хранится в Зоологическом музее МГУ, Зоологическом институте РАН, Институте зоологии НАН Азербайджана) и описал двух закавказских представителей *Helopini* (Богачёв, 1946, 1949). Следует упомянуть также его фаунистические работы по чернотелкам Закавказья (Богачёв, 1934, 1938а, б), в которых кратко рассматривается местообитание каждого вида трибы *Helopini*, собранного автором, а также приводится каталог видов, хранившихся в Тифлисском музее (сейчас Национальный музей Грузии).

В годы Второй мировой войны в энтомологических исследованиях наступил перерыв, не считая выхода важнейшего каталога чернотелок мира (Gebien, 1942–1943), в котором Г. Гебин принял систему Рейттера (Reitter, 1922) для палеарктических *Helopini*, американские таксоны оставил без изменений в роде *Helops* и добавил к трибе множество небольших родов из Афротропики, Южной Америки, Новой Зеландии, Австралии.

1.3 Третий этап: вторая половина XX века

Вторая половина XX века ознаменовалась признанием синтетической теории эволюции в качестве основы биологических дисциплин, развитием популяционной генетики, отказом от типологической концепции вида, и, следовательно, пересмотром ранее сделанных таксономических ревизий. Кроме того, в обязательную процедуру работы систематиков вошло широкое использование признаков генитального аппарата насекомых в качестве диагностических. Этот период сопровождался масштабными советскими и восточноевропейскими экспедициями в Среднюю Азию, Монголию, на Ближний Восток, а также французскими и испанскими экспедициями в североафриканские колонии. Результаты этих полевых работ публиковались в многочисленных таксономических ревизиях и капитальных трудах. Этот замечательный период связан с именами крупнейших тенебрионидологов: З. Касаба (*Z. Kaszab*), Ф. Эспаньола (*F. Esrañol*), Г.С. Медведева, А.В. Богачёва, Н.Г. Скопина.

После Второй Мировой войны изучение трибы возобновилось с выходом выдающейся ревизии марокканских Helopini Антуана (Antoine, 1949), положившей начало принципиально новому этапу в исследовании группы. В этой работе Антуан впервые препарировал, зарисовал и подробно описал генитальный аппарат многих видов Helopini и пришел к выводу, что в этой группе отчетливо выявляются два типа гениталий самцов: «*Helops*» и «*Stenomax-Xanthomus-Ectromopsis*». Он выделил на основании строения генитального аппарата новый род *Ectromopsis* для внешне очень похожего на *Gunarus* вида *Ectromopsis politicollis*. Антуан повысил ранг трибы до подсемейства Helopinae с трибами Helopini, Nephodini, Mysolampini, Diplocyrtini. Первые две сейчас входят в современный состав подтрибы Helopina.

В трибе Helopini подсемейства Helopinae sensu Antoine (1949) Антуан признавал самостоятельными роды *Xanthomus* (1 вид в Марокко), *Stenomax* с подродами *Odocnemis* (4 вида, 1 под сомнением) и *Helopocerodes* (1 вид), *Helops* (1 вид), *Probaticus* с подродами *Pelorinus* (2 вида), *Helopostygnus* (2 вида), *Nesotes* (11 видов и подвидов), *Stenohelops* с подродом *Gunarellus* (4 вида), *Gunarus* (4 вида), *Helopelius* (3 вида), *Catomus* (5 видов), *Sabularius* (1 вид), *Ectromopsis* (1 вид). В трибу Diplocyrtini были включены 2 марокканских вида, причем Антуан подробно и с иллюстрациями аргументировал необходимость включения этой трибы в Helopinae sensu Antoine, а не Arocryphinae, как это было сделано в каталоге А. Винклера (Winkler, 1928–1929); он также отметил, что неарктический род *Arocrypha*, очень близкий к *Laena* (Lagriinae), не имеет родственных связей с Helopini. В трибу Nephodini sensu Antoine он включил один род *Nephodes* (1 вид) [*Nephodinus*] и *Adelphinus* (1 вид). В сумме Антуан с 1933 по 1962 г. описал 31 вид и подвид, из которых только 1 род и 1 вид к настоящему времени являются синонимами (Antoine, 1937, 1949, 1951, 1954, 1955 и др.). В перечисленных работах Антуан описал 3 новых эндемичных для Марокко рода (*Sabularius*, *Ceratopelius*, *Mamorina*).

В 50–60-х гг. XX века несколько важных работ по чернотелкам Армении и системе трибы Helopini выпустил известный советский энтомолог С.М. Яблоков-Хнзорян. Он описал вид *Hedyphanes corax* из Мегри (Яблоков-Хнзорян, 1957), который сам впоследствии предложил рассматривать в качестве синонима *Entomogonus amandanus* (Iablokoff-Khnzorian, 1964). В первой работе автор выделил новый подрод

для описанного им нового вида – *Macrophanes* (= *Delonurops*) – и сделал краткий обзор рода *Hedyphanes* Кавказа.

Важная работа С.М. Яблокова-Хнзоряна была посвящена вопросам классификации трибы Helopini (Iablokoff-Khnzorian, 1964). Он совершенно правильно указал типовой вид для рода *Helops*, впервые обозначенный Латреем (Latreille, 1810), и рекомендовал в дальнейшей классификации трибы руководствоваться приоритетом Латрея. Эти действие имели ответную реакцию Ф. Эспаньола, предложившего зафиксировать другой типовой вид для *Helops* в целях стабильности номенклатуры и опубликовавшего 4 статьи с одной и той же дискуссией. С.М. Яблоков-Хнзорян более не поднимал этот вопрос и он оставался открытым до 2008 г.

Важное значение для классификации группы имеют работы М.С. Гилярова с соавторами по личинкам чернотелок трибы Helopini (Бызова, Гиляров, 1956; Ghilarov, Svetova, 1963), в которых описаны личинки 8 видов, даны сведения по их экологии и приведены определительные таблицы. До настоящего времени эти работы актуальны и являются основой для изучения личинок Helopini.

Г. Фройде (Freude, 1950) опубликовал ревизию европейского рода *Stenomax* s. str. (в качестве подрода рода *Cylindrinotus*), в которой рассматривается строение генитального аппарата самца, а также впервые использовал строение стернита VIII самки для диагностики *Stenomax*. В дальнейшем эта структура крайне редко применялась в таксономических исследованиях Helopini.

В Европе в 50-60-х гг. XX столетия вышли ревизии Helopini Франции, Испании и Северной Африки. Выдающийся вклад в усовершенствование классификации и познание западсредиземноморских Helopini с 1943 по 1987 г. внес знаменитый каталонский энтомолог Ф. Эспаньол (Espanol, 1943, 1952, 1953, 1954, 1956, 1957, 1959, 1961a–c, 1962, 1963, 1974, 1980; Espanol, Viñolas, 1986; Espanol, Comas, 1987). В ранних своих статьях он придерживался смешанной системы, частично взятой у Рейттера (Reitter, 1922), частично у Антуана (Antoine, 1949). Поэтому в работах 1950-х гг. часть цилиндриноидных таксонов (*Helopocerodes*, *Odocnemis*) у него трактуется как подроды рода *Stenomax*, а часть (*Omaleis*) – как подроды рода *Cylindrinotus*. В 1956 г. Эспаньол (Espanol, 1956) опубликовал ревизию рода *Probaticus* [*Euboeus* (*Pelorinus*)] Испании, в которой выделил две трибы: Helopini и Cylindrinotini. Позже он (Espanol, 1961) сделал попытку пересмотра системы трибы Cylindrinotini sensu Espanol с тремя

родами испанской фауны *Xanthomus*, *Ectromopsis* и *Nalassus*, включив в последний род оставшиеся цилиндриноидные группы, рассматривавшиеся до этого как представители *Odocnemis* и *Omaleis*, но не выделив их в качестве подродов. В дальнейшем сам Эспаньол и многие западноевропейские специалисты пользовались именно этой системой (подробности в главе «Классификация»).

Эспаньол неоднократно развивал дискуссию о фиксации типового вида рода *Helops* для стабильности номенклатуры в качестве контраргумента мнению Яблокова-Хнзоряна (Iablokoff-Khnzorian, 1964) о необходимости пересмотра названий и состава родов. Кроме того, он ревизовал роды испанских и канарских *Nesotes*, иберийских и балеарских *Probaticus*, *Nalassus*, *Stenohelops*, *Catomus*, всех *Gunarus*, сделал существенные добавления к фауне Helopini Марокко, Иберийского полуострова, Канарских и Балеарских островов. За время исследований им было описано 18 европейских и североафриканских новых видов и подвидов, из которых 2 подвида впоследствии были синонимизированы. Кроме того, Эспаньол описал новый монотипичный род *Italohelops* и подрод *Stenomaleis* в роде *Stenohelops*.

Параллельно с Эспаньолом Helopini (Helopinae) ревизовал П. Ардуан (Ardoine, 1956), но в пределах Франции. Его работа в значительной мере повлияла на дальнейшее использование диагностических признаков в трибе Helopini. Он впервые применил метод высветления эдеагуса самца и зарисовал бакули медиальной доли эдеагуса, которые имеют большое значение для диагностики. Кроме того, Ардуан впервые использовал строение внутреннего стернита VIII самцов для диагностики по крайней мере *Stenomax*. Он ревизовал 9 родов (5 из подтрибы Helopini и 4 из Cyldrinoitini) фауны Франции. Вслед за Эспаньолом он не признал трибу Nephodini, выделенную Антуаном, а включил род *Nephodes* в Helopini sensu Español. Всего он указал 28 видов и подвидов Helopini для Франции.

Среди других европейских исследователей середины и второй половины XX века необходимо упомянуть итальянского энтомолога С. Канцонери (S. Canzoneri), который выпустил серию статей по Helopini Италии и Европы (Canzoneri, 1959a, b, 1960, 1970, 1972). Он ревизовал некоторые группы в границах отдельных районов и островов Италии (*Odocnemis*, *Stenomax*, *Nalassus*), зарисовал гениталии ряда итальянских видов вместе с бакулями медиальной доли эдеагуса, описал ряд новых видов родов *Nephodes* и *Odocnemis*, сделал краткие обзоры родов *Xanthomus* и *Stenomax*, выделив в последнем

подрод *Asyrmatus*. Следует отметить, что Канционери включал виды *Odocnemis* в качестве подрода в род *Cylindrinotus*, а роды *Nalassus* и *Stenomax* рассматривал отдельно.

Среди других итальянских энтомологов известен своими работами по итальянским Helopini П. Лео (Leo, 1980, 1982, 1985), в которых он добавил некоторые сведения о распространении видов в Италии, сделал краткий обзор рода *Stenohelops* Италии и описал 1 вид и 2 подвида. Важнейшей работой Лео с соавтором считается зоогеографический анализ Helopini Сардинии (Pisano et Leo, 1983), в котором выявлены многие связи фаун Сардинии и Северной Африки.

В 80-х гг. XX века вышел также краткий обзор представителей супралиторального рода *Xanthomus* Muls. (Dajoz, 1984) и несколько описаний новых подвигов и видов родов *Raiboscelis* и *Gunarus* из Греции и Болгарии (Grimm, 1981; Ангелов, Медведев, 1981; Picka, 1984).

В 50-х – начале 80-х гг. XX столетия впервые с XIX века опубликованы статьи по Helopini Восточной Азии. Выдающийся венгерский энтомолог З. Касаб (Kaszab, 1954) описал новый монотипичный род *Apterotarpela* и 2 вида рода *Tarpela* из Восточного Китая (провинция Фуцзянь), 1 вид этого же рода из Северной Кореи, несколько видов из Японии (Kaszab, 1964, 1968) и 2 вида из Северного Вьетнама. Четыре вида рода *Tarpela* [сейчас *Nalassus*, *Asialassus*] были описаны также из Японии (Nakane, 1963, 1979; Masumoto, 1981).

В Советском Союзе во второй половине XX века триба активно изучалась Г.С. Медведевым, Н.Г. Скопиным и А.В. Богачёвым. Богачёв (1963) описал 1 вид *Catomus* и 1 вид *Hedyphanes* из Таджикистана и Узбекистана соответственно. Скопин выделил подрод *Reitterohelops* (который сейчас рассматривается обособленным родом) в роде *Zophohelops* для видов из Южного Туркменистана и Таджикистана (Skopin, 1960), а также 2 вида *Zophohelops* s. str. с Западного Тянь-Шаня (Skopin, 1964, 1966). Кроме того, Скопин дополнил сведения по биотопическому распределению ряда казахстанских видов (Скопин, 1961, 1964, 1968).

Значительный вклад в познание среднеазиатских и иранских Helopini внес Г.С. Медведев. Он полностью пересмотрел состав среднеазиатских цилиндриноидных родов и описал множество новых видов по результатам экспедиций Зоологического института РАН в Среднюю Азию и Иран (Медведев, 1964, 1970, 1976, 1978, 1987а, б,

2004; Медведев, Непесова, 1985а, б; Medvedev, 1998). Несомненной заслугой Медведева можно считать две ревизии. Первая касается *Cylindrinotus* [*Nalassus*] Средней Азии и Казахстана, в которой он рассматривает 6 видов с описаниями, библиографией и определительной таблицей. Во второй работе он сделал обзор остальных среднеазиатских видов: описал новый род *Turcmehelops*, ранг *Reitterohelops* поднял до рода и полностью ревизовал тянь-шаньских *Zophohelops* с описанием 15 новых видов. Родовую диагностику Медведев строил на основе структур эдеагуса самцов и эпиплевр. В других работах Медведев описал ряд видов родов *Hedyphanes* и *Probatiscus* [*Euboicus* (*Pelorinus*)] из Ирана, рода *Catomus* [*Catomus*, *Eustenomacidius*] и *Cylindrinotus* [*Nalassus*] из Средней Азии. Краткие диагностические обзоры Helopini были даны в определителе жуков-чернотелок Туркменистана (Медведев, Непесова, 1985). Из описанного Медведевым 41 вида только 3 (7 %) к настоящему времени синонимизированы.

В 1990-х гг. появились публикации с описаниями средиземноморских (Picka, 1984; Grimm, 1991; Ferrer, Soldati, 1999) и восточноазиатских (Masumoto, 1993, 1996, 1998; Ren, 1999) Helopini. Стоит упомянуть небольшую статью В. Шаваллера (Schawaller, 1995), в которой он предложил синонимию *Stenomax aeneus* и *Stenomax lanipes*, а также обсудил (но не аргументировал) отсутствие синапоморфий у европейских родов Helopini. Кроме того, в конце XX века появились публикации по кубинским (Zayas, 1988) и мексиканским (Doyen, 1999) Helopini с описанием новых таксонов. В этот же период Р. Аальбу с соавторами (Aalbu et al., 1995) предложил синонимию родовых названий *Helops* и *Biomorphus*.

1.4 Четвертый этап: XXI век

Современный этап отличается широким внедрением новых методов исследований в таксономии, биогеографии и филогеографии, в том числе использованием молекулярно-генетических данных применительно к филогении, глубоким изучением морфологии и анатомии с помощью сканирующей электронной микроскопии и микротомографии. Поскольку ревизии многих родов палеарктической фауны Tenebrionidae к настоящему времени уже выполнены, интересы тенебрионидологов сместились в Африку, Восточную Азию и Южную Америку.

Новый этап в исследовании палеарктических Helopini начался с 2000 г. За 18 лет автором этой работы, в ряде случаев совместно с соавторами, были полностью или частично ревизованы многие палеарктические и часть неарктических родов (*Nalassus*, *Odocnemis*, *Armenohelops*, *Zophohelops*, *Ectromopsis*, *Entomogonus*, *Hedyphanes*, *Euboeus*, *Gunarus*, *Catomus*, *Eustenomacidius*, *Taurohelops*, *Cylindrinotus*, *Asialassus*, *Socotrphanes*, *Turkonalassus*), полностью ревизованы Helopini Восточной Палеарктики, описано 105 новых видов, 8 новых подродов в родах *Nalassus*, *Hedyphanes*, *Catomus*, *Zophohelops*, 13 новых родов (*Xanthohelops*, *Eustenomacidius*, *Caucasohelops*, *Idahelops*, *Microdocnemis*, *Taurohelops*, *Asialassus*, *Nipponalassus*, *Pseudoprobaticus*, *Turkonalassus*, *Socotrphanes*, *Doyenellus*, *Xeromorphohelops* (ревизии по трем последним находятся в печати)), типифицированы все надвидовые таксоны, внесены существенные номенклатурные изменения и добавления (в том числе зафиксирован типовой вид *Tenebrio caeruleus* для рода *Helops*), значительно усовершенствована классификация трибы, опубликовано около 150 новых комбинаций, 61 таксон синонимизирован (включая 8 таксонов родового и подродового рангов), составлен и опубликован каталог палеарктических Helopini, восстановлена подтриба Eporopina, впервые описаны ископаемые палеогеновые Helopini, описаны личинки и куколки ряда таксонов и обоснована их использование для классификации трибы, проведен филогенетический анализ родов *Nalassus*, *Turkonalassus*, *Armenohelops* и *Odocnemis* с использованием генетических маркеров мДНК и яДНК, существенно дополнены данные по распространению, образу жизни и трофическим связям Helopini (Набоженко, 2000а, б, 2001а, б, 2002а–д, 2004а, б, 2005а–в, 2006а, б, 2007а, б, 2009, 2010, 2011а–в, 2018; Набоженко, Абдурахманов, 2007; Абдурахманов, Набоженко, 2009, 2011, 2016; Абдурахманов и др., 2016, 2017а, б; Набоженко, Кескин, 2010, 2013; Набоженко, Колов, 2016; Набоженко и др., 2015, 2017; Nabozhenko, 2001, 2005, 2006, 2007, 2008а–е, 2009, 2010, 2011а–д, 2012, 2013, 2014, 2015а–д, 2018; Nabozhenko, Gurgenzidze, 2006; Nabozhenko, Tichý, 2006, 2011; Nabozhenko et al., 2007, 2008, 2012, 2015, 2016а–д, 2017, 2018; Nabozhenko, Löbl, 2008, 2009; Nabozhenko, Keskin, 2009, 2012, 2014, 2016, 2017; Keskin, Nabozhenko, 2010, 2011, 2012; 2015; Keskin et al., 2017а, б; Purchart, Nabozhenko, 2012; Nabozhenko, Lillig, 2013; Nabozhenko, Kirejtschuk, 2014; Nabozhenko, Ivanov, 2015; M. Nabozhenko, S. Nabozhenko, 2015; Nabozhenko, Ando, 2018; Yuan et al., 2018).

Среди других работ текущего столетия необходимо отметить некоторые описания новых видов из Средиземноморья (Sparacio, 2007; Soldati, 2012), краткие обзоры подрода *Helopotricus* рода *Euboicus* (Schawaller, 2001) и подрода *Gunarellus* рода *Stenohelops* (Soldati, Soldati, 2002). В последние годы Лео с соавторами описал еще один новый вид рода *Nalassus* с вулканического острова рядом с Сицилией (Aliquo et al., 2006). Недавно были описаны новые виды, а потом сделана ревизия рода *Deretus* с острова Сокотра (Schawaller, 2004; Purchart, 2012, 2013). Следует отметить описание нескольких новых родов: *Stygohelops* из Греции (Leo, Liberto, 2003) для одного вида, описанного Шаваллером как *Helopotrichus (Probaticus)*, и *Afrohelops* из реликтовых горных лесов Южной Африки, с кратким обзором других родов – *Camarothelops*, *Gnathelops* (Schawaller, 2012). Несколько видов из родов *Stenohelops*, *Ectromopsis* и *Catomus* с Иберийского полуострова было недавно описано испанскими энтомологами (Lagar, Fresneda, 2014; Castro Tovar, 2015, 2016).

Обобщающая обзорная работа по морфологии, распространению и экологии Tenebrionidae, в том числе и Helopini, была опубликована Э. Мэтьюсом с соавторами (Matthews et al., 2010). Необходимо отметить еще одну обзорную работу по половым протокам, брюшным защитным железам и строению половых органов самок, где впервые эти структуры были изображены для Helopini (Tschinkel, Doyen, 1980).

В Восточной Азии вклад в познание Helopini этого региона сделали японские и китайские коллеги. Несколько новых видов рода *Tarpela* [*Nalassus*, *Asialassus*] было описано в разные годы XXI века японскими исследователями (Masumoto, Akita, 2001; Masumoto et al., 2006, 2017; Akita, Masumoto, 2009, 2012), а также сделана ревизия видов рода *Nalassus* (в авторской редакции *Tarpela*) Тайваня (Masumoto et al., 2017). Описан единственный известный представитель подтрибы Helopina из Японии: *Nipponohelops* (Masumoto et al., 2006). В современный период был описан также 1 вид *Eustenomacidius* из Внутренней Монголии (Ren, Yu, 1999) и 1 вид *Catomus* из Сычуани (Liu, Ren, 2010).

Исследование восточноазиатских Helopini были недавно продолжены ревизией всех таксонов (Nabozhenko, Ando, 2018).

По неарктическим и неотропическим Helopini с начала XXI века было опубликовано несколько работ У. Стейнера (Steiner, 2006, 2008, 2009) по фауне Helopini востока США, по строению куколок *Tarpela* и с описанием нового вида *Nautes* с Багамских островов, работа Р. Дажо (Dajoz, 2001) с описанием нового рода *Neohelops* из

Техаса, Дж. Маркуцци (Marcuzzi, 2001) с описанием нового вида из Северной Америки и замечаниями о Helopini Нового Света и Р. Аальбу с соавторами (Aalbu et al., 2002) с синонимизацией рода *Stenotrichus*. Только в последние годы наметился сдвиг в исследовании неарктических групп трибы, сделана ревизия неарктических *Cylindrinotina* (Nabozhenko et al., 2016), подготовлены описания нескольких новых родов и предложения по восстановлению некоторых синонимичных родовых названий (Nabozhenko, Steiner, in litt.).

Дальнейшие усилия по исследованию чернотелок трибы Helopini должны быть направлены на ревизию некоторых палеарктических родов из Ирана, с Ближнего Востока и из Северной Африки, индо-малайских *Apterotarpela*, Helopini Нового Света, а также на усовершенствование филогенетических моделей после таксономических работ, в том числе с использованием генетических маркеров.

2 Материал и методы

2.1 Коллекционный материал и полевые исследования

В основу работы положены результаты оригинальных сборов и исследований автора за 18 лет и обширные коллекционные материалы следующих учреждений (кураторы коллекций указаны в скобках):

1. Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия, Г.С. Медведев, М.Г. Волкович, А.Г. Кирейчук);
2. Зоологический музей Московского государственного университета (Москва, Россия, Н.Б. Никитский);
3. Зоологический музей Московского педагогического государственного университета (Москва, Россия, К.В. Макаров);
4. Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (Москва, Россия, А.Г. Пономаренко);
5. Харьковское энтомологическое общество (Харьков, Украина, А.В. Захаренко);
6. Институт зоологии, Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН Армении (Ереван, Армения, М.Ю. Калашян);
7. Институт зоологии НАН Азербайджана (Баку, Азербайджан, Х.А. Алиев);
8. Институт зоологии НАН Грузии (Тбилиси, Грузия, М.Я. Джамбазишвили);
9. Национальный музей Грузии, коллекция Г. Радде (Тбилиси, Грузия, М.Я. Джамбазишвили);
10. Институт зоологии им И.И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев, Украина, Л.С. Черней);
11. Одесский национальный университет (Одесса, Украина, В.А. Лобков, Ю.В. Суворов);
12. Hungarian Natural History Museum (Будапешт, Венгрия, Ottó Merkl);
13. Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut (Мюнхеберг, Германия, Stephan M. Blank);
14. Zoologische Staatssammlung München (Мюнхен, Германия, Martin Baehr);
15. Naturhistorisches Museum Wien (Вена, Австрия, Harald Schillhammer);
16. Staatliche Museum für Tierkunde Dresden (Дрезден, Германия, Klaus-Dieter Klass,

- Olaf Jäger);
17. Museum der Alexander Humboldt Universität (Берлин, Германия, Bernd Jaeger);
 18. Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Штуттгарт, Германия, Wolfgang Schawaller);
 19. Naturkundemuseum, Erfurt (Эрфурт, Германия, Matthias Hartmann);
 20. Muséum National d'Histoire Naturelle Paris (Париж, Франция, André Nel, А.Г. Кирейчук, Antoine Mantilleri);
 21. Natural History Museum, London (Лондон, Великобритания, Maxwell V.L. Barclay);
 22. Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki (Хельсинки, Финляндия, Hans Silfverberg);
 23. National Museum in Prague (Прага, Чехия, Jiří Hájek, Lukáš Sekerka);
 24. Naturhistorisches Museum Basel (Базель, Швейцария, Eva Sprecher);
 25. National Collection of Insects, Department of Zoology, Tel Aviv University (Тель-Авив, Израиль, Ariel-Leib-Leonid Friedman);
 26. Zoological Department of Ege University (Измир – Борнова, Турция, Bekir Keskin);
 27. Lodos Entomological Museum (Измир, Турция, Serdar Tezcan);
 28. Museo Civico di Storia Naturale 'Giacomo Doria' (Генуя, Италия, Roberto Poggi);
 29. Museo di Zoologia, Università La Sapienza di Roma (Рим, Италия, Piero Leo);
 30. Swedish Museum of Natural History (Стокгольм, Швеция, Julio Ferrer);
 31. Hebei University Museum, Baoding (Баодинг, Китай, Xiuyuan Yang);
 32. Henan Geological Museum, Zhengzhou (Чжэнчжоу, Китай, Huali Chang);
 33. Musée Lecoq d'Histoire Naturelle in Clermont-Ferrand (Клермон-Ферра, Франция);
 34. Centrum of Natural History (CeNak) (Museum of Geologische Palaeontologische Institut, GPIH) of the University of Hamburg (Гамбург, Германия, Carsten Gröhn);
 35. California Academy of Sciences in San Francisco (Сан-Франциско, Калифорния, США, Rolf Aalbu);
 36. Smithsonian Institution (Вашингтон, округ Колумбия, США, Warren Steiner);
 37. Menat Town Museum, Village of Menat, Puу-de-Dôme (Мена, Франция, Sophie Hervet);
 38. Ehime University Museum Matsuyama (Мацуяма, Япония, Hiroyuki Yoshitomi);
 39. Osaka Museum of Natural History (Осака, Япония, Kiyoshi Ando);
 40. National Museum of Nature and Science, Tsukuba (Цукуба, Япония, Shûhei Nomura);

41. Hokkaido University Museum, Hokkaido University (Саппоро, Япония, Masahiro Ôhara)
42. Коллекция С.М. Яблокова-Хнзоряна (хранится у М.Ю. Калашяна, Ереван, Армения);
43. Частная коллекции М.Ю. Калашяна (Ереван, Армения);
44. Частная коллекции А.Г. Коваля (Пушкин, Россия);
45. Частная коллекция А. Азарова (Москва, Россия);
46. Частная коллекция С.В. Колова (Алматы, Казахстан);
47. Частная коллекция Dezlo Szalóki, Eötvös Lorant University, Budapest (Будапешт, Венгрия);
48. Частная коллекция Vladimír Tichý, Institute of Microbiology, Třeboň (Требонь, Чехия);
49. Частная коллекция Martin Lillig, Saarbrücken (Саарбрюкен, Германия);
50. Частная коллекция Andrzej Lason, Białystok, Poland (Бялысток, Польша);
51. Частная коллекция Piero Leo, Cagliari, Italy (Кальяри, Италия);
52. Частная коллекция Piotr Białocki, Sopot, Poland (Сопот, Польша);
53. Частная коллекция Luboš Purchart, Brno, Czech Republic (Брно, Чехия);
54. Частная коллекция Christel & Hans Werner Hoffeins, Hamburg (Гамбург, Германия);
55. Частная коллекция Roland Grimm, Neuenbürg (Нойенбюрг, Германия);
56. Частный музей Stanislav Večvář (Прага, Чехия);
57. Частная коллекция Kiyoshi Ando (Осака, Япония).

Автор выражает искреннюю благодарность всем указанным кураторам коллекций, а также частным коллекционерам.

Автором в течение 23 лет были проведены экспедиционные исследования на Кавказе, на Ближнем Востоке (Турция) и в Северной Африке. Дополнительно использован богатый материал, собранный Д.Г. Касаткиным, И.В. Шохиним, Ю.Г. Арзановым (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону), Э.А. Хачиковым (Южный Федеральный университет, Ростов-на-Дону), И.А. Чиграем (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) в многочисленных экспедициях на Кавказе, а также Д.Г. Касаткиным и И.В. Шохиним в Иране и первым коллегой в Ливане. Всем указанным ученым автор выражает сердечную благодарность за предоставленный материал, который после обработки хранится в Зоологическом институте РАН.

2.2 Методы сбора и обработки материала

Сбор материала осуществлялся следующими методами:

1. Кошение сачком и стряхивание с деревьев (виды рода *Ectromopsis*, *Nalassus sareptanus*);
2. Ручной сбор на стволах деревьев и на камнях в дневное, вечернее и ночное время;
3. Ловушки Барбера (виды рода *Nalassus*);
4. Просеивание энтомологическим ситом трухлявой древесины, лесной подстилки и почвы.
5. Почвенные пробы (личинки и куколки Helopini).

Рисунки выполнены автором. Фотографии рецентных чернотелок для многих статей были сделаны Д.Г. Касаткиным (Ростовский филиал ФГУ «ВНИИКР», Ростов-на-Дону), В.Ю. Шматко (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону), И.А. Чиграем (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), М.Э. Смирновым (Иваново), С.В. Коловым (Институт зоологии Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан, Алматы). Ряд фотографий представлен на сайте «Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи»: <http://www.zin.ru/ANIMALIA/Coleoptera/rus/index.htm> (Web- и бильд-редактор А.Л. Лобанов). Фотографии ископаемых Tenebrionidae были выполнены А.Г. Кирейчуком (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), В.Ю. Шматко (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону), А. Букейсом (Даугавпилсский университет, Даугавпилс, Латвия), В.И. Алексеевым (Калининградский государственный технический университет, Калининград, Россия), Huali Chang (Henan Geological Museum, Чжэнчжоу, Китай). Автор благодарен всем перечисленным коллегам за эту неоценимую помощь.

Сканирующая электронная микроскопия рецентных видов Helopini была выполнена К.В. Двадненко в аналитической лаборатории Южного научного центра РАН (Ростов-на-Дону) с помощью микроскопа SEM EVO-40 XVP (LEO 1430VP) после золото-палладиевого напыления, компрессионных отпечатков ископаемых Tenebrionidae – А.Г. Кирейчуком и А. Нелем (André Nel) на сканирующем электронном микроскопе Tescan Vega LSU в Парижском музее естественной истории.

В процессе камеральной обработки материала использовались бинокулярные микроскопы МБС различных модификаций, а также Leica MZ 16.0 в Эгейском университете, Народном музее Праги, Естественно-историческом музее Вены и Зоологическом институте РАН.

Рисунки обрабатывались в Adobe Photoshop CS6, таблицы с рисунками монтировались в Corel Draw X6. Изображения карт получены в Encarta 9.

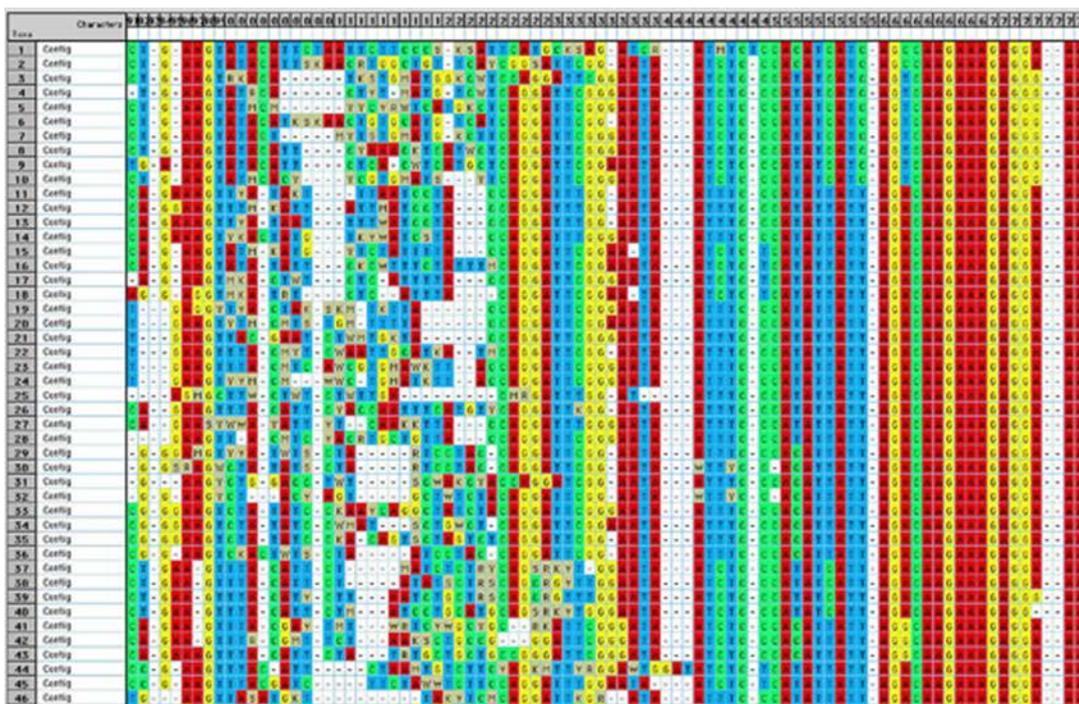
Всего было изучено более 8000 экземпляров имаго, в том числе более 400 типовых, около 50 экземпляров личинок и куколок, изготовлено более 800 препаратов гениталий самцов и самок, половых протоков самок и крыльев.

Монтирование гениталий самцов происходило следующим образом: жуки были помещены в кипяток, генитальный аппарат извлекали с помощью энтомологической булавки с загнутым концом, далее гениталии кипятили несколько секунд в насыщенном растворе едкого калия (КОН) и помещали в пластиковую ячейку с глицерином, после чего подкалывались к экземпляру. У крупных представителей трибы пенис извлекали из тегмена и также помещали в глицерин.

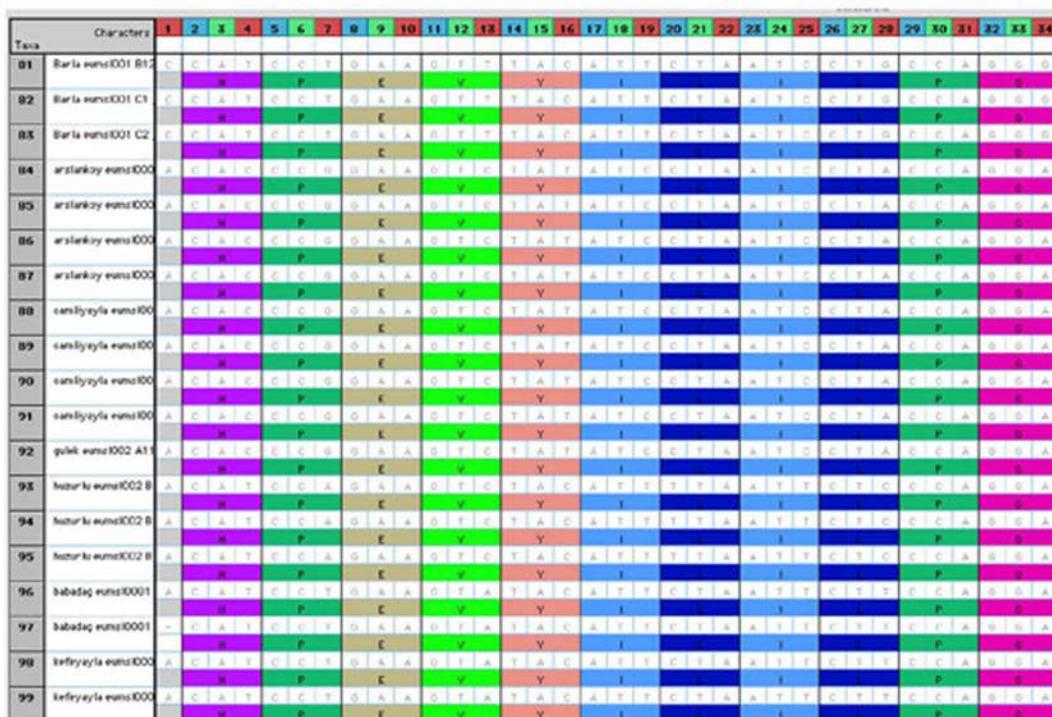
При изучении половых путей самки использовалась следующая методика: брюшко отделялось от экземпляра и извлекался яйцеклад с половыми путями, далее яйцеклад отрезался на уровне медиального яйцевода, сперматека и железа сперматеки расправлялись на предметном стекле и заливались желатиновой смесью. Широко использовались также сухие препараты (половые протоки расправляли на предметном стекле, а сверху приклеивали покровное стекло), так как сперматека имеет склеротизованные внутренние стенки и ее структуры длительное время сохраняются в сухом виде. Часто для удаления ненужных соединительных тканей в сухой препарат при монтировании добавлялся КОН.

2.3 Методы филогенетического анализа на основе морфологических признаков и генетических маркеров

Для молекулярно-генетического анализа отбирались 2–10 особей из каждой найденной популяции каждого вида. Полногеномная ДНК извлекалась из переднегруди или мягких тканей ног с использованием комплекта луночного планшета Promega 96.



A



B

Рисунок 1 – Анализ нуклеотидных последовательностей: А – McClade для создания Nexus-файлов для выравнивания последовательностей; Б – база данных после выравнивания аминокислотных последовательностей, необходимых при подборе дегенеративных (вырожденных) праймеров.

Фрагмент 826 bp из 3'-го окончания гена цитохромоксидазы I (Cox1) амплифицировали с использованием стандартных олигонуклеотидных праймеров, C1-J-2183 (Jerry) и TL2-N-3014 (Pat) (Simon et al., 1994), и немного измененных дегенеративных праймеров для тенебрионид (JerryTen 5'-СААСАСТТАТТТГГАТТТТГГ-3' и PatTen 5'-ТССААТГСАСТААТСТГССАТАУТА-3'). Однокопийный локус 20, кодирующий специфичный мышечный протеин 20 kD белка (Mp20) (Ayme-Southgate et al., 1989), был амплифицирован с использованием пары праймеров MP205' MP20' (Pons et al., 2004) для Pimeliinae и модифицированным праймером на основе геномной последовательности рода *Tribolium* (Mp20Trib5': 5'-АТГТСТТТГГААСТГСААГТСС, Mp20Trib3': 5'-ТГТСТТГСТТГТГААСТРСССТТГ) для Tenebrioninae. У Cicindelidae этот ген имеет три интрона (Pons et al., 2004), но у Tenebrionidae был найден только один интрон для всего фрагмента общей длиной 517–525 bp, в том числе 469 bp кодирующей области.

Продукты амплификации очищали с использованием луночных планшетов Millipore Multiscreen 96 (Millipore, Billerica, MA, США) и секвенировали в обоих направлениях с помощью BigDye-«терминатора» циклического секвенирования Kit (Applied Biosystems, Foster City, CA, США) с использованием тех же ПЦР-праймеров (Ribera et al., 2001, 2003). Секвенирующие реакции (области секвенирования) очищали осаждением этанолом и пробегом на ABI PRISM3700 ДНК-анализаторе (Applied Biosystems).

Результаты секвенирования (хроматограммы) были собраны и отредактированы с помощью программного обеспечения Sequencher 4.6 (корпорация Gene Codes, Энн Харбор, Мичиган, США). Секвенсы каждого рода жуков были выровнены отдельно в соответствии с Clustal W (Thompson et al., 1994).

Выравнивания аминокислотных последовательностей включали 826–829 bp для Cox1 (разница была обусловлена одной аминокислотной вставкой у *Odocoemis* spp.) и 517–525 bp для MP20 (в связи с изменчивостью длины интрона).

Этапы анализа нуклеотидных последовательностей продемонстрированы на рисунках 1 и 2.

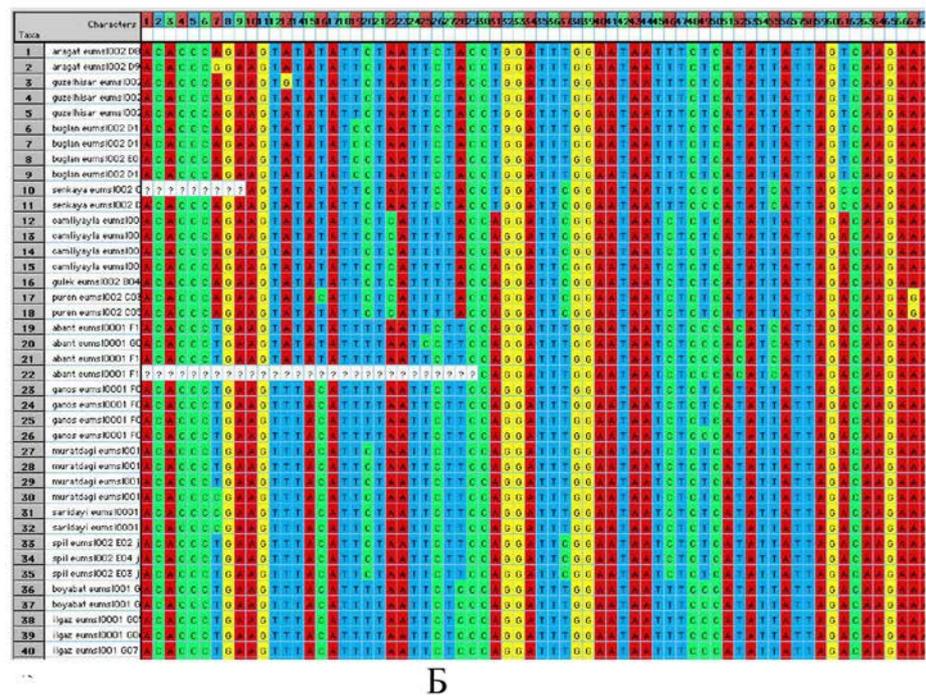
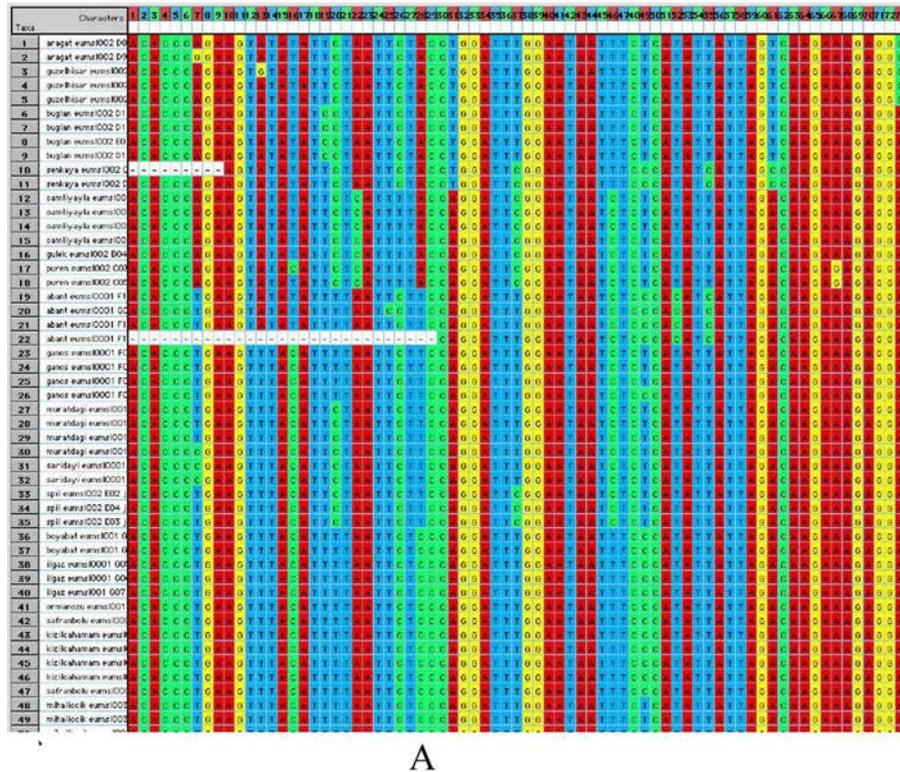


Рисунок 2 – Внешний вид части выровненных последовательностей после удаления Гар-области: А – 50 % некоторых последовательностей имеют пробелы в начальной и конечной частях (связано с термической обработкой материала); Б – отсутствующие данные по Гар-областям специально маркируются.

Для филогенетического анализа мы использовали выравнивания, включающие несколько последовательностей с уровнем до 20 % недостающих данных (в

соответствии в рисунком 1), в то время как матрицы для расчетов популяционных генетических параметров были построены без недостающих данных путем тримминга (обрезки) *Cox1* выровненных наборов данных до 700 bp (соответствующие позиции 62–761 исходных рядов) и в целом удаления любых дальнейших последовательностей, которые имели недостающие данные.

Чтения гетерозиготных последовательностей *Mr20* были определены как похожие высокие пики в хроматограммах прямых и обратных нитей ДНК. Гаплотипы гетерозиготных особей были реконструированы с помощью программы PHASE 2.1 (Stephens et al., 2001; Stephens, Donnelly, 2003) байесовским методом, основанном на моделировании коалесцентных симуляций, включенным в пакет DNAsp 4.50.3 (Rozas et al., 2003). Программа PHASE была запущена с настройками по умолчанию (включающими 0.9 порогового значения вероятности). Для расчетов популяционно-генетических параметров (см. ниже) были использованы только гомозиготные особи.

Филогенетический анализ на основании результатов секвенирования был проведен отдельно для *Cox1* и *Mr20* каждого рода. Для *Mr20* мы использовали необработанный набор данных, кодированных как недостающие данные с гетерозиготных сайтов. В качестве аутгруппы для *Helopini* были выбраны роды *Akis* (*Akidiini*) и *Stenosis* (*Stenosini*) (Tenebrionidae: Pimeliinae), а для подтрибы *Cylindrinotina* – род *Raiboscelis*. Максимально парсимоничное дерево было получено в программе RAUP* 4.0b10 (Swofford, 2001) со 100 случайными дополнительными повторными последовательностями и значениями начальной загрузки, рассчитанными со 100 псевдорепликантами. Байесовский анализ проводили с использованием программы MrBayes 3.1.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) и MrClade. Данные по *Cox1* были разделены на три раздела, соответствующих каждой позиции кодона, в то время как набор данных *Mr20* – внутри двух разделов, соответствующих районам экзонов и интронов. К каждому из этих разделов была применена отдельная модель, выбранная MrModeltest 2.2 (Nylander et al., 2004). Все анализы проводились в MrBayes для 10 миллионов генераций с двумя параллельными поисками, использующими 3 подогретых и 1 холодную цепь Маркова; первые 5 миллионов генераций были отброшены как выгоревшие (в соответствии с рисунком 2).

Популяционно-генетические параметры были рассчитаны для «островных» популяций, определенных как (анализ включал горные «островные» популяции) «все

особи, принадлежащие к единственному кластеру МҮС с того же „острова“». Мы рассматривали только такие популяции, в которых было представлено по меньшей мере 3 особи. Особи широко распространенных видов (не «островной» тип изоляции) были объединены в региональные кластеры (например все популяции в Турции), сопоставимые по размеру с большими «островами». Мы использовали DNAsp (Rozas et al., 2003) для расчета общего числа сегрегированных сайтов, числа гаплотипов, общевидаовое («species-wide») нуклеотидное разнообразие (π_T) и среднее «внутриостровное» разнообразие (π_S) отдельно для *Cox1* и *Mr20*. Программа Arlequin 3.11 (Excoffier, Schneider, 2005) была использована для оценки общего Φ_{ST} (фиксированный индекс является мерой дифференциации популяции из-за генетической структуры) среди «островных» популяций и проведения анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) (Excoffier et al., 1992). Последние были проведены с целью разделения изменчивости ДНК каждой клады внутри трех иерархических уровней: в пределах «островов» (Φ_{ST}), среди «островов» с группами прилегающих «островов» (Φ_{SC}) и среди групп прилегающих «островов» (Φ_{CT}). Комбинация, которая максимизирована среди варианта Φ_{CT} (групп «остров»), и полученные статистически значимые Φ_{ST} , Φ_{SC} и Φ_{CT} считались наиболее вероятным географическим подразделением. Значение ($p < 0,01$) дисперсионных компонентов было вычислено с помощью непараметрического пермутационного (перестановочного) теста, осуществленного в Arlequin (10000 перестановок).

Материал для молекулярно-генетического анализа указан в главе 5.

Использование признаков и выбор их модальности для кладистического анализа описаны в главе «Морфология».

Для кладистического анализа мы использовали следующий алгоритм и программы:

1. Филогенетическую реконструкцию трибы *Helopini* проводили в программе RAUP 4.0 методом максимальной парсимонии; для анализа данных использовались матричные файлы формата Nexus, построенные в Mesquite 3.51.
2. Филогенетический анализ для подтриб *Helopina* и *Cylindrinotia* проводили в программе TNT, после чего открывали результаты, полученные в программе

TNT, в Mesquite 3.51, где были визуализированы результаты – филогенетические деревья.

Филогенетический анализ для всей трибы Helopini был основан на 85 таксонах (включая внешние группы) с использованием 97 морфологических признаков взрослых жуков и личинок, для подтрибы Helopina соответственно 46 таксонов и 67 признаков, для Cyldrinatorina – 40 таксонов и 61 признак.

Был проведен анализ парсимонии для Helopini в RAUP * 4.0, в котором реализован эвристический поиск по дереву, который включает следующие параметры: самые короткие деревья были эвристически найдены с помощью 100 репликаций с повторным соединением деревьев (TBR), обмен на всех деревьях, случайные последовательности добавления (100 копий). Символы были оптимизированы для деревьев с помощью оптимизации ACSTRAN (ускоренное преобразование). Было построено дерево консенсуса по правилу большинства 50% из 2203079 деревьев для выполнения результатов анализа. Мы построили анцестральные состояния признаков в Mesquite 3.51, используя команду «Отслеживание истории персонажей» и парсимонию в качестве метода построения.

Другие анализы парсимонии на подтриб Helopina и Cyldrinatorina были проведены в TNT 1.1. Эвристический поиск был выполнен с использованием традиционного метода поиска, реализованного со следующими параметрами: система настроена на сохранение до 10000 деревьев в памяти, 100 случайных последовательностей сложения (деревья Вагнера), за которыми следует алгоритм перестановки ветвлений с разделением дерева (TBR), сохраняя до 10 деревьев за репликацию. Деревья с матрицей были исключены из Nexus файлов, которые были открыты в Mesquite 3.51, и в этой программе были созданы деревья консенсуса для Helopina и Cyldrinatorina. Все деревья были доработаны в Figtree v.1.4.0 для отчетности.

Параметры при филогенетическом анализе для подтриб Helopina и Cyldrinatorina:

Статус признаков:

Helopina

- Все признаки с одинаковым весом
- 7 признаков постоянные (пропорция 0,104478)
- 31 признак был парсимонично неинформативен
- 29 признаков парсимонично информативны

- Пробелы считаются отсутствующими

Cylindrinotina:

- Все признаки с одинаковым весом
- 8 признаков постоянные (пропорция 0,131146)
- 24 признак был парсимонично неинформативен
- 29 признаков парсимонично информативны
- Пробелы считаются отсутствующими

Начальное дерево (и), получено путем пошагового сложения;

Последовательность добавления: случайная;

Количество повторов = 100;

Начальное семя = генерируется автоматически;

Количество деревьев на каждом шаге = 1;

Алгоритм перестановки ветвей: повторное соединение по дереву (TBR) с пределом = 8;

Сохранение оптимальных деревьев из каждой копии, даже если они не являются общими в целом;

Начальное значение 'Maxtrees' = 100;

Ветви развалились (создавая политомы), если максимальная длина ветви равна нулю;

Действовала опция 'MulTrees';

Топологические ограничения отсутствовали;

Деревья не укоренены;

2.4 Методы экологических исследований

Для оценки влияния различных факторов на жуков-чернотелок трибы Helopini, изучения трофического спектра, влияния климатических изменений и антропогенной трансформации на популяции Helopini исследования проводились 10–12.IV.2015 г. и 1–3.VI.2015 г. в Сальском районе Ростовской области в двух лесополосах с небольшими прилегающими участками целины.

Лесополоса 1. Расположение: окрестности пос. Ясенево (46°33'06.00" с. ш., 41°19'39.55" в. д.). Направленность широтная, длина 550 м, ширина 13–15 м; с

восточной стороны прилегает степь, используемая под выпас, с западной стороны – поле под чистым паром. Состав: скумпия *Cotinus coggygia* Scop., робиния ложноакациевая *Robinia pseudoacacia* L., спорадично клен ясенелистный *Acer negundo* L. и лох узколистый *Elaeagnus angustifolia* L. Лесополоса преимущественно кустарниковая, густая, с буреломом, большинство старых деревьев вырублено. К лесополосе прилегает молодая поросль робинии и клена ясенелистного, образующая отдельный биотоп разреженной древесно-кустарниковой растительности в степи.

Лесополоса 2. Расположение: окрестности пос. Гигант (46°29'40.00" с. ш., 41°17'28.25" в. д.). Направленность долготная, длина 1140 м, ширина 26 м; с северной стороны прилегает степь, используемая под выпас, с юга – поле озимой пшеницы. Состав: скумпия *Cotinus coggygia*, робиния ложноакациевая *Robinia pseudoacacia*, спорадично клен ясенелистный *Acer negundo*. Лесополоса образована преимущественно деревьями возраста более 60 лет, без густого подлеска, бурелома и без дополнительного ряда молодых деревьев в степи.

Для сравнения были также использованы наблюдения предыдущих лет из этих же лесополос.

Кроме того, для выявления термо- и гигропреферендумов, трофического спектра и взаимоотношений популяций разных видов были проведены исследования в большинстве регионов Турции, Кавказа и в Марокко (Большой Атлас, Антиатлас).

Подсчет численности жуков-чернотелок трибы Helopini осуществлялся методом трансект. Трансекта составляла 100 м в длину и 15 м в ширину. Регистрировали время выхода жуков из дневных укрытий и высоту их местоположения на деревьях, численность каждого вида, время прекращения активности. Численность на графиках отражает количество особей на трансекту.

Климатические данные (только для исследований в степной зоне, Ростовская область). Для анализа климатических данных использованы архивные материалы Северо-Кавказского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды за март – май 1930–1940, 1960–1970 и 2005–2014 гг. (среднесуточные температуры атмосферного воздуха (T , °C), месячные суммы атмосферных осадков (RRR , мм), относительная влажность атмосферного воздуха (RH , %), минимальные температуры почвы ($T_{s_{min}}$, °C)) для пос. Гигант (Ростовская область) и метеорологические данные с 1.III.2015 г. по 31.V.2015 г., доступные в Интернете на

Геоинформационном портале ГИС-Ассоциации ООО «Расписание погоды» по адресу: <http://www.rp5.ru>.

Для контроля локальных температур и влажности воздуха применяли регистраторы ТРВ-2, которые представляют собой двухканальный микроконтроллер с полупроводниковым датчиком температуры и датчиком относительной влажности. Измерения проводились в диапазоне от -10 до $+65$ °С и влажности от 0 до 100 % каждые 10 минут. Погрешность регистрации температуры и влажности составляла соответственно $\pm 0,5$ °С и $\pm 0,04$ % RH. Отдельно анализировали значения температуры и влажности, полученные с датчиков в местообитаниях жуков, в период активности видов с 19:00 до 1:00. В лесополосе 1 регистраторы выставляли в середине лесополосы на высоте 0,5 м, во вторичном ряду молодых деревьев в 5 м от лесополосы на высоте 0,5 м и в степи, в 50 м от лесополосы на высоте 0,2 м от земли. В лесополосе 2 регистраторы закрепляли на стволе дерева на высоте 0,5 м, под отстающей которой пня с имаго исследуемых жуков-чернотелок (высота 0,5 м) и в степи, в 40 м от лесополосы на высоте 0,1 м от земли.

Статистический анализ данных проведен общепринятыми методами (Лакин, 1990) с использованием статистических процедур Microsoft® Office Excel® 2010 и пакета статистических программ Statistica 8.0. Применяли параметрический (ANOVA) и непараметрический дисперсионный анализ (критерий Краскела – Уоллиса (K-W)), *t*-критерий Стьюдента, линейный регрессионный анализ, предварительно проверяя соответствие эмпирических распределений нормальному. Нулевые гипотезы отклоняли на уровне значимости менее 0,05.

Кормовые лишайники определялись А.М. Веденевым (Волгоградский социально-педагогический университет, Волгоград).

2.5 Благодарности и финансовая поддержка

Различные этапы и аспекты исследования были поддержаны российскими и зарубежными грантами:

2009–2011 гг. – Turkish Scientific Research Council (TUBITAK, TBAG-Project No.108T467) «Molecular systematic analysis of the species belonging to the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini) from Turkey»;

2012–2014 гг. – грант РФФИ 12-04-00663 «Построение системы и реконструкция филогении подотряда Polyphaga (Insecta, Coleoptera) на материалах по современной и ископаемым фаунам»;

2012–2015 гг. – Turkish Scientific Research Council (TUBITAK project No 112 T 445) «Systematic revision and DNA taxonomy of species belonging to genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini) from Turkey»;

2013–2015 гг. – грант РФФИ 13-05-00467 «Экотоны „лес – степь“ в условиях семиаридного климата: структура и функциональные взаимосвязи наземной биоты в экосистеме»;

2015–2017 гг. – грант РФФИ 15-04-02971А «Генезис основных таксономических групп и обоснование системы отряда жесткокрылых (Insecta, Coleoptera)»;

2015–2016 гг. – грант РФФИ 15-55-05099 «Научные основы интегрированного управления использованием природных ресурсов озера Севан»;

2018–2020 гг. – грант РФФИ 18-04-00243А «Изменение структуры отряда жуков (Coleoptera) в мезозойскую и кайнозойскую эры».

Неоценимую и всестороннюю помощь в процессе написания диссертации своими ценными советами и консультациями оказали мои учителя: Г.С. Медведев (Зоологический институт РАН), А.Г. Кирейчук (Зоологический институт РАН), Г.М. Абдурахманов (Дагестанский государственный университет), Ю.Г. Арзанов (Ростовское отделение Русского энтомологического общества). Без этих дорогих мне людей, их теплого участия и непрерывной моральной поддержки многие научные исследования, в том числе и диссертация, не состоялись бы.

Автор сердечно благодарен Б.М. Катаеву (Зоологический институт РАН), согласившемуся оценить работу и высказавшему ценные замечания.

Особую признательность автор выражают сотрудникам отделения жесткокрылых Зоологического института РАН М.Г. Волковичу, Б.А. Коротяеву, А.Л. Лобанову, С.В. Андреевой, В.Н. Прасолову, А.К. Чистяковой, А.В. Ковалёву, А.М. Шаповалову, А.Г. Мосейко за всестороннюю поддержку и неоценимую помощь, без которой бы эта работа не состоялась.

Автор благодарен директору Института аридных зон ЮНЦ РАН члену-корреспонденту РАН Д.Г. Матишову за возможность работы с электронной микроскопией и К.В. Двадненко, выполнившему эту работу.

Глубокая признательность выражается коллегам, безвозмездно передавшим свои сборы на изучение: Ю.Г. Арзанову, И.В. Шохину, Д.Г. Касаткину, Э.А. Хачикову, Г.Б. Бахтадзе, Е.Н. Терскову (Ростов-на-Дону), Н.Ю. Снеговой (Баку), М.Ю. Калашяну (Ереван).

Сердечную благодарность автор выражает Д.Г. Касаткину (Ростовский филиал ФГУ «ВНИИКР») и В.Ю. Шматко (Южный научный центр РАН) за многолетнюю помощь в оформлении иллюстративного материала (фотографий жуков) для статей и диссертации.

Неоценимую поддержку в написании работы, а также помощь в статистической обработке данных по экологии оказала Н.В. Лебедева (Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН), которую автор также благодарит за плодотворную совместную работу в области экологии *Helopini*.

Автор искренне благодарен своей супруге С.В. Набоженко (Южный научный центр РАН), непрерывной поддержкой, теплым участием, а также всеобъемлющей помощью в полевых и камеральных (особенно экологических) исследованиях внесшую большой вклад в эту работу; редактура и корректура текста диссертации также выполнена ею.

Моральную поддержку, а также помощь в сборе и фотографировании материала оказали И.А. Чиграй (Зоологический институт РАН) и С.Н. Чиграй (Санкт-Петербургский государственный университет), за что автор также выражает им благодарность.

Отдельная признательность выражается моим турецким друзьям, супругам Бекиру Кескину и Нуршен Альпагут Кескин (Bekir Keskin, Nurşen Alpagut Keskin, Эгейский университет, Измир), которые внесли существенный вклад во многие разделы диссертации, особенно в экологические и таксономические исследования, филогенетический анализ и молекулярно-генетические исследования. Без их теплой дружбы, постоянной помощи и материала, собранного за 9 лет совместных экспедиций по Турции, работа не вышла бы в свет.

Неоценимую поддержку автор получил со стороны своих зарубежных коллег из Закавказья, благодаря которым был собран обширный материал для дальнейшей работы: Х.А. Алиев, Э. Гусейнов (Институт зоологии НАН Азербайджана), М.Ю. Калашян (Институт зоологии, Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН

Армении), М.Я. Джамбазишвили (Институт зоологии НАН Грузии) и Г. Джапошвили (Аграрный университет Грузии).

Немалую роль в написании различных разделов диссертации сыграли совместные экспедиции и дискуссии с моим другом и коллегой из Дагестанского госуниверситета А.А. Теймуровым. Сердечная благодарность выражается всем сотрудникам кафедры биологии и биоразнообразия ДГУ, участие которых прямо или косвенно повлияло на работу.

Автор искренне и от всего сердца благодарит своих друзей, коллег и руководителей из Прикаспийского института биологических ресурсов ДНЦ РАН, своей непрерывной поддержкой (в том числе и финансовой), созданием творческой атмосферы и устранением бюрократических препятствий способствовавших написанию этой работы: члена-корреспондента РАН М.-Р.Д. Магомедова, К.З. Омарова, Н.И. Рабазанова, Д.А. Аливердиеву.

Неоценимую помощь в проверке английской текста рукописей оказали зарубежные коллеги: Э. Мэтьюс (Eric Matthews, South Australian Museum, Adelaide, Australia), А.Д. Смит (Aarod D. Smith, Arizona State University, Phoenix, USA), Р. Аальбу (Rolf Aalbu, California Academy of Science, Los Angeles, USA), за что автор выражает им искреннюю признательность.

Диссертационная работа сделана при всестороннем участии и поддержке моих родителей, В.Я. Набоженко и С.И. Богуты (Таганрог, Ростовская область), и родителей моей супруги, В.П. и В.А. Галушко (пос. Гигант, Ростовская область), которые, помимо прочего, оказали помощь в организации экспедиционных исследований на Украине и на юге европейской части России.

3 Морфологический очерк

3.1 Строение имаго в трибе Helopini

3.1.1 Форма тела

Форма тела Helopini очень разнообразна. Большинство видов имеет удлиненно-овальное, слабо или умеренно выпуклое тело, многие крупные нелетающие виды обладают сильно выпуклым овальным телом. Можно выделить несколько морфотипов, связанных с направлениями специализации.

Хедифаноидный тип характерен для родов с цилиндрической (круглой в поперечном сечении) формой тела, овальными либо веретеновидными надкрыльями без плечевых углов – *Hedyphanes*, *Catomus*, *Xanthohelops*, *Xeromorphohelops*, *Stenotrichus* (в соответствии с рисунком 3Г).

Хелопиоидный (*Helops*, *Nalassus*, *Odocnemis*, *Asialassus*, *Apterotarpela*, *Nipponohelops*, *Reitterohelops*, *Eustenomacidis*, *Turcmenohelops*, *Cylindrinotus*, *Stygohelops*, *Zophohelops*, *Entomogonus*, *Erionura*, *Deretus*, *Helopelius*, *Nesotes*) – наиболее обычная в трибе овальная, умеренно удлиненная форма тела, от слабо уплощенной до умеренно выпуклой (в соответствии с рисунком 3А).

Гунароидной (шаровидной) формой тела обладают некоторые высокоспециализированные роды с супралиторальными псаммофильными видами (*Xanthomus*, *Ectromopsis*, *Ceratopelius*, *Sabularius*, *Gunarus*, ряд переднеазиатских *Catomus* и *Zophohelops*) (в соответствии с рисунком 3В).

Виды рода *Nautes* имеют полушаровидное, очень широкое тело, отличающее их от остальных Helopini (тип формы тела «*Nautes*») (рисунок 3Б).

Адельфиноидный морфотип характерен для хорошо летающих групп (*Adelphinus*, *Nephodinus*, некоторые *Euboeus*), у которых форма тела удлиненная, слабо овальная, уплощенное. Характерной особенностью являются заметно расширенные надкрылья в базальной части по сравнению с пронотумом, а также наличие плечевых бугров.

Исходным морфотипом является, вероятно, хелопиоидный. Палеогеновые Helopini обладали хелопиоидной формой тела.

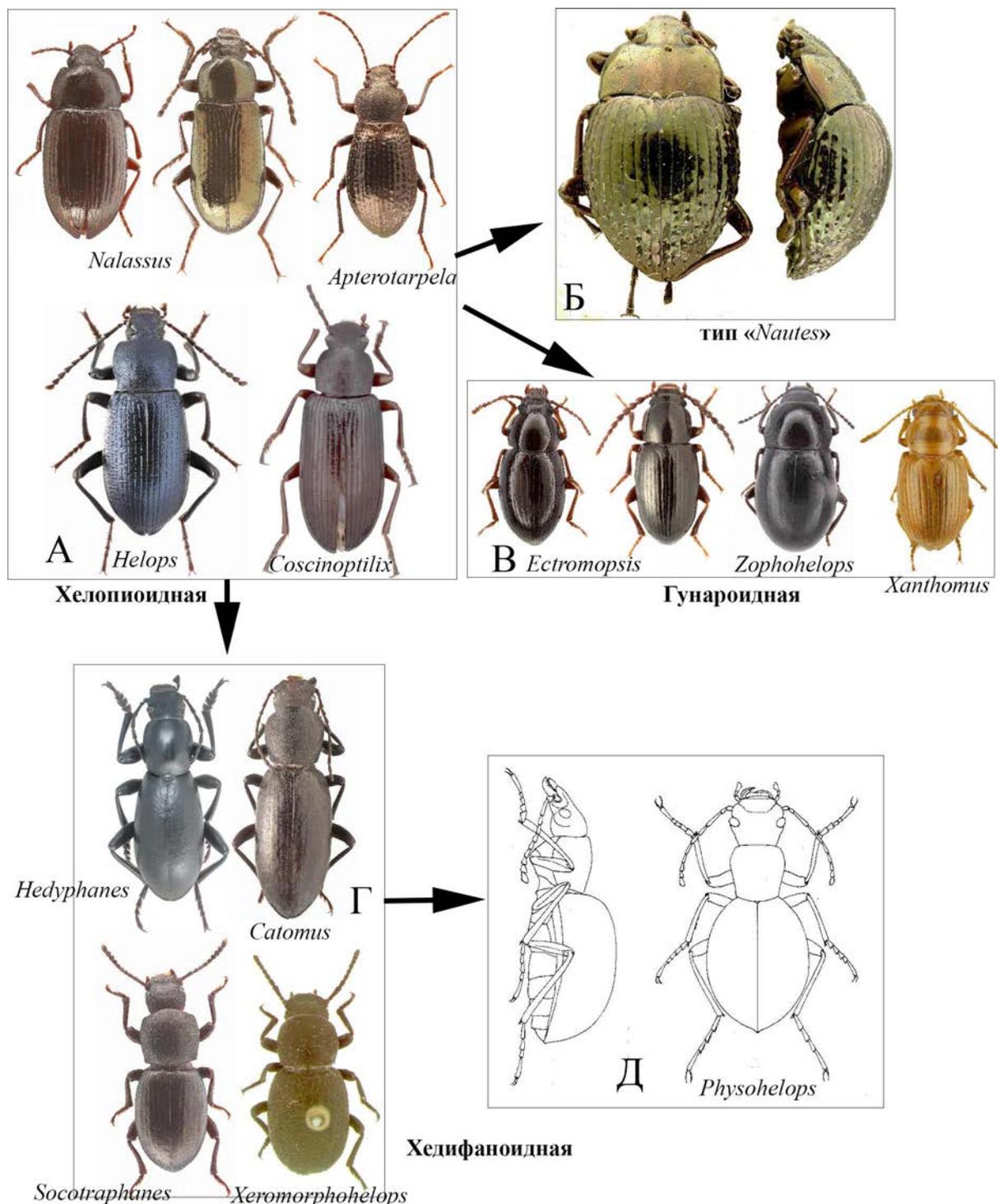


Рисунок 3 – Трансформация формы тела в трибе Helorini.

Как правило, форма тела стабильная внутри небольших родов и изменчивая, включающая переходы к нескольким морфотипам, в крупных, хорошо дифференцированных родах. В роде *Catomus*, например, большинство видов имеет хедифаноидную форму тела, но некоторые представители приближаются к гунароидной, а виды подрода *Montanocatomus* имеют переходный к хелопиоидному морфотип.

Переходной от хелопоидной к хедианоидной формой тела обладают *Raiboscelis*, отдельные *Entomogonus*.

Форма тела у Helopini зависит от среды обитания, трофических предпочтений (способы поиска кормовых объектов) и степени развития (или наличия/отсутствия) субэлитральной полости. В большинстве случаев форма тела отражает основные направления специализации в трибе (табл. 2) и может ограниченно использоваться в филогенетических построениях.

Хорто- и дендробионты, а также многие эпигейные виды обладают стройным телом с длинными ногами, скрытые эндогейные формы, напротив, имеют вальковатое тело с короткими ногами.

Таблица 2 – Основные направления трансформации формы тела Helopini

Связанные с полетом	Связанные с утратой способности к полету
Усиление соединения грудных сегментов и компактности тела при полете (<i>Nautes</i> , <i>Tarpela</i>), переднегрудь массивная	Увеличение дорсовентральной подвижности переднегруды и стройности тела и придатков (<i>Nalassus</i> , <i>Asialassus</i> , <i>Odocnemis</i> , большинство <i>Euboeus</i> , <i>Helops</i> , <i>Stenohelops</i> и т.д.), связанное с развитием способности к лазанью по деревьям, кустарникам камням и т.д.
	Шаровидная форма маленького тела (миниатюризация), очень плотное соединение грудных сегментов (супралиторальные псаммофильные <i>Xanthomus</i> , <i>Sabularius</i> , <i>Gunarus</i> и т.д.)
Сильно расширенное основание надкрылий и узкая переднегрудь (<i>Adelphinus</i> , <i>Nephodinus</i> , многие <i>Coscinoptilix</i>)	Цилиндрическая форма тела: увеличение дорсовентральной и латеральной подвижности переднегруды, сужение тела (<i>Hedyphanes</i> , многие <i>Catomus</i>)
	Крупное тело с шаровидными надкрыльями за счет развития субэлитральной полости

Размеры варьируются в широких пределах, от 3 до 32 мм, однако преобладают формы среднего размера (8–14 мм). Мелкие (3–7 мм) виды немногочисленны, большинство крупных видов известно в родах *Helops*, *Euboeus*, *Entomogonus*, *Hedyphanes*, *Erionura*, а средними размерами обладают многие роды подтрибы *Cylindrinotina*. Как и для многих других жесткокрылых, для Helopini характерной эволюционной тенденцией является относительная миниатюризация. Минимальные размеры тела наблюдаются у псаммофильных видов некоторых наиболее специализированных родов – *Catomus*, *Gunarus*, *Sabularius*, *Ectromopsis*, а также для отдельных видов *Nalassus*. Максимизация проявляется у *Erionura* (до 32 мм), *Entomogonus* (до 25 мм), большинства *Helops* (до 17–23 мм) и многих *Euboeus* (до 22 мм длины и 10 мм ширины). Неогеновых Helopini также можно отнести к среднему и крупному размерному классу (с длиной надкрылий 10 мм при длине жука до 18 мм), эоценовый *Nalassus klebsi* обладает мелкими размерами с длиной тела 6 мм, палеоценовый *Cryptohelops menaticus* имеет средние размеры тела – длина 9 мм.

Наиболее характерной особенностью Helopini, не свойственной для других чернотелок, является существенная разница в размерах (часто и в форме тела) у самцов и самок как проявление полового диморфизма. Иногда самки в несколько раз крупнее самцов. Так, у мелких форм *Catomus* и *Stenohelops* самки в 3–5 раз, у *Hedyphanes* самки часто обладают очень массивным телом, которое в 2–3 раза длиннее и в 2–3 раза шире, чем у самцов. У архаичных групп разница в размерах самца и самки не заметна.

3.1.2 Голова и ее придатки

Голова гипогнатная, от широко прямоугольной до овальной, втянута в переднегрудь до заднего края висков. Лицевая часть овальная, слабо выпуклая.

Эпикраниум. Резкое углубление на стыке лба и передней уплощенной части головы характерно для передней части эпикраниума, однако у многих эндогейных видов оно не выражено. Это углубление представляет собой вогнутость кутикулы, часто глубокую складку, которая выглядит дорсально как шов, однако таковым не является (клипеус не выражен), поскольку следы шва отсутствуют на внутренней стороне

эпикраниума. Это углубление можно условно называть «клипеусом» до выяснения его онтогенетической природы.

У видов с очень длинными антеннами или с очень массивными, сильно утолщенными антенномераами генальные лопасти заметно выпуклые и возвышающиеся над остальной поверхностью, в то время как передняя часть головы сильно вдавленная (многие *Catomus*, некоторые *Adelphinus*, *Nalassus*). Это связано с увеличением площади внутренней поверхности эпикраниума в генальной области для прикрепления усиленной антеннальной мускулатуры. Нижняя сторона эпикраниума с сильно выпуклой гулярной областью, иногда с глубоким поперечным вдавлением между гулой и горловой вырезкой (*Turkmenohelops*). Многие роды из подтрибы *Cylindrinotina* имеют короткое глубокое вдавление, отходящее от нижнего края глаз и отделяющее височную область от остальной вентральной поверхности головы.

Виски широкие, всегда выпуклые, иногда вдавленные у заднего края глаз (*Cylindrinotus*). Передняя часть висков на нижней стороне эпикраниума у многих видов подтрибы *Cylindrinotina* с генальными бороздками, отходящими от переднего края глаз с вентральной стороны. Степень развития генальных бороздок различная среди родов *Cylindrinotina* и даже внутри некоторых родов. Самый распространенный вариант: бороздки глубокие, охватывают всю переднюю часть виска с вентральной стороны (большинство видов родов *Nalassus*, *Odocnemis*, *Cylindrinotus*, *Idahelops*, *Microdocnemis*, *Taurohelops*, *Asialassus*, *Nipponocnemis*, отдельные виды рода *Gunarus*). Наибольшее развитие бороздок наблюдается в роде *Turkmenohelops*, у видов которого они сливаются с глубоким вдавлением, отделяющим прементум от остальной вентральной поверхности, вследствие чего образуется общее непрерывное глубокое вдавление на нижней стороне головы. Другой вариант преобразования связан с упрощением и редукцией генальных бороздок. В случае упрощения они короткие, в виде неглубокого вдавления, отходящего от нижнего края глаз, охватывают лишь небольшую часть переднего края висков с вентральной стороны. Полная редукция генальных бороздок наблюдается в родах *Zophohelops*, *Pseudoprobaticus*, *Stygohelops*, *Reitterohelops*, *Ceratopelius*, *Turkonalassus*. У представителей подтрибы *Helopina* височные бороздки отсутствуют. Исключение составляют два близких европейских вида *Catomus*, *C. rotundicollis* и *C. consentaneus*, у которых выражены короткие, но четкие бороздки, однако они не гомологичны бороздкам *Cylindrinotina*, поскольку отходят не от

переднего края глаз, огибая передний край виска, а от середины нижнего края глаз, вдаваясь в висок. Характер височных бороздок, а также их наличие или отсутствие используются в классификации трибы Helopini. К сожалению, невозможно установить состояние этого признака в силу скудности палеонтологического материала, но наличие этой структуры только у подтрибы *Cylindrinotina*, даже с учетом вторичной утраты бороздок, позволяет предположить, что плезиоморфным состоянием является отсутствие генальных бороздок.

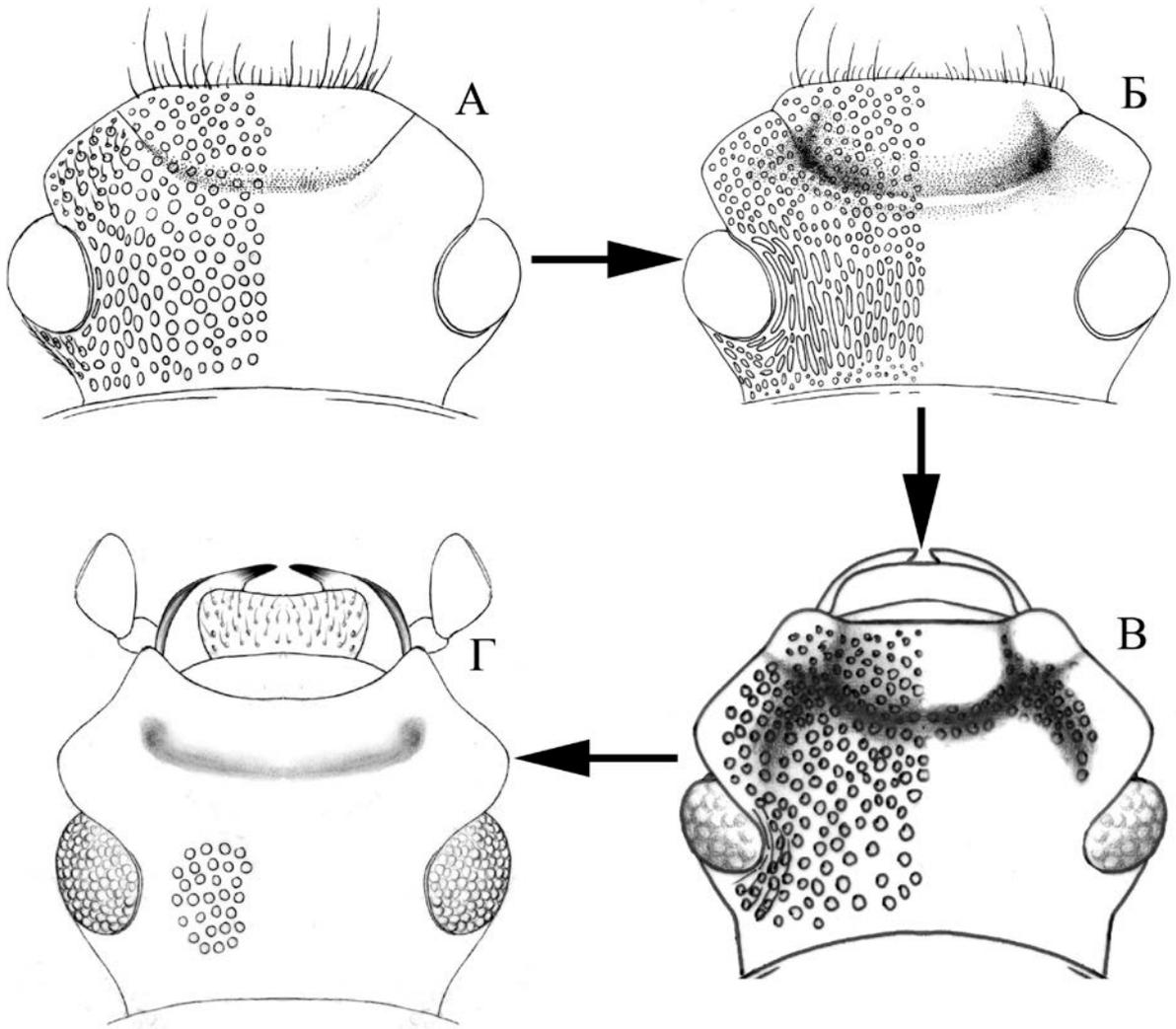


Рисунок 4 – Формирование сильно выемчатого переднего края «клипеуса» у ксероморфных Helopini: А – *Stenohelops korkutelensis*; Б – *Stenohelops gayirbegi*; В – *Catomus persicus*; Г – *Hedyphanes (Microhedyphanes)*.

Передняя часть головы («клипеус») отделена от лба вдавлениями, часто похожими на швы, которые являются лишь складкой. В некоторых случаях (у групп с сильно выемчатым передним краем головы) приподнятая поверхность наружных углов

четко отграничена от сильно вдавленной остальной поверхности (*Catomus indubitatus*, *C. antennatus*, *Adelphinus ciliatus*, *A. suturalis*, *Hedyphanes* (*Microhedyphanes*)) (Набоженко, 2006). Подобная трансформация «клипеуса» наблюдается только у ксероморфных групп и соответствует апоморфному состоянию (в соответствии с рисунком 4).

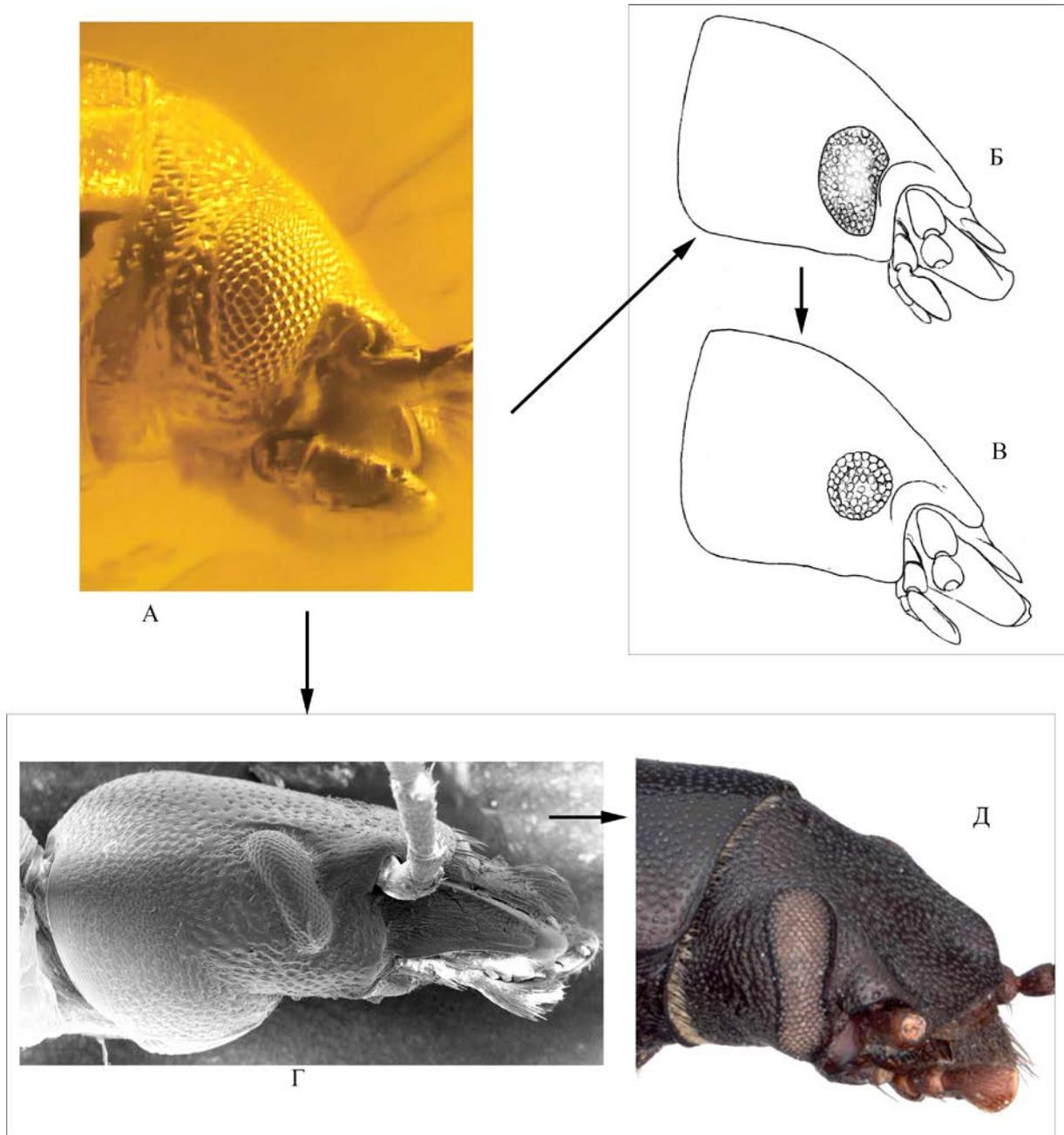


Рисунок 5 – Трансформация глаз в трибе Helopini: А – *Stenohelops klebsi* (эоцен); Б – *Catomus fulvipes*; В – *Catomus seidlitzii*; Г – *Hedyphanes bomedeyeri*; Д – *Coscinoptilix blandi*.

Передний край головы у большинства видов прямой или едва заметно закругленный. У некоторых представителей подтрибы Helopina он глубоко выемчатый,

иногда с сильно выступающими углами. Наиболее характерно такое строение для *Catomus*, *Euboeus* s. str., *Adelphinus*, *Nephodinus*, некоторых *Coscinoptilix*. В подтрибе *Cylindrinotina* подобная форма «клипеуса» отмечена только у вида *Nalassus melchiades*. Форма переднего края головы используется в диагностике родовых групп *Helopini*, однако ценность ее для филогении невысока, так как глубоко выемчатый «клипеус» встречается независимо в различных группах *Helopini* как в Палеарктике, так и в Неарктике и Неотропике. Плезиоморфным состоянием является, вероятно, прямой передний край «клипеуса», как у большинства рецентных мезофильных таксонов и ископаемых *Helopini*.

Щеки от слабо закругленных до угловидных, сильно выступающих. Большинство видов обладает умеренно закругленными щеками. Сильно выступающие, угловидные щеки характерны для групп из родов *Catomus*, *Adelphinus*. Угловидные, сильно приподнятые над остальной поверхностью головы щеки коррелируют с сильно вдавленной поверхностью головы в передней части. Сильное развитие щечных лопастей связано с размером и массивностью скапуса и, соответственно, длиной антенн. Форма щек иногда используется в систематике трибы, преимущественно в видовой диагностике.

Гула треугольная, со сглаженной или резкой (*Socotraphanes*, *Xeromorphohelops*) морщинистостью, редко гладкая и блестящая; гулярные швы и ямки хорошо выраженные. У большинства видов гула с закругленными сторонами, лишь у *Nalassus farsistanus* гула узкая, с широко выемчатыми сторонами и острой вершиной (Nabozhenko, Grimm, 2018). У палеоценового *Cryptohelops menaticus* гула с прямыми сторонами.

Глаза различной формы, часто используются в систематике трибы. Значение имеют форма и размер глаз, степень выпуклости (окулярный индекс – отношение ширины головы на уровне глаз к расстоянию между глазами), отношение поперечного сечения к продольному. Можно выделить несколько типов формы глаз. Наиболее простыми и часто встречающимися в трибе являются поперечные умеренно овальные глаза налассоидного типа, которыми обладает большинство представителей подтрибы *Cylindrinotina*, а также многие представители катомоидной линии подтрибы *Helopina* (*Stenohelops*, *Catomus*, *Helopelius*, *Nesotes*).

Гунароидный тип глаз (глаза маленькие, выпуклые, круглые) характерен для групп, обитающих в толще песка (*Gunarus*, *Sabularius*, *Ectromopsis*, *Xanthomus*, некоторые *Catomus*) (в соответствии с рисунком 5Б, В).

Хелопиоидный тип глаз (в соответствии с рисунком 5А) встречается у большинства представителей подтрибы *Helopina*: глаза сильно поперечные, слабо изогнутые, их нижний край скошен вперед. У многих *Coscinoptilix* глаза суженные посередине. Налассоидные и хелопиоидные глаза всегда сильнее расширены сверху (на дорсальной стороне) и сужены внизу. Можно предположить, что плезиоморфным является хелопиоидный тип глаз, так как развит в большей степени у летающих форм. Древнейший палеоценовый представитель трибы *Cryptohelops menaticus* имеет также хелопиоидное строение глаз.

Хедифаноидный тип характеризуется сильно удлинёнными поперечными глазами, которые в самом крайнем варианте сжаты посередине (в соответствии с рисунком 5Г, Д) и встречается у многих таксонов подтрибы *Helopina* (*Hedyphanes*, *Helops*, *Coscinoptilix*, *Raiboscelis*, *Entomogonus*, *Euboeus*, *Nipponohelops*, *Deretus* и др.).

У ксероморфных родов *Socotrphanes* и *Xeromorphohelops* глаза глубоко вдавлены в эпикраниум за счет утолщения кутикулы и окружены глубокой канавкой между глазами и поверхностью эпикраниума (Nabozhenko, Purchart, 2018; Nabozhenko, Steiner, in litt.).

Внутренний скелет эпикраниума (в соответствии с рисунком 6) чернотелок рассматривался ранее только в трех работах. Ф. Стикни (Stickney, 1936) сравнивал представителей подсемейств (на тот момент семейств) *Alleculinae* (*Pseudocistela*), *Lagriinae* (*Arthromacra*) и *Tenebrioninae* (*Alobates*, *Tenebrio*) с представителями других семейств и не нашел четких отличий даже между различными семействами *Tenebrionoidea*. Дж. Дойен с соавторами (Doyen, Lawrence, 1979; Doyen, Tschinkel, 1982) предположил, что примитивным состоянием являются неизогнутый и неприподнятый корпотенториум, соединяющий пластины базитенториума, и тонкие прямые выросты претенториума, а продвинутым, как у *Diaperini*, *Hypophlaeini* (*Diaperinae*) и *Bolithohagini* (*Tenebrioninae*) и близких триб, – очень длинный и сильно изогнутый корпотенториум, соединяющий широкие, треугольные в основании выросты претенториума. У мирмекофильного *Araeoschizus* (*Pimeliinae*) корпотенториум очень длинный и изогнутый, но соединяет пластины базитенториума (Doyen, Lawrence, 1979). Эндоскелет

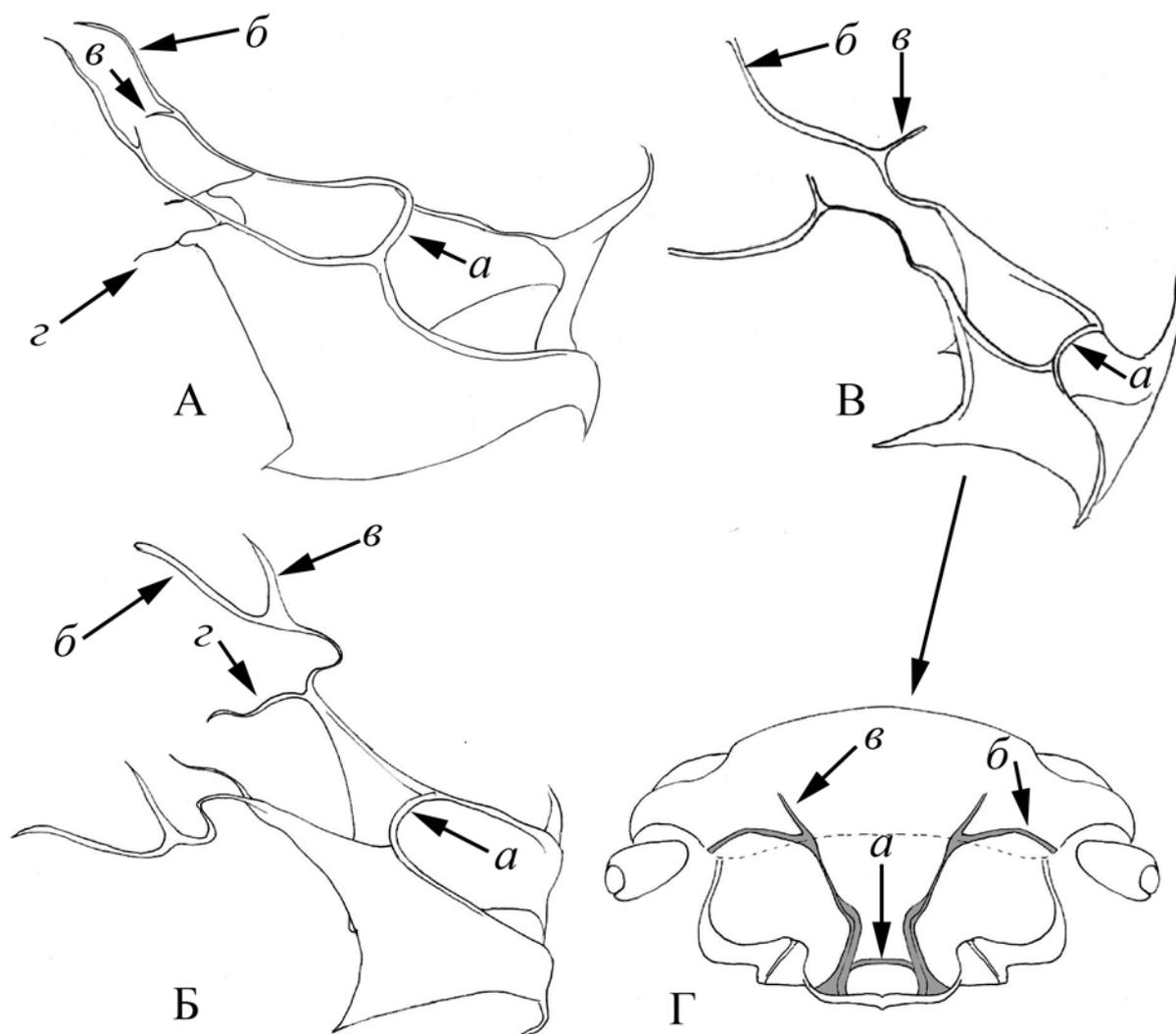


Рисунок 6 – Внутренний скелет головы у различных видов трибы Helorini: А – *Helops cyanipes*; Б – *Pseudoprobaticus*; В – *Hedyphanes laticollis*; Г – то же, вид спереди. а – корпотенториум, б – претенториум, в – супратенториум, г – лабиотенториум.

у Helorini относится к первому типу и состоит из базитенториума и его выростов. Тенториум представляет собой пару довольно широко расположенных пластинок с тонкой перемычкой в передней трети – корпонеториумом. Базитенториум расположен сразу впереди от постоккципуга. Передние тонкие выросты тенториума, идущие к стенке капсулы ниже основания антеннальных впадин (для прикрепления мандибулярной мускулатуры), называются претенториумом, от претенториума отходит вверх к антеннальным впадинам супратенториум (для прикрепления антеннальной мускулатуры), от основания претенториума вперед отходят выросты (субтенториум), никак не названные Ф. Стилки и идущие к лабиальным пальпомерам. Строение тенториума однообразное у всех Helorini и не применяется в филогении. Использовать

его в высшей филогении Tenebrionidae, как это делали указанные авторы (Doyen, Tschinkel, 1982), преждевременно, так как эта структура изучена не более чем для 10 видов чернотелок.

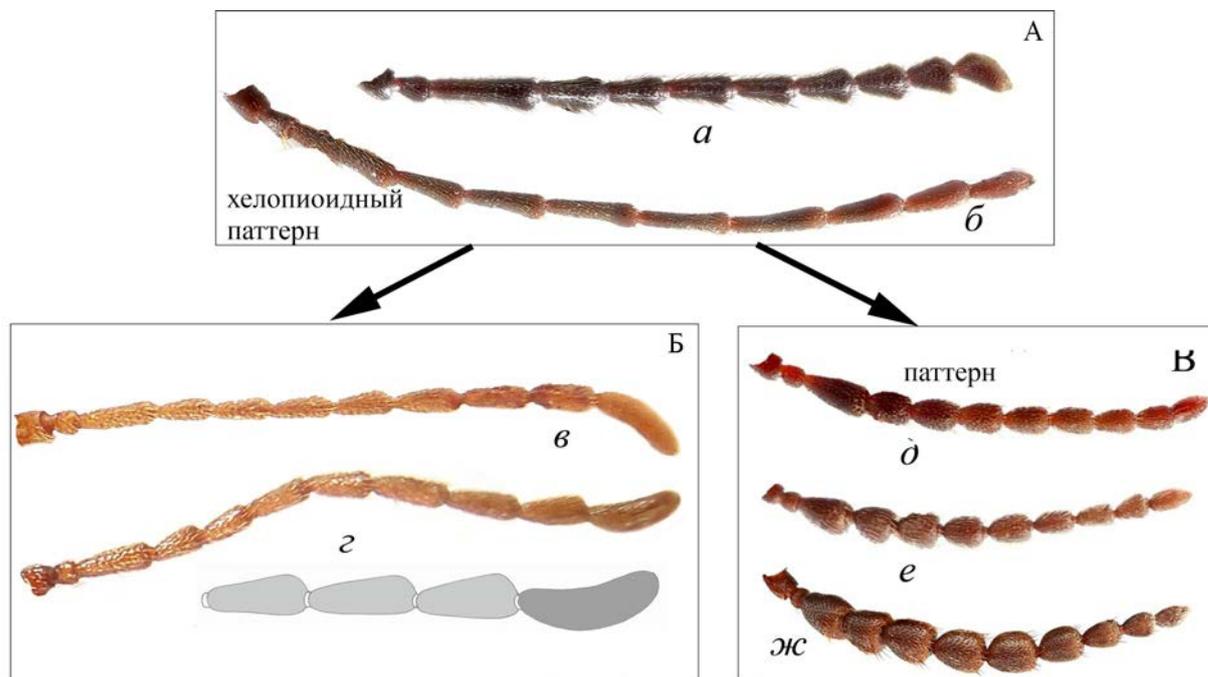


Рисунок 7 – Трансформация антенн в трибе Helopini: А – хелопоидный паттерн (*a* – *Helops*, *б* – *Taurohelops*); Б – катомиодный паттерн (*в* – *Catomus*, *г* – *Stenohelops*); В – налассоидный паттерн (*д* – *Ectromopsis*, *е*, *ж* – *Nalassus*).

Антенны широко используются в систематике трибы Helopini (Reitter, 1922a, b, Español, 1961a; Canzoneri, 1960, 1972; Antoine, 1962; Г.С. Медведев, 1987a, б; Español, Comas, 1987; Набоженко, 2001, 2006б). Э. Рейттер, Г.С. Медведев и Ф. Эспаньол использовали степень утолщенности средних антенномеров в систематике рода *Nalassus*, М. Антуан – в родовой систематике (Antoine, 1949, 1962). Форма и длина антенномеров используется в систематике многих родов (Набоженко, 2001, 2006а, б). Антенны 11-члениковые, нитевидные или чётковидные, у самцов почти всегда длиннее, чем у самок, пятью вершинными антенномерами заходят за основание пронотума. Скапус вздутый, шире, чем педицел, у летающих форм (*Adelphinus*) шире, чем флагеллум (антенномеры 3–11); антенномер 2 (педицел) самый короткий, обычно с длиной, равной ширине, или слегка продолговатый; антенномер 3 самый длинный, в 1,5–3,5 раза длиннее антенномера 2 и в среднем в 1,3–1,7 раза длиннее антенномера 4 (единственное исключение составляет *Nalassus romashovi*, у которого антенномер 3 короче 4-го); антенномеры 4–8 удлинённые, примерно одинаковой длины.

Антенномеры 9–11 могут быть короче, чем предыдущие, сильно асимметричные (самки *Hedyphanes*, *Entomogonus*, некоторые *Euboeus* (*Pelorinus*), *Raiboscelis*) или сильно удлинённые (*Odocnemis*, многие *Euboeus* (*Pelorinus*), *Catomus*, *Helops*), редко антенномеры 10 и 11 с равными длиной и шириной (*Zophohelops*, *Gunarus*). Характерной особенностью трибы является уплощение трех вершинных антенномеров.

Половой диморфизм. У самцов антенны длиннее, чем у самок, часто антенномер 11 наиболее длинный (*Catomus*, *Hedyphanes*, *Entomogonus*). В трибе прослеживаются две тенденции к увеличению поверхности антенн параллельно с увеличением количества трихоидных и базиконических сенсилл:

1. Хелопоидный паттерн (в соответствии с рисунком 7А): удлинение члеников антенн, в наиболее продвинутом варианте с изогнутым, очень длинным антенномером 11 (катомоидный паттерн (в соответствии с рисунком 7Б)). Такой тип строения независимо развивается в различных группах подтрибы *Helopina*. Наибольшей трансформации подвергается антенномер 11, на котором расположены базиконические сенсиллы с хеморецепторами. Увеличение поверхности апикального антенномера происходит в двух направлениях: простое удлинение (веретеновидная форма) и удлинение с изгибом (банановидная форма) (*Catomus*, *Stenohelops*, некоторые *Euboeus*, *Xeromorphohelops*). Следует отметить, что у хелопоидных родов *Helops*, *Euboeus*, *Raiboscelis*, *Entomogonus*, *Hedyphanes* удлинение апикального антенномера происходит только у самцов, у самок он, как правило, короче остальных члеников флагеллума и асимметричный. У родов *Catomus*, *Gunarus*, *Stenohelops* антенномер 11 самок имеет такую же форму, как у самцов, только он более короткий. Хелопоидный тип строения антенн характерен и для цилиндриноидных родов подтрибы *Cylindrinotina* (*Cylindrinotus*, *Odocnemis*, *Armenohelops*, *Taurohelops* и др.); антенномер 11 у самцов этой группы родов удлинённый, но не изогнутый, у самок – слабо удлинённый.

2. Налассоидный паттерн (в соответствии с рисунком 7В). Утолщение средних антенномеров самцов, очень редко и самок. Наибольшая степень развития наблюдается в родах *Nalassus* и *Ectromopsis*, максимально выражена у восточно-казахстанских видов *N. melchiades*, *N. kazakhstanicus*, *N. halophilus*, *N. moyunkumensis*. Подобная тенденция к утолщению антенн известна только в налассоидной ветви подтрибы *Cylindrinotina* (роды *Ectromopsis*, *Nalassus*, *Zophohelops*).

Следует отметить, что увеличение сенсорной поверхности антенн самцов сопровождалось переходом группы от мезофильного образа жизни к обитанию в открытых ландшафтах. У более архаичных представителей трибы, связанных с мезофитными лесными либо с мезофитными альпийскими ландшафтами, антенны тонкие и сравнительно короткие (*Nalassus*, большинство *Zophohelops*, *Pseudoprobaticus*, *Cylindrinotus*, палеогеновые *Cryptohelops* и *Stenohelops klebsi*). Как правило, лесные мезофильные виды налассоидной группы обитают большими скоплениями на ограниченном пространстве (многие поколения живут на одном дереве). Таким образом, необходимость активного поиска партнеров у этих групп отпадает, поэтому антенны у самцов и самок одинаковые, короткие, неспециализированные.

У родов и групп видов, характерных для засушливых ландшафтов, где требуется активный поиск половых партнеров, антенномеры самцов, наоборот, претерпевают трансформации в сторону увеличения сенсорной поверхности (за счет утолщения или удлинения члеников) и количества сенсилл на антенномерах.

Простые, постепенно расширяющиеся к вершине антенны с веретеновидным или овальным не модифицированным вершинным антенномером характерны для большинства рецентных и палеогеновых ископаемых видов Helopini; такое состояние признака мы считаем плезиоморфным.

3.1.2.1 Ротовой аппарат

Ротовой аппарат тенебриоидного типа (Г.С. Медведев, 1959, 1960; Набоженко, 2007), характеризуется слабой замкнутостью мембранозной предротовой полости – подбородок не заполняет всей горловой вырезки и не прикрывает снизу основание нижних челюстей (кардо и стипеса) (в соответствии с рисунком 8). Ротовой аппарат сходен по строению у всех Helopini. Отличия имеются лишь в строении вершинных зубцов мандибул, что связано с пищевым режимом у разных видов, например с преобладанием фитофагии (и даже редко детритофагии), которая более характерна для пустынных и степных видов.

Лабрум поперечный, присоединяется к нижней поверхности переднего края головы посредством соединительной мембраны, в вершинной части покрыт длинными торчащими волосками. Соединительная псевдоклипепально-лабральная мембрана

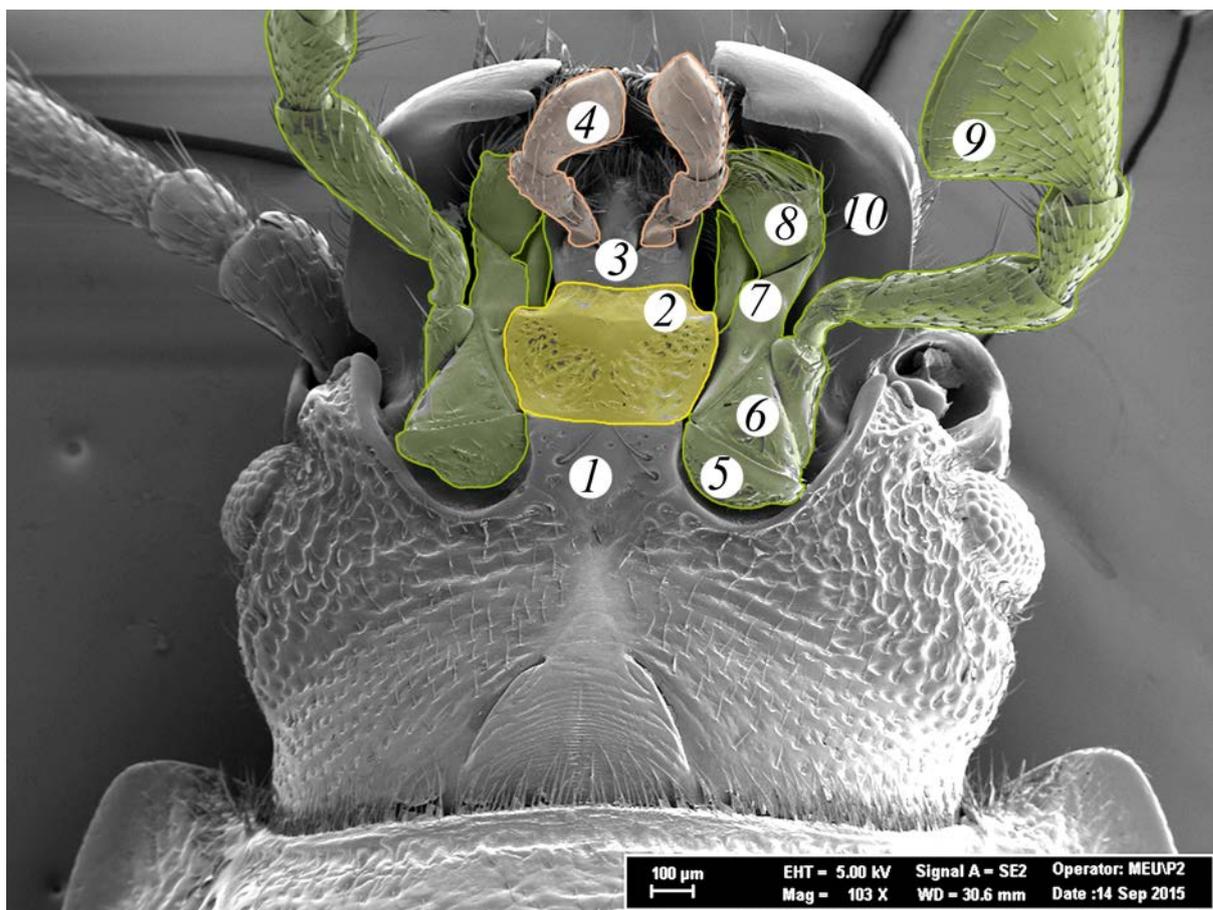


Рисунок 8 – Ротовой аппарат *Turkonalassus* sp.: 1 – субментум, 2 – ментум, 3 – прементум, 4 – лабиальные пальпомеры, 5 – кардо, 6 – стипес, 7 лация, 8 – галей, 9 – максиллярные пальпомеры, 10 – мандибулы.

выражена у всех палеарктических *Helopini*, за исключением *Socotrathanes*. У многих ксероморфных неарктических (*Xeromorphohelops*, *Coscinoptilix arizonensis*, *C. attenuatus*, *C. impolitus*, *C. perforatus*, *C. strigicollis*, *C. rugicollis*) и ряда неарктических и неотропических мезофильных лесных (*Coscinoptilix exculptus*) видов мембрана скрыта и прикрепляется к внутреннему переднему краю эпифаринкса. Механизм прикрепления соединительной наружной мембраны и наличие других наружных мембранозных поверхностей в ротовом аппарате играет большую роль в филогении чернотелок (Г.С. Медведев, 1959, 1960, 1977, Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010) на уровне триб и подсемейств. Г.С. Медведев (1959, 1960) подчеркивал архаичность строения ротового аппарата *Helopini* именно по наличию открытой эпикраниально-лабральной мембраны. Действительно, подавляющее большинство групп трибы имеет открытую мембрану. Скрытая наружная мембрана, прикрепляющаяся к внутренней поверхности передней части эпикраниума далеко от края у некоторых ксероморфных

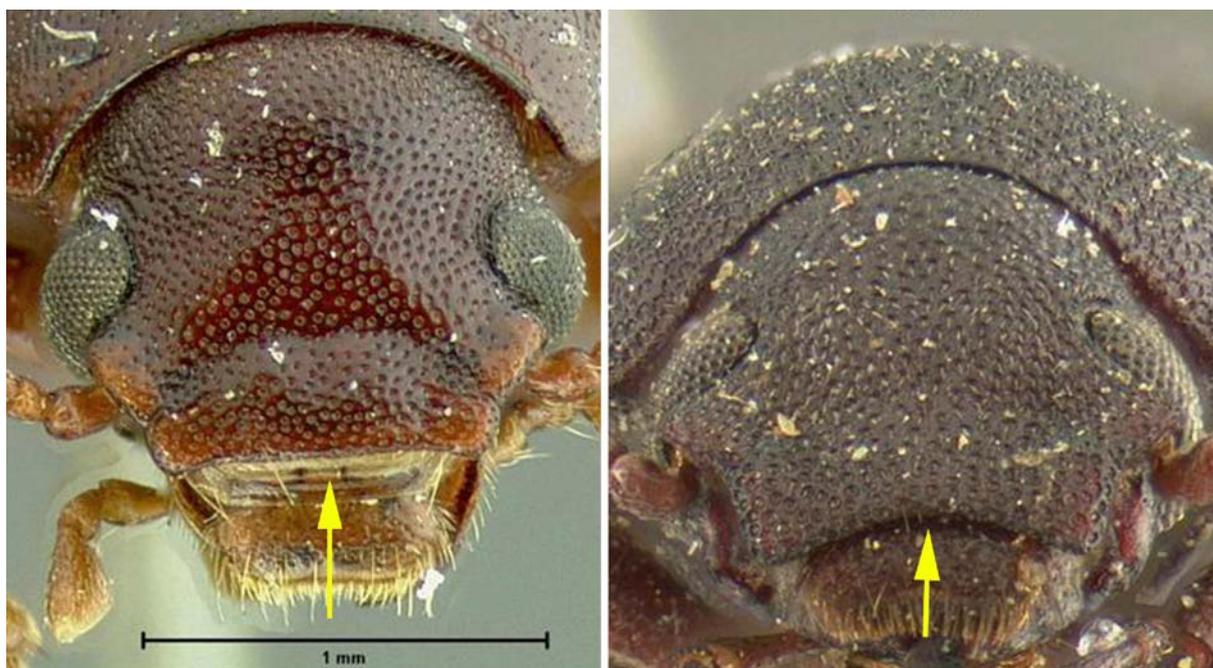


Рисунок 9 – «Клипео»-лабральная мембрана у Helopini. Слева – *Nalassus covexulus* (открытая мембрана), справа – *Coscinoptilix arizonensis* (скрытая мембрана) (фотографии с сайта «MCZ Type Database @ Harvard Entomology», <http://naskreck.oeb.harvard.edu/mcz/recordlist.php?skip=7650&-max=5>).

Helopini имеет, вероятно, вторичный характер (в соответствии с рисунком 9). Скрытая эпикраниально-лабральная мембрана у неарктических ксероморфных Helopini может иметь адаптивное значение, снижая конспирацию влаги, и встречается независимо в разных группах. Однако для палеарктических ксероморфных видов Helopini скрытая мембрана не характерна. Кроме того, смещение этой мембраны внутрь эпикраниума отмечено также у двух мезофильных лесных американских видов, что нельзя объяснить адаптацией к аридным условиям обитания, причем у одного вида, *Coscinoptilis laetus*, мембрана частично видна снаружи. Таким образом, этот признак должен с осторожностью использоваться в филогении.

Передний край головы несет очень густой ряд коротких щетинок, узко прерванный посередине. Скульптура лабрума точечная. Эпифаринкс (нижняя сторона лабрума) с двумя рядами коротких щетинок, направленных вершинами внутрь. Расположение щетинок довольно однообразное у всех групп Helopini, их количество сильно варьируется, неизменным у всех родов является наличие двух медиальных длинных щетинок. Передний край лабрума посередине с небольшой угловидной или плавной выемкой. Характерной особенностью у Helopini является наличие раздвоенной

в основании эпитормы в центре эпифаринкса, которой обладают также виды из подсемейства Diaperinae и многих тенебриоидных групп. Однако у диапероидных чернотелок эпиторма не раздвоенная, в то время как у Helopini и родственной Titaeni она образует вилочку в основании. Вооружение эпифаринкса у имаго очень изменчиво и используется в систематике трибы только при диагностике преимагинальных стадий.

Мандибулы трехгранные (в соответствии с рисунком 13). У них можно различить резцовый, верхний наружный и нижний наружные края. На вершине мандибулы образуют два зубца: вершинный и предвершинный. Резцовый край с небольшим зубцом посередине. Наружный край мандибул всегда вдавленный, с грубой удлиненной пунктировкой и длинными прилегающими, направленными вперед щетинками. На внутренней стороне мандибул в их основании хорошо развитый молярный выступ, или мола. Внутренняя поверхность обоих выступов несет многочисленные (большинство родов) или малочисленные и плохо заметные (*Helops*, *Pseudoprobaticus*, *Xanthohelops*) тонкие бороздки, которые образуют тонкую терку. Терка на молярных выступах характерна также для мицетофагов – представителей триб Diaperini (Г.С. Медведев, 1959), Snodalonini и многих Misolampini. Между молярным выступом и задним краем резцовой области расположена вырезка (диастема), занятая мембранозным образованием – простекой. В апикальной части простека у всех Helopini покрыта очень тонкими и короткими волосовидными выростами, которые имеют иное происхождение, чем настоящие волоски (Blackwelder, 1934). На нижней поверхности мандибулы выражена мышцелковая борозда, которая идет от мышцелка к резцовой области. На внутренней поверхности резцовой области в ее вершинной части нередко образуется такая же терка, как на молярных выступах. Строение мандибул у чернотелок тесно связано с пищевой специализацией. Подавляющее большинство Helopini питается лишайниками, поэтому имеет архаичное строение мандибул (Набоженко, 2007): удлиненная форма, тупые вершинные и резцовые зубцы, а также наличие тонких терок на молах и нередко на внутренней стороне резцовой области. Такие челюсти хорошо приспособлены для измельчения сравнительно мягких растительных остатков (Медведев, 1959) либо таллома лишайников. Строение мандибул однообразное (что связано с узкой пищевой специализацией почти у всех Helopini) и не используется в филогении трибы. Различия в строении мандибул у лихенофагов и немногочисленных фитофагов (в том числе и карпофагов) не выявлены. Незначительная трансформация

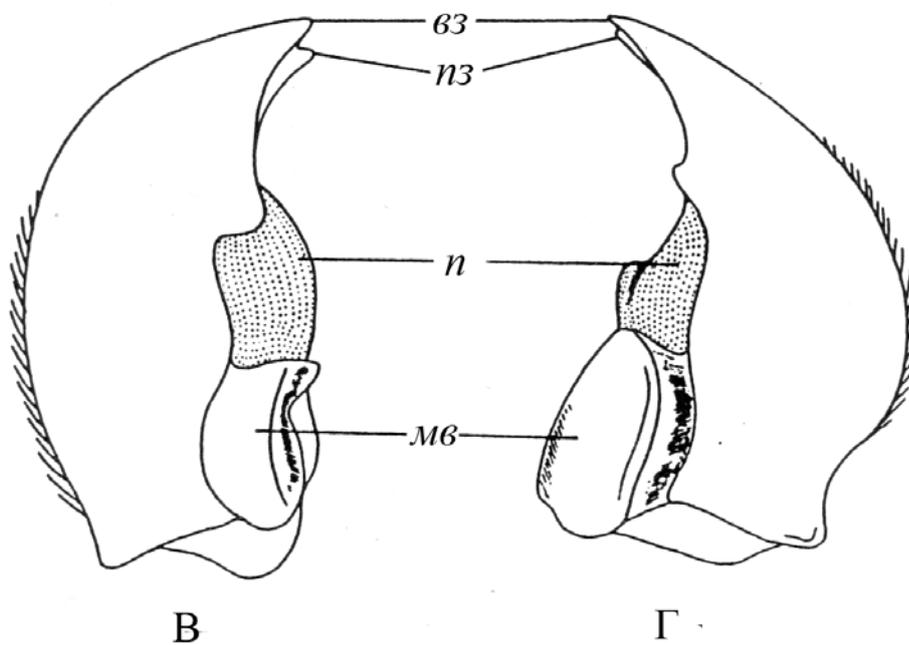
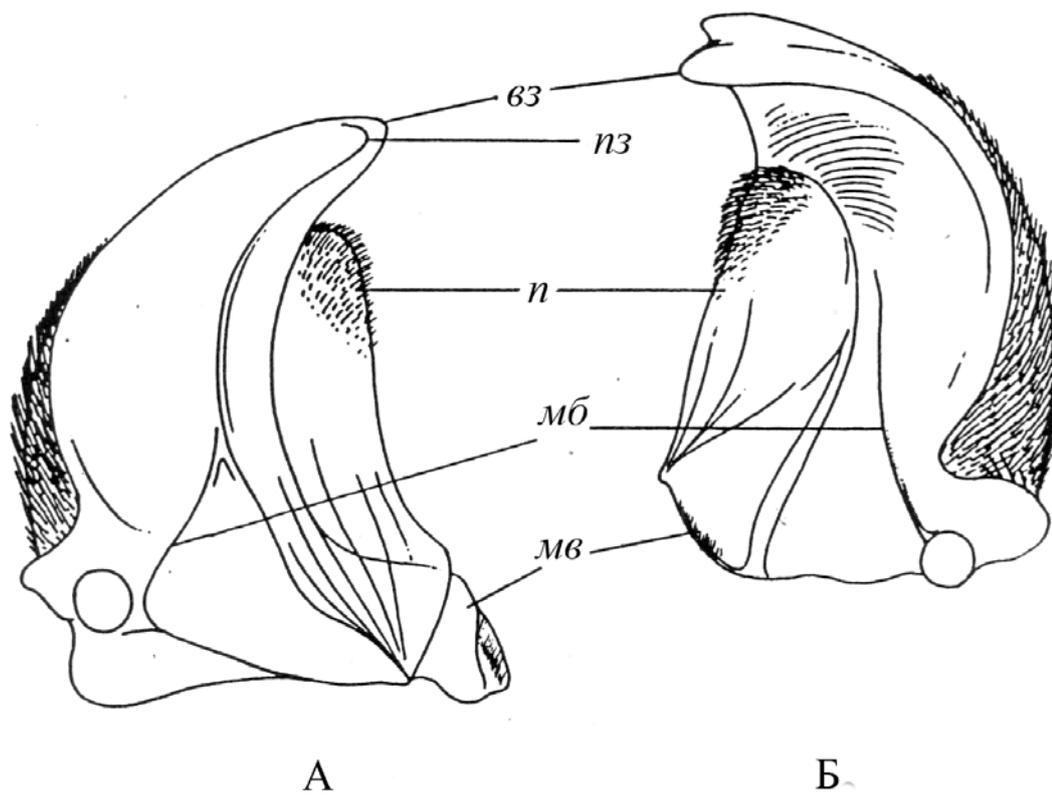


Рисунок 10 – Мандибулы: А, Б – *Euboeus (Pelorinus) subrugosus*; В, Г – *Odocnemis (Heloponotus) gracilis*. А – правая, снизу, Б – левая, вид снизу; В – левая, сверху, Г – правая сверху; в3 – вершинный зубец, пз – предвершинный зубец, п – простека, мб – мышелковая борозда, мв – молярный выступ (мола).

мандибул наблюдается у некоторых ксерофильных видов, но она носит адаптивный характер и связана с расширением пищевой специализации. У некоторых пустынных форм (например *Xanthohelops*) мандибулы длинные, сильно и резко изогнутые (почти под прямым углом); вершинная половина мандибул узкая, сильно удлинненная, при рассмотрении с боковой наружной стороны слегка сжата дорсовентрально в области изгиба. Вершинный зубец острый и узкий, предвершинный зубец также острый, но сильно сдвинут назад, в сторону основания. Форма вершинных и резцовых зубцов мандибул может изменяться в течение жизни имаго вследствие стирания. Такое строение возможно свидетельствует о смещении пищевой специализации в сторону детритофагии, что характерно для многих пустынных чернотелок (Г.С. Медведев, 1959).

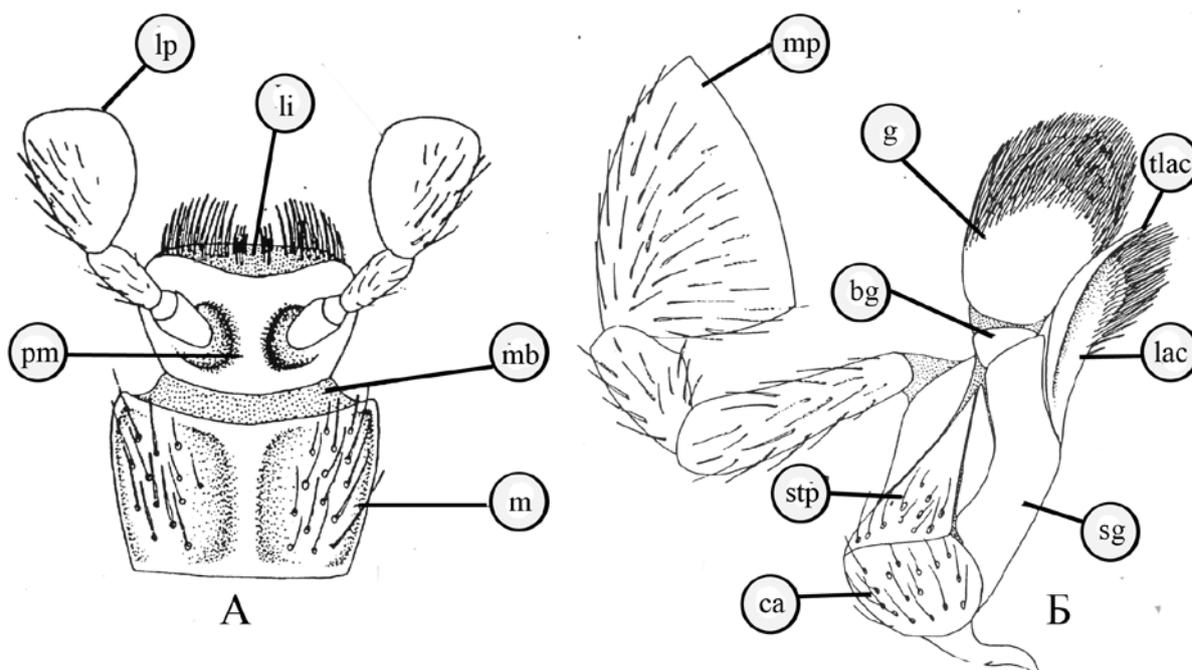


Рисунок 11 – А – лабиум (*Nalassus*); Б – максилла (*Euboeus*). *m* – ментум; *mb* – мембрана между ментумом и прементумом; *pm* – прементум; *li* – лигула; *lp* – лабиальные пальпомеры; *ca* – кардо; *stp* – стипес; *mp* – максиллярные пальпомеры; *sg* – субгалея; *bg* – базигелея; *g* – галея; *lac* – лациния; *tlac* – вершинный зубец лацинии.

Максиллы состоят из кардо с базальным отростком, стипеса, лацинии и галеи, пальпигера и 4-членикового щупика (в соответствии с рисунком 11Б). Стипес расчленен на базистипес и медиостипес. Лациния на вершине с двумя зубцами, один из которых (нижний) развит гораздо слабее. Галея расчленена на субгалею, базигалею и собственно

галею. Базигалея представляет собой мембранозное образование, к верхнему краю которого прикрепляется *musculus stipitogalealis* (Г.С. Медведев, 1959). За счет эластичности мембраны, расположенной в основании галеи, ее подвижность в вертикальной области увеличивается. Апикальные части галеи и лацинии несут на вершине густые волосяные щетки. Апикальный максиллярный пальпомер всегда топоровидный, а пальпомер 2 сильно удлинённый. Иногда у самцов апикальный максиллярный пальпомер более расширенный, чем у самок (Nabozhenko et al., 2016c; Leo, Liberto, 2016). У лихенофагов максиллярные апикальные пальпомеры поперечные или сильно поперечные (*Asialassus*, *Nalassus*, *Stygohelops*, *Odocnemis*, *Taurohelops*, *Armenohelops* и др.) (Nabozhenko, Ando, 2018). У фитофагов (*Ectromopsis*, *Gunarus*, *Sabularius*) они нередко продольные, почти цилиндрические в поперечном сечении. Кардо и стипес пунктированы и покрыты волосками, нижнечелюстной щупик опушен жесткими прилегающими волосками.

Лабиум. Состоит из ментума, прементума и лабиальных пальпомеров. В основании ментума расположен пятиугольный субментум, который полностью слит с головной капсулой, слегка выступая за ее передний край. К нему подвижно причленен ментум (в соответствии с рисунком 11А), образованный в результате слияния лабиальных пальпигеров (Г.С. Медведев, 1959). Субментальная мышца прементума (*musculus submentopraementalis*) имеет, как и большинство триб чернотелок, веерообразную форму (Г.С. Медведев, 1960). Ментум соединяется с помощью ментальной мембраны с прементумом. У ряда ксероморфных видов эта мембрана скрытая. Прементум несет также щупики и густо опушенную лигулу – полумембранозное образование, возникшее в результате слияния глоссов и параглоссов (Г.С. Медведев, 1959). Лабиальные пальпомеры 3-члениковые (в соответствии с рисунком 11А), опушены полуприлегающими щетинками, вершинный пальпомер слабо топоровидный, в поперечном сечении овальный. На ментуме у большинства видов развит продольный медиальный киль или возвышение, поверхность ментума по бокам от него вдавлена и опушена. У *Helops* продольный срединный киль преобразован в сильно выступающий вперед закругленный отросток. Ментум у фитофагов из родов *Euboeus* s. str., *Adelphinus* и *Nephodinus* без медиального возвышения, со слабо склеротизованной резко отделенной поверхностью в передней трети (Nabozhenko et al., 2017). Медиальное возвышение ментума выражено у большинства современных и

палеогеновых видов трибы, его редукцию у перечисленных фитофагов можно трактовать как синапоморфное состояние.

Наличие многочисленных мембранозных образований в ротовом аппарате свидетельствует о слабой морфологической специализации при адаптации к засушливому климату у большинства видов, за исключением *Socotraphanes*, *Xeromorphohelops* и ксероморфных американских *Coscinoptilix* со скрытой эпикранеолабральной мембраной.

3.1.3 Грудной отдел и придатки

Грудной отдел, традиционно имеющий большое значение в систематике чернотелок, в трибе Helopini использовался лишь ранними авторами в целях классификации. Его значение для системы трибы было преувеличено, и группы получались сборными. В первую очередь учитывалась относительная длина средне- и заднегруди, которая связана у Helopini с наличием или отсутствием крыльев и размещением в грудном отделе соответствующей мускулатуры. Антуан (Antoine, 1949) даже выделил трибу Nephodini для летающих родов *Adelphinus* и *Nephodinus* и нелетающего, но крылатого *Allardius*. Как показали дальнейшие исследования, развитость крыльев у Helopini независимо сильно варьируется в различных группах и может служить в ряде случаев лишь для видовой диагностики (Keskin et al., 2017b, Nabozhenko et al., 2017). Ф. Эспаньол (Español, 1956, p. 88, note) также отмечал, что признак длины метавентрита, коррелирующей с развитостью задних крыльев, должен использоваться с аккуратностью, так как сильно варьируется у даже близких видов группы *interstitialis* (подрод *Pelorinus* рода *Euboeus*). Многие близкие виды отличаются наличием или отсутствием крыльев, относительной длиной крыла и т.д. С другой стороны, общее строение грудного отдела (не соотношение длины и ширины) успешно используется для высшей классификации чернотелок и обсуждения положения Helopini в системе Tenebrionidae. Наибольшее внимание традиционно уделялось строению про- и мезококсальных впадин и окружающих их грудных склеритов, которое имело фундаментальное значение для понимания границ крупных естественных группировок тенебрионид, начиная с труда Ж. Лакордера (Lacordaire, 1859; LeConte, 1862; Horn, 1870 и др.). В последующих работах строение передне- и среднегруди также использовалось

для филогении чернотелок наряду с широким комплексом других признаков (Doyen, 1972; Watt, 1974; Г.С. Медведев, 1977; Doyen, Tschinkel, 1982; Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010).

3.1.3.1 Проторакс

Как и большинство чернотелок, Helopini имеют замкнутые отростками прогипомер и простернальным отростком снаружи прококсовые впадины (в соответствии с рисунком 12). Только представители двух подсемейств, Zolodiniinae (Matthews, Bouchard, 2008) из лагриоидной линии и Kuhitangiinae (Г.С. Медведев, 1962; Nabozhenko, Sadeghi, 2017) из пимелоидной линии, имеют открытые прококсовые впадины, что считается наиболее архаичным плезиоморфным признаком (Matthews et al., 2010), однако не подтверждается палеонтологическими данными. Кроме того, сильно специализированный пустынный род *Petra* из подсемейства Alleculinae тоже имеет открытые сзади прококсовые впадины, что, однако, может быть последующей редукцией в процессе специализации (Lawrence, 1971). В отношении новозеландско-тасманийского подсемейства Zolodiniinae открытые снаружи и внутри прококсовые впадины трактуются как синплезиоморфия с тенебриоидными семействами Pythidae и Boridae (Matthews, Bouchard, 2008). Прококсовые впадины замкнуты изнутри поперечной дуговидной перегородкой, характерной для тенебриоидной и пимелоидной ветвей чернотелок (в соответствии с рисунком 12, 4).

Проторакс цилиндрический (*Hedyphanes*, *Catomus*), овальный или круглый в поперечном сечении, дорсальная часть переднегруди у большинства групп слабо выпуклая.

Пронотум поперечный, реже его длина равна ширине, обычно сильнее сужен впереди, чем в основании. Форма пронотума бывает трапециевидной, почти прямоугольной, овальной или сердцевидной. Наибольшая ширина может быть впереди середины (многие виды родов *Gunarus* (*Stenohelops*), *Asialassus*, *Odocnemis*, *Armenohelops*, *Stenomax*, *Entomogonus*, ряд средиземноморских видов рода *Euboeus* (*Pelorinus*)), посередине (большинство видов трибы) или ближе к основанию (ряд *Nalassus*, *Cylindrinotus*, *Eubeus*). Наружные края пронотума от почти прямых (*Cylindrinotus acutangulus*, *Odocnemis recticollis* и др.) до сильно закругленных

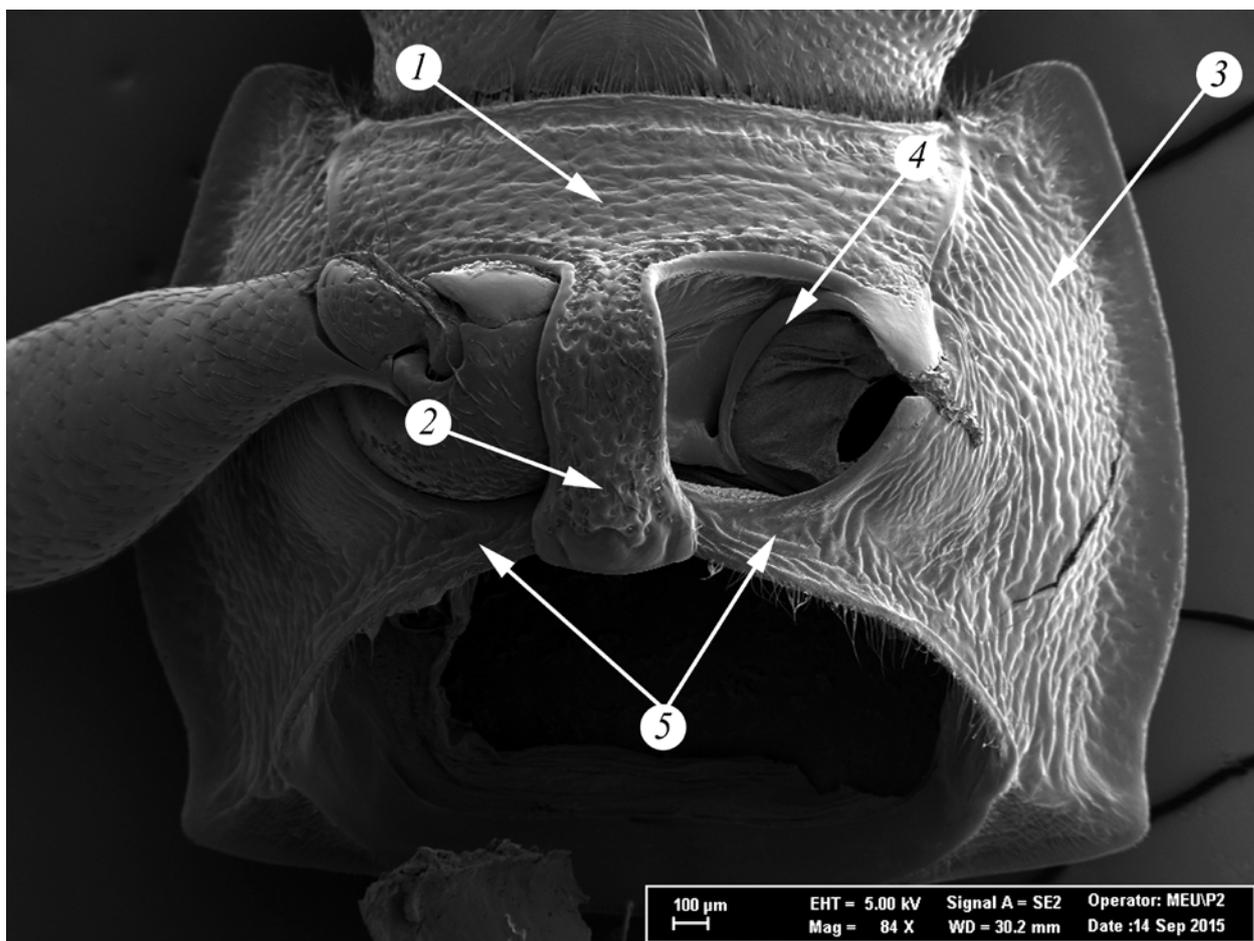


Рисунок 12 – Проторакс *Helorini* (*Turkonalassus*): 1 – простернум, 2 – простернальный отросток, 3 – прогипомера, 4 – внутренняя перегородка прококссы (замкнутые изнутри впадины), 5 – прококссы.

(*Pseudoprobaticus*, *Euboeus* (*Pelorinus*), *Gunarus*, отдельные виды *Nalassus*, ряд *Catomus*), перед задними углами могут быть узко или широко выемчатые или вовсе не выемчатые. Многие виды эндемичного для Сокотры рода *Deretus* и американские *Tarpela* имеют крупно зазубренные боковые стороны пронотума. Диск пронотума выпуклый, у некоторых видов сильно выпуклый. Для многих видов *Nalassus*, *Euboeus* (*Pelorinus*) характерно уплощение боковых сторон диска пронотума. Окаймление почти всегда выражено по бокам и у основания (за исключением некоторых видов *Hedyphanes* и *Catomus*); кант переднего края часто бывает прерванным посередине (*Nalassus*) или цельным (*Odocnemis*, *Euboeus* (*Pelorinus*), многие другие роды); передний и наружные края, как правило, окаймлены тоньше, чем основание. Передний край прямой, широко выемчатый или слабо двухвыемчатый; основание часто двухвыемчатое (большинство видов *Nalassus* и *Cylindrinotus*), реже прямое или слабо дуговидное. Передние углы тупые, широко закругленные или четко намеченные; у видов подродов *Caucasonotus* и

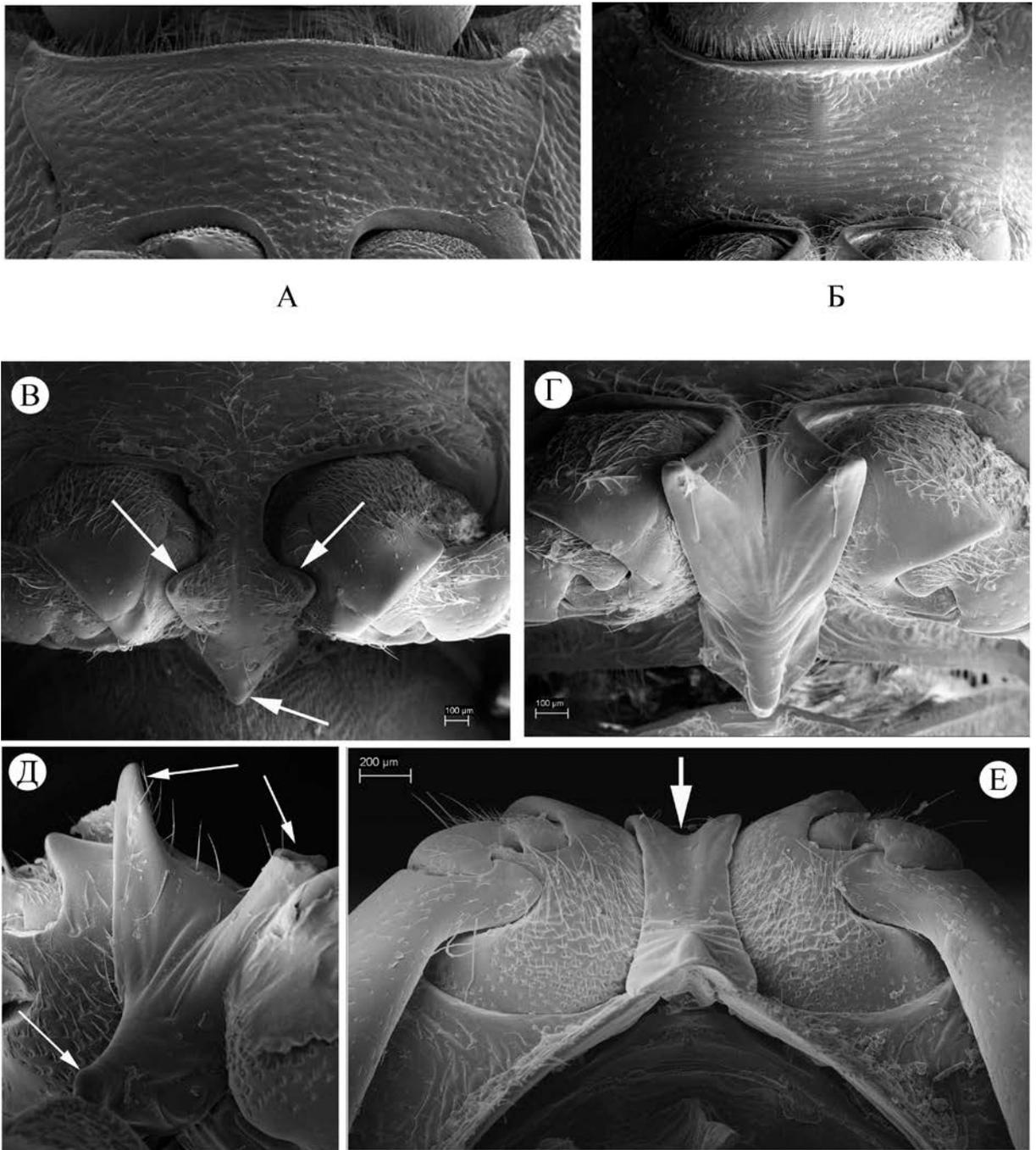


Рисунок 13 – Строение и трансформация проторакса в налассоидной ветви Helopini: А – простернум *Nalassus* (пунктированный, выпуклый); Б – простернум *Asialassus* (морщинистый, вдавленный); В, Г, Д – простернальный отросток самцов *Asialassus* (стрелки – зубцы), Е – то же, самка, вид сзади.

некоторых *Helopondrus* рода *Nalassus* передние углы сильно выступают вперед. У видов *Cylindrinotus* передние углы пронотума загнуты вниз. Многие *Deretus* и *Tarpela* имеют сильно выдающиеся вперед углы. Задние углы обычно четко намеченные, редко закругленные на вершине, прямые или тупые, очень редко острые. У родов *Hedyphanes*

и *Catomus* с неразвитыми гумеральными углами надкрылий, углы пронотума также не выражены или слабо заметные.

Основание пронотума обычно уже основания надкрылий, у некоторых видов *Hedyphanes* и *Catomus* такой же ширины, как основание надкрылий. Сочленение проторакса с мезотораксом более подвижное во всех направлениях у *Hedyphanes*, *Catomus*, *Xeromorphohelops*, *Socotrphanes* и подвижное преимущественно в дорсовентральном направлении у остальных Helopini. Пунктировка достаточно разнообразна и варьируется от густой и грубой (наиболее грубая у *Euboeus*, *Helops*, *Tarpela*, некоторых *Entomogonus*, *Sinocatomus*) до редкой и тонкой (*Zophohelops*, *Ectromopsis*, *Xanthomus*, некоторые *Catomus*). В большинстве случаев точки округлые; у видов *Helopondrus* рода *Nalassus*, некоторых *Odocnemis*, многих *Catomus* и *Gunarus*, *Stenotrichus* точки по бокам диска вытянутые, овальные или веретеновидные; некоторые *Pelorinus* рода *Euboeus* и *Coscinoptilix* имеют очень густую пунктировку, точки сливаются в длинные продольные морщины.

Прогипомеры проторакса отделены от его стернита терго-стернальными швами, их края часто бывают уплощены (*Nalassus*, *Cylindrinotus*, многие *Euboeus*). Скульптура прогипомер очень разнообразна и часто служит хорошим диагностическим признаком при определении видов и групп видов. В подтрибе *Cylindrinotina* прогипомеры почти всегда морщинистые, причем морщинистость бывает продольной или спутанной, за исключением рода *Pseudoprobaticus*, у которого прогипомеры покрыты густой мелкой зернистостью; *Eustenomacidius* имеют смешанную скульптуру прогипомер – тонкие продольные морщинки и редкая пунктировка. В подтрибе *Helopina* морщинистую скульптуру прогипомер имеют многие виды родов *Euboeus* (*Pelorinus*), *Helops*, *Coscinoptilix*, *Deretus*, *Tarpela*, *Raiboscelis*, *Apterotarpela*, подроды *Stenomaleis* и эоценовый *Stenolassus* (обладающий комбинированной морщинисто-пунктированной поверхностью прогипомер) рода *Stenohelops*. Для *Hedyphanes*, *Catomus*, *Entomogonus*, большинства *Coscinoptilix*, *Xeromorphohelops*, *Doyenellus*, *Socotrphanes*, *Physohelops* характерна точечная или точечно-рашпилевидная скульптура прогипомер; у некоторых видов *Hedyphanes* и *Entomogonus* рашпилевидная структура прогипомер преобразована в зернистость (*Hedyphanes coerulescens*, подрод *Granulophanes*, *Entomogonus saphyrinus*). Прогипомеры часто покрыты щетинками или волосками, расположенными в точках либо на месте точек, что свидетельствует о производности морщинистых прогипомер

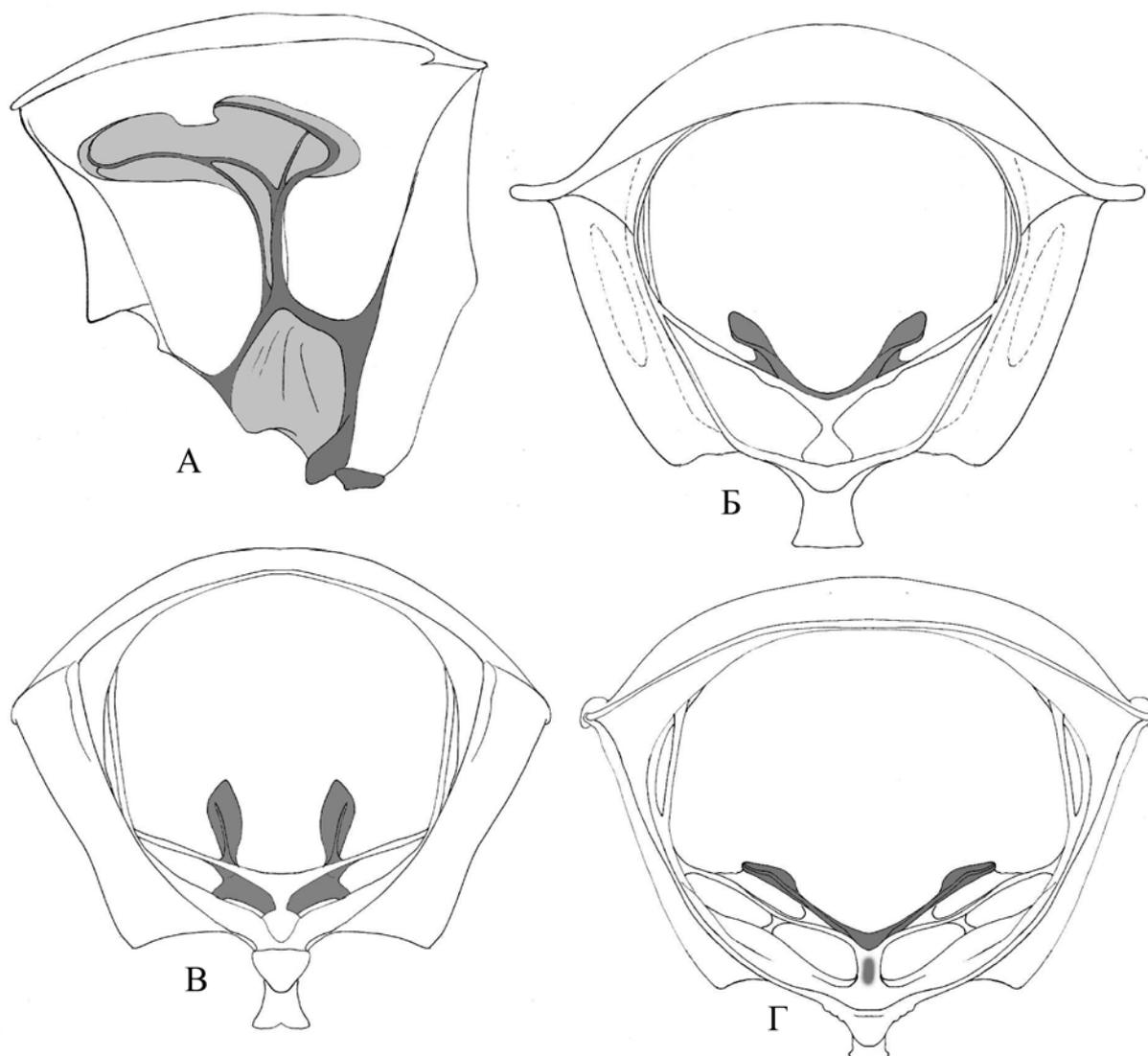


Рисунок 14 – Внутренний скелет проторакса: А – *Euboeus (Pelorinus)* (продольный разрез, проплебра); Б – *Euboeus* (поперечно); В – *Hedyphanes*; Г – *Helops*. Серый (Б–Г) – профурка.

(апоморфии). Древнейший ископаемый представитель Helopini *Cryptohelops menaticus* имеет грубо пунктированные прогипомеры. Следует отметить, что скульптура прогипомер не имеет большой филогенетической ценности, так как весь ее спектр можно встретить у близких видов одного рода (например *Pelorinus* рода *Euboeus*, *Coscinoptilix*).

Простернум обычно слабо выпуклый, грубо или умеренно грубо пунктирован и покрыт тонкими прилегающими волосками. Наибольшие морфологические преобразования стернит претерпел у самцов рода *Asialassus*: в передней части широко вдавленный, покрыт поперечными морщинками (в соответствии с рисунком 13Б).

Простернальный отросток независимо от способности к полету слабо выпуклый у большинства видов, без выступающих частей или с тупым зубцом на скате или с

маленьким зубчиком в основании. Такое строение отростка характерно и для палеогеновых *Helopini* и считается плезиоморфным. У летающих видов родов *Tarpela* и *Nautes* простернальный отросток сильно выступающий, полностью входит в глубокое V-образное вдавление мезовентрита при соединении про- и мезоторакса, что увеличивает компактность тела при полете. Подобная структура, характерная для *Vuprestidae*, характерна также для чернотелок из подсемейства *Stenochiinae*.

Сильная трансформация простернального отростка наблюдается в роде *Asialassus* (в соответствии с рисунком 12А–Д): у самцов между прококсами он преобразован в сильные зубцы в виде вилочки, а его вершина сильно выступающая назад, острая, уплощенная с боков. Такое строение проторакса связано с формой передних голеней самца, которые у *Asialassus* сильно расширены на вершине и образуют различные сложные конструкции в виде ковша, а бедра сильно утолщенные. Для поддержания функции движения таких «утяжеленных» передних ног развилась дополнительная мускулатура, прикрепляющаяся изнутри к трансформированному простернальному отростку. У самок *Asialassus* простернальный отросток сильно желобовидно вдавлен посередине (в соответствии с рисунком 12Е).

Таким образом, преобразование простернального отростка в трибе *Helopini* наблюдается только у отдельных групп и связано с разными причинами:

1. Трансформация простернального отростка в трехрогий вырост в связи с модификацией ног.

2. Увеличение и выдвигание назад простернального отростка, связанные с усилением компактности тела при полете (*Tarpela*).

Внутренний скелет проторакса (в соответствии с рисунком 14) довольно однообразный у всех *Helopini*. В основании базальной половины расположена профурка с двумя длинными нижними выростами, соединяющимися с внутренними стенками проторакса, и двумя короткими верхними выростами с пластинчатой ламиной на вершинах. Верхние выросты профурки могут быть расположены параллельно или сильно разведены вершинами в стороны. Каких-либо трансформационных рядов между родами в этой структуре не наблюдается, различное положение верхних профурок может встречаться в одном и том же роде. Кроме того, с внутренней стороны базального края прогипомер расположены вертикальные перегородки, выполняющие арматурную функцию. Проплевры (крипостернит) состоят из верхней и нижней мембранозных

частей, соединенных мощным столбовидным вертикальным апофизом. Верхняя мембранозная часть прикрепляется к внутренней передней стороне пронотума с каждого края, нижняя – в области простерального отростка и стернита проторакса изнутри. Между апофизом и внутренней стенкой гипомер существует зазор. К профурке прикрепляется мускулатура, контролирующая движение проторакса (*musculus dorsoventralis quintus*), головы (депрессоры *m. prosterni primus*, *m. prosterni secundus*, *m. furco-cervicalis*, *m. dorso-ventralis primus*) и мощная мускулатура для дорсовентрального движения проторакса относительно мезоторакса (*m. mesosterni primus*) (Li et al., 2015). Профурка имеет единообразное строение в трибе Helopini.

3.1.3.2 Птероторакс

Мезоторакс. Мезонотум поперечный, с широко выемчатым передним краем, с густой зернистой пунктировкой или зернышками, с перегибом в основании скутеллюма (хелопиоидный паттерн, большинство видов) (в соответствии с рисунком 15А, Б, Г, Ж).

У ксероморфных родов *Hedyphanes*, *Catomus*, *Socotrphanes*, *Physohelops* и *Xeromorphohelops* отсутствует отвесная закраинка базального края надкрылий, поэтому вершинный край мезонотума не прикрывается задним краем пронотума, а сам мезонотум не имеет поперечного перегиба после скутеллюма, в который должен упираться пронотум (хедифаноидный паттерн), но выражено глубокое поперечное желобовидное вдавление между скутеллюмом и задним краем мезонотума (в соответствии с рисунком 15В). Следует отметить, что хедифаноидный паттерн в строении мезонотума характерен для неродственных групп Helopini и имеет адаптивный характер, связанный с подвижностью грудных сегментов, и с осторожностью должен использоваться в филогенетических моделях. Скутеллюм всегда хорошо заметен, редко пунктирован, его края закругленные или прямые.

Мезовентрит с глубоким в той или иной степени V-образным пологим или вертикальным вдавлением на стерните, служащим для упора отростка переднегруди. У бескрылых видов из ксероморфных родов *Hedyphanes*, *Catomus*, *Socotrphanes* это вдавление слабое, а у видов с гунароидной формой тела мезовентрит часто без вдавлений. У некоторых переднеазиатских *Catomus* (например *C. seidlitzi*) среднегрудь вовсе бывает выпуклой.

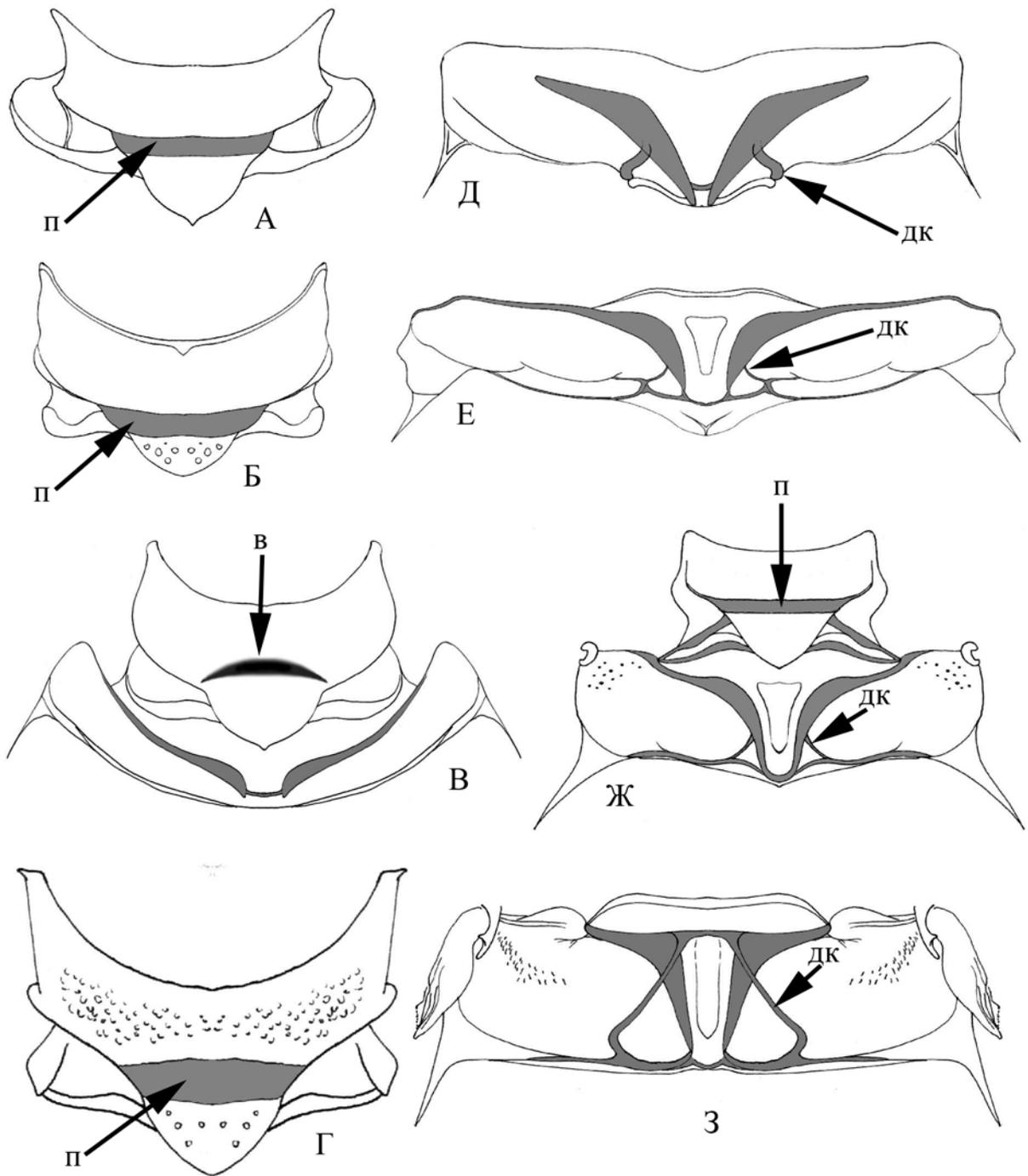


Рисунок 15 – Мезо- и метанотум Helopini. А, Д – *Euboeus (Pelorinus) obesus*; Б, Е – *Helops cyanipes*; В – *Hedyphanes laticollis*; Г, З – *Odocnemis dasyра*; Ж – *Pseudoprobaticus granipennis*. А, Б, Г – мезонотум; Д, Е, З – метанотум; В, Ж – мезо- и метанотум. Стрелка на мезонотуме – перегиб между скутумом и скутеллюмом, стрелка на метанотуме – диагональные арматурные комиссуры (редукция у *Hedyphanes*). П – перегиб между скутумом и скутеллюмом; в – вдавление между скутумом и скутеллюмом; дк – диагональная комиссура.

Степень развитости V-образного вдавления мезовентрита пропорциональна степени редукции крыльев и способности к полету. У большинства видов Helopini

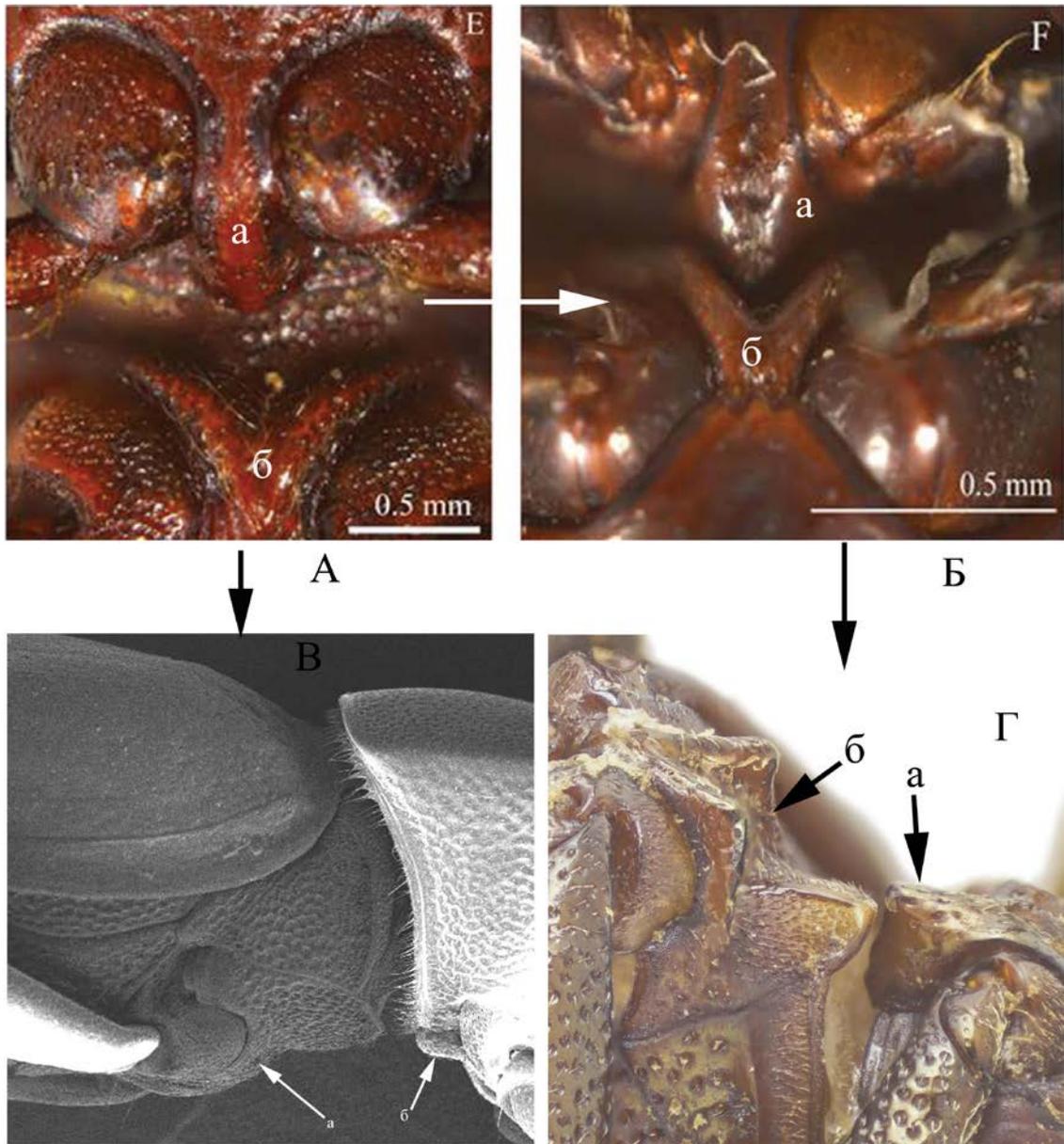


Рисунок 16 – Соединение про- и мезоторакса у Helopini. А – налассоидный паттерн (*Doyenellus cisteloides*); Б – бупрестоидный паттерн, *Nautes fervidus* (Г – вариант бупрестоидного паттерна, *Tarpela costata*); В – *Hedyphanes bodemeyeri*. Рисунки А и Б по Cifuentes Ruis et al. (2014) с изменениями. а – простернальный отросток, б – V-образное вдавление мезовентрита.

сохранились задние крылья, хотя бы рудиментарные. Преобразования в птеротораксе в той или иной мере сопряжены с редукцией задних крыльев, но V-образное вдавление, связанное с такой редукцией, выражено в большинстве родов. Можно выделить три направления трансформации торакального соединения у Helopini (в соответствии с рисунком 16):

1. Налассоидный паттерн (в соответствии с рисунком 16А), характерен для большинства групп трибы (синплезиоморфия): простернальный отросток выпуклый,

слабо выступающий, иногда с конусовидным бугорком на вершине; V-образное вдавление умеренно глубокое, при рассмотрении сбоку мезовентрит в области мезококсов пологий. Проторакс ограниченно подвижный в дорсовентральном направлении.

2. Нефодиоидный паттерн (роды *Nephodinus*, *Adelphinus*, *Hedyphanes*) (в соответствии с рисунком 16В): простернальный отросток не выпуклый; V-образное вдавление очень слабое, мезовентрит сильно удлинённый, а впереди от тазиков сильно пологий при рассмотрении сбоку. Проторакс подвижный в дорсовентральном и латеральном направлениях.

3. Бупрестоидный паттерн (роды *Tarpela*, *Nautes*) (в соответствии с рисунком 16Б): простернальный отросток сильно выступающий, крупный; V-образное вдавление очень глубокое, мезовентрит отвесный при рассмотрении сбоку. Простернальный отросток плотно смыкается с вдавлением мезовентрита (или с V-образным ложем из гребневидных треугольных выростов мезовентрита, как у *Tarpela catenulata*), поэтому проторакс неподвижный, что обеспечивает компактность тела при полете.

В случае бупрестоидного паттерна существует два направления преобразования мезовентрита:

1. Выросты мезовентрита между прококсами без увеличения отвесности для фиксации простернального отростка (некоторые виды *Tarpela*) (в соответствии с рисунком 16Г).

2. Укорачивание мезовентрита, углубление и сужение вдавления мезовентрита и его отвесности для смыкания с простернальным отростком (*Nautes*). (в соответствии с рисунком 16Б).

Плезиоморфным состоянием можно считать налассоидный паттерн, выраженный у большинства рецентных (в том числе и архаичных) таксонов, а также у известных ископаемых *Helopini*.

Скульптура мезовентрита всегда очень грубая, точечная (иногда до зернистости) или морщинистая; поверхность покрыта тонкими и короткими прилегающими волосками. Отросток мезовентрита между мезококсами узкий, на вершине закруглённый.

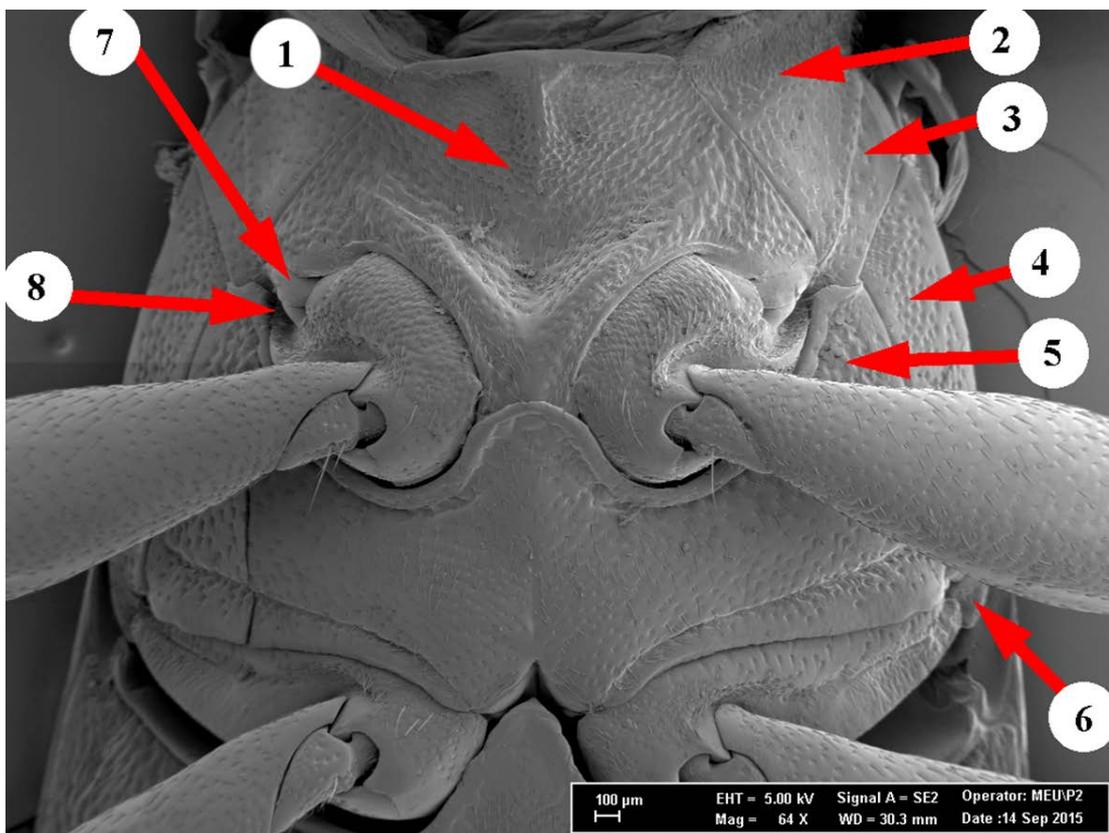


Рисунок 17 – Строение птероторакса, вид снизу: 1 – мезовентрит, 2 – мезэпистерны, 3 – мезэпимеры, 4 – метэпистерны, 5 – метавентрит, 6 – метэпимера, 7 – трохантин, 8 – щель между трохантинном и метавентритом.

Мезококсовые впадины (в соответствии с рисунком 17). Характер замкнутости мезококсовых впадин имеет большое значение в филогении чернотелок (Doyen, 1974; Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010 и др.). Наиболее примитивными считаются частично замкнутые (с щелью между мезо- и метавентритом снаружи от каждой впадины) мезэпимероном и мезотрохантинном (склерит плеврального происхождения) мезококсовые впадины. Именно таким типом впадин характеризуются древнейшие чернотелки тенебриоидной линии из подсемейства Alleculinae (Nabozhenko et al., 2015; Chang et al., 2016). Дальнейшие преобразования связаны со срастанием щели между впадинами и редукцией мезотрохантина вплоть до пимелоидного строения птероторакса, когда мезококсовые впадины снаружи замкнуты мезо- и метавентритом (большинство чернотелок пимелоидной и лагриоидной линий). Helopini обладают наиболее примитивным строением птероторакса, описанным выше.

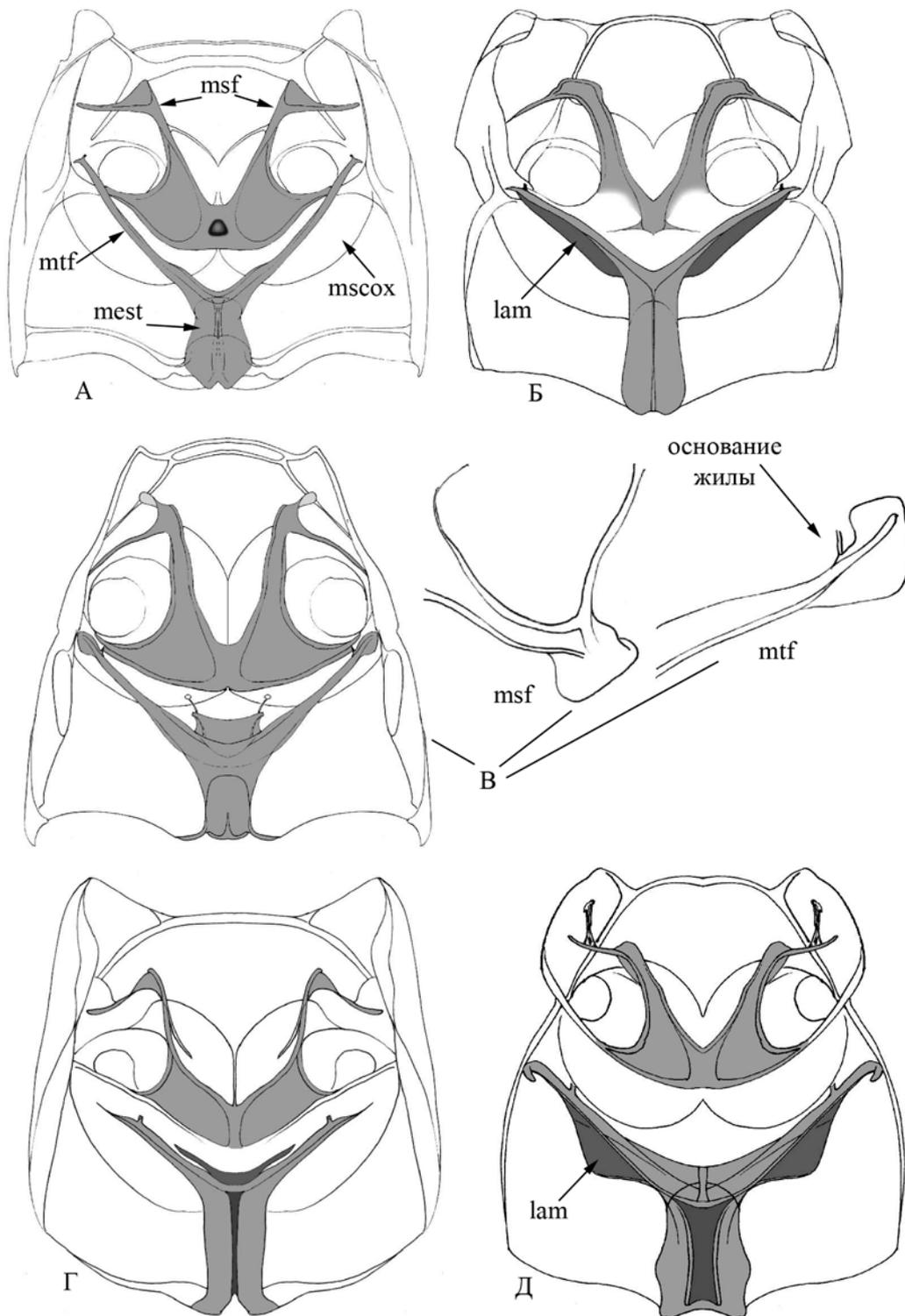


Рисунок 18 – Внутренний скелет птероторакса: msf – мезофурка, mtf – метафурка, mscox – мезококсы, mest – метэндостернит, lam – ламина метэндостернита. А – *Helops caerules*, Б – *Euboeus (Pelorinus) obesus*, В – *Hedyphanes laticollis*, Г – *Pseudoprobaticus granipennis*, Д – *Odocnemis dasypa*.

Мезэпистерны широкие, снаружи прилегают к эпиплеврам. Мезэпимеры узкие, внутренняя часть замыкает мезокосальные впадины и прилегает к мезотрохантину, снаружи прилегают к эпиплеврам.

Метаторакс. Метавентрит слабо продольный или поперечный. Корреляция между наличием/отсутствием крыльев и длиной метавентрита у Helopini не выявлена. У бескрылых геобионтных Helopini метавентрит от слабо (*Hedyphanes*, *Catomus*) до сильно (*Xeromorphohelops*, *Socotrphanes*) поперечного. В родах *Nalassus* и *Asialassus*, где представлены как летающие, так и бескрылые формы, метавентрит слабо поперечный у всех видов. Наиболее длинным метавентритом (примерно с равной длиной и шириной) обладают летающие виды *Italohelops*, *Allardius*, *Nipponohelops*, неарктические *Tarpela*. Относительной длине метавентрита придавалось большое значение в филогении и классификации трибы (Baudi di Selve, 1876, 1877; Allard, 1876, 1877; Seidlitz, 1896; Reitter, 1922a, b), однако позже было показано невысокий таксономический вес этого признака в надвидовой систематике трибы (Español, 1956; Nabozhenko et al., 2017). Метавентрит в базальной части всегда с медиальной бороздой или вдавлением. У ряда видов развивается дополнительная скульптура в виде центрального бугорка или конуса (*Odocnemis*, *Nalassus olgae*). Некоторые надвидовые таксоны имеют очень густо опушенный посередине метавентрит (не путать с густым опушением всего вентрума): подрод *Nipponalassus* (род *Nalassus*), род *Doyenellus*, некоторые *Deretus*. Пунктировка метавентрита от редкой до умеренно грубой, однако всегда реже и тоньше, чем на других склеритах птероторакса.

Метэпистерны удлинённые, узкие, у большинства видов густо и грубо пунктированные. Метэпимерон сильно редуцированный, представлен в виде небольшого, наполовину сросшегося с метэпистерной склерита, замыкающего метакоксовые впадины снаружи. Интеркоксальный (передний) отросток метавентрита смыкается с интеркоксальным отростком мезовентрита примерно на уровне середины продольной длины мезококса, почти всегда окаймлённый.

Внутренний скелет птероторакса (в соответствии с рисунком 18). Мезофурка состоит из двух тонких ветвей (мезапофизов), слитых в базальной части с мезококсами и отходящих от их основания. Мезапофизы в передней половине свободные, резко изгибаются и прикрепляются к боковой части мезоторакса изнутри, а в области перегиба соединены склеротизованной широкой перепонкой, к которой прикрепляется *m. metasterni primus*, стабилизирующая мета- и мезофурку между собой. Форма мезапофизальных перепонки может существенно различаться у разных групп Helopini.

У большинства видов она треугольная, по форме перегиба, а у *Euboeus (Pelorinus)* изогнутая, широко прямоугольная.

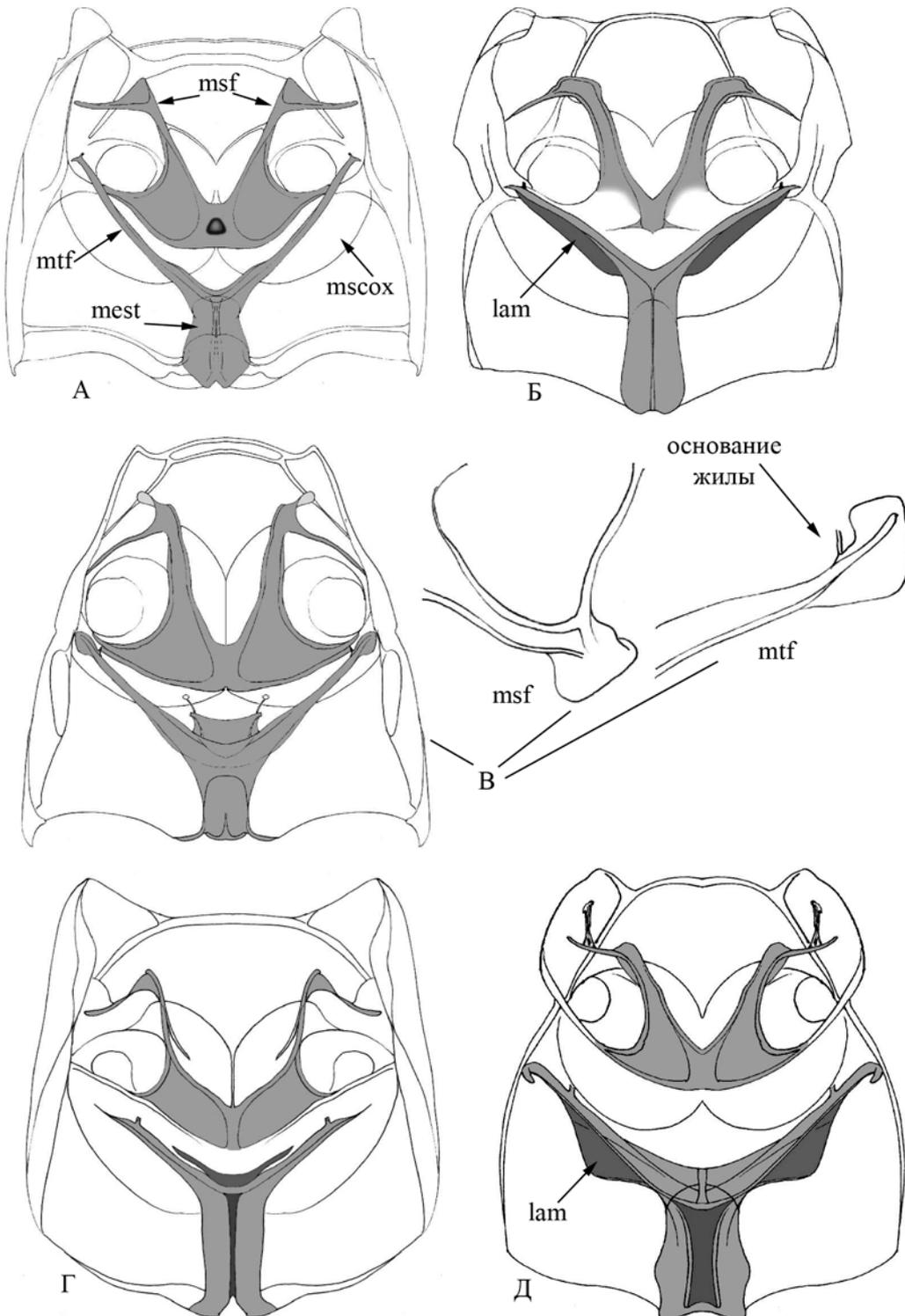


Рисунок 18 – Внутренний скелет птероторакса: msf – мезофурка, mtf – метафурка, mscox – мезококсы, mest – метэндостернит, lam – ламина метэндостернита. А – *Helops caerules*, Б – *Euboeus (Pelorinus) obesus*, В – *Hedyphanes laticollis*, Г – *Pseudoprobaticus granipennis*, Д – *Odocnemis dasypa*.

Метэндостернит. Строение метэндостернита играет большую роль в высшей классификации Tenebrionidae (Matthews et al., 2010). На уровне триб придается значение наличию или отсутствию ламины – пластинке на ветвях метэндостернита для расширения площади прикрепления мускулатуры (Matthews, Bouchard, 2008). Типичный метэндостернит тенебриоидного типа без ламины или со слабо выраженной ламиной, кроме Triboliini, у которых очень крупная треугольная ламина (Crowson, 1938; Matthes, Bouchard, 2008). Почти у всех изученных ранее групп тендоны отходят от вершин метапофизов, однако *Amarygmus* (Stenochiinae) имеет нетипичный для тенебрионид метэндостернит, у которого основания тендонов сближены и отходят от передней выступающей пластинки (Crowson, 1938). У Helopini эта структура очень разнообразна, что снижает ее ценность для высшей филогении.

Метэндостернит у Helopini состоит из углообразно вдавленной посередине основной части (ствола), которая прикрепляется к заднему краю метоторакса, и боковых апофизов, направленных в стороны и немного вверх (в соответствии с рисунком 18). Тендоны прикрепляются возле вершин метапофизов. Медиальная доля метэндостернита, расположенная между метапофизами, слита с ними и основанием, однако у *Pseudoprobaticus* эта доля выглядит, как отдельный «склерит» с собственными апофизами (в соответствии с рисунком 18Г). Наиболее необычное строение метэндостернита имеют виды рода *Hedyphanes*, сходное с таковым у Amarygmini: впереди метэндостернита выражена трапециевидная пластинка, от которой отходят тендоны, прикрепляющиеся к мезококкальным впадинам изнутри (в соответствии с рисунком 18В). В отличие от *Amarygmus* у *Hedyphanes* тендоны отходят также и от вершинных частей метапофизов. Метапофизы длинные, заходят на мезококкальные впадины. Основание метэндостернита у большинства родов длинное и прямое, у *Helops* и близких родов (*Hedyphanes*, *Entomogonus*) оно короткое и с перетяжкой посередине.

Ламина у изученных нами *Helops* s. str., *Hedyphanes*, *Pseudoprobaticus*, *Socotrphanes* отсутствует либо очень узкая (в соответствии с рисунком 18А, В, Г), тогда как у видов подрода *Euboeus* (*Pelorinus*) ламина вдоль заднего края метапофизов хорошо заметна. В подтрибе *Cylindrinotina* ламина в той или иной степени выражена в большинстве родов, однако наиболее широкая и угловидная (напоминающая таковую у Triboliini) у видов рода *Odocnemis* (в соответствии с рисунком 18Д). Плезиоморфным состоянием является отсутствие ламины.

Надкрылья удлинённые, от уплощённых (*Nalassus genei*, *N. planipennis*, *Italohelops*) до сильно выпуклых (*Zophohelops*, *Ectromopsis*, *Gunarus* s. str., *Xanthomus*, некоторые *Catomus*), иногда почти шарообразных (ближневосточная группа видов *Catomus*, *Sabularius*, *Physohelops*) или цилиндрических (многие *Catomus*, *Hedyphanes*, *Socotrphanes*, *Coscinoptilix*). У бескрылых форм (*Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Xeromorphohelops*, *Socotrphanes*, *Cylindrinotus*, *Reitterohelops*) плотно соединены по шву. У многих крылатых (даже с редуцированными крыльями) представителей подтрибы *Cylindrinotina* (*Nalassus*, *Odocnemis*, *Armenohelops*, *Asialassus*) сочленение надкрылий часто неплотное, и на вершине они нередко расходятся по шву.

У летающих видов замковый механизм слабо развит. У бескрылых форм с плотно сомкнутыми надкрыльями левое надкрылье в области шва образует паз, с которым смыкается выступающая шовная часть правого надкрылья. При этом шовный край левого надкрылья с внутренней стороны образует валик. Такая структура необходима для предотвращения транспирации влаги из организма.

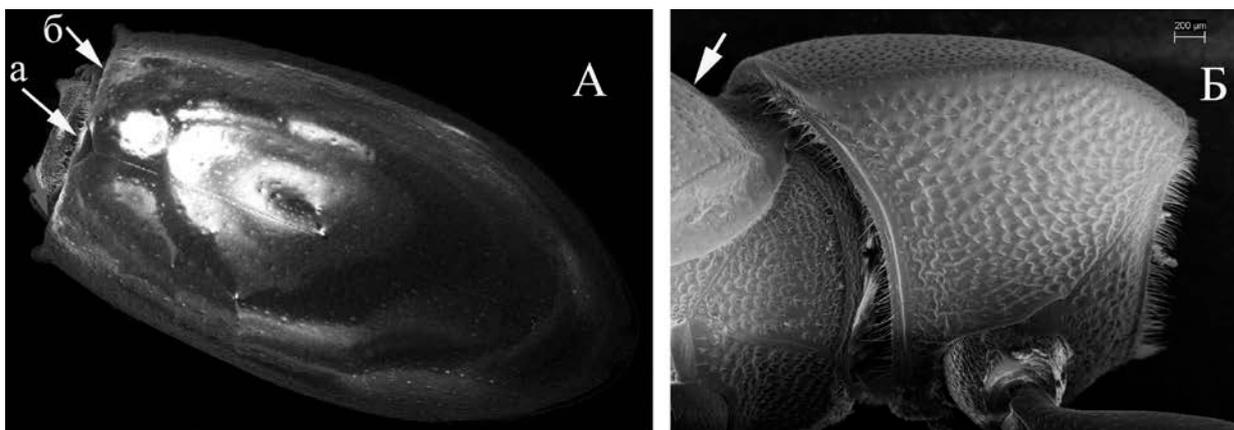


Рисунок 19 – Плечевые углы и отвесная закраинка надкрылий: А – хелопоидный паттерн, *Raiboscelis coelestinus*; Б – хедифанойдный паттерн, *Hedyphanes bodemeyeri*. а – перегиб между скутумом и скутеллюмом, б – отвесная закраинка основания надкрылий.

Плечевые углы надкрылий имеют большое значение для классификации трибы. Их наличие или отсутствие связано с адаптацией (либо ее отсутствием) предковых форм к ксерофильному образу жизни в безлесых ландшафтах и вообще с образованием новых жизненных форм при освоении аридных ландшафтов. Следует обязательно учитывать, что преобразование надкрылий и плечевых углов проходило параллельно и независимо в различных группах *Helopini*. Плечевые углы хорошо (большинство родов трибы) (в

соответствии с рисунком 19А), умеренно (*Ectromopsis*, *Eustanomacidius*) или слабо (подрод *Montanocatomus* рода *Catomus*, *Socotrphanes dementor*, *Hedyhanes laticollis*, *H. kadleci*) выражены. У некоторых родов плечевые углы очень четкие, преобразованы в закругленные зубчики и явственно отделены от надкрылий (*Raiboscelis*, многие *Zophohelops*) (в соответствии с рисунком 19А).

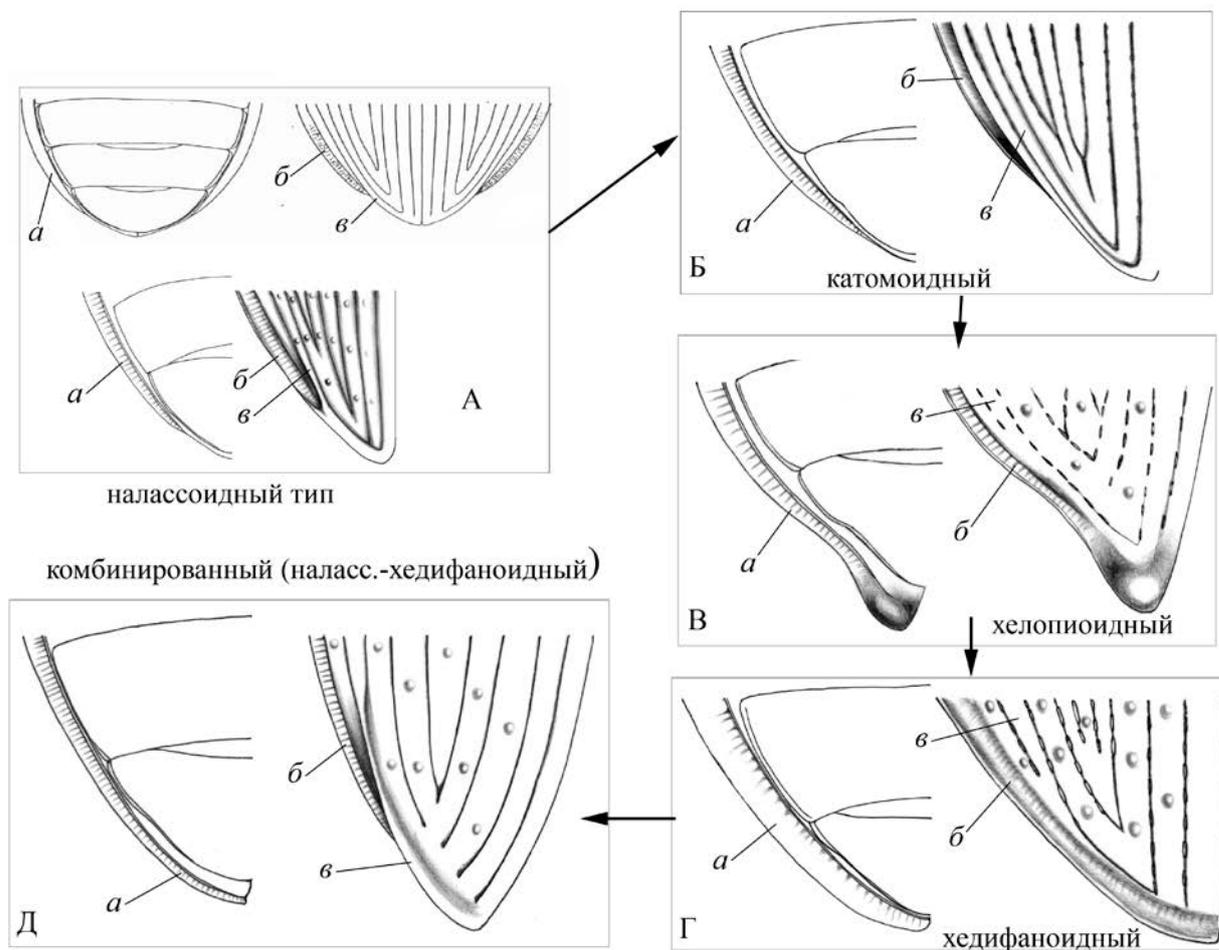


Рисунок 20 – Направления трансформации эпиплевр и боковой части надкрылий в подтрибе Cylindrinotina: А – *Nalassus* sp. и *Odocnemis* (*Sylvatocnemis*), Б – *Armenohelops*, В – *Odocnemis* s. str., Г – *Odocnemis* (*Turkodocnemis*), Д – *Angustihelops*. а – эпиплевра, б – верхний отогнутый край надкрылий, в – 8-е междурядье.

Ксероморфные *Hedyphanes*, *Socotrphanes*, *Physohelops*, *Xeromorphohelops*, *Catomus* имеют цилиндрические или сильно выпуклые и овальные (ряд видов *Catomus*) надкрылья, без отвесной закраинки в основании, куда должна упираться переднеспинка, плечевые углы у них не выражены либо очень слабо выражены (в соответствии с рисунком 19Б). Этот хедианоидный паттерн, как и в случае строения мезонотума, характерен для неродственных групп Helopini на разных континентах. Такое строение

надкрылий связано, по-видимому, с перемещением жуков в крупных полостях и трещинах субстрата, а также с активным передвижением по травянистой и кустарниковой растительности (по крайней мере для фитофагов рода *Hedyphanes*).

Скульптура и пунктировка надкрылий. Надкрылья с 9 междурядьями и пришовной бороздкой (стриолой). Точечные ряды на надкрыльях у большинства родов *Helorini* явственные и часто образуют глубокие точечные бороздки.

Отсутствие явственных точечных рядов или очень тонкие ряды, точки в которых не сливаются в сплошные бороздки, характерны для видов, обитающих в ксерофитных ландшафтах (*Reitterohelops*, *Entomogonus*, *Hedyphanes*, *Raiboscelis*, некоторые *Catomus*). У *Apterotarpela klapperichi*, *Xeromorphohelops*, многих *Coscinoptilix* выражены очень глубокие ряды, состоящие из продолговатых ямок. Междурядья от сильно или умеренно выпуклых (многие виды *Nalassus*, *Turcmehelops*, *Helops*) до совершенно плоских (*Cylindrinotus*, *Reitterohelops*, *Hedyphanes*, *Entomogonus*); у отдельных крупных экземпляров *Nalassus pharnaces* и *N. gloriosus* четные междурядья надкрылий на вершине тупокилевидные, у *Stenotrichus* сильно килевидно выпуклые нечетные междурядья. Самки некоторых средиземноморских видов подрода *Pelorinus* (*Euboeus tenebricosus*, *E. peslieri*, *E. euboicus*) имеют килевидные нечетные междурядья. Пунктировка междурядий, как правило, четко выражена. Большинство видов рода *Odocnemis* на скате надкрылий с зернами или бугорками с целоконическими сенсиллами. Наличие этих бугорков имеет независимое происхождение в разных группах трибы *Helorini* и должно с осторожностью использоваться в филогенетических реконструкциях.

Эпиплевры и боковой отогнутый край надкрылий имеют очень важное значение в систематике группы, так как степень их развития отражает направления адаптации представителей трибы к переходу к наземному образу жизни и дефициту влаги. При построении классификации необходимо учитывать параллельное независимое преобразование эпиплевр в различных родах трибы. Недоучет этого обстоятельства неоднократно приводил к объединению неродственных родов в сборные группы. Следует также иметь в виду, что в трибе *Helorini* наблюдается невыраженность родовых признаков у отдельных видов.

Можно выделить 4 основных типа этого комплекса (эпиплевр и верхнего края надкрылий) (в соответствии с рисунком 20, 21): 1) налассоидный; 2) хедифаноидный; 3) катомоидный; 4) хелопоидный. Существует также комбинированный тип строения

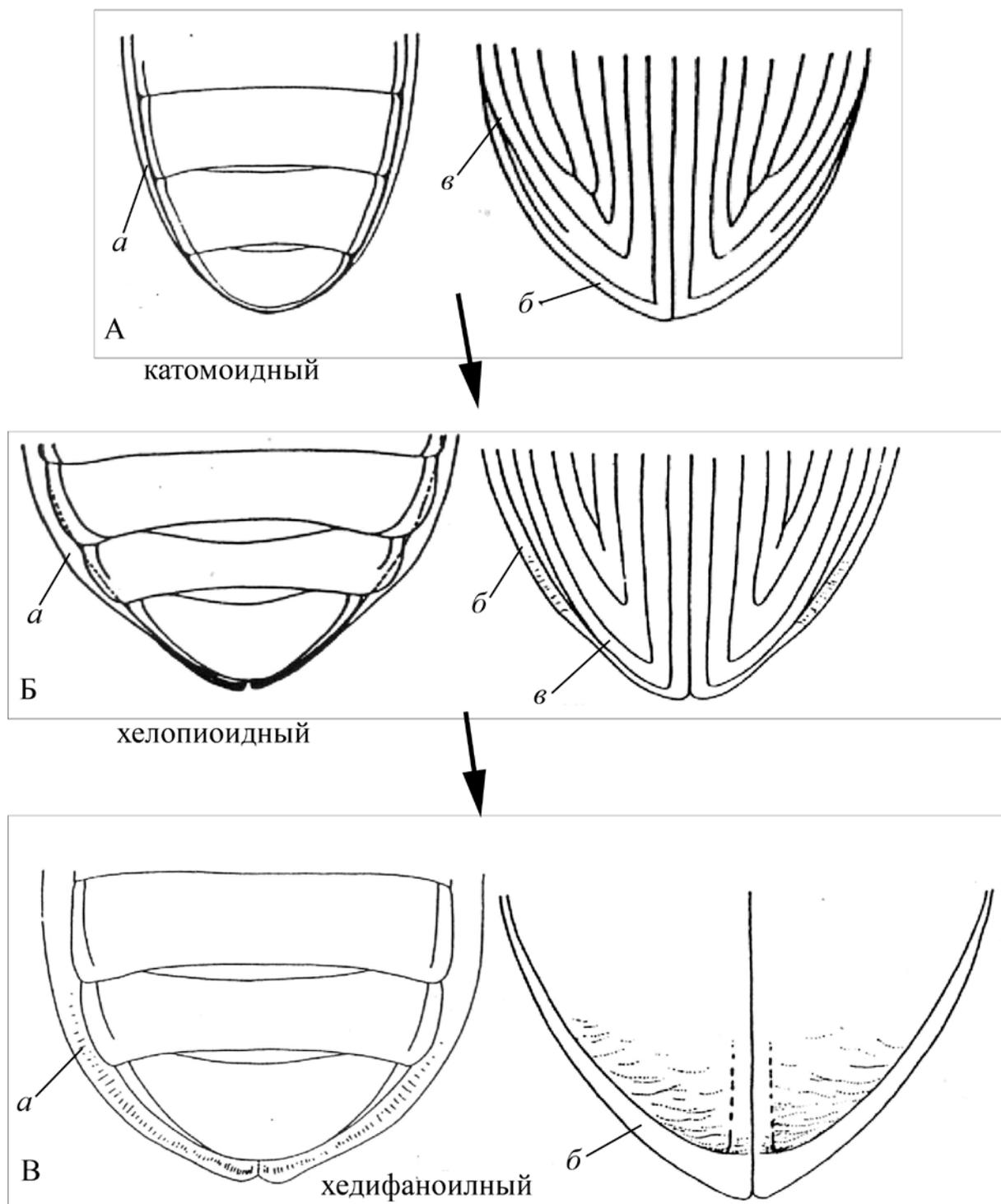


Рисунок 21 – Направления трансформации эпиплевр и боковой части надкрылий в подтрибе Helopina: А – *Catomus*; Б – *Helops*; В – *Hedyphanes*. Обозначения как на рисунке 22.

эпиплеврона: налассоидно-хелопиоидный. Предложенные названия типов рассматриваемого комплекса не отражают родственных связей таксонов, имеющих сходное строение боков надкрылий.

1. Налассоидный тип (в соответствии с рисунком 20А). Эпиплевры не достигают шовного угла надкрылий, сужаясь на уровне анального вентрита брюшка. Верхний

отогнутый край надкрылий также не достигает вершины надкрылий, а прерывается на вершине восьмым междурядьем (может быть уплощенным, более выпуклым, чем остальные, или резко килевидным), которое соединяется с краем надкрылий. Этот тип характерен для налассоидной ветви подтрибы *Cylindrinotina*: *Nalassus* (исключение составляют некоторые виды из Восточного Казахстана: *N. melchiades*, *N. moyunkumensis*, *N. halophilus*), *Asialassus*; двух родов цилиндриноидной группы: некоторые *Odocnemis* (группы видов *O. protina*, *O. tuberculata*); *Reitterohelops*. Резко килевидное на вершине восьмое междурядье также имеется у *Stenomax aeneus*, у которого сильно развиты хвостовые отростки. В подтрибе *Helopina* налассоидный тип комплекса наблюдается в родах *Doyenellus* и *Apterotarpela*, в подроде *Sinocatopus* рода *Catopus* и у многих представители рода *Nesotes* (*Helopina*).

2. Хедифаноидный (цилиндриноидный) тип (в соответствии с рисунком 20Г, 21В). Эпиплевры вместе с их верхним краем достигают шовного угла надкрылий, восьмое междурядье на вершине не выпуклое, соединяется с другими междурядьями. Этот тип эпиплеврона в максимальной степени выражен у родов *Hedyphanes*, *Entomogonus* и *Erionura*, у которых вершина надкрылий утолщена и вытянута в мукрон или хвостовые отростки. В менее развитом варианте эпиплевры, сужаясь, доходят до шовного угла надкрылий. Такой тип строения характерен для *Cylindrinotus*, *Armenohelops* (у этого рода эпиплевры сильно сужаются, но все же доходят до вершины), *Idahelops*, многих малоазиатских *Odocnemis* (группы родов *O. anatolica*, *O. inortata*). У групп родов *O. torosica* и *O. praelonga* эпиплевры часто бывают преобразованы на вершине в утолщенное мукро.

3. Катомоидный тип (в соответствии с рисунком 20Б, 21А). Эпиплевры не доходят до вершины надкрылий, верхний отогнутый край надкрылий достигает шовного угла, соединяясь на вершине с первым междурядьем. Восьмое междурядье не более выпуклое, чем остальные, соединяется на вершине со вторым междурядьем. Катомоидный тип характерен для многих родов из обеих подтриб: *Catopus*, *Gunarus* s. lato, *Sabularius*, *Italohelops*, *Allardius*, *Nipponohelops*, *Adelphinus*, *Zophohelops*, *Ectromopsis*, *Xanthomus*, *Xanthohelops*, *Eustenomacidius*, *Turkmenohelops*, *Pseudoprobaticus*, *Stygohelops*, большинство *Coscinoptilix*.

4. Хелопиоидный тип (в соответствии с рисунком 20В, 21Б). Характерен для родов *Helops*, *Raiboscelis*, *Euboeus*, подрода *Microhedyphanes* рода *Hedyphanes*.

Эпиплевры доходят до вершины надкрылий, где не уплощены, а образуют утолщенную кромку.

Комбинированный тип строения эпиплевр и боков надкрылий имеют род *Taurohelops* и генетически близкий *Angustihelops*, у которых восьмое междурядье на вершине резко килевидное и соединяется с краем надкрылий, при этом эпиплевры достигают вершины надкрылий (в соответствии с рисунком 20Г).

Строение эпиплевр и их наружного края имеет очень важное значение при оценке морфоадаптаций трибы к дефициту влаги. У большинства *Helopini* не развита или очень слабо развита субэлитральная полость, накапливающая влагу в полости тела, и, таким образом, сильная степень развития эпиплевр на вершине вместе с плотным смыканием надкрылий в некоторой степени снижает испарение из полости тела и тем самым, по-видимому, компенсирует возможности небольшой субэлитральной полости.

В подтрибе *Helopina* плезиоморфным состоянием можно считать катомоидные эпиплевры, так как они представлены у палеогеновых *Helopini*, в *Cylindrinotina* в плезиоморфном состоянии налассоидные эпиплевры. Определить плезиоморфное состояние для всей трибы не представляется возможным.

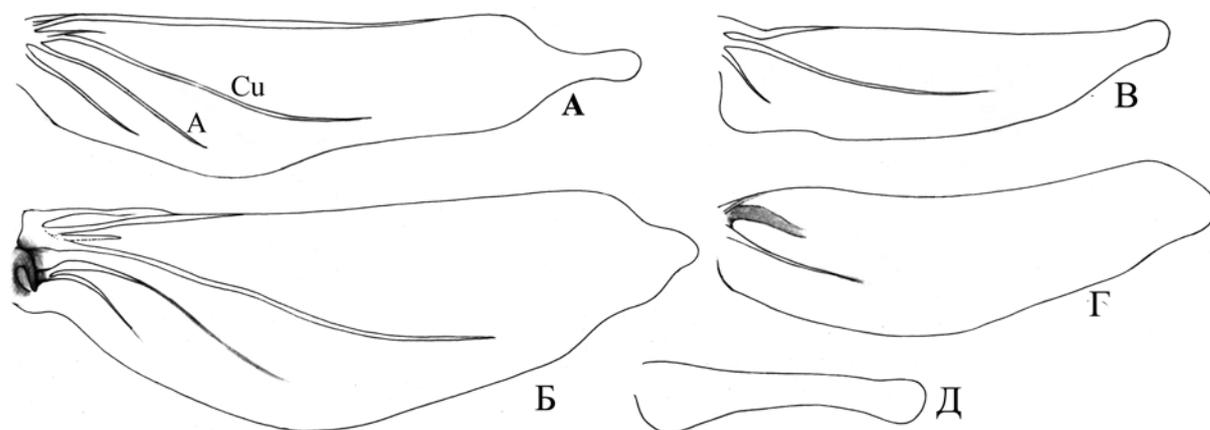


Рисунок 22 – Степень редукции крыльев и видов *Turkonalassus*: А – *T. adimonius*, Б – *T. quercanus*, В – *T. pentheri*; Г – *T. pineus*; Д – *T. macedonicus*.

Крылья (номенклатура жилкования дана по Мэтьюсу и Бушару (Matthews, Bouchard, 2008)) от полностью развитых до сильно редуцированных, у некоторых видов отсутствуют даже небольшие крыловые пластинки. У большинства представителей трибы из Старого света редуцированы (в соответствии с рисунком 22). Редукция крыльев в ряде случаев связана с переходом многих видов трибы от дендробионтного к

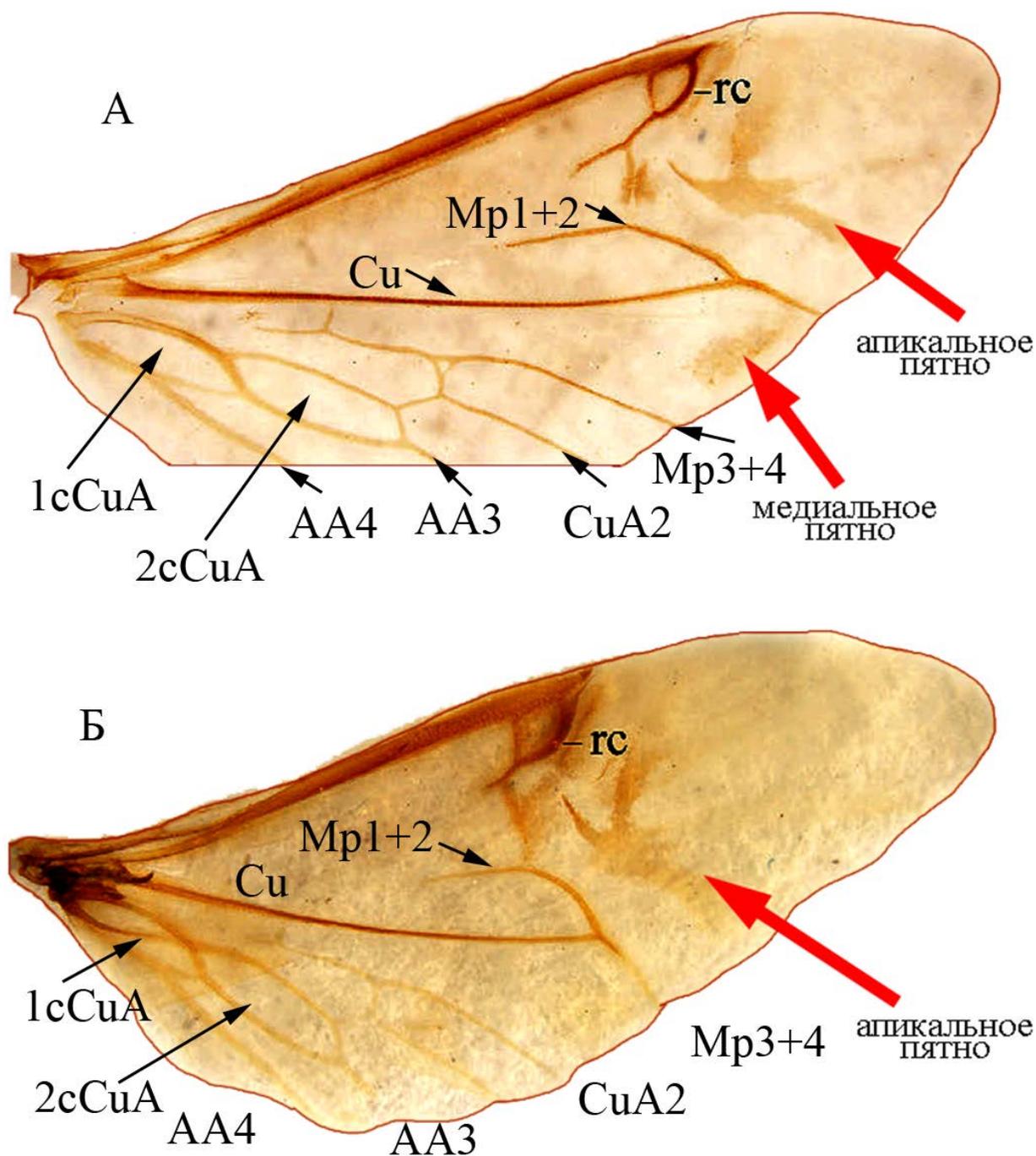


Рисунок 23 – Жилкование крыльев у Helopini (по Cifuentes-Ruis et al. (2014) с изменениями): А – *Nalassus californicus*; Б – *Tarpela aerifera*. rc – радиальная ячейка, 1cCu-A – первая радиально-анальная ячейка, 2cCu-A – вторая радиально-анальная ячейка.

герпетобионтному образу жизни в аридных ландшафтах, как в случае с ксерофильными *Hedyphanes*, *Catomus*, *Xeromorphohelops*, *Physohelops*. Однако уменьшение крыльев вплоть до полной редукции у многих лесных видов *Nalassus*, *Euboeus*, *Doyenellus* не находит удовлетворительного объяснения. У целого ряда видов трибы есть почти полностью развитые крылья, однако способностью к полету обладают лишь некоторые

виды. В подтрибе Helopina способность к полету сохранилась у многих, особенно нередко американских, видов: *Adelphinus*, *Nephodinus*, *Nipponohelops*, некоторые *Euboëus* s. str., *Tarpela*, *Nautes* и большинство *Apterotarpela*, многие *Coscinoptilix*. В подтрибе Cylindrinotina летающими являются лишь некоторые восточноазиатские *Nalassus* и один европейский вид *Nalassus plebejus* (Nabozhenko, Ando, 2018). Поскольку с редукцией крыльев связана трансформация птероторакса, в том числе и уменьшение длины мезоторакса, использование его структур в филогении и классификации трибы Helopini закономерно. Однако Эспаньолом и нами было неоднократно доказано (Español, 1956, 1961; Nabozhenko et al., 2017; Nabozhenko, Ando, 2018), что наличие или отсутствие крыльев не может иметь большого значения в разработках филогенетических моделей и высшей классификации трибы, поскольку даже в разных изолированных популяциях некоторых видов сравнительная длина метавентрита и степень редукции крыльев может варьироваться.

Жилкование крыльев (по: Matthews, Bouchard, 2008) Helopini относится к кантароидному типу и характеризуется тем, что сектор радиуса (R_s) не прерывается на месте прохождения поперечной складки крыловой поверхности (в соответствии с рисунком 23). Основание R_s отсутствует. Сектор радиуса и медиальная жилка соединены одной поперечной радиомедиальной жилкой ($r-m$). Медиальная жилка не прерывается поперечной складкой. Характерно, что медиальная и передняя ветви кубитальной жилки (Cu_1) сливаются своими вершинами, образуя медио-кубитальную «шпору» ($M + Cu_1$). Медио-кубитальная ячейка и ограничивающая ее поперечная жилка отсутствуют. Поперечная радиальная жилка в случае полностью развитых крыльев хорошо выражена, однако даже при слабой редукции (например у *Stenomax*) выражена не полностью, и тогда радиальная ячейка отсутствует.

При полностью развитых крыльях различия между родами небольшие и состоят в длине соединительной поперечной жилки $r-m$ и степени затемнения вокруг нее либо в сравнительной длине апикального пространства (вершинной не складывающейся области крыла после апикального затемнения). Однако в структуре крыльев некоторых видов Helopini сохраняются черты, которые можно отнести к синплезиоморфии в семействе Tenebrionidae. Например, близкие европейский и американский виды *Nalassus plebejus* и *N. californicus* (Cifuentes-Ruiz et al., 2014) имеют медиальное затемнение, расположенное между MP_{3+4} и $M+Cu_1$ (в соответствии с рисунком 23А), характерное

только для наиболее архаичных тенебрионид лагриоидной линии (подсемейство *Lagriinae*) и некоторых примитивных представителей подсемейства *Tenebrioninae* (трибы *Toxicini*, *Palorini* и др.) (Matthews, Bouchard, 2008), обладая, тем не менее, признаками, характерными и для большинства остальных чернотелок тенебриоидной линии, например укороченной MP_{1+2} .

3.1.3.3 Ноги

Ноги ходильные, умеренно удлиненные. Про- и мезококсы шарообразные, выпуклые, метакоксы сильно поперечные, слабо выпуклые. Все коксы очень тонко опушенные. У *Xeromorphohelops* на мезококсах образуется крупный, слабо изогнутый острый зубец с внутренней стороны (апоморфное состояние), функция которого неясна (возможно, для лучшей фиксации на стволах юкк во время сильных ветров). Трохантеры гетеромероидного типа (в соответствии с рисунком 24), треугольные, каждый с одной длинной щетинкой (плезиоморфное состояние), редко с густым опушением из длинных щетинок (апоморфное состояние). У некоторых видов (отдельные азиатские *Nalassus*, некоторые *Socotrathanes*) передний край про-, иногда и мезотрохантеров вытянут в тупой зубчик.

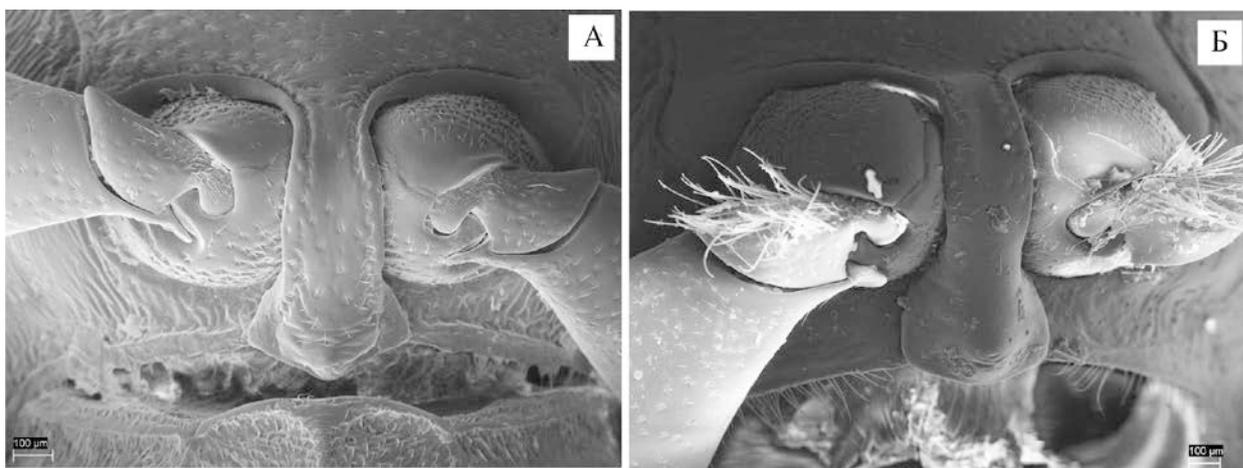


Рисунок 24 – Трохантеры: А – *Nalassus*; Б – *Nalassus (Nipponalassus)*.

Бедра умеренно утолщенные, у *Nipponalassus* на верхней внутренней стороне выступающие в виде уплощенной пластинки, иногда с густой щеткой волосков. У большинства видов внутренняя сторона бедер голая, гладкая, часто блестящая, однако

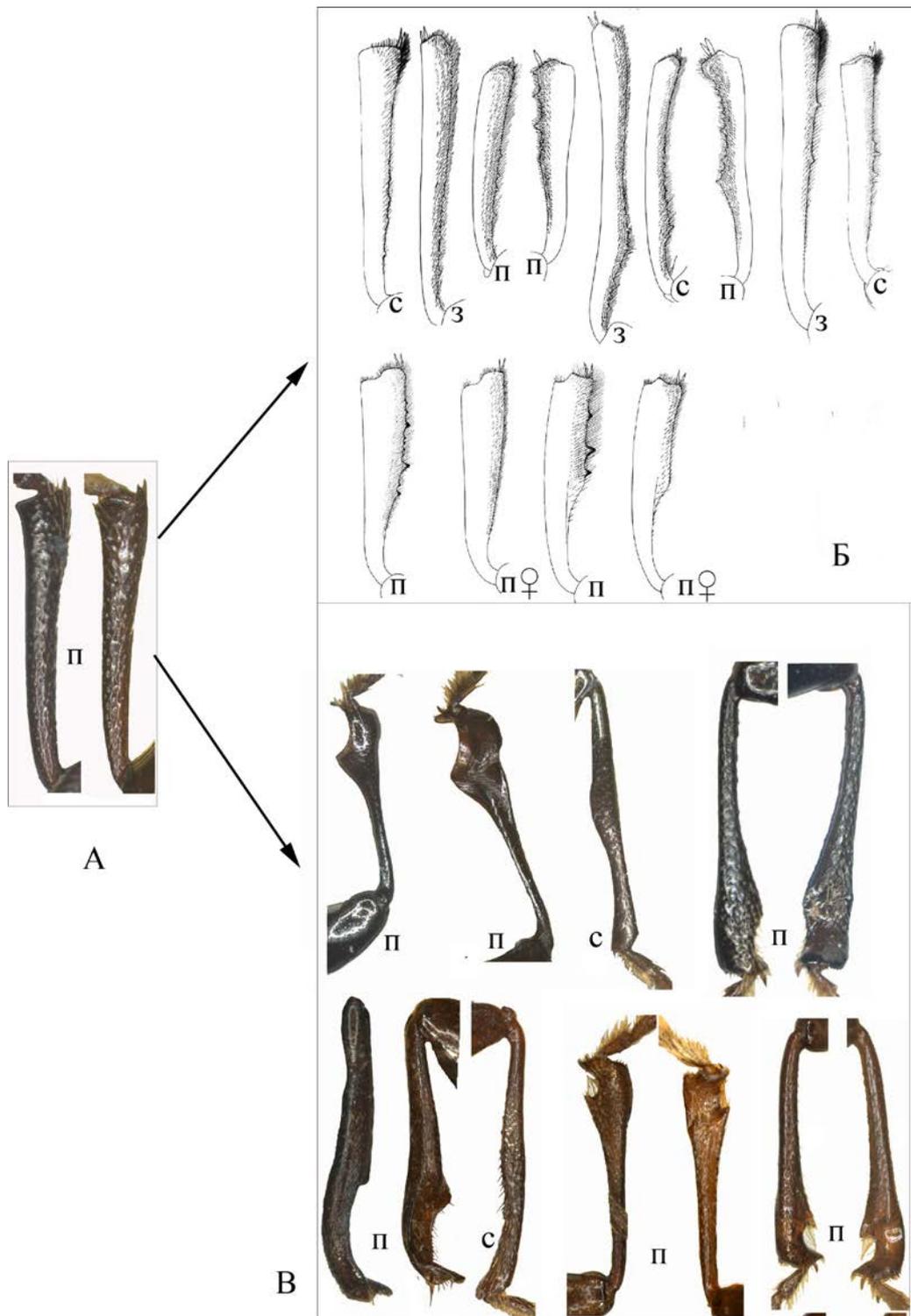


Рисунок 25 – Трансформация голеней сацов у *Cyclindrinotina*: А – *Nalassus*; Б – *Cyclindrinotus*; В – *Asialassus*. п – передние, с – средние.

у *Odocnemis* (*Turkodocnemis*) она пунктирована и густо опушена прилегающими волосками. Средние и задние бедра обычно утолщены слабее, чем передние. У ксероморфных родов *Socotrathanes* и *Xeromorphohelops* вершины бедер в области

сустава сильно выступающие в виде двух полукруглых пластинок и защищают сустав от повреждений.

В трансформациях голеней у самцов значительную роль играют различные приспособления для фиксации самок во время копуляции, и случае с *Xanthomus* – для передвижения в субстрате.

Большинство видов обладает прямыми длинными или сравнительно короткими ходильными голеними, с внутренней стороны обычно с густым опушением из светлых волосков (большинство видов подтриб *Cylindrinotina* и *Helopina*) или с равномерной очень густой щеточкой коротких темных жестких щетинок (некоторые роды подтрибы *Helopina*: *Helops*, *Raiboscelis*, *Erionura*, *Entomogonus*). Задние голени прямые или слабо вогнутые.

В наибольшей степени модифицированные голени характерны для видов (особенно подтрибы *Cylindrinotina*), передвигающихся по стволам деревьев (в соответствии с рисунком 25). В процессе копуляции закрепление на самке имеет важное значение, особенно для видов с гладкими блестящими покровами. Самцы рода *Asialassus* обладают сильно расширенными и уплощенными на вершине ковшевидными передними голеними, иногда с дополнительными фиксирующими зубцами перед вершиной. Такая структура позволяет надежно ухватить самку за края пронотума. Средние голени часто изогнутые С- или S-образно и нередко несут крупные зубцы или мелкие зерна, что помогает с их закреплением на краях пронотума в основании эпиплевральной карины. Подобное строение голеней имеет и *Taurohelops*, однако у него передние голени не сильно расширены. У *Cylindrinotus*, *Odocnemis* и *Microdocnemis* на внутренней стороне передних, часто средних, а иногда и задних голеней формируются зубцы или зерна, выполняющие такую же функцию. У некоторых видов рода *Cylindrinotus* (*C. erivanus*, *C. gibbicollis*) и *Odocnemis* (*O. dasypa*) передние голени топоровидные, с широкой вырезкой на внутренней стороне базальной части, после чего до вершины прямые.

В подтрибе *Helopina* модифицированные передние голени имеет лишь большинство видов рода *Entomogonus* и *Raiboscelis*, у которых они равномерно или коленообразно изогнутые и в этом случае выполняют ту же функцию, что и у перечисленных выше групп (в соответствии с рисунком 26).

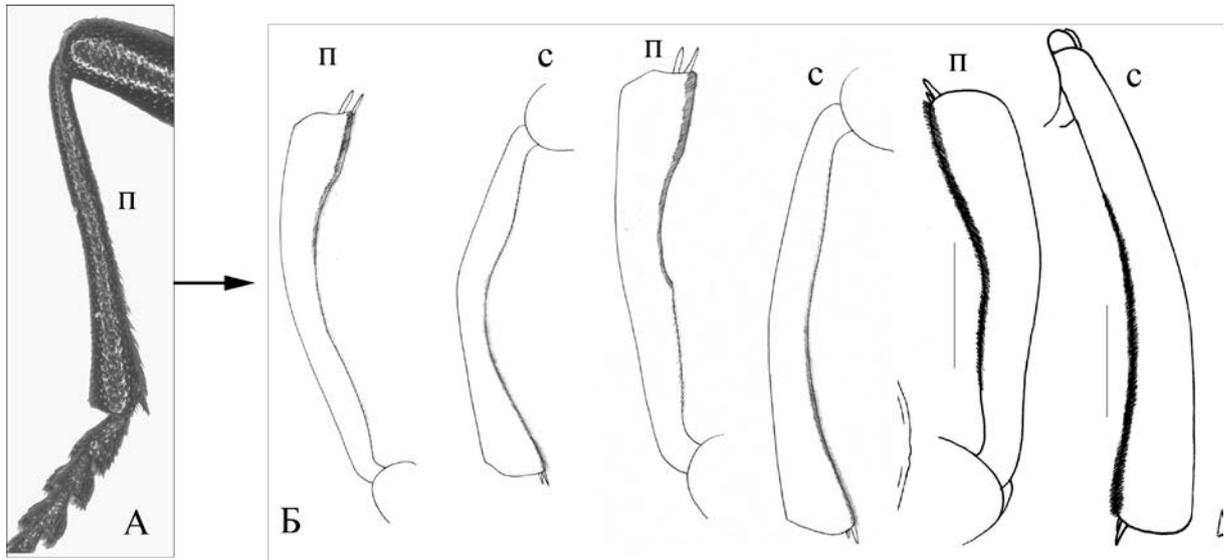


Рисунок 26 – Трансформация голеней самцов у Helopina: А – *Nipponohelops*; Б – *Entomogonus* spp. п – передние, с – средние.

Голени, адаптированные к передвижению в почвенном субстрате, характерны для родов *Xanthomus*, *Zophohelops* и *Sabularius*: они расширяются к вершине, их передний наружный край вытянут в слабый зубец. Наиболее специализированные передние голени у псаммофильных *Xanthomus*: расширенные и уплощенные, передний наружный край слабо зазубрен или волнистый, иногда с торчащими жесткими короткими щетинками или шипиками, что связано с их копательной функцией при передвижении в толще песка.

Задние голени всегда прямые и более удлиненные, чем передние и средние, их поверхность слабо опушена; либо задние голени с одним крупным зубцом в вершинной трети задних голеней (*Odocnemis perarmata*, отдельные популяции *O. anatolica*) или заметным утолщением в вершинной половине.

Следует несколько слов сказать и о вооружении голеней. У подтрибы Helopina (особенно хелопоидной ветви) голени обычно покрыты не только длинными и тонкими волосками, толщиной до 9 мкм, но и короткими и мощными прилегающими шипиками (*Raiboscelis*, *Entomogonus*, *Helops*, *Erionura*, *Euboeus* (*Pelorinus*)) толщиной до 20 мкм. Торцевой край голеней у перечисленных родов также несет ряд коротких утолщенных шипиков. У всех представителей подтрибы Cylandrinotina вершины голеней с тонкими длинными щетинками. Исключение составляет *Microdocnemis*, у которого выражены краевые короткие шипики, а не длинные щетинки. Единственный из изученных видов,

Nalassus plebejus, имеет кроме щетинок и шипиков редко расположенные целокопические сенсиллы, что не характерно для жуков в целом.

Лапки снизу несут волосяные щеточки, более густые у самцов. Очень часто лапки самцов немного или намного шире, чем самок (иногда ширина тарзомеров превышает ширину голеней у вершины, как в случае с многими *Euboeus (Pelorinus)*). Во многих группах наблюдается сильное расширение передних и средних лапок самца (*Cylindrinotus*, подрод *Heloponotus* рода *Odocnemis*, *Zophohelops humeridens*, большинство родов подтрибы Helopina). В этом случае первые членики передних и средних лапок самца снабжены снизу прикрепительными волосяными подошвами, служащими для удержания жука на вертикальных поверхностях. Расширенные передние и средние лапки самца – признак, возникающий независимо во многих группах трибы, поэтому имеет небольшое значение для филогении, но может использоваться дополнительно для различения некоторых надвидовых таксонов.

Коготки всегда крупные, сильно загнутые, поэтому Helopini могут активно передвигаться по древесно, кустарниковой и травянистой растительности. Так, виды рода *Hedyphanes* прекрасно лазают по кустам *Salsola*, *Adelphinus ordubadensis* в массе отмечен на тамариксе, почти все лесные виды Helopini активно передвигаются по стволам деревьев, а *Caucasohelops* – по вертикальным скалам.

Микроскульптура коготков состоит из черепицеобразных «чешуек» с верхней стороны. Нижняя сторона коготков вдавленная, с тонкой сетчатой микроскульптурой. Основание коготков с жесткими длинными щетинками. Подкоготковая мембрана, как правило, треугольная, ее апикальная часть остроугольная или с узко закругленной вершиной. На вершине мембраны расположены две хорошо заметные щетинки, характерные для многих Tenerioninae, но у некоторых геофильных групп редуцированные (Blaptini, Platyscelidini, Scaurini) (Г.С. Медведев, 2001). Все описанные модификации относятся к признакам в апоморфном состоянии.

3.1.4 Брюшной отдел

Брюшко включает 5 видимых нижних склеритов (дериватов стернитов III–VII), называемых брюшными вентритами 1–5 (Matthews, Bouchard, 2008). Вентриты с неглубоким (или глубоким, как у *Xeromorphohelops*) желобком (латеростернит) вдоль

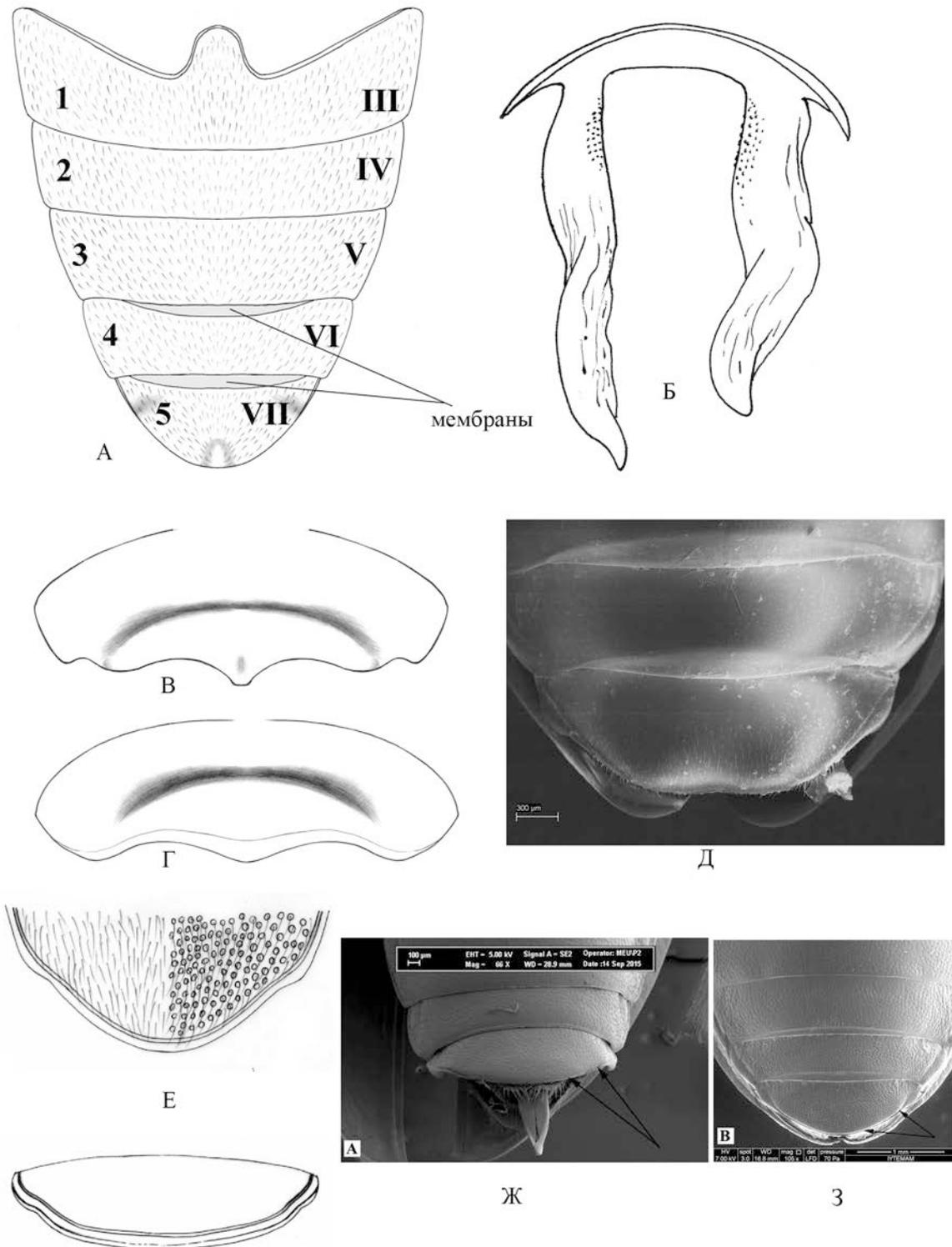


Рисунок 27 – Строение брюшка в трибе Helopini: А – *Odocnemis subtuberculigera*; Б – *O. dasypa*; В, Г – *Taurohelops* spp.; Д – *Nalassus (Nipponalassus)*; Е – *Catomus* sp.; Ж, З – *Nalassus* spp.

всего наружного края, в который может быть подобран наружный край надкрылий, участвующий в формировании субэлитральной полости. Абдомен тенебриоидного строения, с хорошо выраженными межсегментными мембранами между 3–4 и 4–5 вентритами (в соответствии с рисунком 27А), что коррелирует, за небольшим

исключением, с наличием брюшных защитных желез (в соответствии с рисунком 27Б) (Doyen, 1972; Watt, 1974; Медведев, 1977; Doyen, Lawrence, 1979; Doyen, Tschinkel, 1982; Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010). Большинство видов Helopini обладают простыми узкими мембранами, расположенными в горизонтальной плоскости, однако у самцов из родов *Taurohelops*, *Doyenellus*, *Angustihelops* эти мембраны очень широкие (их продольная длина почти равна длине 3–4 венитров), при рассмотрении сбоку расположены под углом около 45°. У самок и самцов *Xeromorphohelops* мембраны узкие, но расположены вертикально относительно продольной оси тела в результате сильного утолщения кутикулы и выпуклости абдоминальных венитров 3–5 (мембраны, таким образом, расположены в своеобразных глубоких нишах между абдоминальными венитрами), что связано с сокращением открытых мембранозных поверхностей в результате адаптации к аридным условиям обитания. Даже при слабом отгибании подвижных абдоминальных венитров 3–5 мембраны полностью закрываются этими венитрами. В случае с половым диморфизмом в строении мембран (у перечисленных выше трех родов) неясно, какую функциональную нагрузку они несут у самцов. Подобные модификации межсегментных абдоминальных мембран, имеющие независимое происхождение в подтрибах Helopina и Cyldrnotina, не выявлены у остальных Helopini и вообще у чернотелок, в том числе и ископаемых, и потому состояние признаков можно считать апоморфным.

Отросток венитра 1 у всех Helopini на вершине загнут вниз, заостренный или коротко закругленный, несколько уже отростков средне- и заднегруди. Венитр 5 может быть окаймлен (многие Cyldrnotina) или не окаймлен на торце (многие Helopina). Одним из важнейших наружных признаков, надежно отграничивающим две группы трибы Helopini (подтрибы Cyldrnotina и Helopina), служит характер окаймления венитра 5. У представителей подтрибы Helopina анальный стернит с двойным окаймлением: очень глубоким краевым на поверхности и тонким торцевым (в соответствии с рисунком 27Е), в то время как виды подтрибы Cyldrnotina обладают лишь торцевым окаймлением (в соответствии с рисунком 27З) или вообще без окаймления (в соответствии с рисунком 27Д, Ж). Исключение составляет род *Microdocnemis* (подтриба Cyldrnotina), который имеет как торцевое тонкое, так и краевое глубокое окаймление. У древнейших ископаемых Helopini выражено двойное окаймление, однако среди вымерших таксонов трибы известны только представители

подтрибы Helopina, и состояние признака определить сложно. С учетом того, что все рецентные и ископаемые Helopina, а также род *Microdocnemis* подтрибы Cyldrinitina имеют двойное окаймление, этот признак можно условно считать плезиоморфным.

Модификации в строении вентрита 5 относятся к апоморфным состояниям признака. Большинство рецентных и вымершие виды Helopini имеют простой вентрит 5 с широко закругленным краем, однако в некоторых случаях вершина вентрита преобразована в острый загнутый внутрь отросток (*Taurohelops*) (в соответствии с рисунком 27В, Г), или вершина вентрита утолщенная и ее апикальный край выемчатый посередине (*Nalassus* (*Nipponalassus*)). В первом случае обеспечивается плотное смыкание брюшка с вершиной надкрылий.

Поверхность вентритов от голой (большинство видов) до полностью опушенной (*Pseudoprobaticus*, многие *Catomus*, *Stygohelops*, *Idahelops*, *Stenotrichus*, псаммофильные *Hedyphanes*). Самцы многих родов из подтрибы Cyldrinitina (*Nalassus*, *Cyldrinitus*, *Reitterohelops*, *Turcmehelops*, *Odocnemis*) имеют волосяную щетку на вентрите 1 и часто 2, а иногда на пятом абдоминальном вентрите, что обеспечивает более надежную фиксацию тела самца при спаривании (волоски брюшка цепляются за впадины пунктировки скульптуры и микроскульптуры элитральных покровов самки, по личным наблюдениям автора в природе и лабораторных условиях). Представители рода *Nipponocnemis* имеют очень густую и широкую (почти на всей поверхности вентритов 1 и 2) щетку из рыжих волосков. У некоторых представителей подтрибы Helopina независимо развиваются подобные структуры. Например, самцы *Deretus nescopinatus* имеют очень густую волосяную щетку, расположенную во вдавлении на 1–3 вентритах. Многочисленные виды подрода *Pelorinus* рода *Euboeus*, американского рода *Doyenellus*, некоторые *Catomus* несут волосяную щетку на вершине вентрита 5, однако она хорошо развита у самцов и самок, поэтому ее функция остается неясной. Волосяная щетка представлена как у лесных, так и у степных, полупустынных и альпийских видов и не несет филогенетической нагрузки, однако часто используется для таксономии отдельных групп.

Пунктировка вентритов брюшка почти всегда сливается по бокам в морщинки; пунктировка на месте волосяного пятна бывает грубой и редкой (например подрод *Caucasonotus* рода *Nalassus*) или очень мелкой и густой (все остальные виды Helopini с волосяной щеткой), что часто используется для диагностики подродов и видов.

3.1.4.1 Брюшные защитные железы

Брюшные железы у *Helopini* хелопиоидного строения (*Helopine type*) согласно У. Чинкелю и Дж. Дойену (Tschinkel, Doyen, 1980) (в соответствии с рисунком 27Б). Представляют из себя две отдельные гладкие, длинные и довольно широкие мешковидные структуры, достигающие в длину уровня брюшных вентритов 2 и 3, с коническими вершинами и немного сужающимися в основании. Мешки не соединяются между собой базальной перемычкой. Правая железа обычно немного длиннее, чем левая. Подобное строение имеют также виды опатроидной и амфидороидной групп родов, объединенные Чинкелем и Дойеном вместе с *Helopini* в одну общую ветвь.

Строение желез у *Helopini* продвинутое по четырем из пяти главным особенностям структуры, согласно тем же авторам: размер резервуаров (продвинутые: большой), форма резервуаров (продвинутые: мешковидные, не конические, без общего ствола в основании, широко разделенные), стенки резервуаров (примитивные: без кольцевой или гофрированной арматурной скульптуры), расположение трубок выхода секретов (продвинутые: в виде базальных линий), способ доставки секретов (продвинутый: выделение, не выворачивание наизнанку).

Д. Кэндэл (Kendall, 1974) исследовал анатомическую структуру железистых тканей у *Helopini* и установил сильную схожесть желез *Nalassus laevioctostriatus* (подтриба *Cylindrinotina*) и *Helops caeruleus* (подтриба *Helopina*). В наружном строении желез нами также не найдено отличий на уровне подтриб, родов или видов, поэтому эта структура пригодна для использования лишь в высшей филогении и классификации тенебрионид.

3.1.4.2 Генитальный аппарат

Разнообразие строения гениталий самцов *Helopini* отмечалось неоднократно различными авторами (Antoine, 1949; Ardoine, 1958; Español, 1956, 1961; Iablokoff-Khnzorian, 1964). Именно на основе строения гениталий самца Антуан (Antoine, 1949) впервые предложил разделить трибу *Helopini* на две группы, что значительно усовершенствовало классификацию трибы (Español, 1956).

Генитальный аппарат самки неудачно применялся в филогении трибы (Cifuentes-Ruiz et al., 2014) и редко в таксономии отдельных групп (Ferrer, Whitehead, 2002; Nabozhenko, 2006; Nabozhenko, Purchart, in press.).

3.1.4.2.1 Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самца

Мы придерживаемся классификации гениталий Coleoptera М. Ваната (Wanat, 2007), который не только проследил степень развития и положения тегминальных частей (d'Hotman, Scholz, 1990), но и выявил их происхождение, гомологию и способ соединения с копулятивным аппаратом. Частично это было сделано и Р. Кроусоном (Crowson, 1981), классификация которого основывалась преимущественно на развитии и положении пластинок тегмена. Генитальный аппарат относится к эуцинетидному типу согласно М. Ванату (Wanat, 2007), поскольку у чернотелок производные сегмента IX и тегмен не инвертные. По Р. Кроусону (Crowson, 1981) это гетеромероидный тип гениталий. Брюшные сегменты VIII и IX внутренние, телескопически вложены внутрь брюшного сегмента VII, что достигается за счет удлинения межсегментных мембран. Эдеагус расположен между дериватами тергита и стернита IX брюшного сегмента. Удлиненные мембраны позволяют внутренним сегментам сильно выдвигаться из брюшка. Термин «эдеагус» по-разному понимается специалистами. Так, Р. Кроусон (Crowson, 1981) при выделении гетеромероидного типа гениталий включал в эдеагус структуры генитальных пластинок и пениса, вместе взятые.

Мы придерживаемся номенклатуры Э. Мэтьюса и соавторов (Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010), в которых эдеагус, состоящий из 3 долей (2 доли тегмена и медиальная доля, в ряде работ называемая пенисом), считается копулятивным аппаратом, а сегменты VIII и IX относятся к вспомогательным структурам генитального аппарата.

Сегмент VIII в самом простом виде состоит из слабо склеротизованной поперечной пластинки (производной стернита) с глубокой вырезкой посередине (в соответствии с рисунком 28) и опушенного (реже не опушенного, но с очень грубыми червеобразными морщинами: некоторые *Odocnemis* и *Stenomax* s. str.) на внутренней стороне, а также из слабо склеротизованного тергита, который имеет вид поперечной пластинки с закругленным наружным краем, несущим ряд длинных тонких волосков.

Тергит имеет почти одинаковое строение у всех Helopini. Строение деривата стернита VIII самца имеет таксономическое и филогенетическое значение и нередко используется в диагностических целях для различения видов, групп видов (Ardoine, 1958; Nabozhenko, 2001; Keskin, Nabozhenko, 2015; Nabozhenko, Keskin, 2017; Keskin et al., 2017b; Nabozhenko, Keskin, 2017; Nabozhenko, Ando, 2018 и др.).

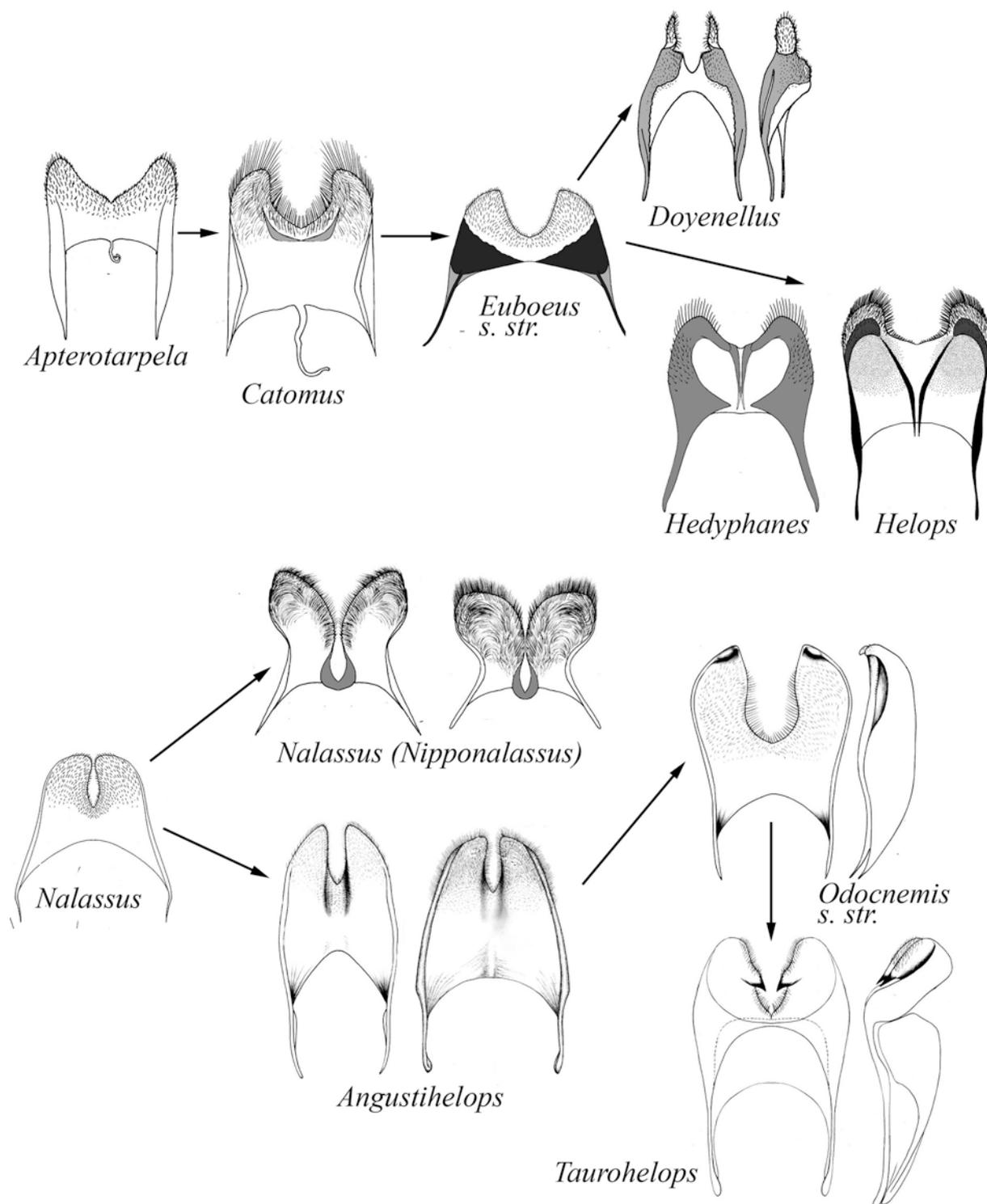


Рисунок 28 – Направления трансформации стернита VIII самца в трибе Helopini.

Указанный тип строения (налассоидный) характерен для большинства групп подтрибы *Cylindrinotina* и некоторых *Helopina* катомоидной линии (*Catomus*, *Apterotarpela*, *Nipponohelops*, *Allardius*, *Italohelops*, *Socotrophanes*, *Adelphinus*, *Stenohelops*, *Nephodinus*, *Coscinoptilix* и др.) (в соответствии с рисунком 28). Среди *Cylindrinotina* стернит VIII подвержен модификациям у группы родов с цилиндриноидным эдегусом (который, в свою очередь, является модификацией примитивного налассоидного), так называемая цилиндриноидная модификация: *Stenomax*, *Odocnemis* s. str., *Taurohelops*, *Angustihelops*, подрод *Nipponohelops* (*Nalassus*). В первую очередь изменения коснулись лопастей стернита, разделенных вырезкой. У первых трех родов на вершинах внутренней стороны формируются столбовидные или крючковидные выросты, фиксирующие положение эдегуса с боков, либо лопасти стернита становятся утолщенными и уховидными. У *Angustihelops* посередине внутренней стороны образуется глубокий желоб для фиксации тонкого и длинного цилиндрического эдегуса. У *Nipponohelops* вершины деривата стернита VIII расходятся в стороны, а его внутренняя сторона покрыта чрезвычайно густым покровом из очень длинных и тонких волосков, а вокруг вырезки сформировано склеротизованное валикообразное кольцо, охватывающее эдегус с дорсальной стороны (в соответствии с рисунком 28). Все эти модификации тесно связаны с улучшением фиксации эдегуса при копуляции, и признаки являются апоморфными.

В подтрибе *Helopina* различают несколько типов строения производных стернита VIII самца, в зависимости от степени и характера склеротизации (в соответствии с рисунком 28).

Следующим по уровню склеротизации после налассоидного является эвбеоидный тип, характерный для родов *Euboeus* s. str. и *Doyenellus*, у самцов которого склеротизована лишь базальная часть лопастей, причем граница склеротизации нечеткая, волнистая. К одной из модификаций эвбеоидного типа относится дериват этого стернита у самцов рода *Doyenellus*, имеющих очень узкие закругленные несклеротизованные вершины, отграниченные от базальной части стернита. Как налассоидный, так и эвбеоидный стернит покрыты одинаковым равномерным опушением на внутренней стороне. Наиболее продвинутым строением стернита VIII обладают представители хелопоидных родов (*Helops*, *Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Erionura*, *Raiboscelis*), соответственно, с хелопоидным типом: сильно

склеротизованные области четко локализованы по внешнему краю стернита, а вырезка между лопастями обрамлена двумя четкими склеротизованным «спикулами». В отличие от остальных типов опушение хелопоидных склеритов сильно дифференцировано: наружный край лопастей с очень густыми, жесткими и длинными щетинками, а внутренняя поверхность с очень короткими щетинками или просто пунтировкой.

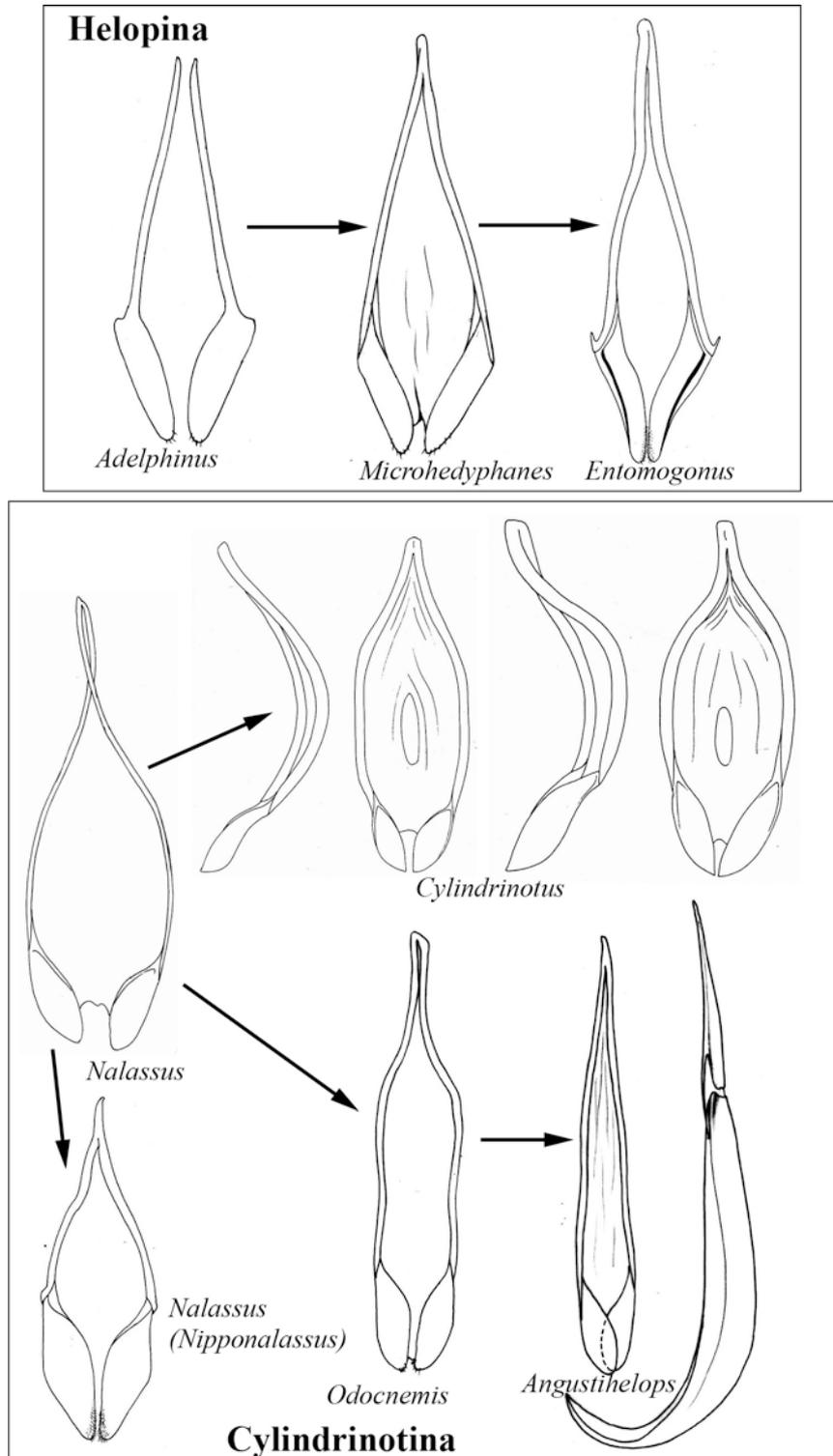


Рисунок 29 – Направления трансформации гастральной спикулы и производных стернита IX в трибе Helopini.

Учитывая независимые направления трансформации стернита VIII у двух ветвей трибы Helopini, мы считаем, что налассоидный тип строения соответствует плезиоморфному состоянию в обеих трибах, а любые модификации (цилиндринотоидный тип, *Nipponohelops*, эвбеоидный, хелопиоидный) соответствуют апоморфным состояниям.

Сегмент IX состоит из производных стернита в виде двух парных пластинок (лопастей гастральной спикулы), парной V-образной гастральной спикулы, основания которой прикрепляются к лопастям (дериватам стернита IX), и очень сильно редуцированного парного тергита IX с закругленной вершиной, который расположен между лопастями – производными стернита IX. Тергит IX имеет одинаковое строение у всех Helopini и выполняет функцию дорсальной крышечки, прикрывающей анальное отверстие, которое расположено у его основания. Гастральная спикула вместе с лопастями, предполагаемыми производными стернита, тесно связана с копулятивным аппаратом и играет роль фиксатора и направляющей структуры для эдеагуса в спокойном состоянии и во время копуляции. К внутреннему склериту (производному стернита VIII) самца прикрепляется гастральная спикула (в соответствии с рисунком 29), по характеру своих функций связанная с половым аппаратом. Она состоит из двух стержневидных склеритов, несущих на вершине лопасти и отделенных от них швом, что говорит об их независимом возникновении в результате склеротизации мембранозных поверхностей. Стержневидные склериты соединены двумя мембранами, нижняя из которых направляется к заднему краю стернита VII, а верхняя образует дно мембранозного вместилища эдеагуса. Такое строение характерно для всех чернотелок тенебриоидной линии (Г.С. Медведев, 2001). В спокойном состоянии лопасти прикрывают эдеагус дорсально и с боков. При выдвигании эдеагуса верхняя мембрана выворачивается наружу.

Строение гастральной спикулы весьма разнообразно среди представителей трибы Helopini. Можно выделить два типа строения спикулы, соответствующих подтрибам Helopina и Cyldrinochina. Хелопиоидный тип строения: стержни спикулы прямые и дорсально, и латерально, с общим стволом или без него, возле лопастей образуют наружный зубец с каждой стороны (Nabozhenko et al., 2017; Nabozhenko, Keskin, 2017; Nabozhenko, Ando, 2018). Плезиоморфное состояние характерно для *Adelphinus* и

Nephodinus, у которых стержни спикулы не слиты на вершине, боковые зубцы лопастей не развиты, а лопасти без дополнительных областей склеротизации. В апоморфном состоянии стержни сливаются в общий ствол, лопасти с боковыми зубцами, их поверхность бывает с дополнительными областями склеротизации (в соответствии с рисунком 29). Цилиндринотоидный тип строения (в соответствии с рисунком 29): стержни спикулы в той или иной мере изогнуты дорсально и латерально (V- или S-образно), не образуют наружный зубец возле лопастей (Nabozhenko, 2015).

Стержневидные склериты слиты на вершине в длинный или короткий общий ствол либо просто соединены. Лишь у некоторых групп склериты не соединяются на вершине (*Adelphinus*, *Nephodinus*), что характерно также для некоторых архаичных Tenebrioninae (Toxicini и др.). Длина общего ствола коррелирует с длиной фаллобазы эдеагуса. Функциональное значение гастральной спикулы состоит в увеличении надежности фиксации эдеагуса при копуляции, которая достигается различными путями. В первую очередь это сильная S-образная изогнутость стержневидных склеритов (при рассмотрении сбоку), что коррелирует, как правило, с небольшой длиной общего ствола и значительным утолщением стержней (в соответствии с рисунком 31, *Cylindronotus*). Такое строение характерно для *Cylindrinotus*, подрода *Heloponotus* (род *Odocnemis*). Слабая S-образная изогнутость спикулы и длинный общий ствол с полностью сросшимися или слитыми только на вершине склеритами характерен для цилиндринотоидных видов подтрибы *Cylindrinotina* из родов *Angustihelops*, *Odocnemis* (в соответствии с рисунком 29).

Закономерности можно проследить и в строении вершинных лопастей, которые также коррелируют со строением эдеагуса. В подтрибе *Helopina* лопасти спикулы очень удлиненные, сильно склеротизованные (Nabozhenko et al., 2017; Nabozhenko, Keskin, 2017; Nabozhenko, Ando, 2018). Представители *Cylindrinotina* имеют слабо склеротизованные, достаточно короткие, часто овальные лопасти. Однако у некоторых групп с цилиндринотоидным эдеагусом (*Odocnemis*, *Nipponalassus*) лопасти бывают очень крупными и склеротизованными (Nabozhenko, Keskin, 2016; Nabozhenko, Ando, 2018) (в соответствии с рисунком 29). Мускулатура, связанная с гастральной спикулой, подробно описана в работе Г.С. Медведева (2001) и характерна для всех тенебриоидных чернотелок.

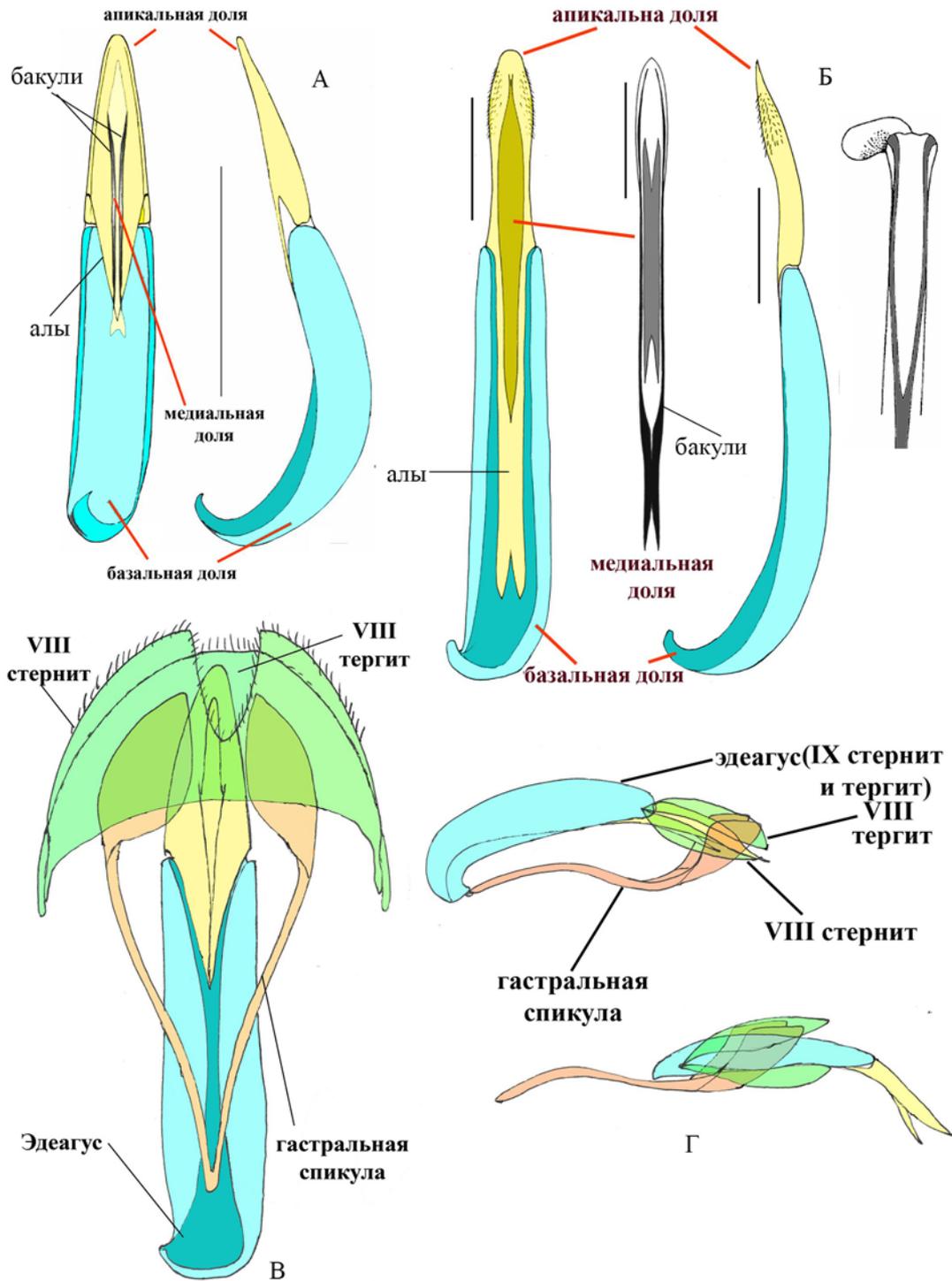


Рисунок 30 – Строение эдеагуса и схема функционирования полового аппарата Helorini: А – налассоидно-цилиндриноидный тип эдеагуса. Б – хелопоидный тип эдеагуса; В – расположение склеритов полового аппарата в спокойном состоянии, снизу; Г – расположение склеритов полового аппарата в спокойном состоянии (вверху) и при копуляции (внизу), вид сбоку.

Эдеагус состоит из трех долей – базальной и апикальной, образующих футляр (тегмен), в котором расположена медиальная доля. Непосредственно в передаче семенного материала в вагину самки участвует только медиальная доля. Вся эта структура у тенебрионид традиционно называется эдеагусом (Matthews et al., 2010), хотя М. Ванат (Wanat, 2017) называет эдеагусом только пенис. Сегмент X у жесткокрылых, в том числе и Tenebrionidae, отсутствует (Matthews et al., 2010). Тегмен жесткокрылых (по крайней мере Polyphaga) большинством исследователей считается вторичным выростом тегминальной складки начиная с работ Ф. Муира (Muir, 1915, 1918), который предполагал, что все внутренние аподемы являются инвагинациями эктодермы. Однако М. Ванат (Wanat, 2007) привел серьезные аргументы в пользу гипотетического происхождения тегмена из сегмента X.

Эдеагус (в соответствии с рисунком 30) у Helopini неинвертный (медиальная доля не повернута на 180° вокруг своей оси), что характерно для подавляющего числа чернотелок тенебриоидной ветви, в то время как пимелоидные тенебриониды имеют инвертный эдеагус, что впервые было применено Т. Блэйсделлом (Blaisdell, 1939) для высшей классификации чернотелок, а позже скорректировано Дж. Уоттом (Watt, 1974), который отметил, что инвертный эдеагус также характерен для трибы Amarygmini (Stenochiinae) тенебриоидной ветви.

Вентральные отростки апикальной доли (алы) полностью или частично прикрывают медиальную долю с вентральной стороны. Медиальная доля имеет две спикулообразные области арматурной склеротизации – бакули; ее микроскульптура состоит из шестиугольных ячеек (таких же, как и у наружной кутикулы), которые растягиваются при гидравлическом поступлении внутривагинальной жидкости во время копуляции (Nabozhenko, Löbl, 2009). Базальная доля почти всегда длиннее апикальной, редко обе доли тегмена имеют примерно одинаковую длину. Helopini это единственная группа чернотелок, у которой известен просто устроенный удлинённый внутренний мешок без склеритов и хетовых полей (в соответствии с рисунком 30Б, справа); гонопор располагается терминально (Набоженко, 2006б). Остальные изученные виды тенебрионид (по крайней мере тенебриоидной и пимелоидной ветвей) передают семенной материал посредством слизистого сперматофора (Г.С. Медведев, 2001).

Все многообразие строения эдеагуса в трибе Helopini можно разделить на 2 типа, соответствующих подтрибам *Cylindrinotina* и *Helopina*, внутри которых выделяются подтипы.

Налассоидно-цилиндриноидный тип эдеагуса (подтриба *Cylindrinotina*) (в соответствии с рисунком 30А, 31А–Д). Апикальная доля без коротких шипиков, направленных от вершины вниз, с короткими алами (до половины длины базальной доли), не прикрывающими полностью базальную часть эдеагуса с вентральной стороны; края базальной доли на вентральной стороне соединяются ниже ал.

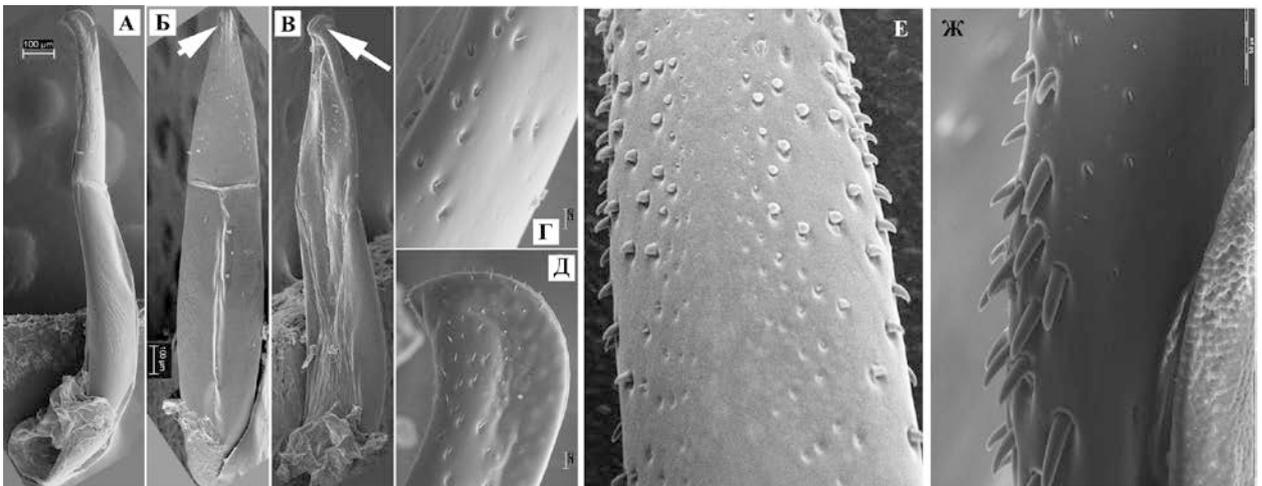


Рисунок 31 – Детали строения налассоидного (А–Д) и апикальной доли хелопиоидного эдеагуса (Е, Ж).

Внутри этого типа выделяются следующие подтипы эдеагуса:

1. Налассоидный. Эдеагус слабо склеротизованный; апикальная доля с парамерами на самой вершине, между которыми заметен тонкий шов; вершина вытянута в уплощенный с боков киль; поверхность апикальной доли вместе с парамерами пунктирована, в каждой точке расположена очень тонкая и короткая щетинка, направленная к вершине (в соответствии с рисунком 31А–Д). Подобное строение эдеагуса характерно для родов *Asialassus*, *Ectromopsis* (кроме *E. bulgaricus*), *Eustenomacidius* (кроме *Caucasohelops*), *Gunarus*, *Nalassus* (кроме *Helopondrus* и частично *Nipponohelops*), *Pseudoprobaticus*, *Stygohelops*, *Turkmenohelops*, *Zophohelops* (кроме *Zophondrus*), *Xanthohelops*, *Xanthomus*. Эта группа родов называется налассоидной (Набоженко, 2005).

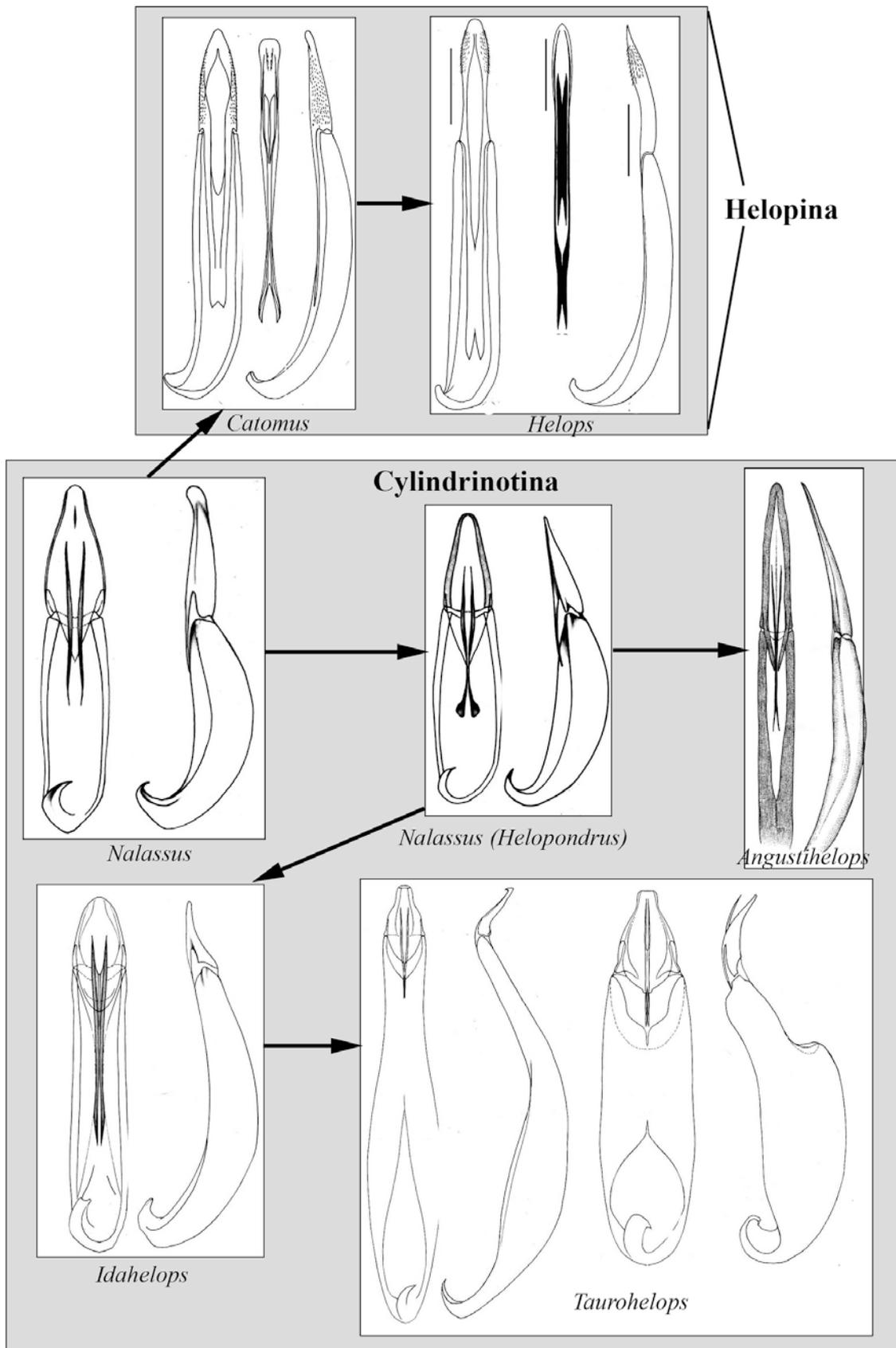


Рисунок 32 – Направления трансформации эдегуса в трибе Helopini (Helopina, Cyldrinatorina).

2. Цилиндринотоидный (в соответствии с рисунком 32). Эдеагус сильно склеротизованный; апикальная доля без выраженных параметров (шов не выражен); вершина уплощенная дорсовентрально; поверхность апикальной части без пунктировки и щетинок. Подобное строение эдеагуса характерно для родов *Angustihelops*, *Cylindrinotus*, *Odocnemis*, *Microdocnemis*, *Reitterohelops*, подрода *Helopondrus* (*Nalassus*), подрода *Caucasohelops* (*Eustenomacidius*), *Armenohelops*, *Idahelops*, *Taurohelops*, *Stenomax*.

В некоторых родах цилиндринотоидный эдеагус трансформировался в:

а) тип «*Armenohelops*» (в соответствии с рисунком 32, *Idahelops*, *Taurohelops*) отличается очень короткой апикальной долей, которая изогнута наружу, а его вершина загнута вверх; основание апикальной доли с дорсальной стороны утолщенное и выступает по сравнению с базальной долей; апикальная доля в той или иной мере уплощена в дорсовентральной проекции. Роды *Armenohelops*, *Idahelops*, *Taurohelops*;

б) тип «*Stenomax*». Апикальная доля загнута так же, как в предыдущем случае, но она длинная, цилиндрическая, острая на вершине (не уплощенная дорсовентрально) и покрыта грубыми, очень длинными продольными морщинами. Номинативный подрод рода *Stenomax*;

в) тип «*Asyrmatus*». Апикальная доля цилиндрическая, не загнутая вверх, с небольшим утолщением на вершине. Подрод *Asyrmatus* рода *Stenomax*.

В случае с типами «*Armenohelops*» и «*Stenomax*» апикальная доля имеет большую подвижность в вентральном направлении, что значительно увеличивает изогнутость копулятивного аппарата (пениса) при его выдвигении и облегчает спаривание (Г.С. Медведев, 2001; Набоженко, 2002).

Преобразование налассоидного эдеагуса в цилиндринотоидный легко проследить на видах с промежуточным типом строения. Так, *Nalassus* (s. str.) *dissonus* имеет сильно склеротизованную дорсовентрально уплощенную апикальную долю (цилиндринотоидный тип), но с остаточным небольшим килем на вершине. Близкородственный вид *Nalassus* (s. str.) *lutshniki* обладает уже типичным цилиндринотоидным эдеагусом. Промежуточное строение эдеагуса наблюдается у видов подрода *Nipponalassus*: *Nalassus lewisi* имеет налассоидный эдеагус с пунктировкой и микрощетинками, однако он гораздо более склеротизованный, чем у видов номинативного подрода, и с очень маленьким килем на вершине, разделенным

тонким швом; близкий к нему *Nalassus andoi* имеет уже полностью сформированный сильно склеротизованный типичный цилиндриноидный эдегус. Таким образом, исходным, по меньшей мере для *Cylindrinotina*, можно считать налассоидный тип эдегуса (в плезиоморфном состоянии), а цилиндриноидный тип и любые его модификации эволюционно продвинутыми (признаки в апоморфном состоянии).

Хелопиоидный тип эдегуса (подтриба *Helopina*) (в соответствии с рисунком 30Б, 32). Апикальная доля с короткими шипиками или шиповидными щетинками, направленными от вершины вниз, с длинными алами, полностью прикрывающими базальную часть эдегуса с вентральной стороны; края базальной доли на вентральной стороне не соединяются. Функция шипиков апикальной доли неясна. Среди тенебрионид похожую шипастую структуру апикальной доли имеют некоторые американские *Alleculinae*, например *Lobopoda* (Campbell, 1966), южноамериканские *Allecula*, *Phediodes*, *Eucaliga*, *Licula*, *Narsodes* (Campbell, 1975) и *Titaenini* (Matthews, Bouchard, 2008). С.М. Яблоков-Хнзорян утверждал, что шипики или щетинки служат для закрепления эдегуса внутри вагины при спаривании (Iablokoff-Khnzorian, 1964), однако это неверно, так как апикальная доля эдегуса, которая не является копулятивным аппаратом, вообще не касается вагины, а находится при копуляции снаружи; шипики не соприкасаются с самкой.

По строению медиальной и апикальной долей хелопиоидного эдегуса можно выделить три основные группы: нефодиноидная, хелопиоидная и катомоидная.

1. Нефодиноидный тип. Бакули медиальной доли не слиты в базальной трети, а широко расставлены (плезиоморфное состояние признака), апикальная доля равномерно покрыта щетинками (плезиоморфное состояние), вершина медиальной доли узко закругленная на вершине (синапоморфия для родов *Nephodinus* и *Adelphinus*).
2. Собственно хелопиоидный тип (в соответствии с рисунком 32, *Helops*) характерен для родов *Helops* s. str., *Raiboscelis*, *Entomogonus*, *Erionura*, *Hedyphanes*, *Physohelops* и *Doyenellus*: медиальная доля с одной острой вершиной.

Последний род характеризуется проще устроенной апикальной долей с почти полностью (кроме вершины и основания) покрытой тонкими шипиками поверхностью, одновершинной дорсальной частью и двухвершинной вентральной частью апикальной

доли (Ardoine, 1958; Nabozhenko, 2015). Остальные 6 родов имеют эдеагус с локализованными только в вершинной трети сильными шипиками (Nabozhenko, Löbl, 2009; Nabozhenko, Keskin, 2017).

3. Катомоидным типом строения эдеагуса (в соответствии с рисунком 32, *Catomus*) обладают остальные роды подтрибы *Helopina*: медиальная доля двухвершинная либо на вершине широко закругленная (в спокойном состоянии кажется двухвершинной).

Катомоидный тип строения, вероятно, является исходным (плезиоморфное состояние) в подтрибе *Helopina*, что подтверждается и строением апикальной доли у многих «катомоидных» родов. Так, у европейского рода *Allardius*, многих американских *Coscinoptilix*, *Xeromorphohelops* апикальная доля несет следы парного склерита – в центре очень слабо склеротизованная, полупрозрачная, а на сторонах четко отграниченно сильно склеротизованная. В ряде случаев такая структура сопровождается наличием небольшого сжатого с боков вершинного киля со следами шва.

Учитывая отчетливую тенденцию к вторичной склеротизации эдеагуса в трибе *Helopini*, можно предположить, что исходным его типом у предковых форм был налассоидный. Дальнейшая специализация шла в двух направлениях: а) дорсовентральное уплощение апикальной доли и редукция ее пунктировки и щетинок с одновременной склеротизацией (цилиндринотоидный паттерн); б) сначала частичная, а потом полная склеротизация апикальной доли, сильное удлинение вентральных отростков апикальной доли, преобразование щетинок апикальной доли в шипики и поворот их от вершины к основанию (хелопиоидный паттерн).

3.1.4.2.2 Генитальный аппарат самки

Генитальный аппарат самок *Helopini* представляет собой, так же как и у самца, телескопически вложенные друг в друга видоизмененные брюшные сегменты и состоит из производных тергита VIII (полукруглая пластика из двух парных склеритов), стернита VIII (поперечная пластинка с боковыми спикулообразными выростами, направленными назад), вентральной спикулы (одного изогнутого длинного стержня, прикрепляющего посредством мембраны к заднему краю стернита VIII (в соответствии с рисунком 33Д, Г) и служащего для прикрепления мышц, фиксирующих положение

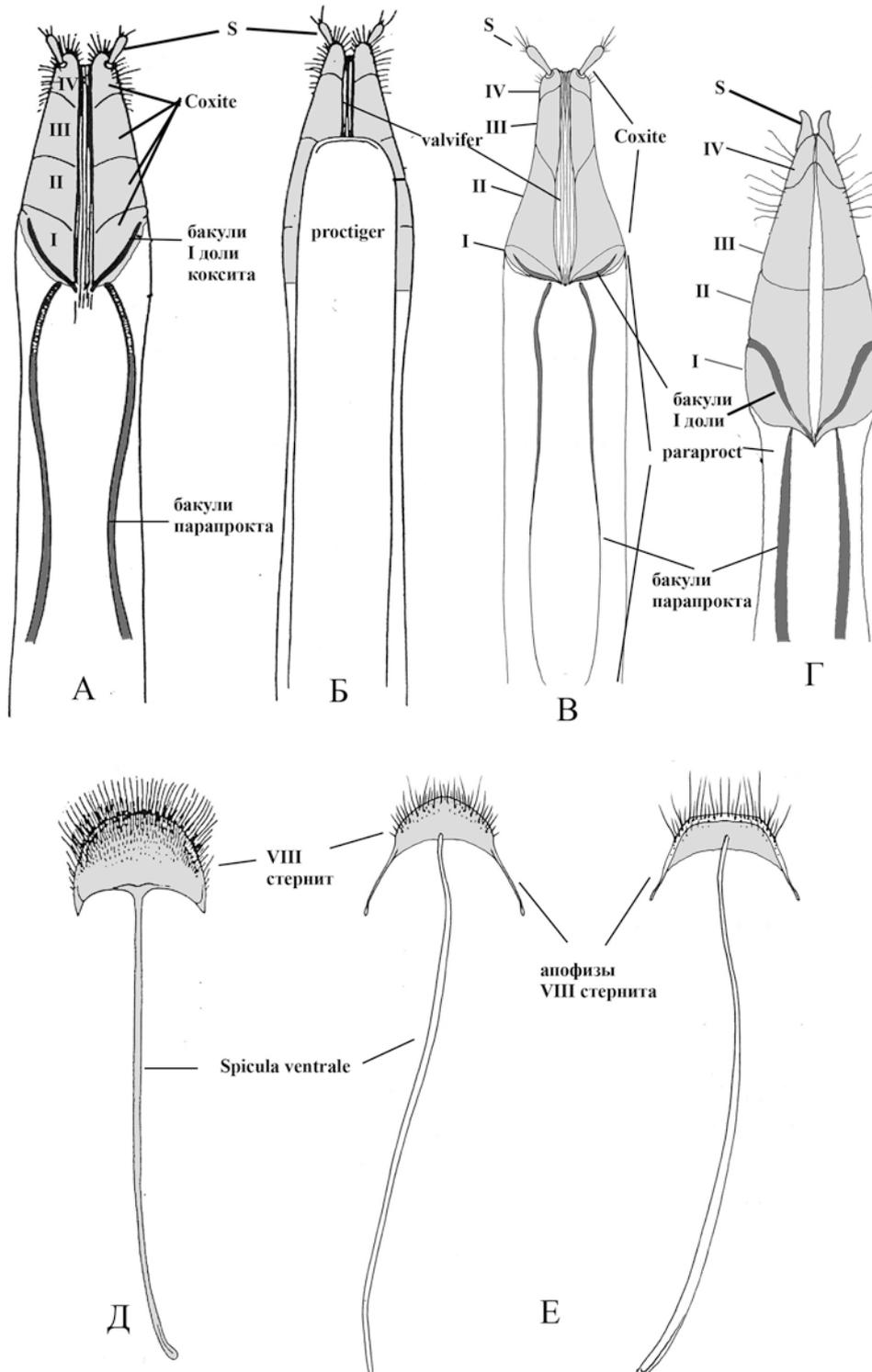


Рисунок 33 – Строение яйцеклада самки в трибе Helorini: А – *Nalassus*, вентрально; Б – то же, дорсально; В – *Socotrphanes*; Г – *Xanthohelops*.

яйцеклада (Г.С. Медведев, 2001)) и собственно яйцеклада, преобразованного сегмента IX. Сверху яйцеклад прикрывается длинным пластинчатым проктигером. Анальное отверстие расположено между проктигером и яйцекладом.

Яйцеклад (в соответствии с рисунком 33) состоит из парапрокта и апикального склерита (кокситы), состоящего из 4 парных долей с удлинненными цилиндрическими стилиями на вершине четвертой пары, слабо склеротизованный, соединяется с абдоминальным сегментом VIII с помощью длинной мембраны, которая остается частично втянутой внутрь, даже когда гениталии полностью выдвинуты наружу; все 4 парные доли кокситы разделены складчатой мембраной – вульвой, которая растягивается при расширении кокситы. Парапрокт представляет собой базальную пару расположенных латерально склеритов, снабжен узкими склеротизованными утолщениями с дорсальной и латеральной сторон – бакулями, обеспечивающими

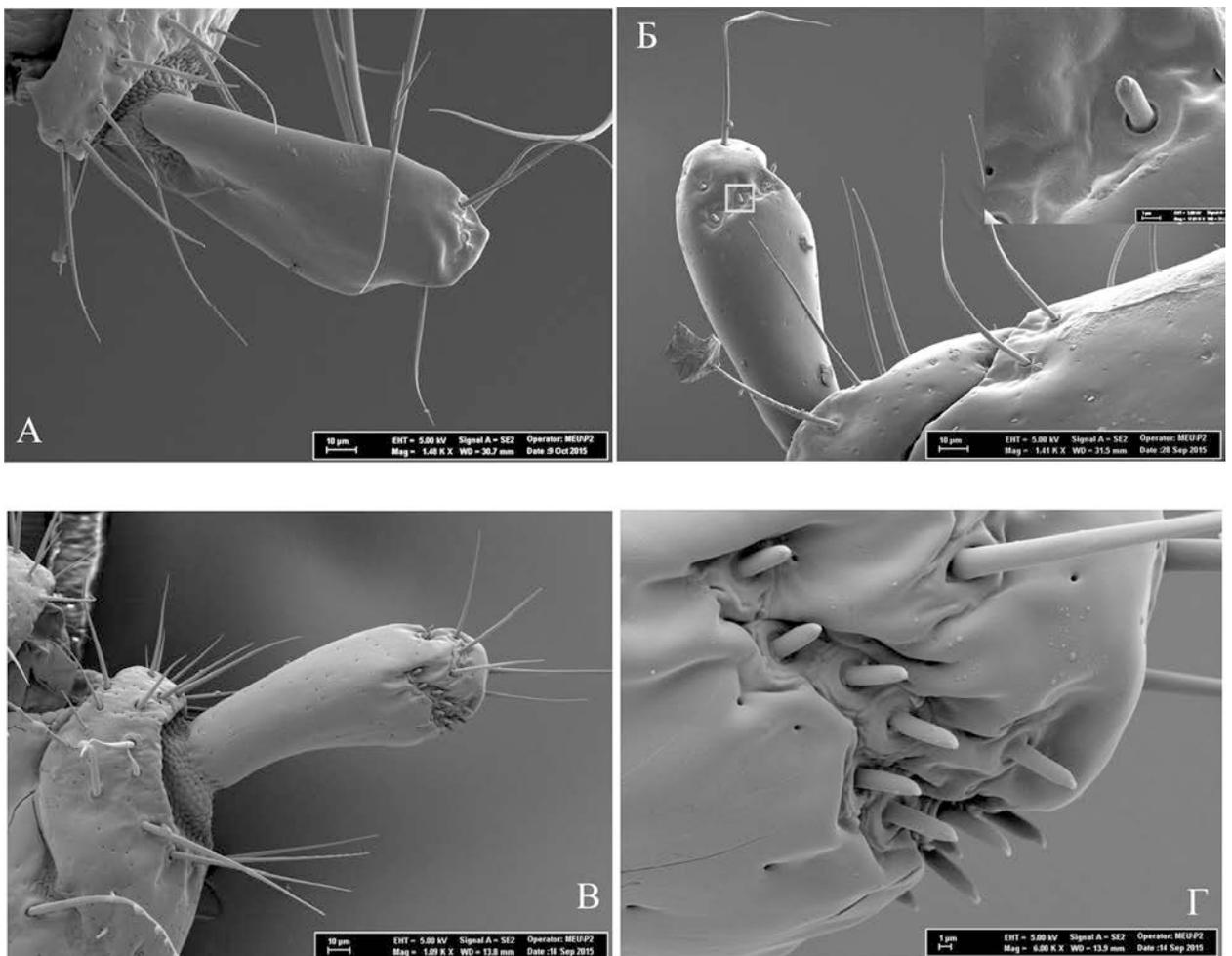


Рисунок 34 – Сенсорный аппарат гоностилей у Helopini: А – *Nalassus plebejus*; Б – *Nalassus szalokii*; В, Г – *Turkonalassus bozdagus*.

упругость яйцеклада. Первая пара долей (вальвифер) также снабжена арматурными бакулями, расположенными почти перпендикулярно бакулям парапрокта. Дистальная часть кокситы образована тремя парами долей, соединенных между собой мембраной,

позволяющей удлиниться яйцекладу при копуляции и яйцекладке. Поскольку представители трибы откладывают яйца в различные щели и пустоты, стили выполняют прежде всего осязательную функцию, в отличие от многих ксерофильных Tenebrioninae (Blaptini, Platyscelidini, Scaurini и др.), у которых лопасти яйцеклада могут быть сильно склеротизованными и расширенными, а стили редуцированы (блаптоидный тип). Блаптоидный яйцеклад выполняет функцию роющего органа (Г.С. Медведев, 2001; Nabozhenko et al., 2018). Исключение в трибе Helopini составляет род *Xanthohelops*, у единственного представителя которого стили сильно склеротизованные, неподвижные, без щетинок (в соответствии с рисунком 33Г). Такое строение свидетельствует о роющей функции яйцеклада. Стили окольцованы короткими базиконическими сенсиллам перед вершиной (в соответствии с рисунком 34Б–Г), однако сама вершина содержит только несколько (5–7) длинных трихоидных сенсилл (в соответствии с рисунком 34А–В). У архаичных *Nalassus californicus* и *N. plebejus* базиконические сенсиллы на вершине стилей не выражены (в соответствии с рисунком 34А). Четвертая доля коксита также несет на вершине кольцевой ряд длинных трихоидных сенсилл.

Яйцеклад Helopini носит архаичные черты, присущие многим представителям подсемейства Tenebrioninae: несросшиеся доли коксита; бакули парапрокта продольные, а вальвифера поперечные; не модифицированные и не редуцированные слабо склеротизованные стили; не модифицированная (не преобразованная в лопасти или склеротизованные выступающе вершины) 4 доля коксита. Тем не менее ряд признаков можно считать продвинутым по сравнению с примитивным лагриоидным типом яйцеклада (Tschinkel, Doyen, 1980; Matthews et al., 2010): стили расположены латеродорсально, а не терминально; 4 доля коксита дисковидная, а не длинная и цилиндрическая; длина парапрокта существенно превышает длину коксита (а не равна или меньше длины коксита). Все эти модификации связаны с тем, что Helopini откладывают яйца в глубокие щели почвы (большинство) или отмершей древесины (некоторые виды). Чинкель и Дж. Дойен (Tschinkel, Doyen, 1980) выделяют для яйцеклада Helopini и особый тип «Helopine» с сильно удлинённым парапроктом, но сближают его по остальным признакам с общим тенеброидным «Tenebrionine»-типом. В отличие от остальных представителей подсемейства Tenebrioninae доли парапрокта у Helopini сросшиеся в длинную трубку. Это связано с тем, что именно парапрокт телескопически вворачивается в брюшную полость в спокойном состоянии.

Строение яйцеклада в трибе Helopini весьма однообразное (за исключением упомянутого *Xanthohelops*) и почти не отличается у большинства групп. Некоторые закономерности можно проследить лишь в строении 1-й доли коксита. В случае, если бакули расположены косо относительно продольной оси тела (в соответствии с рисунком 33В), это соответствует плезиоморфному состоянию (*Nalassus*), если поперечно (в соответствии с рисунком 33В, Г) – то апоморфному. П. Сифуэнтес-Руис с соавторами (Cifuentes-Ruiz et al., 2014) пыталась применить размер стилей и форму стернита VIII для целей филогении, однако так называемые короткие и длинные стили, так же как и форма стернита VIII с длинными и короткими отростками, характерны для многих родов Helopini со всем спектром переходов, поэтому филогенетическая значимость этих признака сомнительна.

3.1.4.3 Половые протоки самки

Половые протоки самки играют важную роль в систематике семейства Tenerionidae. Строение половых протоков самок чернотелок и их применение для классификации и филогении (в том числе и Helopini) приведены в некоторых обзорных работах (Watt, 1974; Tschinkel, Doyen, 1980; Doyen, 1993; Г.С. Медведев, 2001; Набоженко, 2005; Cifuentes-Ruiz et al., 2014; Nabozhenko, Ando, 2018 и др.). Структура половых протоков самок Helopini и других тенебриоидных чернотелок часто иллюстрируется только в виде общего плана на примере единичных видов (Tschinkel, Doyen, 1980; Cifuentes-Ruiz et al., 2014;), без строения собственно сперматеки (как правило, она не расправлена, исходя из рисунков). Такой подход не очень корректен как для высшей классификации семейства, так и для классификации и филогении собственно Helopini. Между тем строение половых протоков в трибе Helopini очень разнообразно, вплоть до того, что иногда нарушает «стройные» классификации, основанные на типизации этих органов. Следует отметить, что таксономическое значение половых протоков самок у Helopini в значительной степени нивелируется многочисленными отклонениями от общего плана строения по У. Чинкелю и Дж. Дойену, поэтому к использованию протоков в систематике по меньшей мере трибы Helopini следует относиться осторожно.

Морфологические особенности половых путей тесно связаны с их функциональным значением. Сперматека необходима для вмещения и временного хранения спермы, поэтому чем больше объем внутри ее канала, тем большее количество спермы может в него вместиться. Увеличение объема может достигаться двумя разными путями – удлинение или/и расширение сперматеки либо копулятивной сумки:

1. В самом простом случае сперматека отсутствует, но выражена первичная копулятивная сумка (то есть та, которая в процессе эволюции преобразуется в сперматеку), выполняющая ее функцию, как у многих Pimeliinae и Alleculinae (Tschinkel, Doyen, 1980; Doyen, 1993; Matthews, Bouchard, 2008; Chigray, 2018).

2. Расширение сперматеки в виде 1–2 пузырьвидных выростов, нанизанных на короткий канал (Diaperinae), или шаровидная сперматека на вершине канала железы (Stenochiinae, Cnodalonini: *Menephilus*; некоторые Lagriinae (*Anaedus*) (Tschinkel, Doyen, 1980)).

3. Формирование многочисленных каналов, отходящих независимо друг от друга непосредственно от вагины (Lagriinae; Pimeliinae: Edrotini; некоторые Helopini) (Tschinkel, Doyen, 1980; Doyen, 1993).

4. Вытягивание независимых каналов сперматеки в сильно разветвленное дерево с одним общим каналом либо вторичное ветвление одного канала на несколько каналов (некоторые Helopini, Tenebrionini), иногда с дальнейшим их утолщением (Tenebrionini: *Zophobas* (Tschinkel, Doyen, 1980)).

5. Образование одного или нескольких расширенных либо удлиненных резервуаров на сперматеке (Blaptini) (Г.С. Медведев, 2001), иногда в дополнение к длинному каналу (некоторые Helopini) (Nabozhenko, 2001).

6. Формирование вторичной копулятивной сумки (вырост вагины после места впадения сперматеки) как компенсаторного механизма при короткой сперматеке (многие Stenochiinae (Ando, 2003), некоторые Helopini (Набоженко, 2006)).

Для жуков-чернотелок трибы Helopini характерны 3–6 пути, что несколько снижает ценность существующих классификаций, основанных в том числе и на структуре половых протоков самок. Однако если рассмотреть весь спектр половых протоков в трибе Helopini, то можно построить их классификацию на основе типа ветвления (первичного или вторичного), и любые исключения будут подтверждать правило, в

данном случае независимого преобразования половых протоков в подтрибах Helopina и Cylindrinotina.

Вероятно, увеличение внутреннего объема сперматеки в трибе Helopini связано с длительностью периода размножения. У видов с длительным периодом размножения и многоэтапным созреванием половой продукции канал сперматеки устроен гораздо сложнее, чем у видов с коротким периодом размножения и созревания яиц (как у пустынных односезонных Pimeliinae): у пустынных *Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Xanthohelops* с короткой сезонной активностью половые протоки устроены гораздо более просто, чем у лесных или альпийских групп с длительной сезонной активностью.

Функции железы сперматеки не выяснены, и на этот счет существуют различные мнения. Б.Н. Шванвич (1949) склонялся к мысли, что железа служит для разжижения спермы при дальнейшем оплодотворении. Не исключено, что секретистые выделения железы необходимы для временной консервации спермы до оплодотворения, перед выходом яиц.

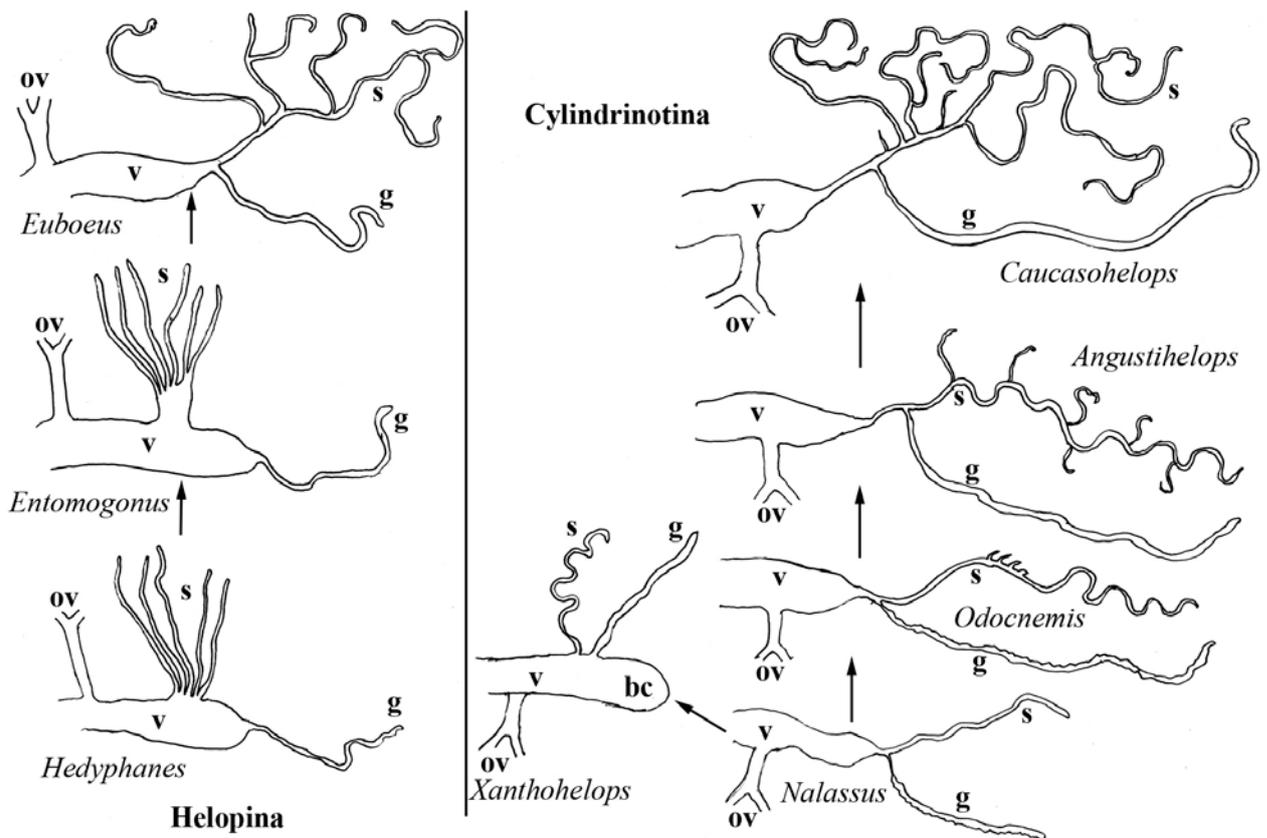


Рисунок 35 – Направления независимого формирования многоканальной сложной сперматеки в двух подтрибах Helopini. v – вагина, ov – яйцевод, s – сперматека, g – железа сперматеки, bc – вторичная копулятивная сумка.

Половые протоки самки у Helopini включают в себя вагину с яйцеводом, сперматеку и железу сперматеки (в соответствии с рисунком 35). От вершины вагины отходит сперматека, в основание которой впадает железа сперматеки, либо сперматека и железа впадают в вагину независимо, но рядом. Сперматека имеет экзодермальное происхождение, поэтому ее внутренние стенки склеротизованы; железа (кроме базального протока) имеет энтодермальное происхождение и, соответственно, соединительнотканную структуру. Железа может впадать в сперматеку на некотором расстоянии от переднего конца вагины (большинство Helopini) или в месте впадения сперматеки в вагину. Проток между местом впадения железы в сперматеку и сперматеки в вагину (если он есть) называется базальным протоком сперматеки. Сперматека всегда скручена в плотный клубок.

Несмотря на разнообразие половых протоков и множество переходных типов строения в трибе Helopini, их можно условно разделить на несколько типов:

Налассоидный тип половых протоков (сперматека с одним не ветвящимся каналом или с вторичным ветвлением) и его варианты (подтриба Cyldrinoctina):

а) собственно налассоидный: один короткий канал сперматеки и короткая железа (железа и сперматека короче половины длины тела), базальный проток короткий или хорошо выражен (в соответствии с рисунком 35, *Nalassus*). Этот самый простой тип строения сперматеки в трибе Helopini характерен для многих налассоидных (*Nalassus*, *Zophohelops*, *Xanthomus*, *Ectromopsis*, *Eustenomacidius* s. str., *Turkmenohelops* и др.) и некоторых цилиндринотоидных (*Taurohelops*, *Armenohelops*, *Idahelops*) родов. В одном случае (*Xanthohelops*) очень короткая железа и такая же сперматека компенсируются вторичной копулятивной сумкой (В соответствии с рисунком 35, *Xanthohelops*);

б) переходный налассоидно-цилиндринотоидный: один длинный канал сперматеки и длинная железа (железа и сперматека значительно длиннее половины длины тела), базальный проток не выражен, а если выражен, то сильно утолщенный (род *Odocnemis*);

в) цилиндринотоидный: железа длиннее половины длины тела, сперматека короткая или длинная, но всегда с очень короткими агрегированными отростками в базальной части, базальный проток выражен или нет (в соответствии с рисунком 35, *Odocnemis*). Такой тип строения характерен для многих цилиндринотоидных групп

(*Cylindrinotus*, многие *Odocnemis*, *Reitterohelops*, *Microdocnemis*, подрод *Helopondrus* рода *Nalassus*) и для налассоидного *Pseudoprobaticus*, у которого добавляется склеротизованный широкий резервуар в основании сперматеки;

г) переходный цилиндриноидно-псевдохелопиоидный: железа и сперматека длинные (длиннее половины длины тела), базальный проток не выражен; сперматека с относительно длинными и несколькими короткими отростками, расположенными равномерно по всей длине (в соответствии с рисунком 35, *Angustihelops*). Такой тип строения характерен только для *Angustihelops*;

д) псевдохелопиоидный: сперматека длиннее тела, ветвится на множество длинных каналов, а также содержит несколько коротких каналов, железа длинная, длиннее половины длины тела, базальный проток выражен (в соответствии с рисунком 35, *Caucasohelops*). Этот вариант строения половых протоков имеет только подрод *Caucasohelops* рода *Eustenomacidius*. Приставка «псевдо-» означает, что ветвление сперматеки имеет вторичный характер в отличие от собственно хелопиоидного, где множественные каналы первичные (изначально непосредственно впадают в вагину, а потом только из сперматеки в месте впадения формируется общий ствол и происходит дальнейшее ветвление).

Весь спектр выделенных вариантов половых протоков отражает от а) до д) полный переход от самой простой (плезиоморфное состояние) налассоидной сперматеки (в соответствии с рисунком 35, *Nalassus*) до наиболее сложно устроенной псевдохелопиоидной (апоморфное состояние) (в соответствии с рисунком 35, *Caucasohelops*). Налассоидный вариант характерен для многих тенебрионид из подсемейства *Tenebrioninae* (Tschinkel, Doyen, 1980), даже для высокоспециализированных ксероморфных групп, например *Scaurini* (Nabozhenko et al., 2018).

Хелопиоидный тип строения (сперматека с многочисленными первичными каналами, от двух и более), его варианты:

а) лагриоидный (в соответствии с рисунком 35, *Hedyphanes*): сперматека с многочисленными (5–6) длинными неветвящимися каналами, отходящими рядом непосредственно из вагины, одна или две железы без клапана. Этот вариант характерен для родов *Hedyphanes*, *Physohelops* и *Entomogonus*, причем у последнего вагина в месте

впадения каналов образует уже слабо выраженное выпячивание (будущий общий канал) (В соответствии с рисунком 35, *Entomogonus*);

б) катомоидный: сперматека с двумя каналами и общим стволом, базальный проток выражен (*Catomus*);

в) хелопиоидный (В соответствии с рисунком 35, *Euboeus*): сперматека с многочисленными ветвящимися каналами разных уровней, базальный проток выражен или нет. Этот вариант характерен для большинства родов трибы Helopini;

г) незотоидный: железа впадает в сперматеку или в апикальную часть вагины посредством одностороннего клапана в основании. Этот клапан может быть с отростком (*Helops*, *Nesotes*) или без него (*Socotraphanes*, *Doyenellus*).

Как и в случае с налассоидным типом половых протоков, указанные варианты у Helopina отражают весь спектр усложнения организации сперматеки от а) до г). Однако, в отличие от *Cylindrinotina*, многоканальная сперматека имеет первичное ветвление, то есть многочисленные каналы в исходном состоянии отходят от вагины и в дальнейшем в месте их впадения из вагины образуется общий ствол для многочисленных ветвей. Таким образом, плезиоморфное состояние характерно для лагриоидного варианта, а апоморфное для незотоидного. Совершенно различный характер обособления и ветвления сперматеки свидетельствует о независимой трансформации этой структуры в процессе эволюции двух ветвей Helopini.

3.1.5 Микроскульптура, окраска и опушение покровов

Микроскульптура сформирована поверхностными слоями кутикулы. У всех Helopini она имеет простую полигональную (в частности гексагональную) структуру, развитую в той или иной степени. Большинство лесных видов обладает слабо развитой микроскульптурой с очень сглаженными гексаэдрами. У некоторых групп микроскульптура на верхней стороне тела не выражена (*Asialassus*, отдельные *Tarpela*, *Nautes*, многие *Nalassus*, *Gunarus*). Чем более выражена микроскульптура, тем более матовыми выглядят покровы (при рассмотрении без специального оборудования). У ксерофильных представителей трибы Helopini (*Reitterohelops*, *Hedyphanes*, *Entomogonus*) гексагональная микроскульптура преобразована в черепицеобразную, где каждый гексаэдр приподнят с одной стороны. Видимый блеск покровов связан со

сглаживанием или почти полным исчезновением гексагональной микроскульптуры верхней, иногда и нижней стороны тела (лесные виды рода *Nalassus*, *Asialassus*, *Tarpela*, *Nautes*, *Odocnemis*).

Макроскульптура образована щетинконосными или сенсиллярными ямками и морщинками, которые в значительной степени варьируются в разных группах и часто используются в диагностических целях. Щетинконосные ямки у большинства представителей подтрибы *Cylindrinotina* и мелких представителей *Helopina* неглубокие, часто или редко расположенные, с четкими краями, без следов специализации. У многих хелопиоидных групп небольшие ямки трансформированы в глубокие и широкие лунки (*Euboeus*, *Helops*, *Entomogonus*, *Hedyphanes*), которые, в свою очередь, могут преобразовываться в рашпилевидные ямки (многие *Hedyphanes*, *Euboeus* s. str.) и у высокоспециализированных групп в зерна на надкрыльях (подрод *Granulophanes* рода *Hedyphanes*, подрод *Granulogonus* рода *Entomogonus*, *Pseudoprobaticus*), прогипомерах (некоторые *Hedyphanes*, *Entomogonus*), метэпистернах и эпиплеврах (*Granulogonus* рода *Hedyphanes*). При максимальном развитии зерна очень крупные, приподнятые и густо расположенные (*Pseudoprobaticus*, некоторые *Euboeus* (*Pelorinus*)). В отдельных случаях микрогранулы развиваются как не зависящие от пунктировки элементы макроскульптуры на прогипомерах (например *Euboeus* (*Pelorinus*) *granicollis*).

Морщины. Морщинистая поверхность часто представлена на прогипомерах. Преобразование щетинконосных ямок в удлиненные углубления (морщины) – характерная трансформация при дорсовентральном уплощении латеральных сторон переднегруди (прогипомер и пронотума). Морщинистость может быть 2 типов – с очень длинными продольными морщинами и с короткими беспорядочными. Оба типа морщинистости прогипомер встречаются независимо в различных родах трибы *Helopini*. В редких случаях выражена комбинированная макроскульптура прогипомер – беспорядочные морщинки и отчетливые точки (*Eustenomacidius*, *Catomus*, эоценовый *Stenohelops klebsi*). У *Tarpela* морщины прогипомер преобразуются в глубокие, резкие продольные ребра. Единственный род с продольно морщинистым стернитом переднегруди – *Asialassus*.

Еще одна структура с часто выраженными продольными морщинами – надкрылья. В этом случае каждая морщина отходит от стримальной точки, пересекая

междурядье, причем глубина морщин зависит от глубины стриальных точек и рядов. Наиболее характерны морщинистые междурядья для родов *Helops* и *Euboeus (Pelorius)*.

Помимо морщинистости прогипомер, продольные либо беспорядочные морщинки почти всегда развиты на боках абдоминальных венитов.

Можно предположить, что пунктировка прогипомер без морщинистости соответствует плезиоморфному состоянию, так как грубая пунктировка прогипомер из круглых ямок представлена у палеоценового вида *Cryptohelops*. У эоценового *Stenohelops klebsi* выражена комбинированная скульптура с пунктировкой и морщинами.

Опушение. Степень опушенности определяется длиной трихоидных щетинок в щетинконосных ямках. Большинство представителей трибы имеет голое тело (щетинки очень короткие и не видны невооруженным глазом). Опушение (очень длинные щетинки, называемые волосками) развито преимущественно среди псаммофилов в ксероморфных группах Helopini, хотя встречается и у некоторых мезофильных неотропических *Tarpela* и палеарктических родов (Nabozhenko, 2001; Leo, Liberto, 2004; Keskin, Nabozhenko, 2012). Полностью равномерно опушенным телом обладают многие виды родов *Catomus*, *Gunarus*, *Pseudoprobaticus*, *Euboeus* (подрод *Helopotrichus*), *Stygohelops*, *Idahelops*, а также отдельные виды *Hedyphanes* и *Odocnemis*. Криптическое опушение наблюдается среди видов рода *Nephodinus*, у которых прилегающие густые волоски образуют отстоящие друг от друга пятна, в результате чего тело кажется пятнистым. Гораздо чаще встречается опушение различных частей тела: вентральной стороны либо только головы, вершины надкрылий, анального венрита. Характерной особенностью Helopini является наличие волосистой щетки в центре венритов самцов – признак, появляющийся независимо в различных группах (*Nalassus*, *Reitterohelops*, *Cylindronotus*, *Deretus*), – либо обширных областей, занятых густым опушением, на нижней стороне тела (например метавенрита и первых 2 брюшных венритов у *Nipponalassus*). Всегда опушенными являются придатки тела: ноги и антенны, – причем локализация и густота опушения используется даже для диагностики родов. Плезиоморфным состоянием является неопушенное тело.

Окраска покровов. Большинство представителей Helopini обладает темной окраской, бурой или черной. Светло-желтую или желто-рыжую окраску имеют псаммофильные виды, обитающие в толще песка в приморских дюнах (*Xanthomus*, *Sabularius*, *Ceratopelius*, *Gunarus*) (Ferrer, Whitehead, 2002) либо в песчаных пустынях

(род *Xanthohelops*, подрод *Microhedyphanes* рода *Hedyphanes*) (Набоженко, 2006; Nabozhenko, Lillig, 2013).

Синяя окраска, синеватый или зеленый оттенок характерны для родов *Helops* (Nabozhenko, Keskin, 2017), *Entomogonus* (Nabozhenko, Tichý, 2011), *Raiboscelis* (Nabozhenko, Löbl, 2009), *Hedyphanes*. Многие лесные виды обладают темно-бронзовым или медным металлическим блеском с зеленоватым оттенком: подроды *Caucasonotus* и *Helopondrus* рода *Nalassus* (Набоженко, 2001), род *Asialassus* (Nabozhenko, Ando, 2018, in litt.), некоторые *Cylindrinotus* (*C. batesi*) (Nabozhenko, 2015b), *Odocnemis* (Nabozhenko, Keskin, 2016), *Stenomax* s. str. Оптическая (переливающаяся металлическая) окраска характерна для видов рода *Tarpela* и некоторых представителей рода *Asialassus*.

Пигментные покровы с криптической окраской известны у некоторых представителей рода *Adelphinus* (Nabozhenko, 2015a) и рода *Afrohelops* (Schawaller, 2012). Пигменты у Helopini не отличаются разнообразием, светлые – охристые или желтые, темные – светло- или темно-бурые.

Окраска и блеск иногда используются в видовой и родовой диагностике, но имеют небольшое значение для систематики трибы, поскольку в большинстве случаев адаптивны и развиваются независимо в различных группах Helopini.

3.1.6 Сенсорные органы покровов

Чернотелки трибы Helopini обладают трихоидными (и их производным – хетоидными), базиконическими и целоконическими сенсиллами на разных участках тела (табл. 3). Наиболее подробно сенсорные органы чернотелок рассматривались в работе Г.С. Медведева (1977), который изучил в качестве примера антеннальные сенсиллы одного вида, *Helops caeruleus*. 10–11-й антенномеры этого вида несут густые волосковидные образования и притупленные на конце конусы, расположенные на длинных конусовидных выростах кутикулы. Среди других чернотелок тенебриоидного комплекса Helopini имеют довольно простую организацию сенсорного аппарата, который сравнивается Г.С. Медведевым с таковым у трибы Volitophagini. Изучение других групп Helopini показало довольно однородный состав антеннальных сенсилл (Keskin, Nabozhenko, 2015). Все антенномеры равномерно покрыты трихоидными сенсиллами среднего размера (волосковидные образования, согласно Г.С. Медведеву),

расположенными на небольших кутикулярных возвышениях на вершине члеников и в небольших углублениях на остальной поверхности. Длинные и торчащие осязательные трихоидные сенсиллы локализуются в апикальной части антенномеров, а на 11 антенномере равномерно по всей поверхности. Базиконические сенсиллы (притупленные конусы, согласно Г.С. Медведеву), несущие хеморецепторы, локализуются в вершинной части антенномеров 9–11 и сидят в небольших углублениях на зерновидных выростах кутикулы. В отличие от многих чернотелок тенебриоидного комплекса для *Helopini* не характерна концентрация базиконических сенсилл с образованием сложных комплексов, расположенных на мембранах, однако агрегация базиконических сенсилл на вершинном антенномере наблюдается у *Turkonalassus* (в соответствии с рисунком 36), плакоидные сенсиллы также отсутствуют.

Таблица 3 – Типы сенсилл на различных участках тела чернотелок трибы *Helopini*

Участки тела	Тип сенсилл
Эпикраниум	трихоидные
Ротовые органы	трихоидные
Антенны	трихоидные + базиконические (11-й антенномер)
Проторакс	трихоидные, трихоидные + целоконические (<i>Taurohelops</i>)
Мезо- и метавентрит	Трихоидные
Надкрылья	трихоидные (<i>Gunarus, Pseudoprobaticus, Tarpela, Xeromorphohelops, Hedyphanes, Entomogonus, Socotrphanes</i>), трихоидные + целоконические (остальные роды)
Абдомен	трихоидные
Ноги (кроме голеней)	трихоидные
Голеня	трихоидные, трихоидные + трихоидные шиповидные, трихоидные + трихоидные шиповидные + + целоконические (<i>Nalassus plebejus</i>)

Терминалии самца (параметры)	трихоидные (<i>Cylindrinotina</i>) трихоидные шиповидные (<i>Helopina</i>)
Яйцеклад самки	трихоидные + базиконические (стили яйцеклада)

Сенсорные органы на других участках тела *Helopini* ранее не изучались и не использовались в систематике трибы. Наиболее распространенными на всех участках тела являются однотипные трихоидные сенсиллы с перфорированной поверхностью.

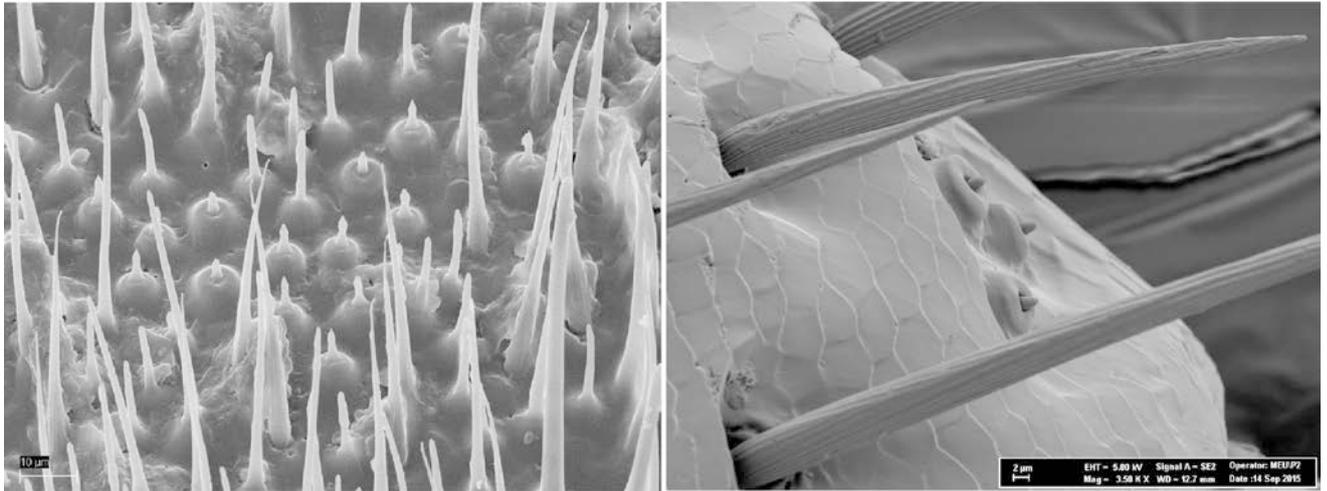


Рисунок 36 – Сенсорные органы 11-го антенномера: слева – не сгруппированные базиконические сенсиллы у *Taurohelops*, справа – сгруппированные базиконических сенсилл у *Turkonalassus*.

Для голеней всех *Helopini* характерно сочетание хетоидных шипообразных и трихоидных сенсилл, причем хетоидные локализованы на наружной поверхности голеней (Nabozhenko, Löbl, 2009). Единично у некоторых видов на голених расположены целоконические сенсиллы (*Nalassus plebejus*) (в соответствии с рисунком 37Е).

Уникальными среди всех чернотелок являются сложные сенсорные органы на надкрыльях и других участках тела, образованные целоконическими сенсиллами (в соответствии с рисунком 37А-В, Д, Е). Внутренняя структура и функция целоконических сенсилл у насекомых не до конца изучена, предположительно, они выполняют функцию терморцепторов. Проведенные нами в лабораторных условиях опыты показали, что по меньшей мере у *Helopini* эти сенсиллы содержат и гигрорцепторы. Сенсорные структуры на надкрыльях и иногда на пронотуме развиты в различной степени у всех *Helopini*, за редким исключением. Образование сенсиллярных комплексов с целоконическими сенсиллами не свойственно для других *Tenebrionidae*,

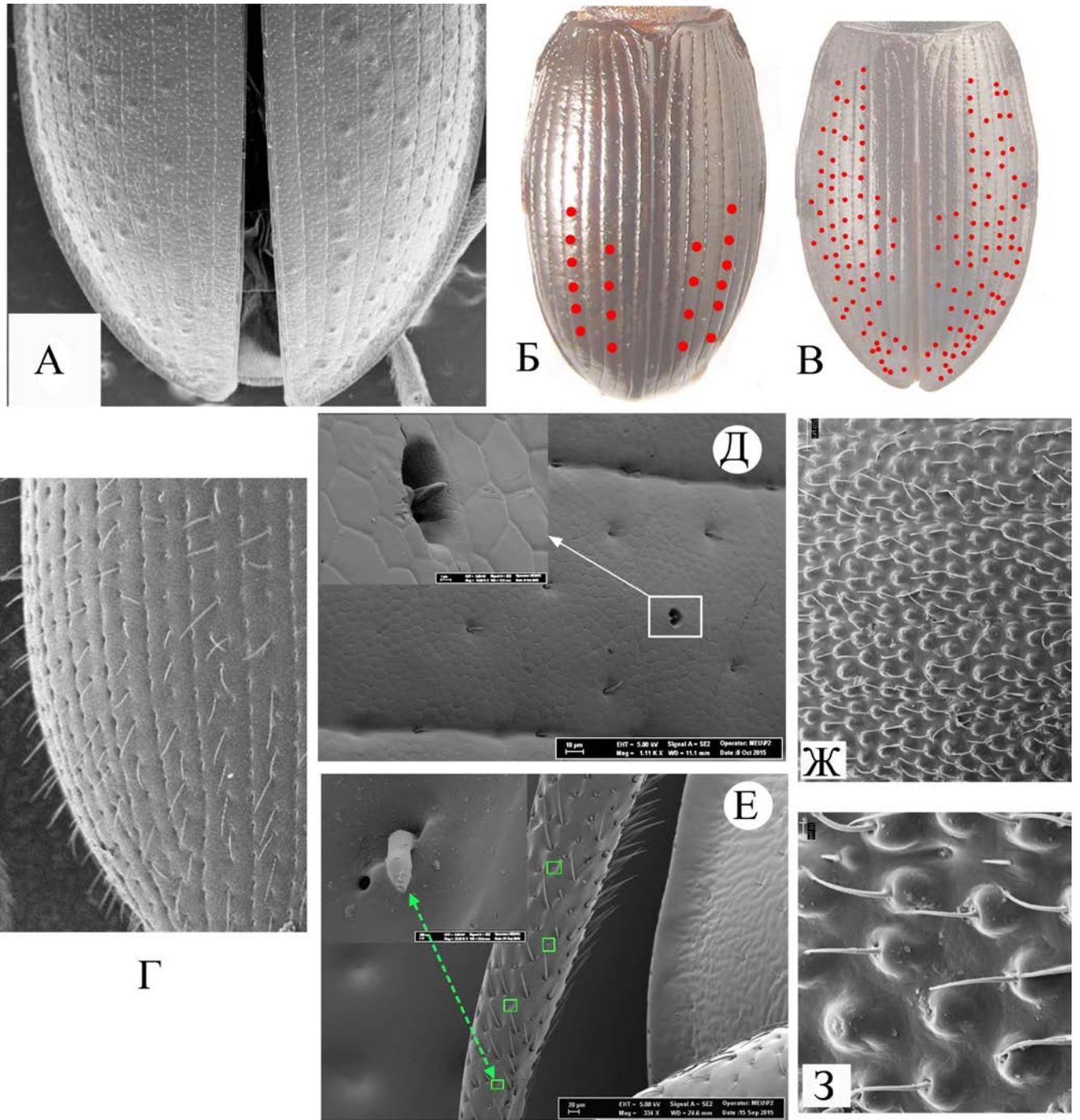


Рисунок 37 – Топология и редукция целоконических сенсилл у Helopini. А – зерна с целоконическими сенсиллами на надкрыльях *Idahelops alpagutae*; Б – локализация целоконических сенсилл на надкрыльях *Stenohelops gayirbegi*; В – то же, *Odocnemis torosica*; Г – ряды трихоидных сенсилл (при отсутствии целоконических) на надкрыльях *Gunarus hirtulus*; Д – простая целоконическая сенсилла на надкрыльях *Nalassus plebejus*; Е – то же, на передней голени; Ж, З – трихоидные сенсиллы на зернистой поверхности надкрылий *Pseudoprobaticus granipennis*.

что подтверждает монофилию трибы. Сложные сенсорные органы из термо- и гигрорецепторов на надкрыльях компенсируют отсутствие таковых на антеннах. Среди других жуков целоконические элитральные терморекцепторы найдены у трех видов Curculionidae (Krishnan et al., 2017), но они отличаются формой и структурой от сенсилл Helopini.

Специализированные целоконические сенсиллы расположены в середине междурядий, тогда как неспециализированные трихоидные сенсиллы равномерно

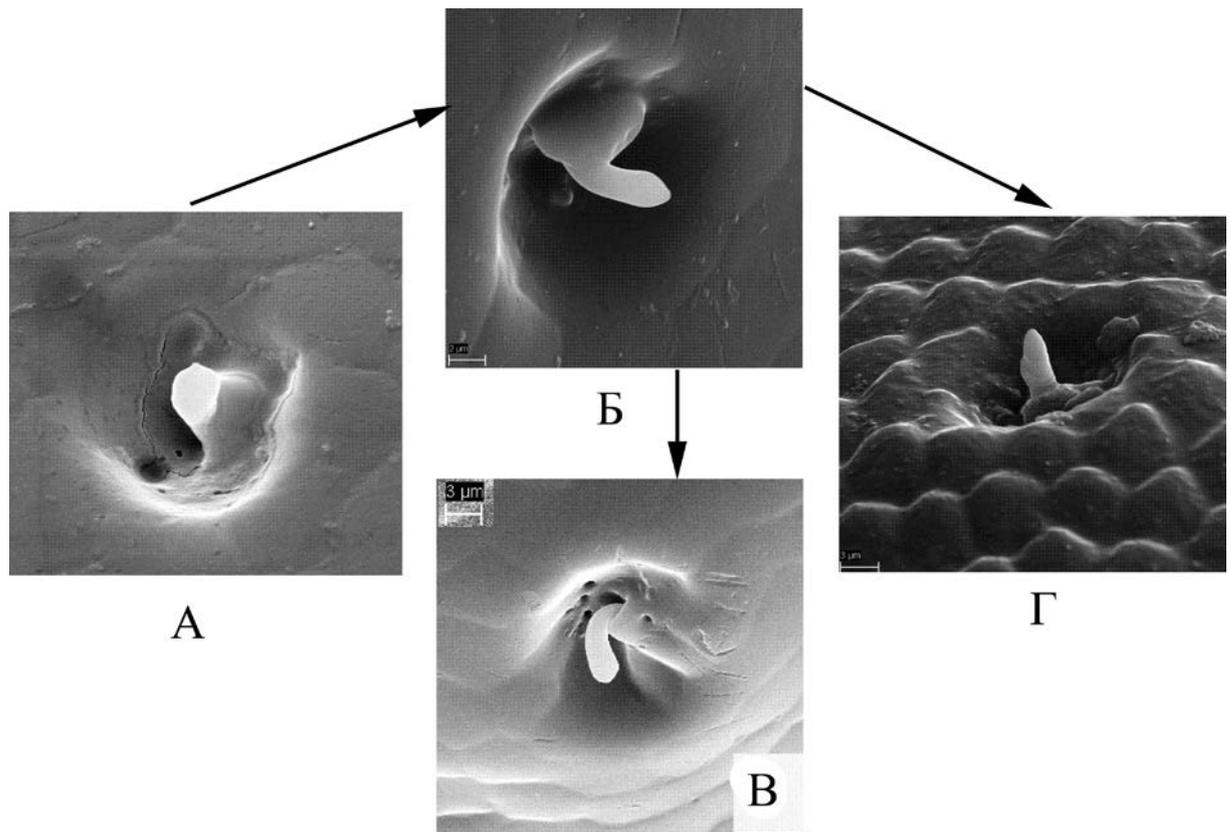


Рисунок 38 – Трансформация целоконических сенсилл на надкрыльях в трибе Helopini: А – *Nalassus lineatus*; Б – *Ectromopsis tantilla*; В – *Angustihelops allardi*; Г – *Reitterohelops kulzeri*.

покрывают всю поверхность как междурядий, так и рядов. Наиболее архаичное строение целоконического органа: короткая слабо изогнутая или прямая сенсилла, не расширяющаяся к вершине, расположена в маленькой круглой, не приподнятой ямке с четкими краями; дно ямки с 1 порой (в соответствии с рисунком 38А). Это строение (налассоидный тип) соответствует плезиоморфному состоянию. Через ряд переходных состояний образуется наиболее сложный сенсиллярный комплекс (одокнемоидный): сенсилла длинная, сильно изогнутая и расширенная к вершине, ее основание прикрито

выступом ямки или крышечкой; вокруг сенсиллы от 2 до 5 пор; весь комплекс расположен в глубокой ямке и приподнят в виде бугорка. У ксерофильных групп (*Reitterohelops*, *Eustenomacidius*) наблюдается частичная редукция целоконических сенсилл, при которой они уменьшаются в размерах, а вершина становится конической (в соответствии с рисунком 38Г). Полная редукция отмечена у пустынных фитофагов *Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Stenotrichus*, *Xeromorphohelops*, *Socotrphanes* и высокоспециализированных супралиторальных псаммофилов (например, *Gunarus*) (в соответствии с рисунком 37Г). Целоконические сенсиллы также редуцированы у *Pseudoprobaticus*, у которых надкрылья густо покрыты зернами с трихоидными сенсиллами (в соответствии с рисунком 37Ж, З).

Наиболее сложный специализированный сенсиллярный комплекс имеют представители родов, обитающих в биотопах, характерных для горных ландшафтов Голарктики, с неустойчивыми суточными и сезонными температурой, влажностью и освещенностью (в соответствии с рисунком 37В). У *Odocnemis*, *Taurohelops* и *Idahelops*, у которых целоконические сенсиллы расположены внутри гранул или зерен на надкрыльях (Keskin, Nabozhenko, 2011, 2012, 2015; Nabozhenko, Keskin, 2016), а также у некоторых видов родов *Euboeus* (*Pelorinus*), *Stenohelops* (*S. gayirbegi*) (Nabozhenko, Keskin, 2009), *Deretus* (*D. hajeki*, *D. bezdeki*), *Nautes* (*N. nodulosus*), *Apterotarpela* (Nabozhenko, Ando, 2018). У *Deretus bezdeki* выражены два типа гранул с сенсиллами на надкрыльях – очень крупные и маленькие (Purchart, 2012, 2013).

Важными являются топология и густота целоконических сенсилл на междурядьях надкрылий (в соответствии с рисунком 37Б, В). Как правило, сложность организации целоконического сенсиллярного комплекса коррелирует с густотой и локализацией целоконических сенсилл на надкрыльях. У групп с налассоидным сенсиллярным комплексом ямки с сенсиллами расположены на нечетных междурядьях (обычно на третьем, пятом и седьмом) только на вершинной половине надкрылий, количество варьируется от 3 до 8 на одно междурядье. У групп с хорошо развитым целоконическим сенсиллярным комплексом бугорки или зерна расположены на всех междурядьях, обычно на всей поверхности надкрылий, но в наибольшей степени развиты на вершине и по бокам надкрылий (в середине надкрылий сенсиллы приближены по строению к налассоидному типу); количество у разных видов варьируется от 5 до 20 на каждом междурядье. Некоторые *Stenohelops* из подрода *Stenomaleis* имеют комбинированное

расположение целоконических сенсилл: бугорки с хорошо развитым целоконическим сенсиллярным комплексом представлены на нечетных (на третьем, пятом и седьмом) междурядьях на вершине надкрылий, а просто устроенные целоконические сенсиллы локализованы на нечетных междурядьях. Кроме надкрылий простые целоконические сенсиллы иногда встречаются на пронотуме (*Taurohelops*) и на передних голенях (*Nalassus plebejus*). Целоконические сенсиллы или бугорки с сенсиллами иногда применяются в родовой и видовой диагностике (Keskin, Nabozhenko, 2011, 2012, 2015; Purchart, 2012, 2013; Nabozhenko, Keskin, 2016). Сложные комплексы с целоконическими сенсиллами возникают независимо в различных группах Helopini, поэтому их использование в филогении и системе трибы Helopini ограничено.

3.1.7 Половой диморфизм и изменчивость

Половой диморфизм хорошо выражен у большинства видов трибы. Самцы всегда имеют более стройное тело с длинными конечностями. Связано это с активными поиском партнера преимущественно самцами. Самки часто отличаются от самцов более крупным и массивным телом, значительно более короткими антеннами с более коротким вершинным антенномером; особенно ярко диморфизм в размерах выражен среди видов рода *Hedyphanes*, где самка может быть в 3 раза крупнее самца.

В подтрибе *Cylindronotina* (а в подтрибе *Helopina* только у некоторых видов *Deretus*) самки часто отличаются от самцов отсутствием волосяного пятна на 1–3 абдоминальных вентритах.

Самцы из родов *Cylindrinotus*, *Odocnemis*, *Asialassus*, *Taurohelops* хорошо отличаются от самок строением передних, средних, иногда и задних голеней.

Очень часто половой диморфизм проявляется в отличном от самки строении расширенных передних и средних лапок самца. Хорошо проявляется половой диморфизм в группе видов *femoratus* рода *Cylindrinotus*, где самки имеют матовые надкрылья и сильно блестящие голову и переднеспинку, тогда как самцы полностью блестящие. Возможно, менее гладкая и скользкая поверхность надкрылий самки способствует удержанию самца на самке во время копуляции. Вторичные половые признаки самцов часто используются для диагностики видов и надвидовых таксонов, определение по самкам в некоторых случаях затруднительно.

Изменчивость морфологических признаков. Географическая и внутривидовая изменчивость в трибе Helopini, как правило, выражена хорошо, что привело к появлению многочисленных синонимов (например, 4 вида *Hedyphanes*, найденные на Кавказе, были описаны под десятью различными названиями). Изменчивы размеры и отдельные пропорции тела, форма пронотума, скульптура, микроскульптура и пунктировка поверхности тела. У некоторых видов очень изменчивы цвет и блеск тела (*Nalassus lineatus*, *N. gloriosus*). Весьма изменчиво количество и расположение зубцов на внутренней стороне голени самцов *Cylindrinotus*, *Microdocnemis* и *Odocnemis*. Наиболее стабильные диагностические признаки – форма парамер, бакулей пениса, стернита VIII самца, структура эпиплеврона. Тем не менее, и эти признаки иногда неустойчивы. Так, виды *Cylindrinotus* имеют более стабильные внешние морфологические признаки, тогда как строение гениталий отличается широкой изменчивостью. Изменчивость половых протоков самки иногда проявляется в разном количестве коротких отростков на сперматеке. Все это необходимо учитывать в диагностике таксонов Helopini.

3.2 Преимагинальные стадии

Яйцо. Краткое описание яйца *Helops caeruleus* имеется лишь в работе Н. Филлипса (Phillips, 1953). Нами изучены яйца *Nalassus sareptanus*, *N. brevicollis*, *Cylindrinotus funestus*, *C. femoratus*. Яйца, как правило, молочно-белые, блестящие, удлиненно-овальные и слегка изогнутые, длиной 0,7–1,2 мм и шириной 0,3–0,5 мм. Хорион имеет очень тонкую сетчатую микроскульптуру.

Личинка. Строение личинок в трибе Helopini имеет большое значение в систематике Helopini и в целом соответствует таксономическим группам трибы, отражая эволюцию двух основных ветвей (хелопоидную и цилиндринотоидную). В ранних работах XIX века описания были весьма короткие, а рисунки схематичные (Blanchard, 1837; Westwood, 1839; Perris, 1840, 1857, 1876; Mulsant, 1854; Schiödt, 1877–1878;). Очень большое значение в изучении личинок трибы имеют работы М.С. Гилярова с соавторами (Бызова, Гиляров, 1956; Gilyarov, Svetova, 1963), который впервые применил признаки личинок в систематике Helopini. Значительно позже особенности строения личинок были использованы для усовершенствования классификации трибы (Nabozhenko, Gurgenedze, 2006; Purchart, Nabozhenko, 2012).

К настоящему времени известны личинки 16 видов из 10 родов Helopini и куколки для 3 родов (Steiner, 1995; Bouchard, Steiner, 2004; Cherney, 2005; Nabozhenko, Gurgenidze, 2006; Purchart, Nabozhenko, 2012; Bellavista, Sparacio, 2012; Fancello, 2017).

3.2.1 Строение личинок

Тело личинок обычно слабо изогнутое (в соответствии с рисунком 39). Покровы слабо склеротизованные по сравнению с ксерофильными почвообитающими личинками



Рисунок 39 – Личинка III возраста *Nalassus sareptanus*. А – вид сбоку; Б – вид сверху; В – вид снизу; Д – брюшные тергиты VI–IX; Е – брюшные стерниты VI–IX; Ж – голова и грудные сегменты, вид сбоку; З – голова и грудные сегменты, вид снизу.

тенебрионид (Blaptini, Scaurini, опатроидные и пимелоидные чернотелки и т.д.), блестящие. Окраска тела от бело-желтой (у псаммофильных видов) до светло-коричневой. Окраска тергитов равномерная, (равномерная склеротизация покровов). Сегменты тела параллельносторонние дорсально, а абдоминальные немного расширяются от I к IX сегменту. Тергиты у видов подтрибы *Cylindrinotina* почти гладкие, иногда с очень тонкой морщинистой (*Nalassus*, *Odocnemis*, *Cylindronotus*) или сетчатой (*Zophohelops*) микроскульптурой, у видов подтрибы *Helopina* (*Helops caeruleus*, *Hedyphanes seidlitzi*) тергиты с грубой поперечной морщинистостью (часто и с тонкой пунктировкой), по бокам часто переходящей в сетчатую микроскульптуру. Тергиты VI–VIII с крупными лункообразными ямками (В соответствии с рисунком 39Г, Д), иногда такие ямки выражены только тергитах VII и VIII (*Helops*) или только на тергите VIII (*Deretus*). Задний край тергитов с каемками тонкой продольной морщинистости. Ширина каемок обычно не превышает 1/4 длины самого тергита. Поверхность тергитов, иногда и стернитов (*Nalassus brevicollis*) с парными щетинками (или с двумя парами щетинок), расположенными ближе к заднему и переднему краям сегмента.

Голова овальная, слегка наклонена к продольной оси тела (в соответствии с рисунком 39Ж). Поверхность эпикраниума морщинистая, с неясной пунктировкой, эпикраниальные швы слабо заметные. «Клипеус» у большинства видов с 2 дискальными и 2 парами латеральных щетинок по бокам. Лобный склерит с 1–3 парами длинных щетинок. Ряд щетинок расположен с каждой стороны щечной поверхности головы, вокруг глазков. «Клипеус» выпуклый, трапециевидный, с 4 длинными щетинками попарно по средней поперечной линии. Глазки отсутствуют или слабо развиты. Антенны 3-члениковые, апикальный антенномер с сенсорной областью или с широким сенсорным бугорком (*Deretus*), только у *Nalassus* (*Helopondrus*) 3-го антенномер в виде маленького бугорка с едва заметной сенсорной областью.

Лабрум (в соответствии с рисунком 40А, Б, 41Г, Д, 42Б, В, Е, Ж). Наружная поверхность лабрума с 2 (*Cylindronotina*) или с 4–6 (*Helopina*) длинными дискальными и с 8–10 длинными краевыми хетами. У *Euboeus* (*Pelorinus*) помимо длинных краевых хет имеется ряд многочисленных коротких щетинок. У *Odocnemis* (*Heloponotus*) между краевыми и дискальными хетами – две пары колбовидных сенсилл, у других изученных родов они отсутствуют. Внутренняя поверхность диска лабрума с продольным

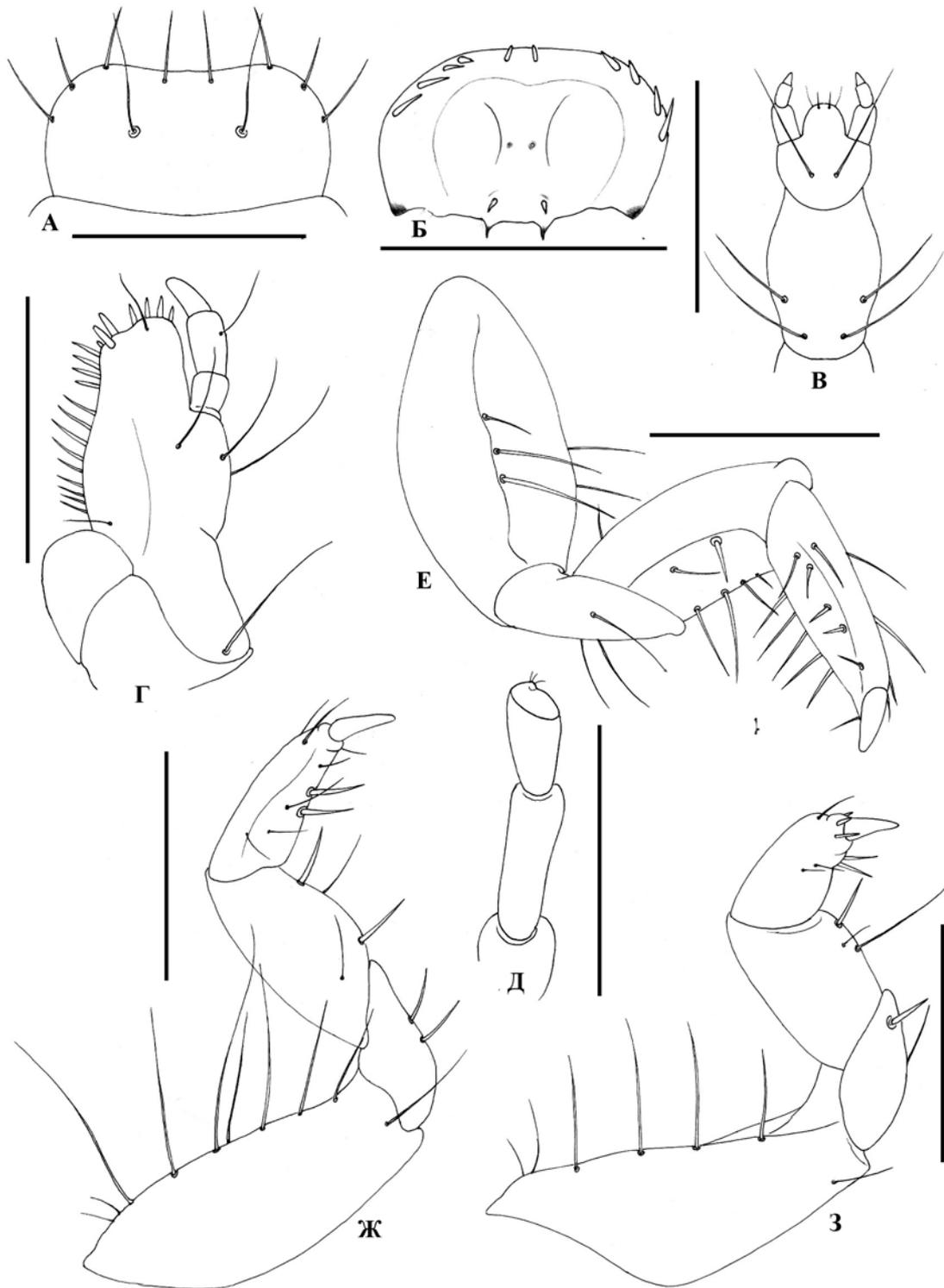


Рисунок 40 – Детали строения личинки *Nalassus sareptanus*: А – лабрум; Б – эпифаринкс; В – лабиум; Г – жевательная лопасть (максилла); Д – антенна; Е – передняя нога; Ж – средняя нога; З – задняя нога.

срединным возвышением, в центре которого локализована, как правило, одна пара длинных дискальных хет, иногда также и несколько пар очень коротких тонких щетинок; наружный край с 8–14 крупными шипиками (у *Hedyphanes seidlitzi* их 18),

которые часто образуют боковые и центральные группы, и с рядом мелких многочисленных щетинок, расположенных беспорядочно.

Мандибулы с сильно выступающим и хорошо склеротизованным молярным выступом и резко суженной резцовой частью. На молярном выступе хорошо видна грубая терка из поперечных морщин, так же как и у имаго. Левая мандибула с 2 вершинными и 1 предвершинным зубцом на внутренней стороне, правая – с двумя вершинными зубцами.

Максиллы (в соответствии с рисунком 40). Жевательная лопасть не подразделена на лацинию и галею, ункус слабо выраженный в подтрибе *Cylindrinotina* и склеротизованный и выступающий в подтрибе *Helopina*. Максиллярная мала с 2 длинными хетами в основании, 3 – по наружному краю и 1 – возле вершины. Внутренний край максиллярной малы с рядом из 8 коротких мощных шипиков и 1 длинной щетинкой на вершине. Кардо и стипес разделены четким швом. Максиллярные пальпомеры 3-члениковые, пальпомер 2 самый длинный, несет длинную щетинку на наружном крае, пальпомер 3 цилиндрический, сужающийся к вершине. Ментум с 4 очень длинными щетинками в базальной части.

Лабрум с 2 длинными щетинками посередине, лигула – с 4 короткими у всех видов *Helopini*. Лабриальные пальпы 3-члениковые, с маленьким коническим апикальным пальпомером. Прементум имеет достаточно большую лигулу, составляющую больше половины его длины. Субментум несет 1, ментум 2 пары длинных хет. Наружная поверхность прементума с 1 парой длинных хет в основании щупика и несколькими парами коротких щетинок, расположенных на язычке. На внутренней поверхности прементума часто есть несколько пар коротких тонких хет.

Ноги (в соответствии с рисунком 40Е, Ж, З) развиты почти одинаково, лишь первая пара едва заметно крупнее остальных, что связано с большим ее значением для передвижения в почве. Однако у *Allardius* размер ног возрастает наоборот, от передней пары к задней. Вооружение ног без мощных шипов. Передние ноги гораздо более густо вооружены, чем средние и задние, обычно с двумя четкими рядами длинных шиповидных и более тонких щетинок на наружной стороне коксы и внутренней стороне трохантера, бедра и голени. На средних ногах также выражены эти парные ряды щетинок, а на задних они почти не проявляются, так как их вооружение очень редкое. Коготок на всех ногах крупный, слегка изогнутый.

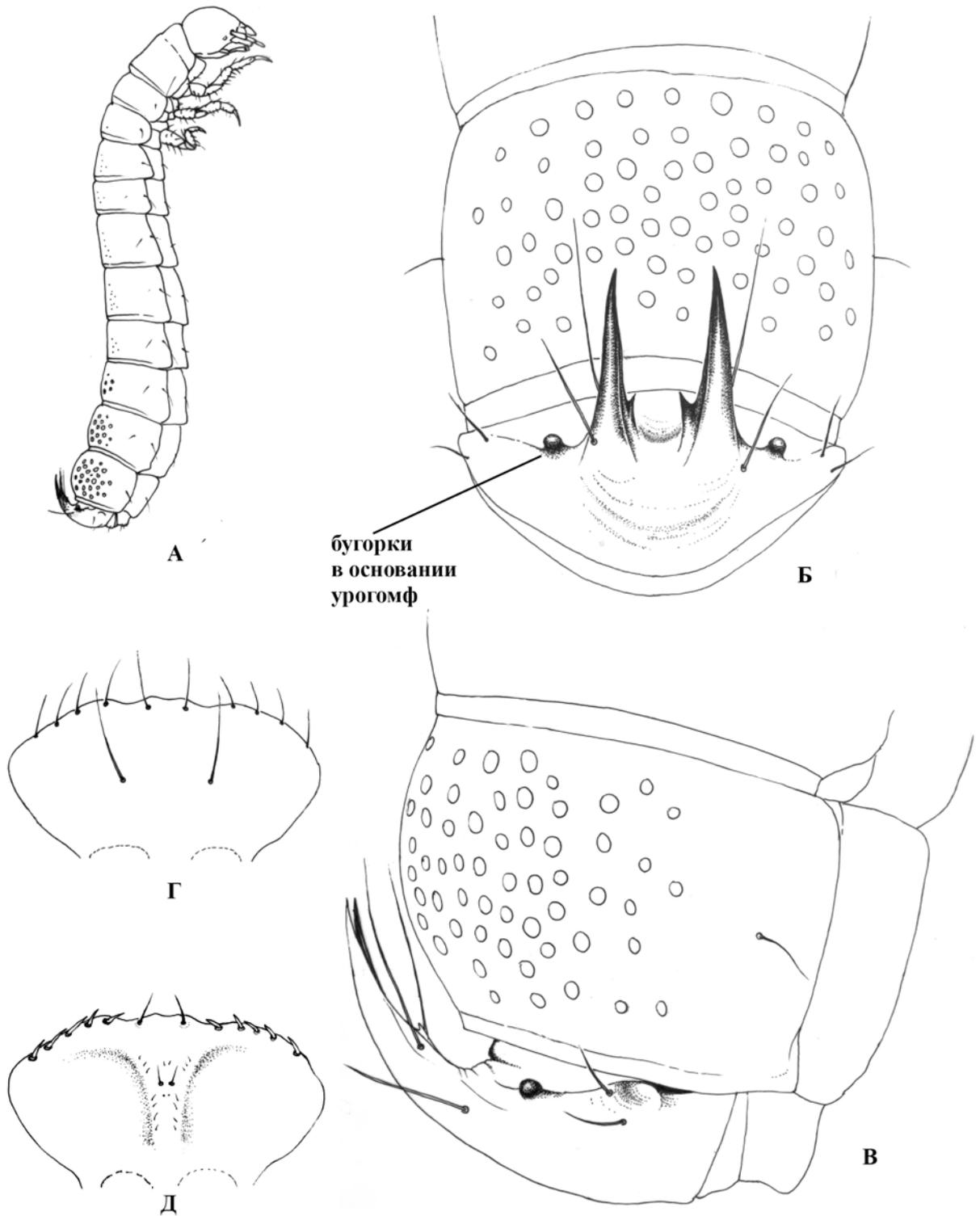


Рисунок 41 – Детали строения личинки *Cyldrinotus gibbicollis*. А – общий вид личинки, сбоку; Б – тергиты VIII и IX; В – то же, сбоку; Г – лабрум сверху; Д – то же, снизу.

Брюшной сегмент VIII (в соответствии с рисунком 39Г, Е, 41Б, В, 42Г, З) часто толще остальных сегментов, с заметно выпуклой поверхностью тергита. Для родов подтрибы *Nelorina* характерно наличие посередине тергита VIII одной-двух пар

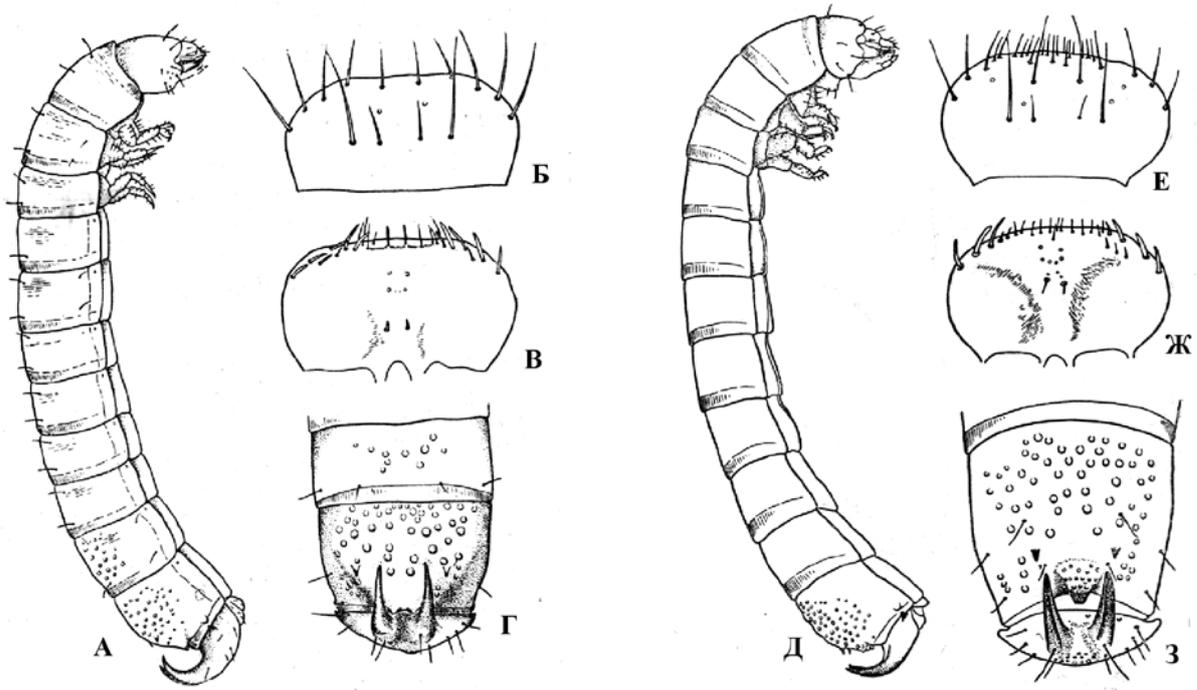


Рисунок 42 – Личинки *Helops caeruleus* (А–Г) и *Euboeus subrugosus* (Д–З). По Бызовой, Гилярову (1956). А, Д – общий вид сбоку; Б, Е – лабрум сверху; В, Ж – лабрум, снизу; Г, З – тергиты VIII и IX.

выростов, шипообразных или бугорковидно закругленных, иногда одной пары шипообразных выростов и непарного выроста позади середины. Исключение составляет *Hedyphanes*, у личинок которого эти выросты редуцированы. Представители подтрибы *Cylindrinotina* не имеют никаких дорсальных выростов на тергите VIII, только лункообразные ямки, общие для всей трибы *Helopini*. Описанные дорсальные выросты характерны также для очень похожих личинок подсемейства *Stenochiinae* (Hayashi, 1966; Steiner, 2014), которые однако не имеют лунковидных ямок на тергите, только пунктировку.

Брюшной сегмент IX поперечный, с сильно развитыми, склеротизованными в вершинной части боковыми выростами (в соответствии с рисунками 39Г, Д, 41Б, В, 42Г, З). Их вершины слегка изогнуты в горизонтальной плоскости вперед и при движении упираются в соответствующие хитинизированные бугорки сегмента VIII. Наружная верхняя часть тергита IX переходит в 2 крупных концевых шипообразных и острых выроста (иногда называемые урогомфами), которые сильно загнуты вершинами к досальной поверхности тергита VIII, кроме высокоспециализированных псаммофильных *Xanthomus* и *Ectromopsis*, у которых эти саблевидные выросты слабо

изогнуты и направлены назад. У видов подтрибы *Cylindrinotina* в основании каждого концевого выроста расположен маленький шипообразный сильно склеротизованный отросток. Поверхность тергита IX с несколькими парами симметрично расположенных хет. Две или одна пара хет расположены также в нижней части у основания саблевидных выростов.

Анальная подпорка (брюшной стернит IX) поперечная, у *Hedyphanes seidlitzi* со складкой в основании и с продольным углублением в передней части. У большинства остальных видов анальная подпорка гладкая, без складок и углублений. Поверхность стернита IX покрыта очень короткими тонкими хетами.

Личинки трибы *Helopini* относятся к тенебриоидному типу, свойственному лесным трибам *Diaperini*, *Bolithophagini*, *Tenebrionini*, *Stenochiinae* и многим другим группам чернотелок тенебриоидной линии, но считаются в целом несравнимо более специализированными (Келейникова, 1963, 1969). Руководствуясь этой логикой, к таким же специализированным можно отнести и большинство личинок подсемейства *Stenochiinae*, весьма похожих на таковых у *Helopini*, которые, однако, имеют неравномерно склеротизованные покровы. Согласно С.И. Келейниковой (1963) личинки тенебриоидного типа обладают наиболее примитивными признаками среди тенебрионид: покровы слабо и неравномерно склеротизованные, границы склеритов прослеживаются нечетко, конечности не несут черт специализации, первая пара ног не отличается по размеру от второй и третьей, сегмент IX несет пару вершинных выростов.

Черты специализации у *Helopini* согласно С.И. Келейниковой (1963, 1969) проявляются в первую очередь в равномерной склеротизации покровов, связанной с переходом большинства *Helopini* к почвенному образу жизни. Концевые выросты IX сегмента хоть и гомологизируются с таковыми у типичных тенебриоидных чернотелок (Келейникова, 1969), сильно модифицированы и склеротизованы и служат скорее для отталкивания при движении в плотных слоях почвы, чем для передвижения в древесной трухе. Чертами специализации можно считать и немного более крупную переднюю пару ног у личинок большинства видов *Helopini*, что может быть связано с большим ее значением для передвижения в почве. Сильные саблевидные выросты сегмента IX, на наш взгляд, не связаны исключительно с передвижением в почве, поскольку ряд групп *Helopini* обитает в трухлявой древесине (*Helops*, некоторые *Deretus*, *Allardius*, *Nautes*, *Tarpela* и др.). Кроме того, у многих представителей подсемейства *Stenochiinae* личинки

имеют абсолютно такие же крупные выросты, но обитают они в трухлявой древесине (Hayashi, 1966; Steiner, 2014, 2016), например *Metaclisa*, *Gliptotus*, *Cibdelis*.

На основании строения личинок можно предположить, что представители трибы Helopini являются переходной экологической группой между типичными лесными мезофильными чернотелками и связанными в своем обитании с почвой. Несмотря на то, что систематика трибы на основе признаков личинок разработана недостаточно, можно подтвердить общее происхождение видов подтрибы *Cylindronotina*, а также наличие близких родственных связей внутри групп цилиндротоидных и налассоидных родов. Обособленность подтриб *Helopina* и *Cylindrinotina*, разделенных на основе строения гениталий самцов, также хорошо подтверждается строением личинок.

Определительная таблица личинок подтриб и групп родов трибы Helopini

- 1(6). Брюшной сегмент IX несет небольшие цилиндрические или конусовидные бугорки в основании концевых саблевидных выростов подтриба *Cylindrinotina*
- 2(5). Лабрум на наружной поверхности диска с 8 краевыми хетами налассоидная группа родов
- 3(4). На брюшном сегменте IX развито кармановидное углубление впереди каждого саблевидного выроста. Покровы от желтых до желто-коричневых *Nalassus*, *Zophohelops*
- 4(3). Брюшной сегмент IX без кармановидных углублений. Покровы белые *Ectromopsis*, *Xanthomus*
- 5(2). Лабрум на наружной поверхности диска с 10 краевыми хетами цилиндричотоидная группа родов (*Odocnemis*, *Cylindronotus*)
- 6(1). Брюшной сегмент IX без цилиндрических или конусовидных бугорков в основании концевых саблевидных выростов подтриба *Helopina*
- 5(6). Тергит VIII без шипообразных или круглых выростов и крупного выроста у заднего края стернита *Hedyphanes*
- 6(5). Тергит VIII перед серединой с 2 или 4 направленными назад шипообразными выростами или закругленными бугорками, иногда с непарным коническим выростом у заднего края тергита.

- 7(8). Тергит VIII с 2 закругленными бугорками в середине. Ноги увеличиваются от передней к задней паре *Allardius*
- 8(7). Тергит VIII перед серединой с 2 или 4 направленными назад шипообразными выростами. Ноги немного увеличиваются от задней к передней паре.
- 9(10). Тергит VIII с 2 широко расставленными шипообразными выростами в середине и 2 еще более широко расставленными такими же выростами позади первой пары *Catomus*
- 10(9). Тергит VIII перед серединой с 2 направленными назад шипообразными выростами и с непарным коническим выростом у заднего края тергита.
- 11(12). Непарный вырост на тергите VIII с одной четкой, сильно склеротизованной вершиной. Поверхность этого выроста бугорчатая. Большие ямки выражены только на тергите VIII. Лабрум с 18–20 краевыми и 6 дискальными щетинками *Euboeus (Pelorinus)*
- 12(11). Непарный вырост на тергите VIII с двумя четкими вершинами или двузубчатой вершиной. Поверхность выроста гладкая.
- 13(14). Вся поверхность тергита VIII и частично тергита VII покрыта большими и глубокими круглыми ямками. Лабрум с 10 краевыми и 4 дискальными щетинками. Большой двухвершинный вырост на VIII тергите без шипов *Helops*
- 14(13). Только поверхность тергита VIII с большими круглыми ямками. Лабрум с 8 краевыми и 2 дискальными щетинками. Большой вырост тергита VIII с 2 короткими шипами *Deretus*

3.2.2 Строение куколок

Куколки известны только для трех таксонов Helopini – *Deretus spinicollis* (в соответствии с рисунком 43) (Purchart, Nabozhenko, 2012), *Helops caeruleus* (Emden, 1947, Черней, 2005) и *Tarpela* sp. (Steiner, 1995).

Покровы склеротизованные, голые, от почти белых до коричнево-желтых (в зависимости от времени начала развития куколки), с более темными и склеротизованными концевыми выростами IX сегмента, глаза и мандибулы также более темные.

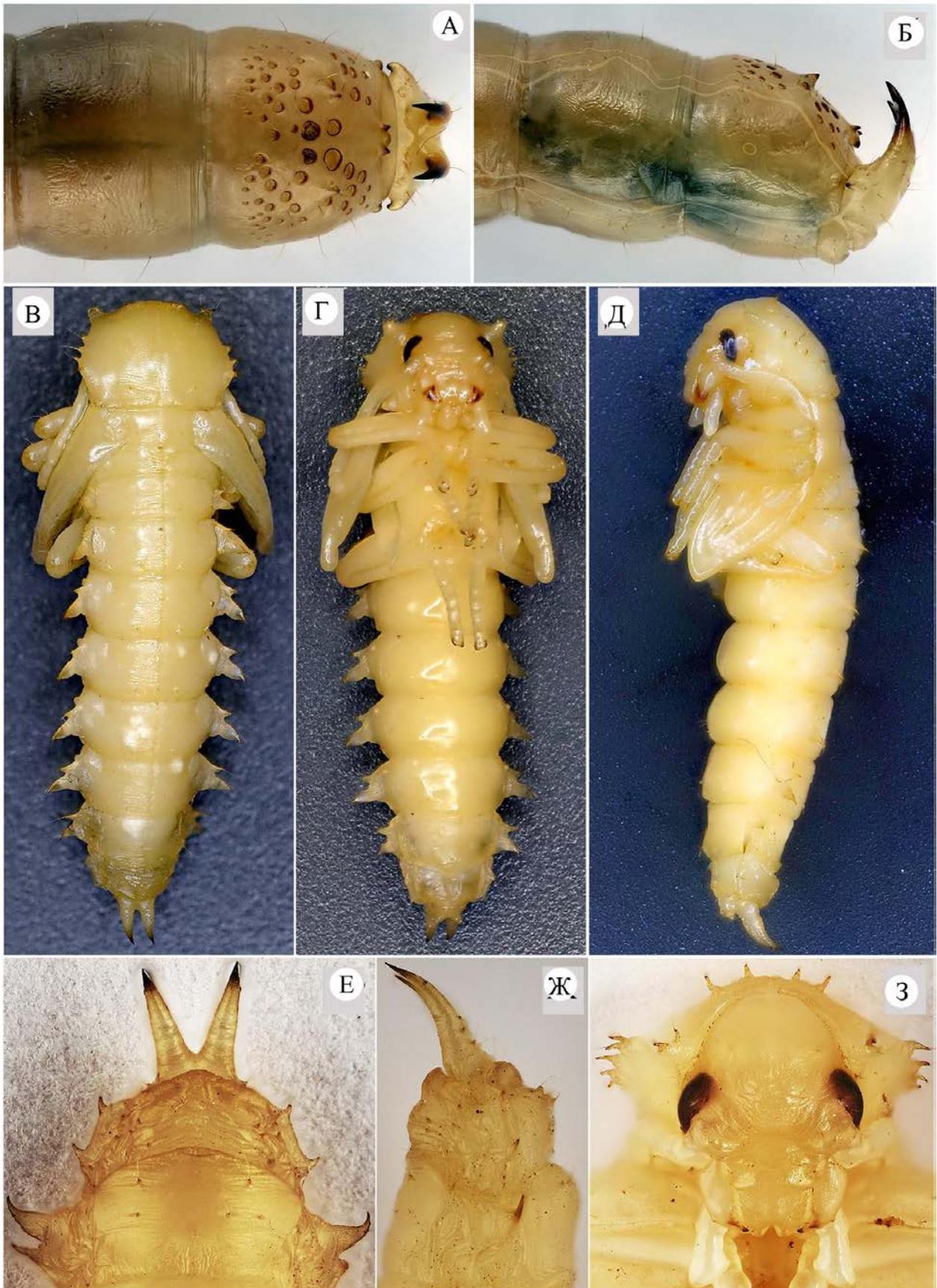


Рисунок 43 – Личинка и куколка *Deretus spinicollis*: А – вершина брюшка личинки, сверху, Б – то же сбоку, В–Д – куколка, Е, Ж – вершина IX сегмента куколки, З – голова куколки.

Голова подогнута на вентральную сторону. Лабрум с глубокой вырезкой посередине. Хетотаксия головы (с каждой стороны головы) у *Deretus spinicollis*: по 2 хеты по бокам от вырезки «клипеуса», по 2 хеты в передней части головы, по 2 хеты на переднем крае головы, по 2 хеты между глазами, по 2 хеты позади глаз. Хетотаксия головы у *Helops caeruleus stevenii*: «клипеус» с тремя парами хет с каждой стороны – впереди, по бокам и посередине; «клипеус» с 4 трапециевидно расположенными шипами, верхняя поверхность головы с редкими щетинками. Мандибулы каждая с 1 щетинкой у вершины и 2 у основания. Антенны сравнительно длинные, доходят до уровня заднегруди. Вершинные антенномеры с кольцом коротких шипиков.

Пронотум по форме сходен с таковым у имаго, его боковые стороны с 4 длинными щетинками, которые у *Deretus* расположены на зубцах (как у имаго). Передний край пронотума с 4 шипиками, поверхность по бокам от центра содержит от 3 до 5 щетинок с каждой стороны; наружные стороны пронотума с шиповидными выростами (от 3 до 6 у обоих родов) с 1–2 щетинками у *Helops* и 1 щетинкой у *Deretus* на вершине каждого из них, задние углы также с шиповидным выростом (или без него у *Helops*) и 1 длинной щетинкой.

Мезоторакс поперечный, к его краям крепятся зачатки надкрылий, зачатки крыльев крепятся к основанию метоторакса. Метоторакс и 1–8 тергиты с продольным углублением и беспорядочной морщинистостью с каждой стороны.

Брюшные тергиты с 1–7 большими лопастевидными выростами с каждой стороны, у *Deretus* – с шарообразными выростами. Каждая лопасть состоит из двух заостренных, вытянутых в шипы выростов. Североамериканские *Tarpela* и палеарктические *Helops* имеют зубчики или шипы на передних и задних лопастях выростов и дополнительный шиповидный маленький вырост на каждой лопасти, тогда как выросты *Deretus* без шипов, зубчиков и дополнительных шиповидных выростов. Каждая лопасть с боков с щетинкой на вершинах. Тергит VIII с двумя небольшими шиповидными выростами, направленными назад, либо без них.

Брюшной сегмент IX со сближенными, слабо изогнутыми саблевидными выростами, которые могут нести несколько крупных гранул с щетинками с вентральной стороны. Подталкиватель слабо развит, дыхальца круглые.

Бедрa с редкими щетинками, голени и лапки голые у *Deretus* или с 1–2 щетинками у *Helops* и *Tarpela*.

Шипы или зубчики на латеральных лопастях брюшка и вершинные саблевидные выросты имеют антипредаторную функцию (Steiner, 1995; Bouchard, Steiner, 2004). Такие структуры вместе с защитными щетинками и шипиками, так же как криптическая или миметическая окраска и габитус, формируются у групп с пассивным антипредаторным поведением и могут быть найдены у многих куколок жуков (Bouchard, Steiner, 2004).

3.3 Морфологические адаптации имаго к условиям обитания

Представители трибы *Helopini* освоили очень широкий спектр битопов и обитают почти во всех ландшафтно-географических зонах за исключением тайги и тундры. Эволюция группы тесно связана с переходом от лесного мезофильного образа жизни к обитанию в открытых ландшафтах степей и пустынь. Во время этого перехода приобретались новые адаптивные механизмы и совершенствовались уже существующие, в том числе и морфологические.

В отдельных работах (Набоженко, 2005) кратко обсуждались основные эволюционные тенденции в трибе *Helopini*. Ниже рассмотрены структуры, наиболее подвергавшиеся, на наш взгляд, преобразованиям.

Согласно взглядам В.Г. Мордковича (1977), процесс адаптации чернотелок к аридным условиям среды шел четырьмя основными путями:

- 1) уход в почву при помощи закапывания;
- 2) уход в почву по мелким, узким полостям;
- 3) уход в почву по крупным полостям;
- 4) жизнь на открытой поверхности почвы и возникновение в связи с этим защитных приспособлений для изоляции трахей и полости тела от сухого горячего воздуха.

В соответствии с этим возникали различные морфологические приспособления. Для *Helopini* характерны третий и частично первый пути. Адаптации для закапывания в некоторой степени развиты лишь у видов родов *Xanthomus* и *Sabularius* (особенно *S. fossor*), которые обитают в толще приморских и приречных песков (Antoine, 1937; Ferrer, Whitehead, 2002). Передние голени *Xanthomus* имеют копательный облик, уплощены и постепенно расширяются к вершине. Внешняя кромка передних голеней у

многих видов слегка зазубрена и несет короткие щетинки. Окраска тела приспособительная: покровы желтые или охристые. Представители этой группы единственные в трибе Helopini, у которых передние конечности выполняют копательную функцию. Helopini с похожими жизненными формами, *Ectromopsis*, *Gunarus* и *Sabularius*, также обитают в толще песков, однако покровительственная охристая окраска развита только у двух последних родов, а передние голени в обеих группах расширены и оттянуты только на вершине. *Gunarus*, в дополнение к указанным признакам, полностью опушен очень длинными торчащими щетинками и характеризуется полной редукцией целоконических сенсилл на надкрыльях, что также связано с обитанием в толще песка.

Большинство герпетобионтных Helopini адаптировались к переживанию неблагоприятных условий путем ухода в крупные или мелкие полости почвы. Наиболее ярко эти адаптации проявились в строении грудного отдела у родов *Hedyphanes*, *Physohelops*, большинства видов *Catomus* (в соответствии с рисунком 20А), *Socotrphanes*, *Xeromorphohelops*: 1) отвесная закраинка основания надкрылий, куда обычно упирается пронотум, отсутствует; 2) плечевые углы отсутствуют или выражены очень неявно; 3) отвесная часть основания переднегруди в районе задних углов не выражена; 4) задние углы пронотума, как правило, широко закругленные, не выдаются. Особенности строения грудного отдела говорят о возможности движения проторакса не только в дорсовентральном, но и в латеральном направлении. Немаловажным фактором увеличения свободы движения проторакса является активное передвижение и питание многих видов этих родов на кустарниковой и травянистой растительности. Следует отметить, что виды вышеуказанных родов являются наиболее ксерофильными представителями трибы и обитают в пустынях и полупустынях Палеарктики (*Hedyphanes*, *Catomus*), Афротропики (*Socotrphanes*) и Неарктики (*Xeromorphohelops*).

Виды большинства остальных родов Helopini не потеряли первичной связи с древесно-кустарниковой растительностью, и в этом случае морфологические преобразования шли в другом направлении. Грудной отдел у них не претерпел таких значительных изменений, как хедифановидный, и характеризуется следующими чертами: 1) отвесная закраинка основания надкрылий, куда упирается задний край пронотума, хорошо выражена; 2) плечевые углы отчетливо выраженные; 3) отвесная часть основания проторакса в районе задних углов пронотума хорошо выражена; 4) задние

углы пронотума могут быть тупыми, но всегда отчетливые, часто выдаются. Такое строение грудного отдела говорит об ограниченной возможности латерального движения проторакса относительно заднегруди и об обитании в узких щелях субстрата.

С передвижением в полостях и трещинах почвы и с адаптацией к обитанию в аридных ландшафтах связаны соответственно форма тела и особенности строения эпиплевр. Для родов *Hedyphanes*, *Xanthohelops* и многих *Catomus* характерна заметно удлиненная, цилиндрическая форма тела. Эпиплевральная карина в этих группах выражена только на вершине, остальная дорсальная часть эпиплевр плавно сливается с плоскостью надкрылий, отделяясь от собственно надкрылий лишь слабо заметной кромкой. Для большинства других родов Helopini (подтриба *Cylindrinotina* за исключением супралиторальных родов с шарообразной формой тела; большинство родов подтрибы Helopina) характерны, в той или иной степени, дорсовентрально уплощенное тело и хорошо выраженный верхний край эпиплевр (боковая кромка надкрылий), который на вершине надкрылий может быть шире 8-го и 9-го междурядий, вместе взятых. Такое строение характерно для видов, обитающих в узких щелях и ведущих скрытный образ жизни.

Строение грудного отдела коррелирует с формой тела и особенностями строения эпиплевр, то есть для групп с хедифаноидным типом строения грудного отдела характерны хедифаноидные форма тела и строение эпиплевр, а для групп с налассоидным грудным отделом – налассоидные форма тела и эпиплевры. Очевидно, что эта корреляция проявляется на фоне общей функциональности этих структур, а именно – способа передвижения в полостях субстрата.

Ксероморфные группы Helopini обладают адаптациями к дефициту влаги. Наиболее четким показателем ксероморфности в различных группах трибы является развитие субэлитральной полости. Наибольшего развития она достигает у единственного представителя рода *Physohelops* – *Ph. freyi* (в соответствии с рисунком 3Д), обитающего в Сирийской пустыне. Форма надкрылий этого вида почти шаровидная, с плотно сомкнутыми по шву надкрыльями. В меньшей степени субэлитральная полость развита у видов родов *Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Catomus*, *Xeromorphohelops*, *Socotrphanes*. Формирование субэлитральной полости у гелопин сопровождается перестройкой надкрылий. Важной адаптацией является изоляция полости от проникновения сухого горячего воздуха: 1) расширение эпиплевр на

вершине (эпиплевры достигают шовного угла надкрылий) (в соответствии с рисунком 19Г, 20В); 2) образование горизонтальной площадки на вершинном скате надкрылий (в соответствии с рисунком 20В); 3) очень плотное сочленение надкрылий и образование сросшегося эпиплеврального мукрона на их вершине. Тенденция к расширению эпиплевр на вершине наблюдается во многих группах Helopini, приуроченных к засушливым ландшафтам (виды родов *Cylindronotus*, ряд видов *Odocnemis*, отдельные среднеазиатские представители подрода *Helopocerodes* рода *Nalassus*). Последние две особенности характерны только для нескольких родственных групп Helopini – родов *Hedyphanes* (хвостовидные отростки выражены у *H. seidlitzi*), *Entomogonus* (хвостовидные отростки выражены у видов подрода *Delonurops*) и очень близкого к *Entomogonus* рода *Erionura*. У большинства мезофильных представителей трибы Helopini эпиплевры не доходят до шовного угла надкрылий (в соответствии с рисунком 19А).

Несмотря на ксерофильность многих групп Helopini, они сохранили ряд признаков, которые говорят о невозможности обитания в резко засушливых условиях (как представители триб Pimeliini, Tentyriini и другие пустынные чернотелки): наличие хорошо развитых мембранозных образований в ротовом аппарате и между брюшными вентритами 3–5 (Г.С. Медведев, 1959) (характерно для всей трибы); слабая склеротизация покровов по сравнению с другими пустынными чернотелками (за исключением американского рода *Xeromorphohelops* имеющего очень твердую и утолщенную кутикулу).

3.4 Морфологические особенности подтрибы Eporlopina

Виды подтрибы Eporlopina (с единственным родом *Accanthopus*) обладают существенными отличиями от остальных Helopini, поэтому мы вынесли их морфологическое описание в отдельный подраздел.

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

Голова. Важнейшим отличием *Accanthopus* от Helopina, Cylindrinotina и вообще от всех тенебрионид является стридуляционный аппарат, расположенный в основании эпикраниума и на внутренней стороне переднего края пронотума. Стридуляционный

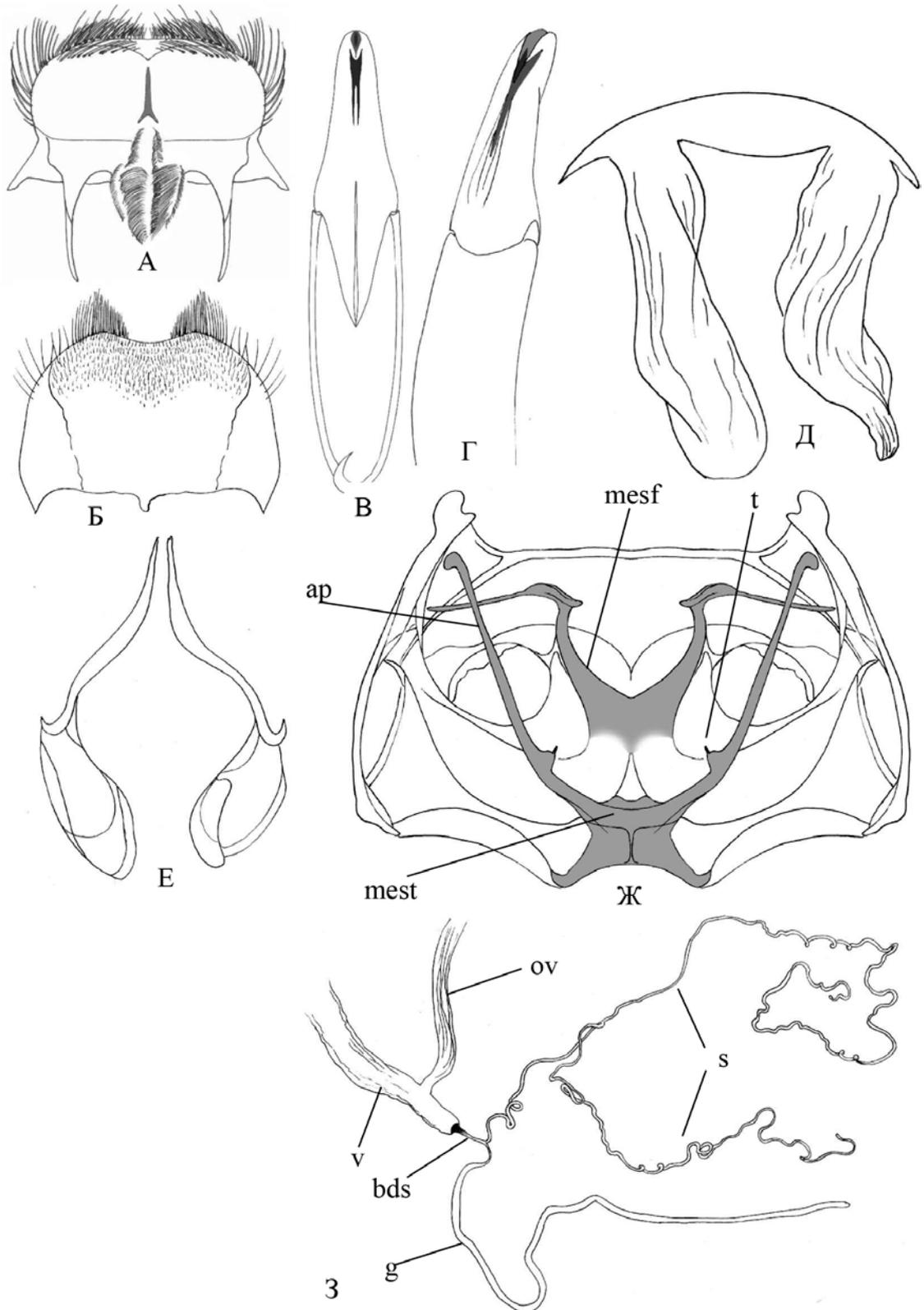


Рисунок 44 – Детали строения *Accanthopus velikensis*: А – эпифаринкс; Б – стернит VIII самца; В – эдеагус дорсально; Г – то же, дорсолатерально; Д – брюшные защитные железы; Е – внутренний стернит VIII и гастральная спикула; Ж – внутренний скелет птероторакса: msf – мезофурка, ap – метапофизы; mest – метэндостернит; З – половые протоки самки: s – сперматека, g – железа, ov – яйцевод, v – вагина, bds – базальный проток сперматеки.

аппарат состоит из длинного, резкого, узкого поднятия, начинающегося окципитальной области и продолжающегося до основания лобной части (у *A. velikensis*) или спрятанного под переднеспинкой (у *A. reitteri*). На поднятии расположено от 135 до 150 очень мелких поперечных насечек, которые при дорсо-вентральном движении головы трутся о выступ на внутренней стороне пронотупа и создают стридуляцию (Dudich, 1920). Ментум с медиальным выступающим бугром у самок 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 (в соответствии с рисунком 44А).

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, в сумме их ширина примерно равна ширине птероторакса на вентральной стороне, в 5 раз шире, чем боковые стерниты птероторакса (мез- и метэпистерны).

Мезовентрит очень короткий и очень широкий, его ширина в 5 раз больше длины, а длина примерно равна диаметру мезококсовых впадин. Метэндостернит (в соответствии с рисунком 44Ж) без ламины, с небольшой загнутой вниз передней пластинкой, тендоны отходят только от полукруглых выростов в основании метапофизов.

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

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 (в соответствии с рисунком 44Д).

Гениталии и терминалии самца. Стернит VIII без глубокой вырезки посередине, только широко дуговидно выемчатый (в соответствии с рисунком 44Б) Гастральная спикула с несоединенными вершинами ветвей, ветви сильно расширенные посередине; ее лопасти крупные, сильно вогнутые, лунковидные (в соответствии с рисунком 44Е). Эдеагус 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 дорсально без видимых щетинок или шипиков, короткая, сильно утолщенная (при рассмотрении сбоку), посередине с очень глубоким и резким продольным вдавлением в вершинной части, разделяющим апикальную долю на две половины, вдавление доходит до вершины; внутренняя часть апикальной доли с резкой, отчетливой продольной областью склеротизации, которая раздваивается на вершине (в соответствии с рисунком 44В, Г).

Гениталии и половые протоки самки. Яйцеклад не отличается от такового остальных *Nelopini*. Вагина на вершине склеротизованная, базальный проток выражен, сперматека с двумя длинными каналами (как у *Catomus*), но железа не превышает сперматеку по длине (в соответствии с рисунком 44З).

4 Палеонтологическая летопись Tenebrionidae

Исследования ископаемых тенебрионид начались с работы Э.Ф. Гермара (Germar, 1837), с описания *Tenebrio effossus* из отложений свиты Рот (поздний олигоцен), братьев Хейденов (С. Heyden, 1859; С. Heyden, L. Heyden, 1866), изучавших вымерших Tenebrionidae из этой же формации, и многочисленных трудов О. Геера с описаниями чернотелок из миоцена Германии (Heer, 1847, 1865), среднемеловых отложений Сахалина (Heer, 1878), палеоцена Гренландии (Heer, 1883). С территории Северной Америки первые ископаемые виды чернотелок (преимущественно пыльцеедов) были описаны в конце XIX века из плейстоцена (Scudder, 1865) и в начале XX века из самого верха эоценовых отложений (Florissant) (Wickham, 1909, 1914 и др.). Из работ начала XX века следует упомянуть знаменитый труд Клебса (Klebs, 1910), в котором приведен каталог чернотелок из балтийского янтаря. Коллекция Клебса к настоящему времени утеряна и таксоны, указанные в его работе, не поддаются верификации. К сожалению, ранние работы по ископаемым Tenebrionidae отличаются крайне скудными описаниями и неотчетливыми иллюстрациями, и поэтому приведенные в них таксоны требуют серьезной ревизии. Большинство ископаемых таксонов в перечисленных трудах отнесено к чернотелкам на основе внешнего габитуального сходства различных частей тела (преимущественно надкрылий) с таковыми у современных таксонов.

В середине XX века наибольший вклад в изучение вымерших тенебрионид вложили Л.Н. Медведев (1969), сделавший информативное описание пыльцеда из поздней юры Каратау, а Г. Хаупт (Haupt, 1950) описал множество до настоящего времени непонятных и требующих ревизии новых родов и видов из эоцена Германии (Geiseltal). Свои определения последний основывал почти исключительно на «гомологизации» скульптуры надкрылий. В дальнейшем исследования ископаемых тенебрионид возобновились только к концу XX века. Был описан ряд видов из миоцена Китая (Shanwang) (Zhang, 1989) и опубликованы монография по инклюзам балтийского янтаря (Larsson, 1978), в которой приводятся опубликованные указания на чернотелкам в этом янтаре, и обзор чернотелок доминиканского миоценового янтаря (Doyen, Poinar, 1994).

Наибольший прогресс в изучении вымерших тенебрионид достигнут в последние 10 лет. Очень важную работу опубликовал А.Г. Кирейчук с соавторами (Kirejtshuk et al.,

2008), который составил каталог всех ископаемых чернотелок мира, включающий более 100 вымерших таксонов тенебрионид, когда-либо упоминавшихся в научной литературе. Этот каталог постоянно пополняется на сайте «Жуки и колеоптерологи» (Kirejtshuk, Ponomarenko, 2018). Значительно дополнены знания о мезозойских тенебрионидах границы юры и мела (Kirejtshuk et al., 2011; Nabozhenko et al., 2015; Chang, 2016). Внесен существенный вклад в познание европейских эоценовых янтарей (балтийского и Уаз) (Kirejtshuk et al., 2010; Nabozhenko et al., 2015, 2016; Alekseev, Nabozhenko, 2015, 2017; Soldati, Nabozhenko, 2017), доминиканского янтаря (Vitali, 2007, 2008) и палеоценовых отложений Мена Франции (Nabozhenko, Kirejtshuk, (2014, 2017).

К настоящему времени известен 121 таксон ископаемых тенебрионид (Kirejtshuk et al., 2008; Кирейчук, 2015, таблица 4), при этом ряд из них определен только до рода. Наиболее разнообразными в различных временных срезах являются дендробионтные чернотелки из подсемейств Alleculinae (32 таксона из триб Alleculini, Gonoderini) и Tenebrioninae (25 родовых и видовых таксонов из 10 триб подсемейства) (таблица 5), что связано с тафонимическими причинами. Среди древнейших юрских и меловых тенебрионид четыре относятся к дендрофильным пыльцедам, а один к лесной трибе Alphitobiini подсемейства Tenebrioninae. Следует отметить очень незначительные отличия нижнемелового *Alphitopsis initialis* от рецентных представителей трибы, что свидетельствует о ранней (возможно, юрской) диверсификации подсемейства Tenebrioninae (Кирейчук и др., 2011; Nabozhenko, Kirejtshuk, 2014). Среди эоценовых чернотелок в находках преобладают Alleculinae и лесные мезофильные виды подсемейства Tenebrioninae, однако некоторые виды современных ксерофильных родов (*Asida*, *Leichenum*) из балтийского янтаря способны внести серьезные коррективы в реконструкцию балтийского «янтарного» леса. Важен также возраст этих таксонов, особенно крупнейшего рода *Asida* (современный подрод *Planasida*) (Soldati, Nabozhenko, 2017), представители которого с малоизмененным обликом ныне обитают в Средиземноморье, а в ископаемом состоянии род известен по меньшей мере из верхнего эоцена, что свидетельствует о гораздо более ранней диверсификации и эволюции этих ксероморфных пимелоидных чернотелок. Другие описанные из балтийского янтаря виды (*Stenohelops*, *Palorus*), не вызывающие сомнений в родовой принадлежности, так же как и *Asida* могут служить маркерами для реконструкции палеоландшафтов. Небольшой (по крайней мере по чернотелкам), но очень интересный материал из

палеоцена Мена (около 60 млн лет) свидетельствует о значительном биологическом разнообразии этого местонахождения в палеоцене Европы. Из этого захоронения известны как представители ксерофильных опатроидных чернотелок (*Paleosclerum pohli*), так и дендрофильные тенебриониды трибы Helopini (*Stenohelops*), современные представители которых обитают в ландшафтах средиземноморского типа (Nabozhenko, Kirejtshuk, 2014, 2017).

Таблица 4 – Список исправлений и добавлений в каталог ископаемых Tenebrionidae (Kirejtshuk et al., 2008; Кирейчук, 2015: https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/teneb_ff.htm)

№	Таксон	Местонахождения ископаемых Tenebrionidae, их формации, горизонты и ярусы	млн л. н.
Подсемейство Stenochiinae			
1	<i>Anthcarohelops molassicus</i> (Heer, 1883) Перенесен из <i>Helops</i> в род <i>Anthracohelops</i> Haupt 1950	Моласс, Лозана, Швейцария; нижний миоцен, аквитанский век (Molasse, Lausanne; Lower Miocene, Aquitanian)	23,0–20,4
2	<i>Anthcarohelops wetteravicus</i> (К. Heyden et L. Heyden, 1865) (Taf IX., Fig. 18) Перенесен из <i>Helops</i> в род <i>Anthracohelops</i> Haupt 1950	Зальцхаузен, Нижняя Саксония, Германия, средний миоцен, лангский-серравальский века (Salzhausen, Lower Saxony, Middle Miocene, Langhian/ Serravallian)	16,0–11,6
3	<i>Pseudohelops</i> Haupt, 1950. Типовой вид <i>Pseudohelops groenlandicus</i> Haupt, 1950 (= <i>Helops molassicus</i> Heer, 1883 nec <i>Helops molassicus</i> Heyden, 1865)	Аумарутигсат, Заячий остров, Гренландия, средний палеоцен, свита Атаникерлук, зеландский век (Aumarutigsat, Haseninsel (Hareøen), Greenland, Paleocene, Atanikerluk Formation, Selandian)	61,7–58,7
Подсемейство Tenebrioninae			
Триба Alphitobiini			
4	<i>Alphitopsis initialis</i> Kirejtshuk,	Хуаньбаньчжоу, Чаомидянь, Китай,	125,5–

	Nabozhenko, Nel, 2011	нижний мел, аптский век, исяньская свита (Huangbanjigou, bed 2, Chaomidian Village, Lower Cretaceous Yixian Formation, Early/Lower Aptian)	122,5
Триба Palorini			
5	<i>Vabole triplehorni</i> Alekseev et Nabozhenko, 2015	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene, Priabonian)	37,2–33,9
6	<i>Palorus platycotyloides</i> Alexeev et Nabozhenko, 2015	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene, Priabonian)	37,2–33,9
Триба Tenebrionini			
7	<i>Tenebrio primigenius</i> Scudder, 1879	Випсоу Крик, Канада, нижний эоцен, ипрский век (Whipsaw Creek, Eocene, Ypresian)	55,8–40,4
Триба Helopini			
8	<i>Cryptohelops menaticus</i> Nabozhenko et Kirejtshuk, 2014	Мена, Франция, палеоцен, свита Мена, танетский или зеландский века (Menat, Paleocene, Menat Formation, Thanetian/Selandian)	61–56
9	<i>Stenohelops (Stenolassus) klebsi</i> (Nabozhenko, Perkovsky et Cherney, 2016) Перенесен из <i>Nalassus</i> в <i>Stenohelops</i> (Nabozhenko et al., in press)	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene, Priabonian)	37,2–33,9
Триба Opatrini			
10	<i>Paleosclerum pohli</i>	Мена, Франция, палеоцен, свита	58.7–

	Nabozhenko, Kirejtshuk, 2017	Мена, танетский или зеландский век (Menat, Paleocene, Menat Formation, Thanetian/Selandian)	61.7
11	<i>Eupachypterus eocenicus</i> Kirejtshuk, Nabozhenko, Nel, 2010	Янтарь Уаз, Ле Кенуа, Франция, нижний эоцен, Суассонская свита, ипрский век (Oise amber, Le Quesnoy, Eocene, Soissonnais Formation, Ypresian)	55,8–48,6
Подсемейство Alleculinae			
Триба Gonoderini			
12	<i>Calcarocistela kirejtshuki</i> Nabozhenko, 2015	Хуаньбаньчжоу, Чаомидянь, Китай, нижний мел, аптский век, исяньская свита (Huangbanjigou, bed 2, Chaomidian Village, Lower Cretaceous Yixian Formation, Early/Lower Aptian)	125,5–122,5
13	<i>Isomira hofeinsorum</i> Nabozhenko in Nabozhenko, Bukejs et Chigray, 2019 in press.	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene, Priabonian)	37,2–33,9
14	<i>Gonodera baygushevae</i> Nabozhenko, Chigray, 2018	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene, Priabonian)	37,2–33,9
Триба Steniopodini			

15	<i>Platycteniopus diversoculatus</i> Chang, Nabozhenko, Pu, Xu, Jia et Li, 2016	Хуаньбаньчжоу, Чаомидянь, Китай, нижний мел, аптский век, исяньская свита (Huangbanjigou, bed 2, Chaomidian Village, Lower Cretaceous Yixian Formation, Early/Lower Aptian)	125,5–122,5
Подсемейство Pimeliinae			
Триба Asidiini			
16	<i>Asida groehni</i> Soldati et Nabozhenko, 2017	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene, Priabonian)	37,2–33,9
Подсемейство Lagriinae			
Триба Belopini			
17	<i>Yantaroxenos colydioides</i> Nabozhenko, Kirejtshuk et Merkl, 2016	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene, Priabonian)	37,2–33,9
Триба Gonialaeini			
18	<i>Gonialaena groehni</i> Nabozhenko, Bukejs et Telnov, 2019, in press.	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene,	37,2–33,9

		Priabonian)	
Подсемейство Diaperinae			
Триба Gnathidini			
19	<i>Tyrtaeus cupreorutilans</i> Vitali, 2008	Доминиканский янтарь, Доминиканская республика, средний миоцен, бурдигальский век (Dominican amber, Middle Miocene, Burdigalian)	20,4–13,7
Триба Нуропхлаеини			
20	<i>Corticeus tertarius</i> Vitali, 2007	Доминиканский янтарь, Доминиканская республика, средний миоцен, бурдигальский век (Dominican amber, Middle Miocene, Burdigalian)	20,4–13,7

Значительные пробелы в палеонтологической летописи по ископаемым Tenebrionidae (таблица 5) не позволяют с уверенностью судить о темпах диверсификации этой обширного семейства, особенно ее ксерофильных групп. Существующие модели, основанные на методе молекулярных часов (Kergoat et al., 2014a), также не дают ответа на этот вопрос (Набоженко, 2017), так как калибруются по лесным дендрофильным эоценовым и миоценовым представителям семейства, которые остаются структурно малоизменяемыми в течение, по-видимому, десятков миллионов лет (*Bolitophagus*, *Isomira*, *Lorelus*, *Platydema*, *Pentaphyllus*, *Tribolium*). Например, раннемеловой *Alphitopsis initialis* с трудом отличим от современного рода *Alphitobius* (Tenebrioninae, Alphitobiini). Выводы о том, что на диверсификацию тенебрионид в отличие от других групп жесткокрылых почти не повлияла ангиоспермизация флоры (Kergoat et al., 2014a), можно сделать и без использования экстраполяций и дорогостоящих методик (Абдурахманов и др., 2016), так как среди чернотелок нет специализированных фитофагов. Большинство видов семейства относится к сапрофитофагам, сапрофагам, мицетофагам (в широком смысле) и лихенофагам.

Таблица 5 – Ископаемые таксоны (подсемейства) Tenebrionidae, их местонахождения и возраст (таблица частично сформирована с использованием данных сайта Fossilworks: <http://fossilworks.org/> и каталога ископаемых Tenebrionidae: Kirejtshuk et al., 2008; Кирейчук, 2015: https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/teneb_ff.htm)

№	Таксоны (число видов)	Местонахождения ископаемых Tenebrionidae, их формации и ярусы	млн л. н.
1	Alleculinae (1)	Шамбелен, Ааргау, Швейцария, нижняя юра, инсектенмергельская свита (Aargau, Schambelen, Lower Jurassic, Insektenmergel formation)	201,6– 196,5
1	Alleculinae (1)	Михайловка (Аулие), Каратау, Казахстан, средняя- верхняя юра, келловейский век, карабастауская свита (Karatau, Middle/Upper Jurassic Karabastau Formation, Callovian)	164,7– 155,7
2	Alleculinae (2) Tenebrioninae (1)	Хуаньбаньчжоу, Чаомидянь, Китай, нижний мел, аптский век, исяньская свита (Huangbanjigou, bed 2, Chaomidian Village, Lower Cretaceous Yixian Formation, Early/Lower Aptian)	125,5– 122,5
3	Alleculinae (1)	Мгачи, Сахалин, верхний мел, сантонский век (Mgachi, Sakhalin, Lower Cretaceous, Santonian)	85,8– 84,9
4	Alleculinae (2) Stenochiinae (2)	Аумарутигсат, Заячий остров, Гренландия, средний палеоцен, свита Атаникерлук, зеландский век (Aumarutigsat, Haseninsel (Hareøen), Greenland, Paleocene, Atanikerluk Formation, Selandian)	61,7– 58,7
5	Subfamily incerta sedis (1)	Эль Сунчаль, Аргентина, нижний палеоцен, свита Маис Гордо, датский век (El Sunchal, Paleocene, Maíz Gordo Formation, Danian)	66,0– 55,8
6	Tenebrioninae (2)	Мена, Франция, палеоцен, свита Мена, танетский или зеландский век (Menat, Paleocene, Menat Formation, Thanetian/Selandian)	61-56
7	Tenebrioninae (1)	Янтарь Уз, Ле Кенуа, Франция, нижний эоцен,	55,8–

		Суассонская свита, ипрский век (Oise amber, Le Quesnoy, Eocene, Soissonais Formation, Ypresian)	48,6
8	Tenebrioninae (1)	Випсоу Крик, Канада, нижний эоцен, ипрский век (Whipsaw Creek, Eocene, Ypresian)	55,8– 40,4
9	Diaperinae (1)	Мессельский карьер, Германия, средний эоцен, мессельская свита, лютетский век (Messel Pit, Eocene, Messel Formation, Lutetian)	48,6– 40,4
10	Stenochiinae (11) Subfamily incerta sedis (7)	Гайзельталь, Халле, Германия, средний эоцен, лютетский век (Geiseltal Halle, Germany, Eocene, Lutetian)	48,6– 40,4
11	Subfamily incerta sedis (1)	Борнмут, Великобритания, средний эоцен, свита Пуле, лютетский век (Bournemouth, United Kingdom, Eocene, Poole Formation, Lutetian)	48,6– 40,4
12	Lagriinae (6) Pimeliinae (1) Alleculinae (8) Tenebrioninae (7) Diaperinae (1)	Балтийский янтарь, Калининградская область, Россия, верхний эоцен, приабонский век (Baltic Amber, Kaliningrad Region, Upper Eocene, Priabonian)	37,2– 33,9
13	Pimeliinae (2) Alleculinae (3) Tenebrioninae (4) Diaperinae (2) Subfamily incerta sedis (1)	Флориссант, Колорадо, США, верхний эоцен – нижний олигоцен, флориссантская свита, приабонский – рюпельский (Florissant, Twin Creek, Front Range near Pike's Peak, Colorado, Upper Eocene - Lower Oligocene, Priabonian - Rupenian)	37,2– 33,9
14	Alleculinae (1)	Брунстат, О-Рен юго-западнее г. Мулюз, Франция, нижний олигоцен (Brunstatt, 5 km SW Mulhouse, Haut-Rhine, Alsas Lower Oligocene)	33,9– 28,4
15	Tenebrioninae (5) Diaperinae (1)	Рот, Германия, верхний олигоцен – нижний миоцен, свита Рот, хаттский или аквитанский век (Rott, Germany, Upper Oligocene/Lower Miocene, Rott Formation, Chattian/Aquitania)	28,4– 23,0
16	Alleculinae (1)	Симоховель, Чиापас, Мексика, ранний миоцен	23,0–

		(Simojovel area, Chiapas, Early/Lower Miocene)	16,0
17	Stenochiinae (1)	Моласс, Лозана, Швейцария; нижний миоцен, аквитанский век (Molasse, Lausanne; Lower Miocene, Aquitanian)	23,0– 20,4
18	Alleculinae (4)	Шаньвань, Линьцюй, Шаньдун, Китай, средний миоцен, шаньваньская свита, бурдигальский век (Shanwang, Linqu County, Middle Miocene, Shanwang Formation, Burdigalian)	20,4– 16,0
19	Tenebrioninae (1)	Куми, Эвбея, Греция, средний миоцен, бурдигальский век (Kumi, Euboea, Greece, Middle Miocene, Burdigalian)	20,4– 16,0
20	Lagriinae (4) Pimeliinae (1) Alleculinae (4) Tenebrioninae (4) Diaperinae (7) Stenochiinae (6)	Доминиканский янтарь, Доминиканская республика, средний миоцен, бурдигальский век (Dominican amber, Middle Miocene, Burdigalian)	20,4– 13,7
21	Stenochiinae (1)	Зальцхаузен, Нижняя Саксония, Германия, средний миоцен, лангский-сerrавальский века (Salzhausen, Lower Saxony, Middle Miocene, Langhian/ Serravallian)	16,0– 11,6
22	Alleculinae (2) Tenebrioninae (1) Subfamily inserta sedis (1)	Энинген (верхние слои), Баден-Верттемберг, Германия, миоцен, Сerrавалийский век, верхняя пресноводная моласская свита (Oeningen, Baden-Württemberg, Miocene, Upper Oehningen beds, Upper Freshwater-Molasse Formation, Serravallian)	12,7– 11,6

4.1 Палеонтологическая летопись подсемейств

Тенебриоидная ветвь

Подсемейство Alleculinae

Самые древние из известных достоверных представителей Tenebrionoidea, среднеюрские *Wuhua jurassica* (Wang, Zhang, 2011) и *Praemordella martynovi* (Shchegoleva-Barovskaya, 1929) из келловейского яруса (166,1–163,5 млн л.н.), относятся к кладе Mordellidae – Ripiphoridae этого надсемейства (Batelka et al., 2018), а *Archaeoripiphorus nuwa* (Hsiao et al., 2017) из того же яруса, описанный первоначально в Ripiphoridae, перенесен в Tenebrionoidea familia incertae sedis (Batelka et al., 2018). Морделлидно-рипифороидные жесткокрылые занимают самую большую долю по числу описанных таксонов (32 %) среди мезозойских Tenebrionoidea. Чернотелки составляют 11 %, причем подавляющее большинство из них это пыльцееды (Alleculinae) (Batelka et al., 2018). Такая диспропорция в летописи соответствует характеру фоссилизации: Ripiphoridae и Mordellidae это небольшие по размеру жуки, часто встречающиеся в бирманском янтаре, в то время как гораздо более крупные мезозойские Tenebrionidae вообще неизвестны из бирманского янтара, а все описаны по отпечаткам. Это связано с особенностями попадания биоинклюзов в ископаемые смолы, а также с характером формирования различных типов компрессионных захоронений. Древнейший представитель тенебрионид *Cistelites insignis* (Heer, 1865) из нижней юры занимает неясное положение среди Coleoptera, и голотип требует повторных исследований. *Jurallecula grossa* из поздней юры относится к подсемейству Alleculinae и, судя по признакам, к гонодероидной линии пыльцеедов (Л. Медведев, 1969) (в соответствии с рисунком 55А). В нижнем мелу Исяня (аптский ярус) Alleculinae представлены двумя видами (Nabozhenko et al., 2015; Chang et al., 2016) (в соответствии с рисунком 45Б, В), причем *Calcarocistela kirejtshuki* относится к гонодероидной линии, а *Platycteniopus diversoculatus* обладает признаками, промежуточными между гонодероидной и ктениоподиодной ветвями подсемейства. Вероятно, происхождение трибы Spenioporini следует датировать рубежом юры и мела. Мезозойские пыльцееды гонодероидной линии отличаются консерватизмом в морфологии и, за исключением частных

адаптаций, как, например, очень длинные задние шпоры у *Calcarocistela*, мало отличаются от современных *Gonodera* и близких родов.

Многочисленные представители формального рода *Cistelites* Heer, 1965, описанные из нижней юры Швейцарии (*C. insignis* Heer, 1965, Insektenmergel, 201,6–196,5 млн л. н.), верхнего мела Сахалина (*C. sachalinensis* Heer, 1878, Мгачи, сантонский

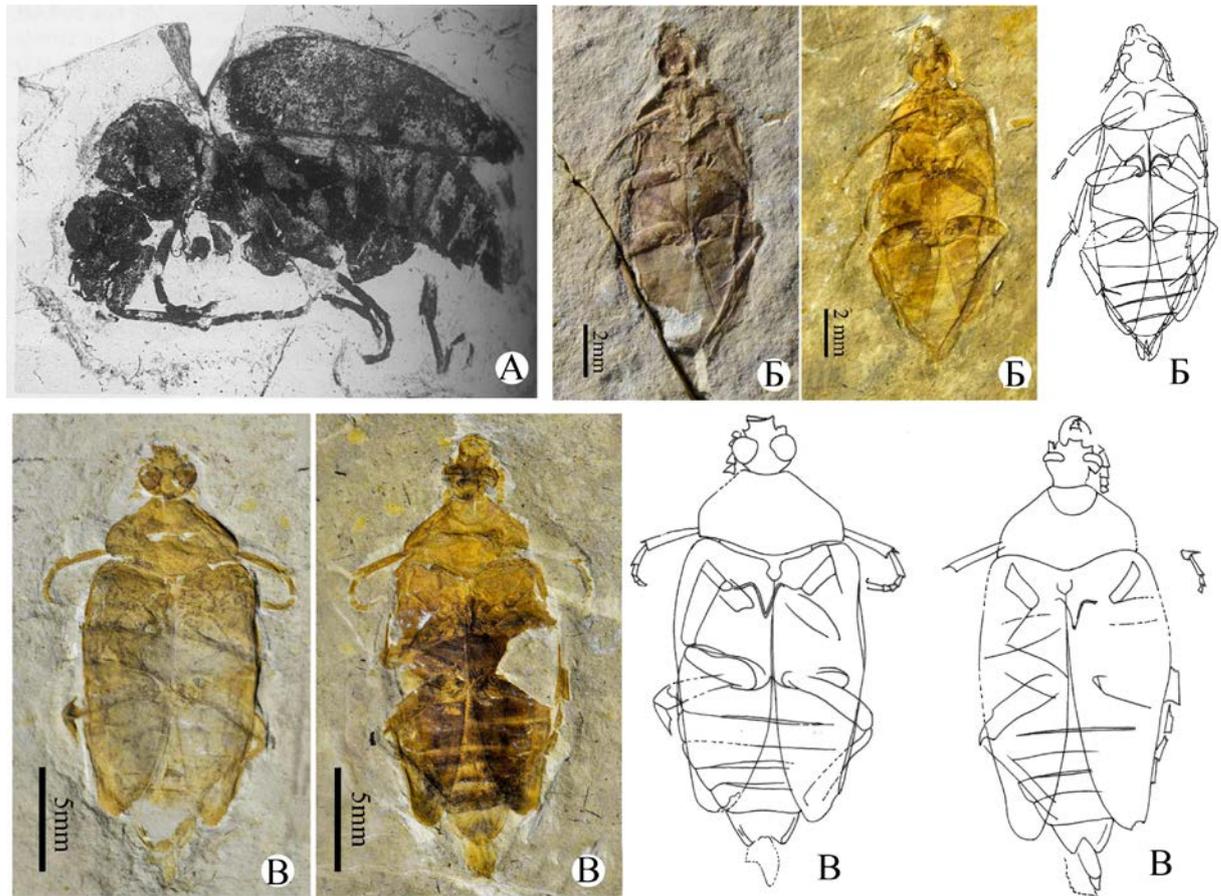


Рисунок 45 – Мезозойские Alleculinae. А – *Jurallecula grossa* (по Л.Н. Медведеву (1969)), поздняя юра, Каратау; Б – *Calcarocistela kirejtshuki*, рубеж юры и мела, Исянь; В – *Platycteniopus diversoculatus*, рубеж юры и мела, Исянь.

ярус (85,8–84,9 млн л.н.)), нижнего палеоцена Гренландии (*C. minor* Heer, 1883 и *C. punctulatus* Heer, 1883), верхнего миоцена Германии (*C. spectabilis* Heer, 1869) и среднего миоцена Китая (*C. longipes* Hong, 1985), не могут трактоваться как возможные близкие родственники, а сам род не может получить определенного места в системе отряда жесткокрылых в силу очень скудных описаний (или отсутствия таковых при наличии только неинформативных изображений, как у Геера), поэтому в данной работе они не рассматриваются.

Богатый и разнообразный материал по Alleculinae появляется в палеогене, особенно в верхнеэоценовом балтийском и ровенском янтарях, где представлены в большинстве своем современные роды и один ископаемый *Mycetocharoides* (Schaufuss, 1888). Наиболее многочисленная группа среди балтийских пыльцеедов – подтриба Gonoderina (триба Alleculini). Здесь отмечены уже современные роды *Isomira* и *Gonodera* (Seidlitz, 1893; Nabozhenko, Chigray, 2018; Nabozhenko et al., 2019, in press), причем вымершие виды *Isomira* относятся к под родам, включающим современные восточноазиатские виды (в соответствии с рисунком 46). Это свидетельствует о том, что в палеарктической Азии и транзитных восточнопалеарктических районах сохранились наиболее архаичные представители этого рода, что согласуется с данными по другим семействам жесткокрылых и по растениям (Криштофович, 1957; Кирейчук, 2017). Среди подтрибы Alleculina из эоценового балтийского (Klebs, 1910) и ровенского (по фотографиям Е. Перковского, Институт зоологии НАН Украины) янтарей известны *Allecula* sp., *Mycetochara*, *Hymenalia*, упоминавшийся *Mycetocharoides*, единственный вид которого почти не отличается от *Mycetochara*; Steniopodini в балтийском янтаре представлены видами современных родов *Steniopus* и *Steniopinus*. Из сопоставимого временного периода, но из вулканических отложений Флориссанта (США), описаны гонодероидные *Gonodera* и *Capnochroa* (Wickham, 1913, 1914) и аллекулоидный *Hymenophorus* (Wickham, 1913). В неогеновых отложениях и янтарях представлены только современные роды (Doyen, Poinar, 1994), за исключением непонятого рода *Sinocistela* Zhang, 1989 из миоцена Китая.



Рисунок 46 – *Isomira avula* Seidlitz, 1896, эоцен, балтийский янтарь.

Исходя из палеонтологической летописи древнейшими являются гонодероидные пыльцееды (триба Alleculini, подтриба Gonoderina) с непластинчатым и неразвоенным предпоследним тарзомером. Они представлены в летописи начиная с верхней юры, однако, учитывая их «современный» облик, можно предположить, что чернотелки этой группы, вероятно, возникли раньше, быть может, в средней юре. Большинство современных видов трибы Alleculini сохранило, по-видимому, примитивный тип питания одноклеточными водорослями, лишайниками и изредка мхами на стволах деревьев и ныне ведет ночной образ жизни. Исключение составляют лишь *Isomira* – дневные виды, питающиеся на цветках, однако наиболее архаичные гималайские виды являются ночными, судя по строению глаз. Аллекулоидная ветвь трибы Alleculini появляется в летописи только в позднем эоцене, что может быть связано с недостатком материала, так как многочисленные представители подтрибы Alleculina, широко распространенные по всему земному шару, скорее всего, появились намного раньше, чем попали в палеонтологическую летопись. На границе юры и мела произошло разделение предковой ветви на 2 линии гонодероидных и ктеноподиоидных. Все современные представители последней (триба Stenopodiini) относятся к дневным видам, питающимся на цветковых растениях.

Подсемейство Tenebrioninae

Древнейший представитель этого подсемейства, *Alphitopsis initialis*, обнаружен в нижнемеловых отложениях Исяня (Кирейчук и др., 2011) (в соответствии с рисунком 47). Этот вид, описанный по хорошо сохранившемуся отпечатку, очень похож на представителей современной трибы Alphitobiini (в частности *Alphitobius*) и имеет все характерные для подсемейства черты, включая межсегментные брюшные мембраны (соответственно, и наличие пахучих желез) и наружно открытые мезококсовые впадины с хорошо выраженным трохантином. Мезозойские чернотелки этого подсемейства больше неизвестны. Другие Tenebrioninae со значительным перерывом появляются в палеонтологической летописи только в палеоцене (танетский ярус, Мена, Франция). Отсюда известно по одному виду из трех различных триб: Helopini, Opatrini и Amarygmini (Nabozhenko, Kirejtshuk, 2014, 2017 и in press). Представители всех трех триб, несмотря на то, что относятся к ископаемым родам, обладают чертами

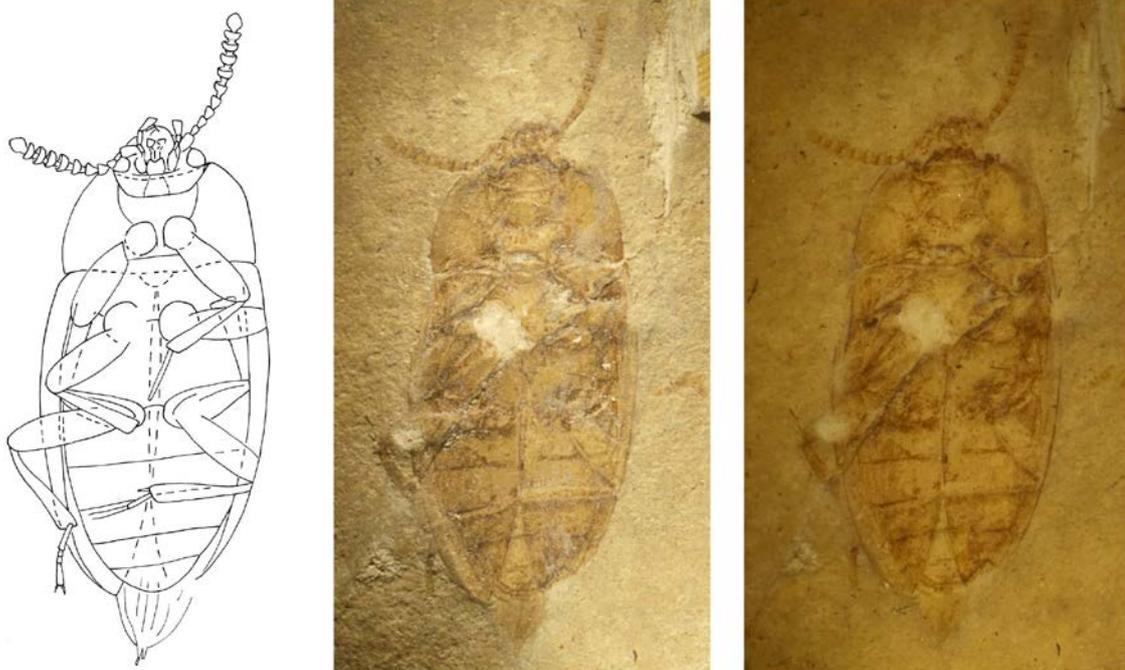


Рисунок 47 – *Alphitopsis initialis* Kirejtshuk, Nabozhenko, Nel, 2011 (Alphitobiini), рубеж юры и мела, Исянь.

специализации, характерными для современных чернотелок этих групп. Так, *Cryptohelops menaticus* очень похож на современный род *Stenohelops* s. str., имеет расширенные протарзусы самца и передние голени с вырезкой, хелопиоидное сочленение передне- и среднегруди, не достигающие шовного угла надкрылий эпиплевры, грубо пунктированные прогипомеры (в соответствии с рисунком 48).

Paleosclerum pohli относится к специализированной мирмекофильной группе подтрибы *Sclerina* (триба *Opatrini*), а не описанный еще представитель трибы *Amarygmini* близок к современным *Amarygmus*.

Один представитель трибы *Opatrini* из подтрибы *Neorachypterina* известен из нижнеэоценового янтаря Уазы (Франция) (Kirejtshuk et al., 2014). Большинство современных видов этой подтрибы обитает в Индо-Малайского царстве и Афротропике, некоторые представлены в транзитных областях Палеарктики (Grimm, 2014).

Все эти находки, в том числе и представителей четко очерченных к эоцену подтриб трибы *Opatrini*, свидетельствуют о гораздо более ранней мезозойской диверсификации различных триб подсемейства *Tenebrioninae*.

Следующий крупный палеогеновый временной срез, в котором хорошо представлены *Tenebrioninae*, относится к позднему эоцену – нижнему олигоцену (балтийский янтарь и верхнеэоценовые отложения Флориссант в США). В балтийском

янтаре известны преимущественно современные роды из триб Volithophagini, Pedinini, Triboliini, Ulomini, Helopini, Palorini. Материал (янтарь), содержащий таксоны,

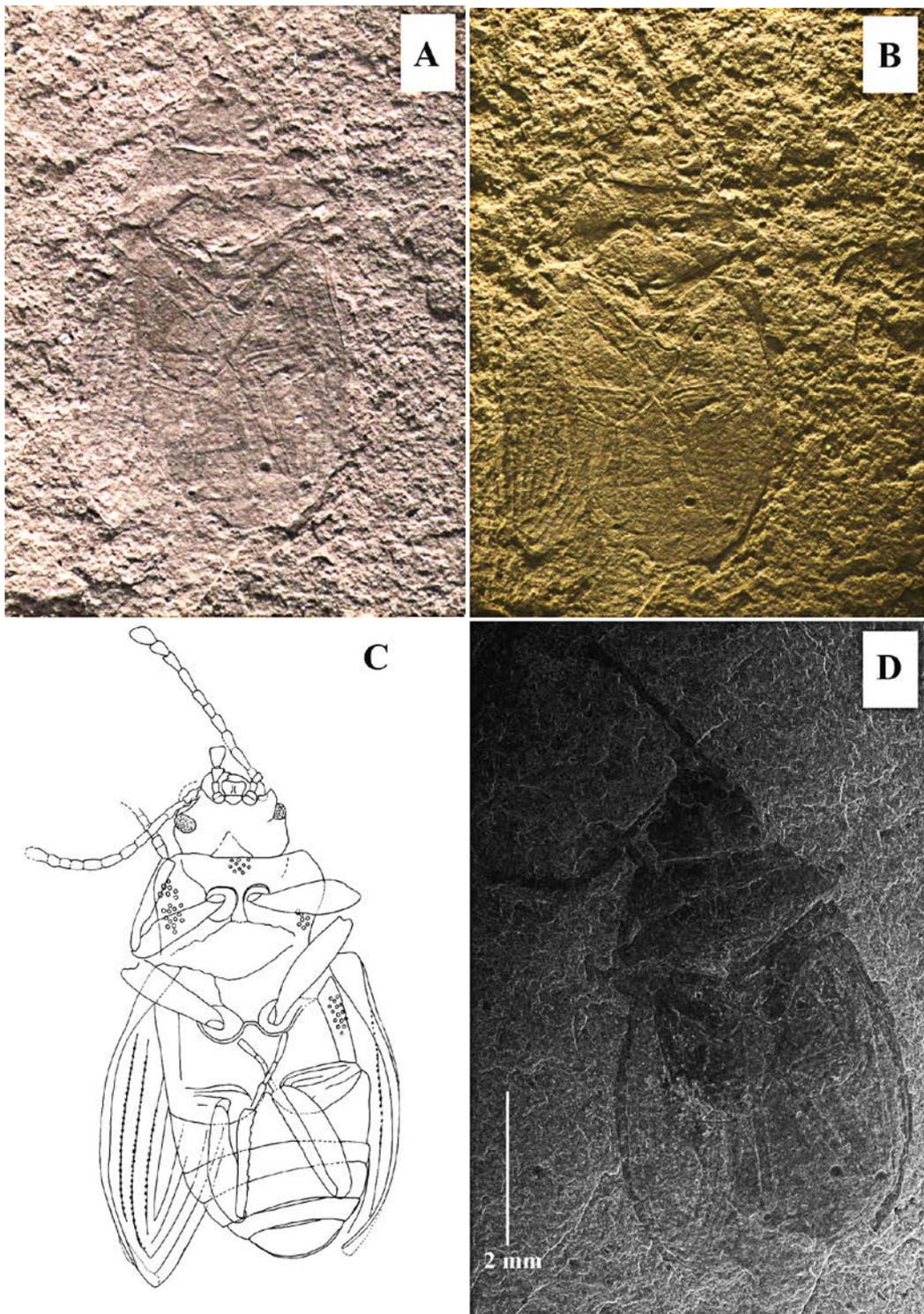


Рисунок 48 – *Cryptohelops menaticus* Nabozhenko, Kirejtshuk, 2014 (Helopini), палеоцен Мена.

относящиеся к первым четырем трибам, утерян, и мы не можем сравнить их с современными видами. Helopini представлены одним многочисленным видом из балтийского янтара: *Stenohelops klebsi* (Nabozhenko et al., 2016) (в соответствии с

рисунком 50). Этот вид внешне очень похож на *Nalassus* (подтриба *Cylindrinotina*) и первоначально был описан в этом роде. После изучения дополнительного материала он

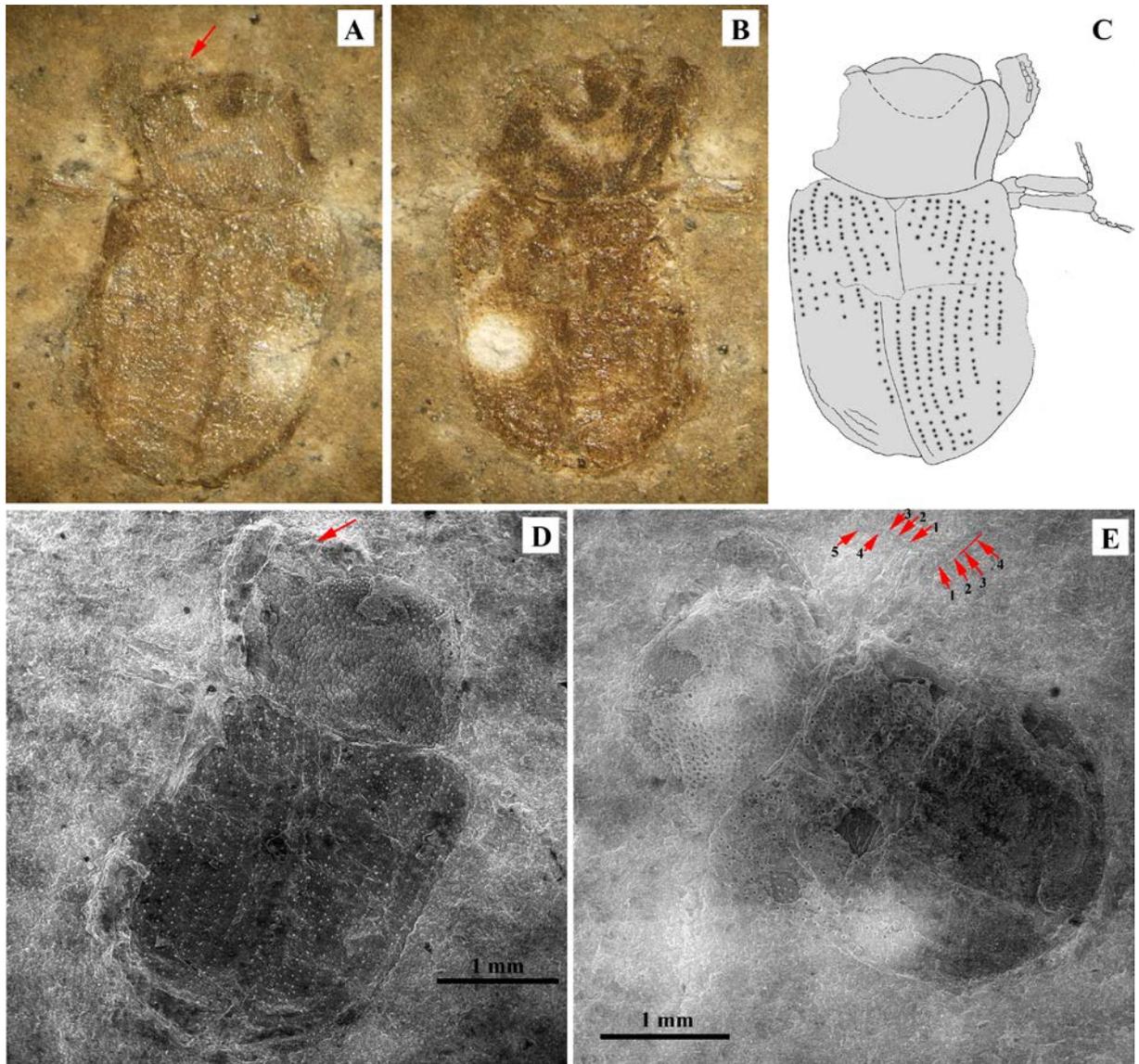


Рисунок 49 – *Paleosclerum pohli* Nabozhenko, Kirejtshuk, 2017 (Opatrini), палеоцен Мена.

был перенесен в род *Stenohelops* на основании катомоидного строения эдеагуса, отсутствия височных бороздок, двойного окаймления 5-го абдоминального вентрита и расширенных передних лапок самца. Однако очень широкий боковой край надкрылий, не характерный для *Stenohelops*, позволил выделить для него отдельный подрод *Stenolassus* (Nabozhenko et al., in press). Palorini в балтийском янтаре представлены двумя родами, *Vabole* и *Palorus*, причем эоценовые виды обоих родов относятся к жизненной форме с уплощенным телом, похожей на таковую в гондванской группе родов *Platycotylus* – *Australopalorus* (Alekseev, Nabozhenko, 2015, 2017), что, вероятно,

отражает анцестральные признаки формы тела для этой группы (в соответствии с рисунком 51).

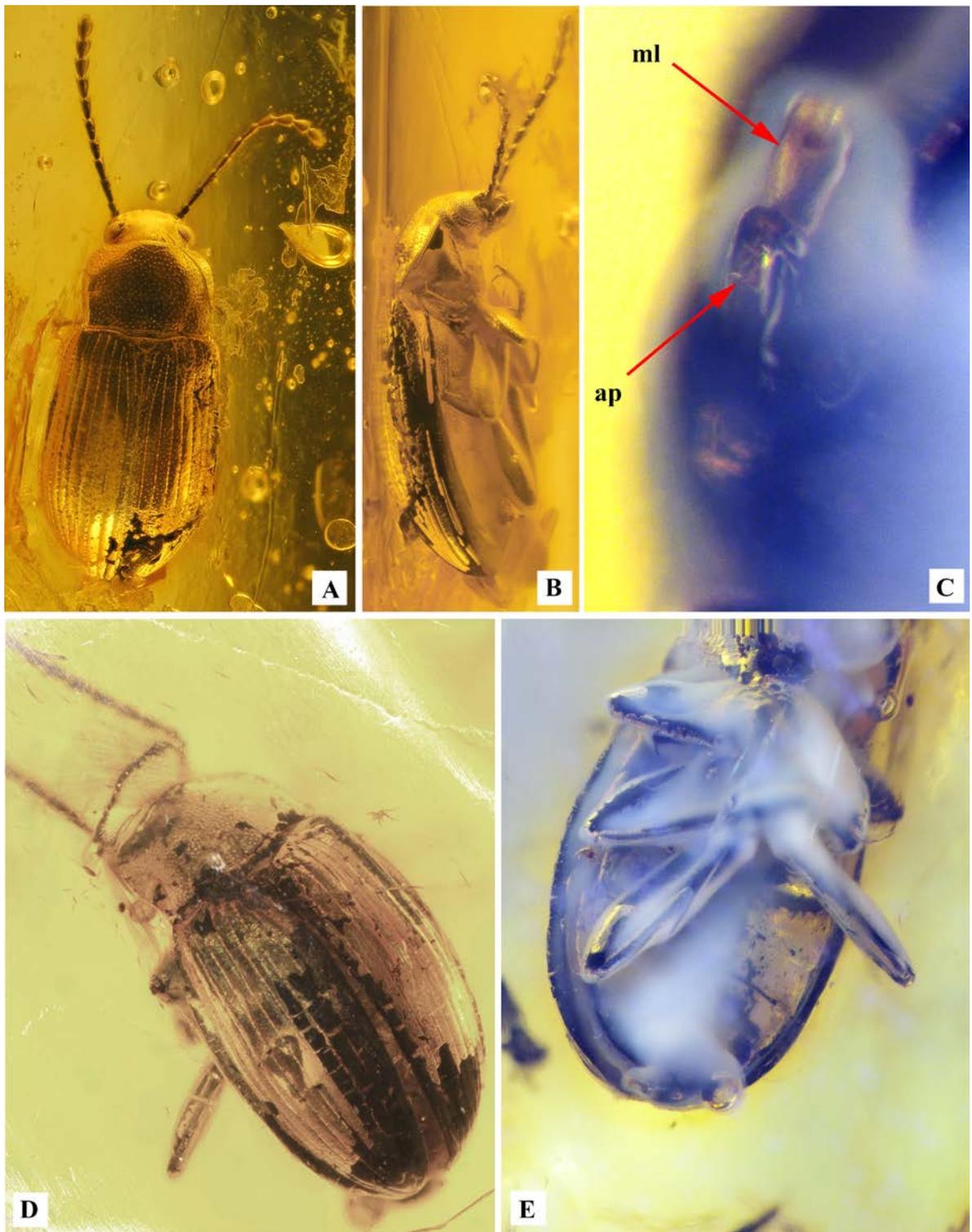


Рисунок 50 – *Stenohelops (Stenalassus) klebsi* (Nabozhenko, Perkovsky et Cherney, 2016), эоцен, Балтийский янтарь; ml – медиальная доля эдеагуса (катомоидный тип), ap – апикальная доля эдеагуса.

В американских позднеэоценовых-раннеолигоценовых отложениях Флориссанта представлены 2 вида из трибы Opatrini, 1 из трибы Bolithophagini и 1 из трибы Amarygmini (Scudder, 1892; Wickham, 1914). Оба ископаемых вида Opatrini, *Ephalus adumbratus* Scudder, 1892 и *Ulus minutus* Wickham, 1914 (подтриба Opatrina), относятся к современным ксероморфным псаммофильным родам, виды которых характерны для континентальной и морской супралиторали. В составе трибы Bolithophagini описан *Proteleates centralis* Wickham, 1914 (ошибочно написан как *Protelerates* и отнесен к трибе Blaptini в каталоге (Kirejtshuk et al., 2008)), близкий к современному неотропическому роду *Eleates*. Среди Amarygmini Г.Ф. Викхем описал *Meracantha lacustris*, второй известный вид этого рода (рецентный вид обитает в Северной Америке, на стволах деревьев, лишенофаг).

В палеогене также известны Tenebrioninae неопределенного положения (якобы из родов *Tenebrio*, *Bolithophagus* и *Uloma*) из раннеэоценовых отложений Канады (Випсоу Крик) (Scudder, 1879) и верхнеолигоценовой формации Рот в Германии, скудно описанные и иллюстрированные в работах XIX века (Germar, 1837; Heyden, 1859; Heyden, Heyden, 1866).

В неогене встречаются уже исключительно современные роды. Наиболее достоверные сведения относятся к таксонам из родов *Wattius* (Toxicini), *Rhipidandrus* (Bolithophagini), *Cymathotes* (Amarygmini) и *Hypodena* (Triboliini), описанным из миоценового доминиканского янтаря (Doyen, Poinar, 1994). Большинство из описанных родов обитает в пределах Неотропики и частично Неарктики. Исключение составляет только *Rhipidandrus*, виды которого известны из всех тропических областей земного шара.

Среди описанных из неогена чернотелок наиболее разнообразны миоценовые Helopini, принадлежность которых к этой трибе очень сомнительна. Все они были описаны в роде *Helops* s. l., к которому в XIX веке относились почти все известные Helopini и многие непонятные роды из различных подсемейств Tenebrionidae. Ниже даны комментарии по этим видам:

1. [*Helops*] *atticus* Redtenbacher in Ungern, 1867: Kumi (ранний миоцен Греции, 20,4–16,0 млн л. н.). Этот вид был описан по отпечатку одного правого надкрылья, совершенно не похожего на надкрылья Helopini и должен принадлежать виду, который относится по ряду ключевых признаков к трибе Opatrini, скорее всего, к пединоидной

ветви, поскольку само исследованное надкрылье очень похоже на надкрылье современных видов рода *Dendarus*. Об этом свидетельствует характер пунктировки (крупные, глубокие, далеко отстоящие ямки), вершина надкрылья (очень глубокое вдавлением между 9 междурядьем и краем надкрылья). Таким образом, этот таксон должен быть переведен в трибу Pedinini, формально в род *Dendarus* (до изучения голотипа).

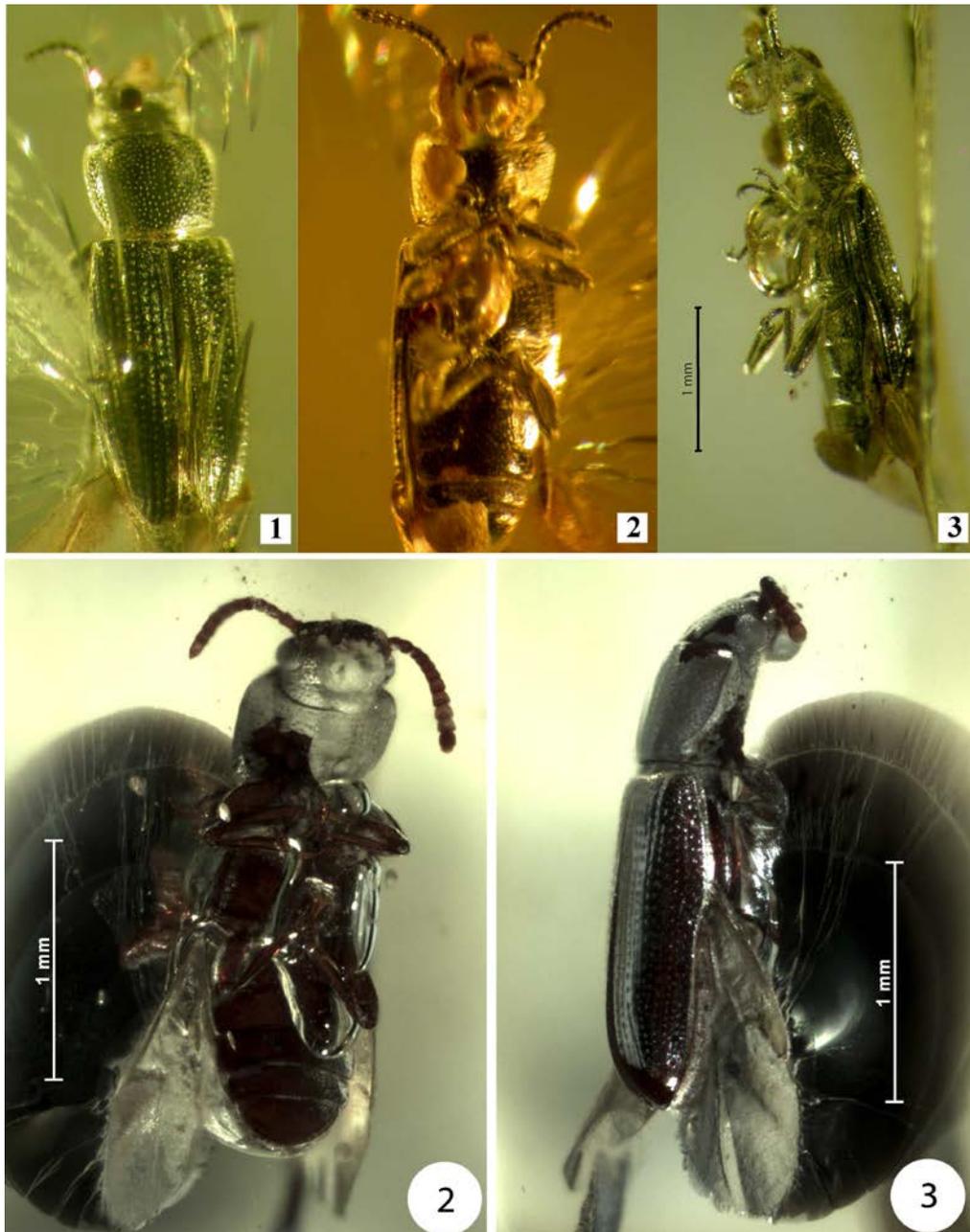


Рисунок 51 – Жуки-чернотелки трибы Palorini (Tenebrioninae) из эоценового Балтийского янтаря. Верхний ряд: *Vabole triplehorni*, нижний ряд – *Palorus platycotiloides*.

2. [*Helops*] *meissneri* Heer, 1847 (Taf. V, Fig. 9): Энинген (средний миоцен Германии, 16,0–11,6 млн л. н.). Этот подробно описанный отпечаток жука может относиться к *Helops*. Наиболее характерным признаком этого отпечатка является отчетливый верхний узкий отогнутый боковой край надкрылий. К сожалению, голова сильно продавлена и разрушена и не показывает признаки, которые можно было бы использовать для диагностики. Автор указывает в описании, что надкрылья напоминают некоторых *Carabus*, однако отчетливо выраженные бороздки междурядий свидетельствуют о возможной принадлежности этого экземпляра к *Helops*. К сожалению, имеющийся в описании рисунок неинформативен.

3. *Anthracohelops molassicus* (Heer, 1883): Molasse, Lausanne (ранний миоцен Швейцарии, 23,0–20,4 млн л. н.). Вид описан в роде *Helops* по плохо сохранившемуся отпечатку надкрылья. В качестве основных диагностических признаков были взяты удлиненная форма надкрылья и глубокие стриальные ряды, сливающиеся в бороздки. Подобное описание может относиться к жесткокрылым из любого семейства. Геер перенес вид в описанный им же род *Anthracohelops* без объяснения причины. Этот палеогеновый (среднеэоценовый) род, вероятно, относится к подсемейству *Stenochiinae*, и все его виды очень похожи на современных неотропических *Hegemona*.

4. *Anthracohelops wetteravicus* (K. Heyden et L. Heyden, 1865) (Taf IX, Fig. 18): Salzhausen (средний миоцен Германии, 16,0–11,6 млн л. н.). Четкий отпечаток с опалесцирующей окраской. Сохранилось только правое надкрылье и щиток. Надкрылье вытянутое, овальное, в основании почти прямо усеченное, с тупым и закругленным плечевым углом. Цвет темно-зеленый, хорошо выражены 8 тонких и глубоких продольных рядов, из которых первые два недалеко от шва в основании надкрылья соединяются. Первоначально вид описан в роде *Helops* на основании цвета надкрылья, позже Гауп (Haup, 1950) включил этот вид в предложенный им преимущественно палеогеновый род *Anthracohelops*, который не имеет никакого отношения к трибе *Helopini* и должен быть перенесен в *Stenochiinae*.

5. *Helops* sp. (Klebs, 1910; Larsson, 1978): балтийский янтарь (поздний эоцен России, 37,2–33,9 млн л. н.). К сожалению, материал утерян. *Helops* трактовался очень широко в XIX – начале XX века, поэтому неясно, какой из родов на самом деле был представлен в инклюзе.

Подсемейство *Stenochiinae*

Древнейший представитель *Stenochiinae* известен из раннего палеоцена Гренландии (Aumarutigsat, Haseninsel): *Pseudohelops groenlandicus* Haupt, 1950 (изначально *Helops molassicus* Geer, 1883). Гаупт сравнивал этот род и вид с эоценовым *Anthracohelops* по сходству в металлическом блеске надкрылий, однако противопоставлял эти роды по строению точечных рядов на надкрыльях. Другие *Stenochiinae* известны из среднего эоцена Германии (Гайзельталь), где были весьма разнообразны (Haupt, 1950). Гаупт описал несколько родов: *Pyrochalcaspis* (1 вид), *Eodromus* (5 видов), *Caryosoma* (1 вид), *Paraceleusticus* (1 вид), *Anthracohelops* (4 вида), *Mimohelops* (1 вид) и *Pseudohelops* (1 вид). Все роды он разделял по характеру строения переднеспинки и скульптуре надкрылий. Первые два рода можно сравнить с современными видами рода *Hegemona* (Cnodalonini), обитающими в Неотропике, которые также имеют веретенообразные выпуклые надкрылья с очень глубокими вдавленными стриальными борозками. Род *Eodromus* Гаупт сравнивал с современными представителями неотропического рода *Camaria*. Однако *Eodromus* существенно отличается от *Camaria* и других неотропических родов (*Mylaris*, *Taphrosoma* и многих других) со сходным обликом их представителей наличием у последних плечей и плечевых бугров в основании надкрылий, свидетельствующих о способности к полету. По отсутствию плечевых углов (и, соответственно, вероятно, неспособности к полету) и скульптуре надкрылий *Eodromus* можно скорее сближать с бескрылыми *Hegemona*, от которых ископаемые *Eodromus* почти не отличаются внешне. Еще один род, *Cariosoma* Haupt, 1950, близкий к *Eodromus*, имеет сильно скульптурные надкрылья с вытянутыми бугорками, как многие индо-малайские представители трибы Cnodalonini, *Morphostenophanes* и близкие к нему роды. Эоценовый *Parakeleusticus postumulus* Haupt, 1950 по строению надкрылий очень сходен с рецентным видом из Южной Мексики *Hegemona resplendens*. Положение остальных перечисленных родов подсемейства *Stenochiinae* остается неясным, Гаупт сравнивает их с рецентными *Camaria* (Cnodalonini).

Таким образом, в раннем эоцене Гайзельталя были широко представлены тепло-влажнлюбивые виды подсемейства *Stenochiinae*, сходные с современными неотропическими формами, что, как и в случае со структурой Coleoptera из раннеэоценового янтаря Уазы, может соответствовать ранним стадиям перехода от

термоэре к криоэре, от теплового максимума в палеоцене – эоцене к глобальному тренду охлаждения климата в среднем эоцене до позднего олигоцена (Kirejtshuk, Nel, 2013).

Остальные вымершие Stenochiinae, все из современного рода *Nesocyrtosoma*, известны только из неогена (миоценового доминиканского янтаря) (Doyen, Poinar, 1994).

Подсемейство Diaperinae

Diaperinae плохо представлены в палеонтологической летописи, что связано со скрытым образом жизни в природных ландшафтах: внутри ходов короедов (Нуропхлаеини), в подстилке деревьев и кустарников (многие Gnathidini), в древесных грибах и под корой (Diaperini).

Древнейшие Diaperinae известны из раннего эоцена Месселя Германии (Messel Pit, Messel Formation), откуда был описан вид *Ceropria messelense* Hörnschemeyer, 1994, хотя род определен автором под вопросом (Hörnschemeyer, 1994). Рецентные представители этого рода широко распространены в индо-малайской области.

Некоторые Diaperinae известны из позднего эоцена – раннего олигоцена: балтийский янтарь и сланцы из Флориссанта. Все они относятся к рецентным родам из трибы Diaperini: 2 вида *Platydema* из Флориссанта (Wickham, 1913) и 1 вид *Pentaphyllus* (Kirejtshuk et al., 2008). Современные представители первого широко распространены в Голарктике, Ориентальном царстве, Афротропике и Неотропике, а *Pentaphyllus* – в тех же биогеографических регионах, кроме Неотропики.

Немного более разнообразный состав диаперин отмечен в миоценовом доминиканском янтаре. Здесь представлены как широко распространенные во всех биогеографических областях роды из триб Нуропхлаеини (*Corticeus*, всеветно), Gnathidini (*Tyrthaeus*, Австралия, Неотропика, Неарктика), Diaperini (*Neomida*, все регионы, кроме Австралии; *Liodema*, Неарктика, Неотропика) (Doyen, Poinar, 1994; Vitali, 2007, 2008).

Пимелоидная ветвь

Подсемейство Pimeliinae

Представители пимелоидной ветви Tenebrionidae плохо представлены в палеонтологической летописи, поскольку обитают преимущественно в аридных зонах, пустынях и полупустынях и с малой вероятностью могут попасть в древесную ископаемую смолу или в компрессионные захоронения (как Флориссант в США). Однако даже единичные находки представляют большой интерес, так как могут помочь в определении направлений диверсификации пимелоидных триб, а также в реконструкции палеоландшафтов.

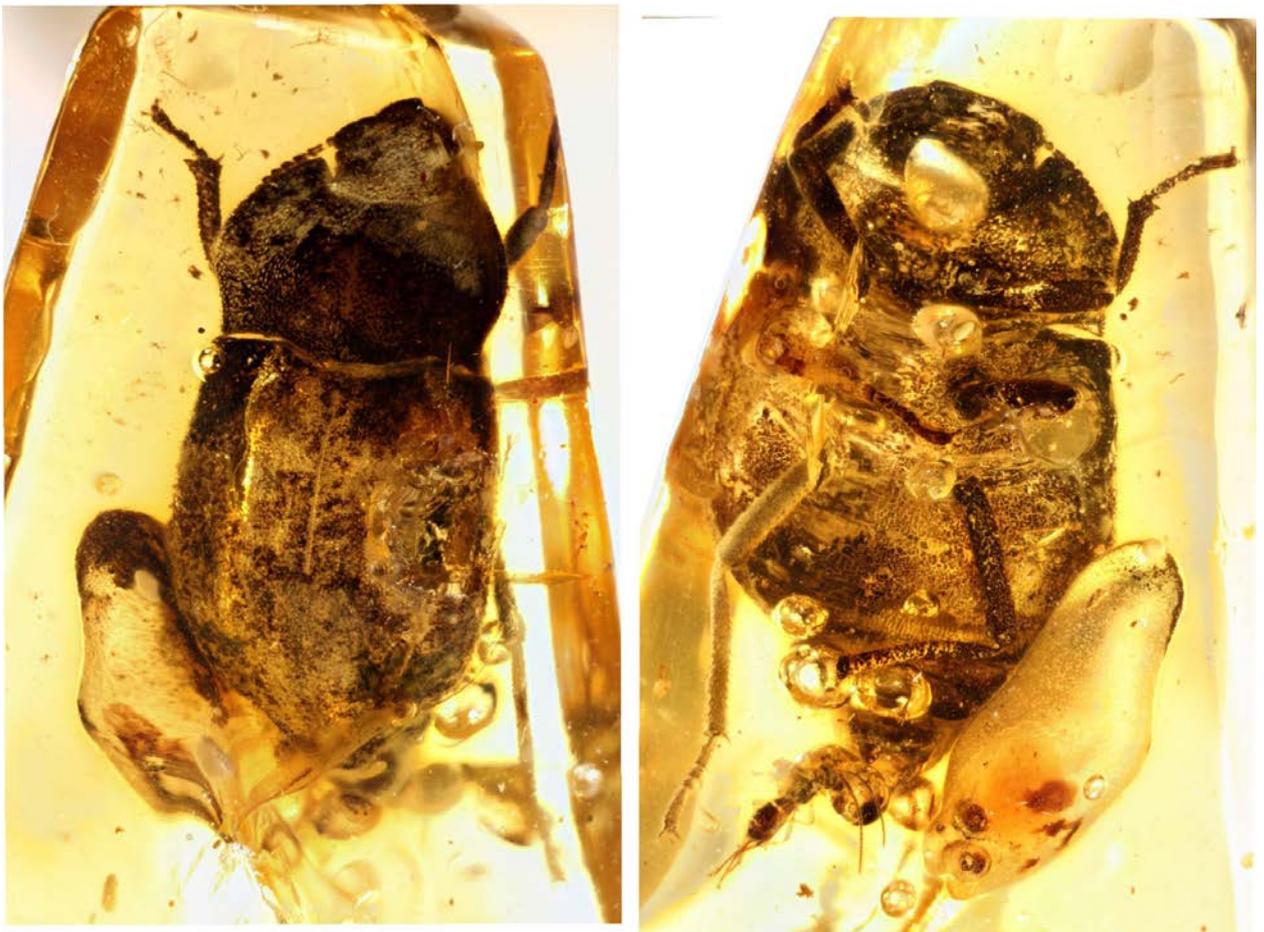


Рисунок 52 – *Asida groehni* Soldati et Nabozhenko, 2017, эоцен, балтийский янтарь.

Наиболее примитивными считаются два монотипических рода, *Zolodinus* и *Tanylipa* подсемейства Zolodiniinae, ныне новозеландско-тасманийские и обитающие, в отличие от других пимелоидных чернотелок, во влажных лесах под корой деревьев. Виды этих родов имеют открытые прококсальные впадины, продольный лабрум и другие архаичные черты строения (Watt, 1974; Matthews, Bouchard, 2008). Более специализированные черты строения показывают 2 вида подсемейства Kuhitangiinae

(Nabozhenko, Sadeghi, 2017), которые, однако, также имеют открытые прококсовые впадины и продольный лабрум. Подсемейство Pimeliinae характеризуется замкнутыми прококсовыми впадинами и поперечным лабрумом.

В палеонтологической летописи представлены только трибы и роды этого подсемейства, которые известны в современной фауне (*Asidini* и *Stenosini*). Представители трибы *Asidini* были найдены в верхнеэоценовых отложениях Флориссанта, США (*Pelecyporus (Stenosides) primus*) (Wickham, 1913) и в верхнеэоценовом балтийском янтаре (*Asida (Planasida) groehni*) (Soldati, Nabozhenko, 2017) (в соответствии с рисунком 52). Примечательно, что оба вида четко относятся к современным под родам, что свидетельствует о несомненно более ранней (возможно, раннеэоценовой или позднепалеоэоценовой) диверсификации этих групп. Находка *Asida groehni* в балтийском янтаре позволяет более критично взглянуть на различные реконструкции балтийского леса, в которых нет места ксерофитным ландшафтам и не учитываются тафонимические причины и избирательность янтарной фауны (Kohlman-Adamska, 2001; Alekseev, Alekseev, 2016). Между тем современные виды *Asida* обитают в засушливых ландшафтах, в аридных редколесьях, степях и даже в полупустынях. По меньшей мере аридные редколесья, несомненно, существовали в позднеэоценовых ландшафтах Палеоевразии.

Еще один ископаемый представитель подсемейства Pimeliinae относится к трибе *Stenosiini*, мирмекофильные виды которой характерны для Старого света, преимущественно Палеарктики и сухих субтропиков Ориентального царства. *Miostenosis lacordairei* Wickham, 1913, описанный из отложений Флориссанта по хорошо сохранившемуся отпечатку, действительно более близок к современным видам палеарктических родов, чем к единичным центральноамериканским. Отличительной особенностью *Miostenosis* являются крупные круглые глаза, не характерные для *Stenosini*, которые имеют очень узкие, продольные, часто полуредуцированные или разделенные на верхнюю и нижнюю половину глаза. Можно предположить, что этот вымерший род относится к другой, сестринской группе, близкой к *Stenosini*.

Единственный неогеновый представитель трибы *Edrotini*, *Trientoma hascens*, описан из нижнемиоценового доминиканского янтара (Doyen, Poinar, 1994). Современные виды этого рода широко распространены в Вест-Индии, и их нельзя

назвать строго ксерофильными, так как они часто приурочены к приморским редколесьям и прибрежным сухим субтропическим лесам.

Лагриоидная ветвь
Подсемейство Lagriinae

Подсемейство известно в летописи начиная со среднего мела (еще не описанный вид трибы Lagriini: *Statirina* из Бирманского янтаря), после длительного перерыва таксоны Lagriinae появляются в среднем эоцене, наиболее разнообразны в балтийском янтаре, из которого указаны роды четырех триб: *Laena* (Laenini), *Gonialaena* (Gonialaenini), *Luprops* (Lupropini), *Lagria* и *Statira* (Lagriini), а также *Yantaroxenos* (Belopini) (Kirejtshuk et al., 2008; Nabozhenko et al., 2016; Nabozhenko et al., in press). Из 6 известных родов два (33 %) являются вымершими (*Gonialaena*, *Yantaroxenos*), а остальные – рецентными.

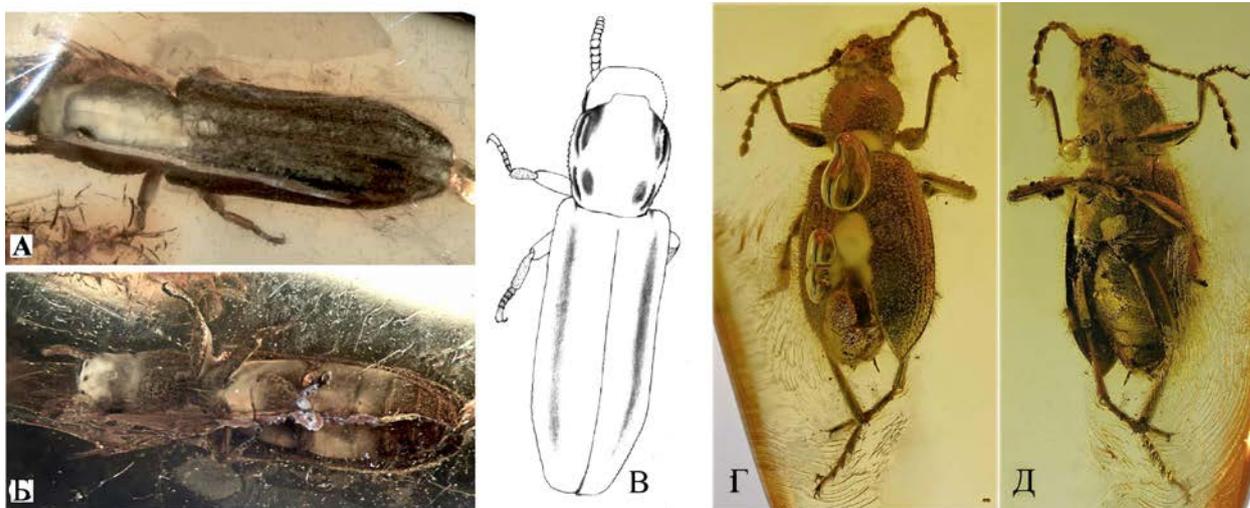


Рисунок 53 – Жуки-чернотелки подсемейства Lagriinae из эоценового балтийского янтаря: А–В – *Yantaroxenos* Nabozhenko, Kirejtshuk et Merkl, 2016 (Belopini); Г–Д – *Gonialaena* Nabozhenko, Bukejs et Telnov, 2019 (Gonialaenini).

К сожалению, все образцы с рецентными родами, указанными в работе Клебса (Klebs, 1920), утеряны, поэтому нельзя проверить правильность определения. Род *Yantaroxenos* (в соответствии с рисунком 53А–В) наиболее схож с родом *Rhyasma*, ныне распространенным в Западном полушарии (Неарктика и Неотропика), что

указывает на общность ранне- и среднепалеогеновой колеоптерофауны в период термозры (Larsson, 1978); это же доказывают и многочисленные неотропические элементы подсемейства *Stenochiinae* из раннеэоценовых отложений Гайзельталь в Германии (Haupt, 1950). Для рода *Gonialaena* (в соответствии с рисунком 53Г–Д) выделена отдельная триба *Gonialaenina*, так как он совмещает признаки, характерные для триб *Laenini*, *Goniaderini*, *Lupropini* и *Lagriini* и, возможно, является мезозойским реликтом, дожившим до позднего эоцена (Nabozhenko et al., 2019).

В неогеновом доминиканском янтаре отмечены только представители родов *Lorelus*, современные представители которого распространены в Северной и Южной Америке, и *Statira*, виды которого ныне встречаются в Индо-Малайской, Неарктической и Неотропической областях (Doyen, Poinar, 1994).

4.2 Использование палеонтологической летописи Tenebrionidae в филогенетических и эволюционных моделях

В существующих моделях, основанных на методе молекулярных часов (Kergoat et al., 2014a), предполагается, что тенебриониды произошли после триассово-юрского массового вымирания, а диверсификация основных ветвей Tenebrionidae происходила в период пангейских и гондванских разломов. С помощью бэйсовского анализа датировок эти авторы установили, что аридно-адаптированные виды диверсифицировались рано, в то время как диверсификация большинства влаголюбивых видов произошла значительно позже.

Сложно судить о том, насколько рано диверсифицировались ксерофильные группы чернотелок, поскольку палеонтологические данные о таких группах отсутствуют вплоть до палеоцена Мена (Франция). Можно только предположить, что базальные ветви пимелоидных тенебрионид обособились еще в юре, так как среди современных представителей крупнейшего подсемейства *Pimeliinae* и небольшого *Kuhitangiinae* нет мезофильных лесных групп. Однако палеонтологическая летопись и огромное разнообразие как ксероморфных, так и мезоморфных видов и родов в пределах тенебрионидной ветви чернотелок ставят под сомнение значительно более позднюю диверсификацию мезофильных форм (в соответствии с рисунком 54). Вот лишь некоторые аргументы, опровергающие эту гипотезу:

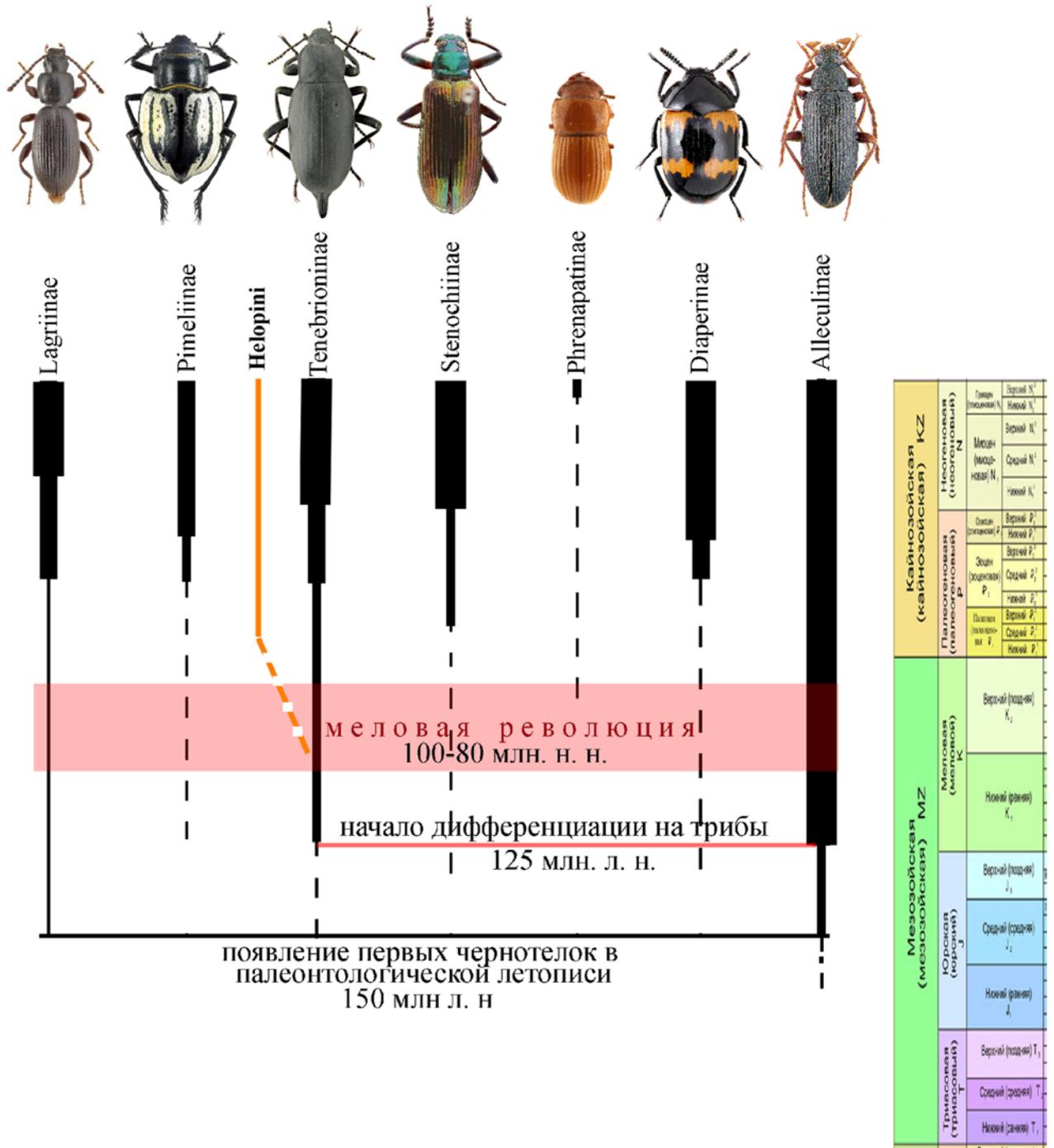


Рисунок 54 – Время появления представителей подсемейств Tenebrionidae на основе палеонтологической летописи.

1. Во многих трибах и родах тенебриоидных и лагриоидных чернотелок существуют как мезо-, так и ксероморфные виды. В качестве примера можно привести трибу *Vlartini*, считающейся без сомнений ксерофильной группой, большинство видов которой адаптировалось к засушливому климату и аридным ландшафтам, однако в составе большинства родов присутствуют как лесные мезофильные виды, так и ксерофильные. Так, наиболее архаичные современные палеарктические виды рода *Dila*

обитают во влажных реликтовых палеогеновых гирканских лесах (*D. nitida*), влажных понтийских и колхидских еловых и смешанных лесах (*D. difformis*), во влажных смешанных лесах Юго-Восточной Турции (*D. svetlanae*), другая группа видов освоила высокогорные альпийские луга в Турции, в Иране и на Кавказе, большинство средне- и центральноазиатских видов *Dila* обитает в аридных средне- и низкогорьях, а вид *D. laevicollis* широко освоил каменистые участки пустыни Бетпак-Дала. Сложно предположить, что диверсификация предковых групп *Blaptini* началась в мезозое с ксероморфных форм или что диверсификация чернотелок тенебриоидной ветви началась с отделения аридно-адаптированных групп на ранних этапах эволюции.

Наиболее ярким примером разнообразия ксеро- и мезофильных видов является триба *Helopini*, треть ныне живущих видов которой приурочена к лесам (в том числе и субтропическим реликтовым массивам Калифорнии и Юго-Восточной Азии), род *Nautes* характерен для дождевых тропических лесов, еще треть обитает в ксерофитных редколесьях Средиземноморья, Афротропики и Северной Америки, а остальные роды (особенно неарктические) адаптированы к современным пустыням и полупустыням северного полушария, вплоть до самых суровых условий Каракумов, Гоби, Мохавэ и Соноры. Переход от лесных местообитаний к открытым ландшафтам легко проследить на примере генетически очень близких родов *Nalassus*, *Xanthomus* и *Ectromopsis*. Подавляющее большинство видов рода *Nalassus* относится к лесным обитателям, наиболее архаичные из них населяют леса с элементами полтавской реликтовой флоры в Восточной Азии (Япония, Тайвань) и палеогеновые реликтовые леса тихоокеанского побережья Северной Америки, ряд видов освоил пустыни Средней Азии (Бетпак-Дала, Моюнкум). Виды близкой группы *Xanthomus* заселили песчаные побережья Средиземного моря, а виды промежуточного между ними рода *Ectromopsis* распространены на песках вокруг реликтовых континентальных водоемов, остатков Паратетиса в Средиземноморье (в том числе и в Сахаре), в полупустынях Центральной Анатолии и Прикаспия. Большая генетическая близость и ленточные и фрагментированные приморские ареалы предполагают не более чем ранненеогеновое формирование *Ectromopsis* и миоценовое отделение *Xanthomus*. Стоит также отметить полное изменение трофического спектра: *Nalassus*, даже ксероморфные, остаются лишенофагами, а *Xanthomus* и *Ectromopsis* являются фитофагами (Набоженко и др., 2017).

Таким образом, формирование аридно-адаптированных групп у чернотелок может происходить по геологическим меркам «стремительно».

2. Древнейшие юрские и юрско-меловые чернотелки тенебриоидной ветви относятся к мезофильным группам, при этом к трибам *Gonoderini*, *Stenopodiini* (*Alleculinae*) и *Alphitobiini* (*Tenebrioninae*), представленным в современной фауне. Таким образом, дифференциация семейства происходила на ранних этапах, по меньшей мере в юре, независимо от того, были ли предковые формы *Tenebrionidae* ксерофильными или мезофильными. Единственный более или менее точный временной промежуток может быть установлен для периода формирования трибы *Stenopodini*. Древнейший представитель этой группы, известный из рубежа юры и мела (125 млн л. н.), сочетает как признаки гонодероидных предков, так и «новые» ктениоподиоидные признаки. Это объясняется переходом всех представителей этой трибы на питание генеративными органами покрытосеменных.

Помимо этого, возникает несоответствие реконструкции гипотетического предка тенебрионид (Matthews, Bouchard, 2008) и палеонтологической летописи. Оно состоит в том, что предполагаемый предок, согласно многочисленным морфологическим работам и филогенетическим моделям (Watt 1974; Doyen, Lawrence, 1979; Tschinkel, Doyen, 1980; Doyen, Tschinkel, 1982, Doyen, 1993; Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010), имеет признаки, характерные для лагриоидной ветви, в наибольшей степени для *Belorini*. Однако древнейшие тенебриониды относятся к тенебриоидной линии и лишь отчасти соответствуют признакам, указанным для лагриоидного предка (таблица 6).

Таблица 6 – Сравнение предполагаемого лагриоидного предка тенебрионид (Matthews, Bouchard, 2008) и древнейших юрских и юрско-меловых *Tenebrionidae* (Л.Н. Медведев, 1969; Кирейчук и др., 2011; Nabozhenko et al., 2015; Chang et al., 2016) (серым выделены совпадающие признаки)

№	Признаки предполагаемой предковой чернотелки (<i>Lagriinae</i>)	Признаки древнейших ископаемых <i>Alleculinae</i> и <i>Tenebrioninae</i>
1	Простые трихоидные антеннальные сенсиллы	Простые трихоидные антеннальные сенсиллы
2	Продольный лабрум	Поперечный лабрум

3	Внутренне и, возможно, наружно открытые прококсовые впадины	Наружные прококсовые впадины закрытые, у современных представителей и внутренне закрытые
4	Надкрылья с 10 полными точечными рядами	Надкрылья с 9 полными точечными рядами и прищитковым коротким рядом
5	Задние крылья с медиальным затемнением	Неизвестно. У современных представителей <i>Alleculinae</i> медиальное затемнение отсутствует, у <i>Tenebrionidae</i> представлено или нет
6	Желобок вдоль наружного края всех абдоминальных вентритов, в который может быть подобран край надкрылий для создания герметичной субэлитральной полости	Желобок вдоль наружного края всех абдоминальных вентритов, в который может быть подобран край надкрылий для создания герметичной субэлитральной полости
7	Яйцеклад с 4 долями коксита и терминальными стилями	Яйцеклад с 4 долями коксита и с латеро-апикальными стилями
8	Половые протоки самки с первичной bursa copulatrix и без сперматеки	Половые протоки самки с первичной bursa copulatrix и без сперматеки
9	Эдегус с алами, формирующими вентральные выросты апикальной доли	Эдегус с алами, формирующими вентральные выросты апикальной доли (по крайней мере у <i>Platycteniopus diversoculatus</i> Chang et al., 2016)
10	Пахучие железы отсутствуют	Пахучие железы выражены (так как хорошо выражены межсегментные мембраны между 3–5 абдоминальными вентритами)

Таким образом, из 10 признаков у гипотетической предковой чернотелки и древнейших ископаемых совпадают только 4, кроме того, Мэтьюс и Бушар не указали еще один важнейший признак в строении птероторакса: мезококсовые впадины

открытые и мезотрохантин выражен (примитивный признак, характерный для большинства тенебриоидных чернотелок) или мезококсальные впадины снаружи закрытые (закрываются мезо- и метавентритами). Дело в том, что *Belopini*, которые с точки зрения авторов в наибольшей степени отвечают параметрам предполагаемого предка, имеют продвинутое строение птероторакса с замкнутыми снаружи мезококсальными впадинами, что не соответствует предковому состоянию.

Несоответствие предполагаемого предка *Tenebrionidae* и ископаемых может быть связано как с неверной интерпретацией анцестральных признаков, так и с недостатком ископаемого материала. В любом случае совершенно очевидно, что если руководствоваться предположительно доказанной монофилией *Tenebrionidae* (Kergoat et al., 2014b), диверсификация этого семейства на основные ветви подсемейства протекала на самых ранних этапах эволюции чернотелок.

4.2.1 Использование палеонтологических данных для целей филогении и систематики трибы *Helopini*

Наличие ископаемых чернотелок трибы *Helopini* в палеонтологической летописи позволяет откорректировать филогенетические модели, в первую очередь при выборе полярности признаков. Находка древнейшего представителя трибы в палеоцене, самой ранней эпохе кайнозоя, служит морфологической основой для оценки признаков в плезиоморфном состоянии у современных родов трибы.

Так, в строении головного отдела подтверждается плезиоморфное состояние признака наличия мембранозных поверхностей в ротовом аппарате, в том числе и «клипео»-лабральной мембраны, выраженной у *Cryptohelops menaticus* и *Stenohelops klebsi*. Крупные сильно поперечные глаза у *Cryptohelops* также, вероятно, анцестральный признак, который выражен во многих родах подтрибы *Helopina* (*Helops*, *Entomogonus*, *Raiboscelis*, *Coscinoptilix*). В строении ментума у двух палеогеновых *Helopini* отчетливо прослеживается продольное срединное возвышение, которое отсутствует у родов *Euboeus* s. str., *Adelphinus*, *Nephodinus*, но выражено почти у всех других рецентных *Helopini*, а у некоторых это возвышение преобразуется в бугровидный вырост (*Helops*, *Accanthopus*). В строении максилл ископаемых представителей трибы характерен умеренно треугольно расширенный апикальный

максиллярный пальпомер (слабо продольный у палеоценового *Cryptohelops* и с равными длиной и шириной у эоценового *Stenohelops klebsi*), таким образом, сильно треугольно расширенный поперечный пальпомер, как у *Asialassus*, или приближенные к цилиндрическим продольные пальпомеры, как у *Sabularius*, могут трактоваться как результат последующей специализации. В строении антенн у палеогеновых Helopini не наблюдается специализации. Антенны тонкие, постепенно расширенные от основания к вершине, антенномер 11 слабо удлинённый, веретеновидный. Такое строение антенн соответствует плезиоморфному состоянию.

Грудной отдел у ископаемых Helopini существенно не отличается от такового у большинства рецентных видов трибы, для них характерен налассоидный паттерн торакального соединения, с ограниченной подвижностью в латеральном направлении. У *Cryptohelops* прогипомеры и простернум перед прококсами очень грубо пунктированы круглыми ямками, что характерно для многих видов подтрибы Helopina, но совершенно не свойственно представителям подтрибы Cyldrinothina. Таким образом, это признак в плезиоморфном состоянии. У эоценового *Stenohelops* выражена комбинированная скульптура прогипомер: в наружной половине они продольно морщинистые, на остальной поверхности с редкой пунктировкой. Некоторые рецентные *Stenohelops* также имеют комбинированную скульптуру прогипомер, однако большинство видов этого рода распределено по под родам либо с морщинистыми, либо с пунктированными прогипомерами. Характерной особенностью является редукция крыльев у палеогеновых Helopini, что прослеживается не только непосредственно на некоторых образцах, но и по наличию у них довольно широкого верхнего загнутого края эпиплевры. Несмотря на то, что утрата способности к полету соответствует апоморфному состоянию, тенденция к редукции крыльев, очевидно, одно из древнейших направлений эволюции Helopini. Поскольку эпиплевры не достигают шовного угла надкрылий ни у палеоценового *Cryptohelops*, ни у эоценового *Stenohelops*, этот тип строения (катоидный) вероятно соответствует плезиоморфному состоянию по меньшей мере в подтрибе Helopina. Характерно также наличие хорошо выраженных стриальных бороздок на надкрыльях у палеогеновых Helopini и у большинства рецентных видов трибы из родов *Nalassus*, *Asialassus*, *Odocnemis*, *Stenohelops*, *Coscinoptilix*, *Helops* и др. Стриальные бороздки редуцированы у ряда специализированных ксерофильных родов (однако точечные ряды остаются): *Hedyphanes*, *Entomogonus*, некоторые *Zophohelops*,

Adelphinus и *Nephodinus*. Необходимо также отметить хорошо развитые не выступающие плечевые углы надкрылий (плезиоморфное состояние), которые у ряда ксероморфных групп (*Catomus*, *Hedyphanes*, *Socotrphanes*, *Xeromorphohelops*) совсем редуцируются (апоморфное состояние) или, наоборот, сужаются и выступают вперед, как у *Raiboscelis* и некоторых *Zophohelops* (апоморфное состояние).

Строение абдоминальных венитров у *Cryptohelops* и *Stenohelops klebsi* не отличается от такового у большинства рецентных видов, межсегментные мембраны между 3–5 венитрами тонкие, расположены в горизонтальной плоскости (плезиоморфное состояние), в отличие от современных родов *Taurohelops*, *Angustihelops*, *Doyenellus*, у которых межсегментные мембраны сильно расширенные (по меньшей мере у самцов), расположены полого относительно горизонтальной поверхности (апоморфное состояние). Полностью глубоко окаймленный 5-й абдоминальный венитр, характерный для всех ископаемых и рецентных видов подтрибы *Helopina* и для *Microdocnemis* подтрибы *Cylindrinotina*, также можно считать анцестральным признаком.

Еще одним из анцестральных направлений является трансформация передних голеней и расширение передних тарзусов у самцов. Так, оба палеогеновых вида *Helopini* имеют слабо (но отчетливо) расширенные протарзомеры самца 1–4, а *Cryptohelops* вырезку на внутренней стороне передних голеней. Сходная трансформация передних голеней проявляется у некоторых современных представителей трибы: *Entomogonus*, *Raiboscelis*, *Cylindrinotus*.

Cryptohelops и *Stenohelops klebsi* относятся к группе родов подтрибы *Helopina* с катомоидным типом эдеагуса. На отпечатке *Cryptohelops* не видны гениталии самца, строение большинства остальных структур соответствует катомоидным родам, близким к *Stenohelops*, поэтому допустимо предполагать, что и строение гениталий у него относится к катомоидному типу. У *Stenohelops klebsi* вершина эдеагуса отчетливо видна в одном инклюзе: апикальная доля широко закругленная и уплощенная на вершине, медиальная доля (пенис) широкая, с широко закругленной вершиной, что соответствует катомоидному типу. Таким образом, хелопиоидный тип строения эдеагуса в подтрибе *Helopina* соответствует, вероятно, апоморфному состоянию.

5 Филогения трибы Helopini

К настоящему времени имелась только одна филогенетическая модель для Helopini, основанная на признаках морфологии (Cifuentes-Ruiz et al., 2014), которую следует рассматривать как предварительную, что указано и самими авторами в названии публикации. Были опубликованы филогеографические модели с использованием генетических маркеров *Cox2* для канарских *Nesotes* (Rees et al., 2001a, b) и филогения рода *Armenohelops* (с использованием *Cox1*) (Nabozhenko et al., 2016). Дополнительно были сделаны доклады на различных конференциях по филогенетическим отношениям трибы Helopini в целом с использованием генетических маркеров *Cox2* (Stroscio et al., 2009) и родов подтрибы *Cylindrinotina* Анатолии (*Cox1* мДНК и *Mr20* яДНК): *Odocnemis* (Alpagut Keskin et al., 2012; Keskin et al., 2012; Набоженко и др., 2013), *Turkonalassus* и *Nalassus* Турции (Alpagut Keskin et al., 2015; Keskin et al., 2018a), а также филогеографии подрода *Nalassocnemis* рода *Odocnemis* (Keskin et al., 2018b), но без опубликования филогенетических моделей.

5.1 Филогенетические реконструкции на основании морфологических признаков

В филогенетической модели мексиканских коллег (Cifuentes-Ruiz et al., 2014) (в соответствии с рисунком 55) использовалось 67 морфологических признаков 30 видов из 9 родов, 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 остается недоказанной, хотя ранее две линии Helopini (*Helopina* и *Cylindrinotina*) были подтверждены в молекулярно-генетических моделях (Stroscio et al., 2009). В филогенетической модели П. Чифуентес-Руис с соавторами использовалось множество признаков 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),

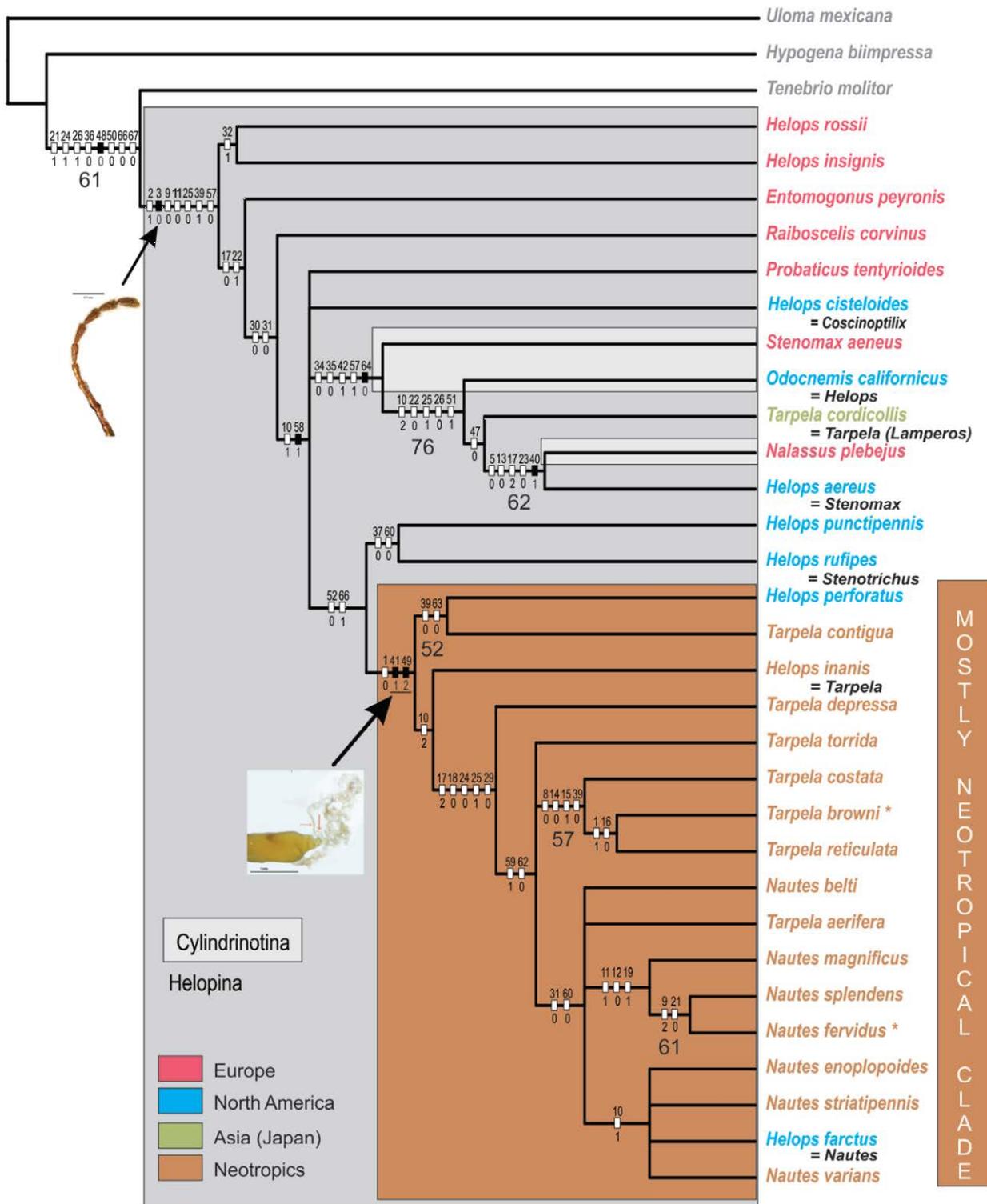


Рисунок 55 – Предварительная филогения Helopini (по (Cifuentes-Ruiz et al., 2014)), основанная на морфологических признаках.

опушение (голова и переднеспинка с щетинками / без щетинок), задние крылья (отсутствуют или плохо выражены / полностью выражены), щетинки на парамерах (представлены / не очевидно), отношение длины и ширины переднеспинки и т.д.

Ряд признаков в этой модели неверно интерпретирован. Так, у *Coscinoptilix perforatus* (*Helops* в обсуждаемой статье) 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 *Doyenellus cisteloides* (*Helops* в обсуждаемой статье) вся апикальная доля оказалась густо покрыта щетинками, тогда как род *Doyenellus* представляет единственную неарктическую группу, у всех видов которой только часть этой доли покрыта шипиками (не щетинками) и эдеагус имеет очень сходное строение с таковым палеарктической группы родов *Helops* (*Helops*, *Raiboscelis*, *Entomogonus*, *Hedyphanes*). 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 филогении признаков почти во всех случаях определена авторами неверно. Наконец, П. Чифуентес-Руис и соавторы (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), мембранозных образований ротового аппарата и брюшного отдела, характер окаймления абдоминальных венитров и многие другие. В результате подтриба *Helopina* оказалась в этой модели полифилетичной, а две монофилетичные ветви трибы *Helopini* указанными авторами не принимаются. С учетом многочисленных ошибок и неверной интерпретации признаков эта филогенетическая модель вряд ли пригодна для усовершенствования классификации.

Нами были получены филогенетические модели на основе морфологических признаков для всех родов трибы с использованием различных программ. Поскольку триба характеризуется наличием множества гомоплазий в различных группах двух подтриб, были сделаны две дополнительные отдельные матрицы и кладограммы для подтриб *Helopina* и *Cylindrinotina* с учетом того, что монофилия этих подтриб подтверждена с помощью молекулярно-генетических методов (см. подглаву 5.2). Всего было выбрано 97 признаков (имаго и личинок) для родов из триб *Helopini* (ингруппа),

Opatrini (аутгруппа, Tenebrioninae, *Opatrum*) и Tentyriini (аутгруппа, Pimeliinae, *Calyptopsis*).

В филогенетическом анализе использовались преимущественно бимодальные признаки и в ряде случаев полимодальные. Модальность признаков аргументирована в главе 3 по морфологии рецентных групп и в главе 6 с учетом строения ископаемых таксонов. Для обозначения брюшных сегментов используется система, предложенная Э. Мэтьюсом и П. Бушаром (Matthews, Bouchard, 2008), где видимые стерниты брюшка III–VII обозначаются арабскими цифрами 1–5, а все внутренние стерниты римскими цифрами (VIII, IX). В качестве внешних групп были выбраны роды *Calyptopsis* (триба Tentyriini, подсемейство Pimeliinae) и *Opatrum* (триба Opatrini подсемейства Tenebrioninae). Подсемейство Pimeliinae занимает базальное положение по отношению к Lagriinae, Alleculinae, Tenebrioninae и Stenochiinae в молекулярной филогенетической модели (Kergoat et al., 2014), его представители (в том числе и *Calyptopsis*) характеризуются примитивным зоферойдным строением гениталий самца и половых протоков самки без сперматеки или со слабо развитой сперматеккой, отсутствием межсегментных мембран и защитных желез, хотя многие группы обладают набором специализированных морфологических адаптаций для обитания в аридных ландшафтах. Триба Opatrini (в том числе *Opatrum*) – сестринская группа Helopini в различных филогенетических моделях чернотелок (Doyen, Tschinkel, 1982; Kergoat et al., 2014).

Признаки, использованные для филогении, были сгруппированы в три матрицы, которые здесь объединены в одну (таблица 7). Значком «^H» обозначены признаки, используемые для построения отдельной матрицы для подтрибы Helopina, значком «^C» – *Cylindrinotina*.

Форма и опушение тела

1. Тело дорсально голое (0); тело дорсально опушенное (1).
2. Тело дорсально голое или с прилегающим опушением (0); тело дорсально с длинными стоячими волосками (1).
3. ^HТело продолговатое, часто стройное, переднеспинка квадратная, прямоугольная, сердцевидная или слаботрапещиевидная; надкрылья не полушаровидные (иногда бывают полушаровидными, но вместе с

протораксом, не отдельно надкрылья) (0); тело овально-яйцевидное, очень компактное и коренастое, переднеспинка сильно трапецевидная, очень широкая в основании и узкая в передней части, надкрылья сильно выпуклые, полушаровидные (1).

Голова

4. Ротовой аппарат открытого типа (0); ротовой аппарат закрытого типа (1).
5. «Клипеус» без выемки посередине (0); «клипеус» с глубокой треугольной выемкой посередине (1).
6. Передний край головы прямой, с невыступающими углами «клипеуса» (0); передний край головы широко выемчатый, с выступающими углами «клипеуса» (1).
7. Склеротизованная часть эпифаринкса лишь широко слабо выемчатая посередине (0); склеротизованная часть эпифаринкса с глубокой треугольной выемкой посередине переднего края (1).
8. ^HПсевдоклипеально-лабральная мембрана открытая, прикрепляется к наружному краю эпикраниума (0); псевдоклипеально-лабральная мембрана скрытая, прикрепляется к внутренней части переднего края эпикраниума (1).
9. ^HПоловой диморфизм в строении ментума не выражен (ментум без выроста либо с выростом у самца и самки) (0); Половой диморфизм в строении ментума хорошо выражен (ментум у самки с сильным выростом, у самца без него) (1).
10. ^HМентум без выроста (0); ментум с сильным продольным выростом в виде тупого зубца (1).
11. ^HМентум уплощенный, без медиального возвышения (0); ментум с килевидным медиальным возвышением или продольным зубцом (1).
12. ^HМентум с четко отграниченной светлой слабо склеротизованной областью в передней части (0); ментум равномерно склеротизован (1).
13. Глаза не разделенные на верхнюю и нижнюю половины (0); глаза разделенные на верхнюю и нижнюю половины (1).
14. ^HГлаза слабо поперечные или округлые, не суженные посередине (0); глаза сильно поперечные, суженные посередине (1).

15. ^СГолова снизу с постглазными бороздками или вдавлениями, отходящими от нижнего края глаз и окаймляющими виски снизу (0); Голова снизу без постглазных бороздок, окаймляющих виски (1).
16. ^СГолова снизу без глубокой борозды от одного к другому глазу (0); голова снизу с глубокой щелевидной бороздой, идущей от нижнего края глаз позади прементума (1).
17. ^НГолова с короткими прямыми бороздками, отходящими от середины нижнего края глаз (0); голова без прямых бороздок, отходящих от середины нижнего края глаз (1).
18. Антенны без мембранных сенсиллярных комплексов, с трихоидными, а на вершине 11-го сегмента с базиконическими сенсиллами (0); антенны со сложными мембранными сенсиллярными комплексами в виде кругов (1).
19. ^САнтенномеры самца и самки одинаковой толщины (0); антенномеры у самца более утолщенные, чем у самки (1).
20. ^НАнтенномер 11 может быть сильно удлинённый, но не банановидный (0); антенномер 11 банановидный (1).
21. ^НАнтенномер 11 одинаковый у самца и самки или половой диморфизм выражен слабо (0); в строении антенномера 11 проявляется сильный половой диморфизм: у самца он длинный, у самки очень короткий и асимметричный (1).

Грудной отдел. Проторакс

22. ^СПереднегрудь перед прококсами слабо равномерно выпуклая, с пунктировкой, часто с неясной тонкой морщинистостью (0); переднегрудь перед прококсами уплощенная, с четкими продольными морщинами (1).
23. ^НПростернальный отросток не входит в V-образное вдавление мезовентрита (0); простернальный отросток входит в V-образное вдавление мезовентрита, как ключ в замок (1).
24. ^СПростернальный отросток слабо или сильно выступающий, но без выростов, не трехрогий (0); простернальный отросток трехрогий, с сильно выступающей заостренной вершиной и двумя роговыми выростами между прококсами (1).

25. ^CОкаймление боковых краев пронотума равномерное или отсутствует (0); окаймление боковых краев пронотума неравномерное – в основании кайма сильно утолщенная, в 2–4 раза толще, чем посередине (1).
26. ^HПронотум без поперечного базального вдавления (0); пронотум с сильным поперечным вдавлением в базальной трети (1).
27. Прогипомеры с пунктировкой или зернами (0); прогипомеры с морщинами и пунктировкой (1); прогипомеры с морщинами (2).

Грудной отдел. Птероторакс

28. Мезококсовые впадины не замкнутые, снаружи с щелью между метавентритом и трохантином (0); мезококсовые впадины замкнутые, замыкаются снаружи мезо- и метавентритом, трохантин редуцирован (1).
29. Скутум с угловидными продольными сгибами, образующими закраинку, куда упирается переднеспинка, без глубокого поперечного вдавления (0); скутум без угловидных сгибов между скутеллюмом и скрытой частью, не образует закраинки, куда должна упираться переднеспинка, с глубоким поперечным вдавлением (1).
30. Метанотум с диагональной соединительной склеротизованной арматурой, соединяющей вершинные и базальные склеротизованные спиккулы (0); метанотум без диагональной соединительной арматуры (1).
31. ^HМезовентрит с неглубоким и пологим V-образным вдавлением (0); мезовентрит с глубоким, почти вертикальным V-образным вдавлением или выступающими пластинчатыми краями возле мезококс, образующими V-образное вдавление (1).
32. Метэндостернит без ламины (0); метэндостернит с ламинной (1).
33. Эпиплеврон узкий, примерно такой же ширины, как мезэпистерна (0); Эпиплеврон широкий, в 3–4 раза шире мезэпистерны (1).
34. Мезовентрит не более чем в 3 раза шире своей длины (0); мезовентрит в 5 и более раз шире своей длины (1).
35. Эпиплевры не достигают вершины (0); эпиплевры достигают вершины (1).
36. 8-е междурядье надкрылий соединяется на вершине с краем надкрылий (0); 8-е междурядье соединяется на вершине с 1–3 междурядьями (1).

37. Отогнутый край верхней поверхности надкрылий не образует горизонтальной площадки на вершине (0); отогнутый край верхней поверхности надкрылий образует горизонтальную площадку на вершине (1).
38. Отвесная закраинка в центре основания надкрылий, куда упирается основание проторакса, хорошо выражена (0); отвесная закраинка в центре основания надкрылий не выражена (1).
39. ^HМеждурядья не килевидные (0); все или нечетные междурядья на вершине килевидные (1).
40. ^HНадкрылья не шаровидные по сравнению с переднегрудью (0); надкрылья шаровидные по сравнению с уплощенной сверху переднегрудью (1).
41. ^HНадкрылья в основании без резких уплощенных валиков по бокам от скутеллюма (0); надкрылья в основании с резко отграниченными широкими уплощенными валиками по бокам от скутеллюма (1).
42. Надкрылья с целоконическими сенсиллами (0); надкрылья без целоконических сенсилл (1).
43. Надкрылья без крупных зерен или бугорков с сенсиллами (0); надкрылья с сенсиллярными крупными зернами или бугорками, даже если последние выражены только на вершине (1).
44. ^HНадкрылья голые или с обычным (не пятнистым) опушением (0); надкрылья с пятнистым опушением (1).
45. Междурядья не зернистые (0); междурядья зернистые (1).
46. ^HПлечевые углы не выступающие, не резко отграничены от отогнутого края верхней поверхности надкрылий (0); плечевые углы узкие, выступающие, резко отграниченные (1).

Брюшко

47. ^CВентрит 5 закругленный или выемчатый на вершине, не загнутый внутрь (0); вентрит 5 с заостренной и загнутой внутрь вершиной (1).
48. ^CВентрит 5 закругленный или заостренный на вершине (0); вентрит 5 утолщенный и выемчатый на вершине (1).

49. Вентрит 5 с двойным окаймлением – с грубым на дорсальном крае и тонким с торца (0); вентрит 5 с одинарным окаймлением только с торца или не окаймлен (1).
50. Вентриты 3–4 не выпуклые и не приподнятые (0); вентриты 3–4 выпуклые или их апикальный край сильно приподнят (1).
51. Брюшные соединительные мембраны и брюшные железы выражены (0); соединительные мембраны между 3–5 вентритами и брюшные пахучие железы отсутствуют (1).
52. Соединительные мембраны между 3–5 вентритами небольшие, узкие или отсутствуют (0); соединительные мембраны между 3–5 вентритами очень крупные, их продольная длина посередине составляет не менее половины длины 3 и 4 вентритов (1).
53. ^HВершина вентрита 5 без полуторчащих длинных волосков (иногда с прилегающим опушением) (0); вершина вентрита 5 с торчащими длинными волосками (1).
54. ^CВентрит 1 без волосяного пятна посередине или с очень густой тонкой пунктировкой посередине и густой овальной волосяной щеткой (0); вентрит 1 с удлиненными редкими и грубыми точками и обратно V-образной волосяной щеткой из редких длинных волосков (1).

Ноги

55. ^HМезококсы без сильного зубца (0); мезококсы с сильным зубцом (1).
56. Передние бедра без зубца на дорсальной внутренней стороне (0); передние бедра с очень крупным острым зубцом посередине дорсальной стороны (1).
57. ^CПередние бедра на вершине простые, без выступающего дорсального внутреннего края и опушения у вершины (0); передние бедра с выступающим пластинчатым дорсальным краем у вершины и опушением возле этого края (1).
58. Голени не треугольно расширенные, их наружный край не мелкозубчатый, средние голени без торчащих сильных шипиков (0); передние голени треугольно расширенные к вершине, средние с сильными короткими полуторчащими шипиками (1).

59. ^СПередние голени обычные, прямые или изогнутые, но не ковшевидные (0); передние голени сильно модифицированы, ковшевидные, часто с дополнительным зубцом на вершине (1).
60. ^СПередние голени без зубцов или зерен на внутренней стороне (0); передние голени с зубцами или зернами на внутренней стороне (1).
61. ^СГолени с длинными щетинками вокруг вершинной площадки (0); голени с короткими шипиками вокруг вершинной площадки (1).
62. Про- и мезотарзомеры самца нерасширенные (0); протарзомеры, часто и мезотарзомеры самца сильно расширенные (1).
63. ^НДлина метатарзомера 1 значительно меньше, чем совокупная длина остальных метатарзомеров (0); метатарзомер 1 очень длинный, его длина почти равна совместной длине остальных метатарзомеров (1).

Терминалии и гениталии самца

64. Эдеагус неинвертный (0); эдеагус инвертный (1).
65. Эдеагус без лациний (0); эдеагус с лациниями (1).
66. Апикальная доля эдеагуса с очень короткими щетинками, направленными вперед, или голая (0); апикальная доля эдеагуса с шипиками, направленными назад (1).
67. Апикальная доля эдеагуса с короткими вентральными выростами (алами), прикрывающими только половину базальной доли с вентральной стороны, или вовсе без выростов (0); апикальная доля эдеагуса с длинными алами, полностью прикрывающими базальную долю на вентральной стороне (1).
68. Апикальная доля эдеагуса без глубокого вдавления в вершинной половине дорсальной стороны (0); апикальная доля эдеагуса с очень глубоким и резким вдавлением в вершинной части на дорсальной стороне, которое делит параметры на две половины (1).
69. ^СЭдеагус налассоидный: апикальная доля эдеагуса с щетинками, направленными вперед, и часто латерально уплощенная на вершине, слабо склеротизованная (0); эдеагус цилиндринотоидный: апикальная доля эдеагуса дорсовентрально уплощенная или цилиндрическая, без щетинок или шипиков, сильно склеротизованная (1).

70. ^CПараметры отдельные или с тонким швом на вершине (0); параметры слитые, без шва (1).
71. ^HМедиальная доля с широко закругленной вершиной или двухвершинная (0); медиальная доля с одной в той или иной степени острой вершиной (1).
72. Медиальная доля с не слитыми в базальной половине бакулями, иногда бакули близко прилегают друг к другу в середине (0); медиальная доля со слитыми в базальной половине бакулями и не слитыми в апикальной или с полностью слитыми бакулями (1).
73. ^CАпикальная доля относительно длинная и не изогнутая на дорсальную сторону (0); апикальная доля очень короткая и изогнута на дорсальную сторону (1).
74. ^CАпикальная доля эдеагуса не цилиндрическая (овальная в поперечном сечении) (0); апикальная доля эдеагуса цилиндрическая (1).
75. ^CВнутренний стернит VIII самца без столбовидных выростов на внутренней вентральной стороне (0); внутренний стернит VIII самца с мощными столбовидными выростами на вентральной стороне (1).
76. ^CВнутренний стернит VIII самца не сильно модифицированный и не утолщенный, с опущением только с вентральной стороны и на вершине (0); внутренний стернит VIII самца сильно модифицированный, сильно утолщенный, при рассмотрении сбоку широкий, с очень глубокой (в продольном дорсовентральном сечении) вырезкой, с острыми выростами внутри или пологой вдавленной площадью на дорсальной стороне, покрытой очень густыми и длинными волосками (1).
77. ^CВнутренний стернит VIII самца без продольного цилиндрического углубления для эдеагуса (0); внутренний стернит VIII самца с продольным цилиндрическим углублением для эдеагуса (1).
78. ^HВнутренний стернит VIII самца без дополнительных областей склеротизации (0); внутренний стернит VIII самца с дополнительными областями склеротизации (1).
79. ^HВнутренний стернит VIII самца полностью слабо склеротизованный (0); внутренний стернит VIII самца со склеротизацией в базальной половине и слабо склеротизованными вершинами, граница между склеротизованной и

- несклеротизованной частями нечеткая (1); внутренний стернит VIII самца с четкими областями сильной склеротизации от вырезки до базальных ветвей и двумя дополнительными склеротизованными «спикулами» в центре (2).
80. ^HВершины стернита VIII самца не отделенные от базальной части, не уховидные (0); вершины стернита VIII самца маленькие, узкие, четко отделенные от базальной части, уховидные (вторичная редукция) (1).
81. ^CВнутренний стернит VIII самца с направленными внутрь (к вырезке) или вверх вершинами лопастей, лопасти опушены короткими волосками на вентральной стороне и умеренно длинными на вершине, вырезка без окаймляющего кольца (0); внутренний стернит VIII самца с направленными в стороны широко закругленными вершинами и очень сильно опушенными очень длинными и тонкими волосками лопастями, в также окаймляющим кольцом вокруг вырезки (1).
82. ^CГастральная спикула с узко расставленными прямыми или слабо S-образно изогнутыми (вид сбоку) тонкими ветвями (0); гастральная спикула с широко расставленными утолщенными ветвями и сильно S-образно изогнутая при рассмотрении сбоку (1).
83. ^HВетви гастральной спикулы без крючковидных выростов возле лопастей (0); ветви гастральной спикулы с крюковидными вершинами возле лопастей (1).

Гениталии и половые протоки самки

84. Вагина длинная, в 6–7 раз длиннее яйцеклада (0); вагина короткая, не более чем в 2 раза длиннее яйцеклада или такой же длины (1).
85. ^CГоностили обычные, слабо склеротизованные, цилиндрические, подвижные, с щетинками на вершине (0); гоностили сильно склеротизованные, конусовидные, без щетинок на вершине (1).
86. Сперматека состоит из одного канала или не выражена (0); сперматека состоит из нескольких каналов (1).
87. ^HСперматека с одним каналом или отсутствует (0); сперматека с многочисленными каналами, отходящими непосредственно от вагины (1); многочисленные каналы (от 2 и более) сперматеки сливаются в общий канал, который впадает в вагину (2).

88. Железа короткая, короче половины длины тела (0); железа длинная, длиннее половины длины тела (1).
89. ^HЖелеза впадает в канал сперматеки или в вагину без клапана (0); железа впадает в вагину посредством клапана, который не имеет выростов (1); железа впадает в вагину посредством клапана, который имеет маленький боковой вырост (2).
90. ^CВторичная копулятивная сумка отсутствует (0); вторичная копулятивная сумка выражена (1).
91. ^CКанал сперматеки без коротких выростов (0); канал сперматеки с короткими выростами в основании или по всей длине (1).
92. ^CСперматека без резервуаров (0); сперматека со склеротизованным резервуаром в основании (1).
93. Сперматека отсутствует, выражена первичная копулятивная сумка (0); сперматека выражена, первичная копулятивная сумка отсутствует (1).

Личинки

94. Брюшной сегмент IX без маленьких выростов в основании саблевидных концевых выростов (0); брюшной сегмент IX с маленькими коническими или цилиндрическими выростами в основании саблевидных концевых выростов (1).
95. Брюшной сегмент IX с крупными саблевидными выростами (0); брюшной сегмент IX вообще без парных выростов, тем более крупных и саблевидных (1).

Дополнительные признаки (для *Accanthopus*)

96. Брюшной стернит VIII самца без вырезки посередине, только широко выемчатый (0); брюшной VIII стернит самца с вырезкой (1).
97. Голова без стридуляционного аппарата (0); голова со стридуляционным аппаратом (1).

Таблица 7 – Матрица таксонов и признаков (дефис – неприменимые признаки). Серый цвет – признаки, используемые в отдельной матрице только для *Helopina*, штрихованный фон – только для *Cylindrinotina*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Accanthopus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Opatrum</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Calyptopsis</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Armenohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Asialassus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Asialassus cordicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Cylindrinotus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Ectromopsis bogatschevi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Ectromopsis</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Eustenomacidius</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Caucasohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Gunarus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Idahelops</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Microdocnemis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Nalassus</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Nalassus (Caucasonotus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Nalassus (Helopondrus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Nalassus (Nipponalassus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Odocnemis</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>O. (Heloponotus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>O. (Nalassocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>O. (Turcodocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>O. erseni (Turcodocnemis)</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>O. sp. gr. gloriosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>O. (Nigrodocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>O. (Alpinocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>O. (Sylvatocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Angustihelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>O. (Gracilicnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Pseudoprobaticus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Reitterohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Stenomax</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Stenomax (Asyrmatius)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Stygohelops</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Taurohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Turkonalassus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Turkmenohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Zophohelops</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Z. (Zophondrus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Xanthohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Xanthomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Adelphinus</i> s. str.	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Adelphinus (Adelphinops)</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Allardius</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Apterotarpela</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Apterotarpela clypealis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Catomus</i> s. str.	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>C. s. str. sp. gr. ursus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>C. s. str. sp. gr. thamii</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>C. s. str. sp. gr. consentaneus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1

<i>C. antennatus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>C. (Montanocatomus)</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>C. (Sinocatomus)</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Deretus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Doyenellus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Entomogonus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Erionura</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Euboeus s. str.</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Euboeus (Pelorinus)</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Euboes (Helopidoxus)</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Euboeus (Helopostygnus)</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Euboeus (Helopotrichus)</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Hedyphanes</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>H. (Granulophanes)</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>H. (Microhedyphanes)</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>H. muminovi</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Helopelius</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Helops s. str.</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Stenotrichus</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Coscinoptilix</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Italohelops</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Nautes</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Xeromorphohelops</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>X. dajozi</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Nephodinus</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Nesotes</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Nipponohelops</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Raiboscelis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Physohelops</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Sabularius</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Stenohelops (Gunarellus)</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Stenohelops (Stenomaleis)</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Stenohelops s. str.</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Socotrphanes</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Tarpela</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1

Таблица 7 – Продолжение 1

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>Accanthopus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Opatrum</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Calyptropsis</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Armenohelops</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Asialassus</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0
<i>Asialassus cordicollis</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0
<i>Cylindrinotus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
<i>Ectromopsis bogatschevi</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Ectromopsis s. str.</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Eustenomacidius s. str.</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Caucasohelops</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Gunarus</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Idahelops</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Microdocnemis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Nalassus s. str.</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Nalassus (Caucasonotus)</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0

<i>H. (Granulophanes)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. (Microhedyphanes)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. muminovi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helopelius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helops</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenotrichus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coscinoptilix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Italohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nautes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xeromorphohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>X. dajozii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Nephodinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nesotes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nipponohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raiboscelis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Physohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sabularius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenohelops (Gunarellus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenohelops (Stenomaleis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenohelops</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Socotraphanes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tarpela</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 7 – Продолжение 4

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79
<i>Accanthopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Opatrum</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calyptopsis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Armenohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	-
<i>Asialassus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Asialassus cordicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Cylindrinotus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Ectromopsis bogatschevi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Ectromopsis</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Eustenomacidius</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Caucasohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Gunarus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Idahelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	-
<i>Microdocnemis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Nalassus</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Nalassus (Caucasonotus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Nalassus (Helopondrus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Nalassus (Nipponalassus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Odocnemis</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>O. (Heloponotus)</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>O. (Nalassocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>O. (Turkodocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>O. erseni (Turkodocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>O. sp. gr. gloriosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>O. (Nigrodocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>O. (Alpinocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>O. (Sylvatocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Angustihelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	-
<i>O. (Gracilicnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Pseudoprobaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Reitterohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Stenomax</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	-

<i>Stenomax (Asyrmatus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	-
<i>Stygohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Taurohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	-
<i>Turkonalassus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Turkmenohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Zophohelops s. str.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Zophohelops (Zophondrus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Xanthohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Xanthomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Adelphinus s. str.</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Adelphinus (Adelphinops)</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Allardius</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apterotarpela</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apterotarpela clypealis</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Catomus s. str.</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. s. str. sp. gr. ursus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. s. str. sp. gr. thamii</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. s. str. sp. gr. consentaneus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. antennatus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. (Montanocatomus)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. (Sinocatomus)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Deretus</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Doyenellus</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Entomogonus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Erionura</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Euboeus s. str.</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Euboeus (Pelorinus)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Euboes (Helopidoxus)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Euboeus (Helopostygnus)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Euboeus (Helopotrichus)</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hedyphanes</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>H. (Granulophanes)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>H. (Microhedyphanes)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>H. muminovi</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Helopelius</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helops s. str.</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Stenotrichus</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coscinoptilix</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Italohelops</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nautes</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xeromorphohelops</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>X. dajosi</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nephodinus</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nesotes</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nipponohelops</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raiboscelis</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Physohelops</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Sabularius</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenohelops (Gunarellus)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenohelops (Stenomaleis)</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenohelops s. str.</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Socotrphanes</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tarpela</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 7 – Продолжение 5

	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97
<i>Accanthopus</i>	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1

<i>Opatrum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Calyptopsis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Armenohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Asialassus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Asialassus cordicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Cylindrinotus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Ectromopsis bogatschevi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Ectromopsis</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Eustenomacidius</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>E. (Caucasohelops)</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Gunarus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Idahelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Microdocnemis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Nalassus</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Nalassus (Caucasonotus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Nalassus (Helopondrus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Nalassus (Nipponalassus)</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Odocnemis</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>O. (Heloponotus)</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>O. (Nalassocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>O. (Turcodocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>O. erseni (Turcodocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>O. sp. gr. gloriosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>O. (Nigrodocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>O. (Alpinocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>O. (Sylvatocnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Angustihelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>O. (Gracilicnemis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Pseudoprobaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Reitterohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Stenomax</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Stenomax (Asyrmatus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Stygohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Taurohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Turkonalassus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Turkmenohelops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Zophohelops</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Zophohelops (Zophondrus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Xanthohelops</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Xanthomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Adelphinus</i> s. str.	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Adelphinus (Adelphinops)</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Allardius</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Apterotarpela</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Apterotarpela clypealis</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Catomus</i> s. str.	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>C. s. str. sp. gr. ursus</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>C. s. str. sp. gr. thamii</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>C. s. str. sp. gr. consentaneus</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>C. antennatus</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>C. (Montanocatomus)</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>C. (Sinocatomus)</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Deretus</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Doyenellus</i>	1	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Entomogonus</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Erionura</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Euboeus</i> s. str.	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Euboeus (Pelorinus)</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0

<i>Euboes (Helopidoxus)</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Euboeus (Helopostygnus)</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Euboeus (Helopotrichus)</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Hedyphanes</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>H. (Granulophanes)</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>H. (Microhedyphanes)</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>H. muminovi</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Helopelius</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Helops s. str.</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Stenotrichus</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Coscinoptilix</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Italohelops</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Nautes</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Xeromorphohelops</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>X. dajosi</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Nephodinus</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Nesotes</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Nipponohelops</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Raiboscelis</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Physohelops</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Sabularius</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Stenohelops (Gunarellus)</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Stenohelops (Stenomaleis)</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Stenohelops s. str.</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Socotraphanes</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Tarpela</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0

В предлагаемой модели (в соответствии с рисунком 56) четко выделяются две ветви трибы Helopini: подтриба *Cylindrinotina* (монофилетичная) и кластер *Helopina* + *Enorlorina* (также монофилетичный). Монофилия подтрибы *Cylindrinotina* поддерживается следующими признаками: апикальная доля эдеагуса без шипиков, алы апикальной доли прикрывают лишь половину или меньше половины базальной доли; эпифаринкс без выемки посередине; брюшной вентрит 5 с одинарным торцевым окаймлением; вершины голеней с длинными щетинками вокруг торцевой части. Монофилия клады *Helopina* + *Enorlorina* поддерживается двумя синапоморфиями: сперматека более чем с одним каналом; склеротизованная часть эпифаринкса с глубокой треугольной выемкой посередине переднего края. Монофилия *Helopina* поддержана синапоморфиями: апикальная доля эдеагуса с шипиками или жесткими щетинками, алы апикальной доли полностью прикрывают базальную долю; абдоминальный вентрит 5 с двойным окаймлением; вершины голеней с короткими шипиками вокруг торцевой части.

Подтриба *Enorlorina* является сестринской группой и занимает базальное положение по отношению к *Helopina*. Два ее вида из рода *Accanthopus* обладают рядом плезиоморфий в строении гастральной спикеры (ветви не слитые и не соединенные

мембраной) и стернита VIII самца (он без глубокой вырезки в середине). С другой стороны, *Accanthopus* характеризуется аутапоморфиями не только среди таксонов трибы Helopini, но и среди всех

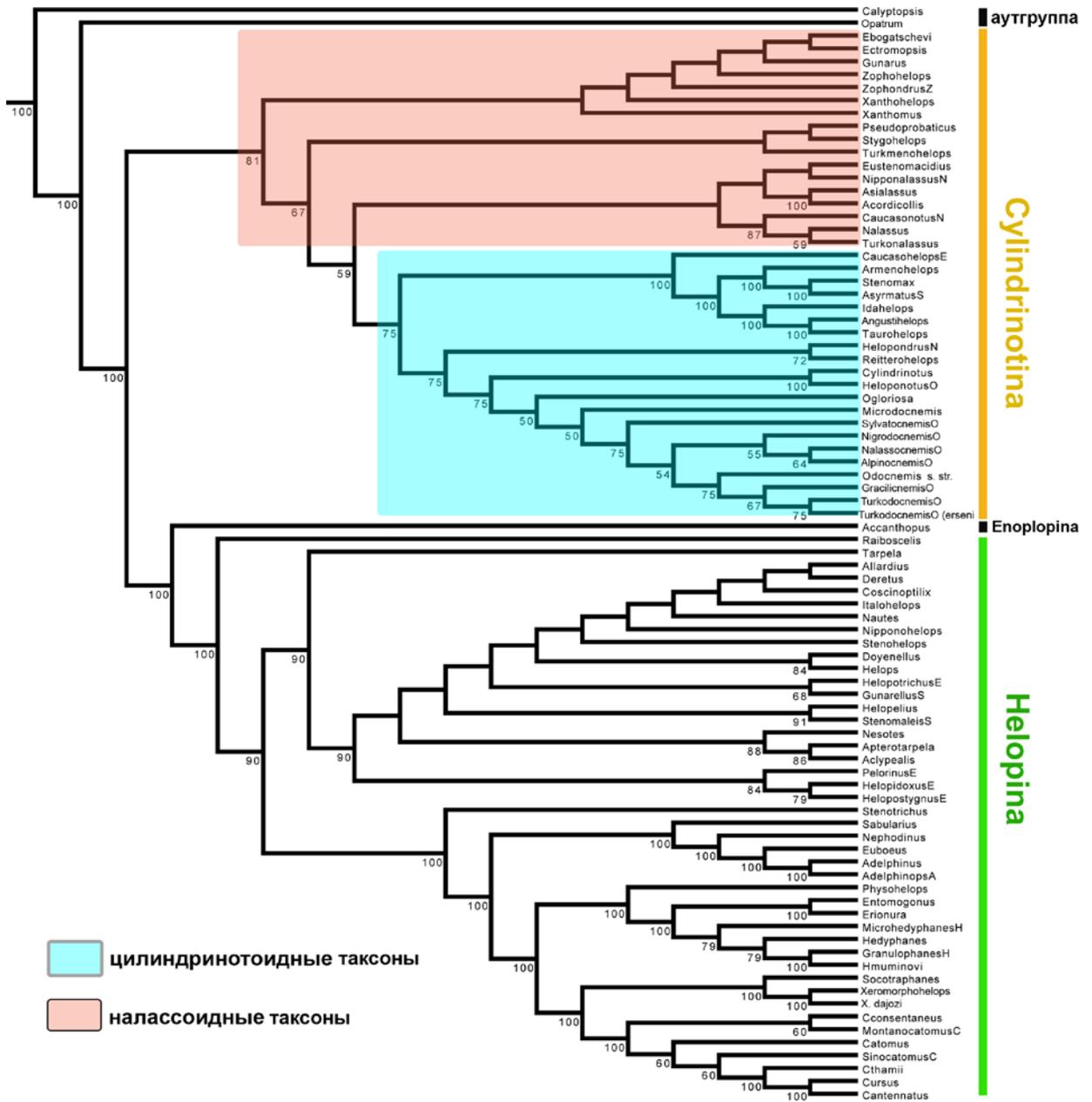


Рисунок 56 – Филогенетические отношения внутри трибы Helopini, основанные на морфологических признаках. Анализ проведен в RAUP 4.0. Кладогрaмма визуализирована в Mesquite (метод максимальной парсимонии); включает только те клады, которые присутствуют в большинстве деревьев в исходном наборе (порог более 50 %).

чернотелок. Во-первых, это стридуляционный аппарат в основании эпикраниума и на внутренней верхней стороне пронотума. Во-вторых, очень широкие эпиплевры, которые в несколько раз превышают ширину метэпистерн. Новообразованием в трибе Helopini

являются и крупные зубцы на внутренней стороне переднего края передних бедер, хотя этот признак проявляется независимо в разных группах тенебрионид (Blaptini, Scaurini, многие представители подсемейства Stenochiinae). С учетом представленных филогенетических отношений и указанного комплекса признаков выделение *Accanthopus* в отдельную подтрибу Enoptorina вполне оправданно.

Для того, чтобы нивелировать недостатки, связанные с неприменимыми признаками в общей матрице и снизить влияние гомоплазий, были сделаны отдельные матрицы для подтриб Cyldrinatorina и Helopina (в обоих случаях с родом *Accanthopus* подтрибы Enoptorina в качестве внешней группы). Кроме того, мы исходим из монофилетичности двух подтриб, произошедших от общего предка, как показано молекулярно-генетическим анализом (см. раздел 5.2).

Филогенетические отношения в подтрибе Cyldrinatorina. На кладограмме (в соответствии с рисунком 57) выделяется клада цилиндриноидных родов, монофилия которой поддержана синапоморфиями: цилиндриноидный тип эдеагуса; антенномеры у самца не более утолщенные, чем у самки (отсутствие полового диморфизма в строении антенн). Циллиндриноидные роды делятся на две клады: в одну входят роды *Cylindrinator*, *Odocnemis*, *Microdocnemis*, *Nalassus* (*Helopondrus*) и *Reitterohelops*, а во вторую – *Armenohelops*, *Stenomax*, *Idahelops*, *Angustihelops* и *Taurohelops*. Близость подрода *Helopondrus* рода *Nalassus* к цилиндриноидным родам была до недавнего времени очевидна, так как имаго обладают всем набором синапоморфий, характерным для этой группы, а близость его к *Reitterohelops* поддерживается синплезиоморфиями: выпуклым 8 междурядьем надкрылий, соединяющимся на вершине с краем надкрылий.

Остальные роды, объединенные в кладе (*Cylindrinator* + *Odocnemis* (*Heloponotus*)) + (*Microdocnemis* + *Odocnemis*), имеют синапоморфию среди Helopini: зубцы или зерна на внутренней стороне передних и нередко средних голеней. Эта синапоморфия не уникальна. Похожие зубцы есть на средних голенях некоторых *Asialassus* (но не на передних), однако это пример гомоплазии. Близость *Cylindrinator* и *Heloponotus* (подрод рода *Odocnemis*) в филогенетической модели основана на двух синапоморфиях: расширенные передние и средние тарзусы самца и широкая, сильно S-образно изогнутая гастральная спикула. С другой стороны, *Cylindrinator* обладает аутапоморфиями: вдавленные в основании виски и сильно утолщенное в базальной трети окаймление переднеспинки. Таким образом, положение подрода *Heloponotus* среди

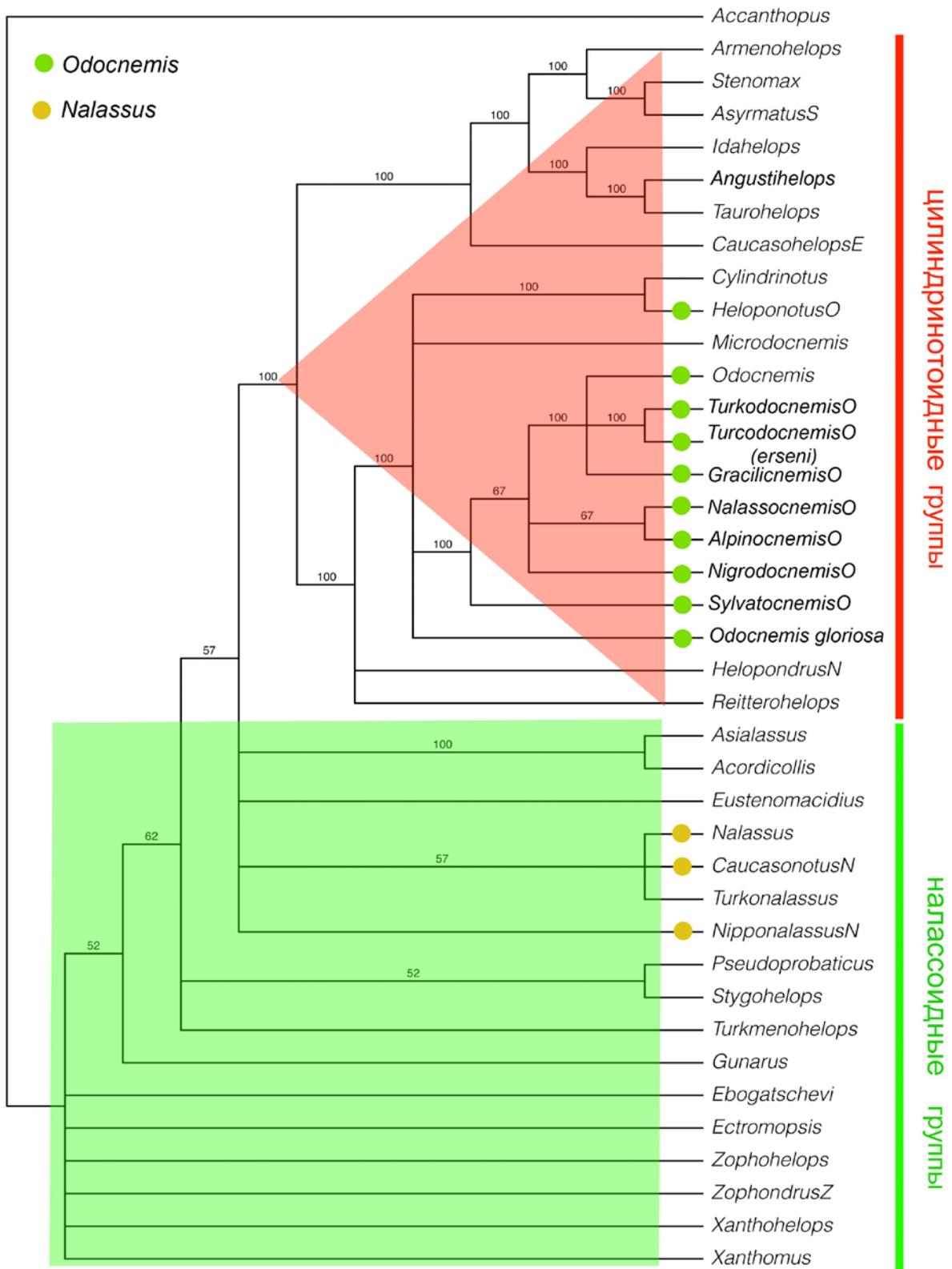


Рисунок 57 – Филогенетические отношения внутри подтрибы *Cylindrinotina*, основанные на морфологических признаках. Анализ проведен в TNT методом максимальной экономии (maximal parsimony). Кладограмма визуализирована в Mesquite; включает только те клады, которые присутствуют в большинстве деревьев в исходном наборе (порог более 50 %).

цилиндринотоидных родов неясное, а остальные подроды рода *Odocnemis* образуют монофилетичную кладу.

Вторая клада цилиндриноидных родов объединяет группу с продвинутым строением эдеагуса (тип строения *Armenohelops* или *Angustihelops*): *Caucasohelops* (*Eustenomacidius*) + ((*Idahelops* + *Angustihelops* + *Taurohelops*)) + (*Armenohelops* + *Stenomax*). В базальном положении – род *Caucasohelops*, отличающийся плезиоморфным по отношению к родам остального кластера строением эдеагуса: апикальная и базальная доли равной длины, апикальная доля дорсовентрально уплощенная, стернит VIII самца не модифицированный, голени простые, не повернутые частично вокруг оси, без зубцов или зерен на внутренней стороне. Остальные два подкластера характеризуются синапоморфиями. Кроме признаков в плезиоморфном состоянии, *Caucasohelops* выделяется аутапоморфией: самым продвинутым строением сперматеки (сложно устроенная, многоканальная) в подтрибе *Cylindrinotina*, производной от таковой у *Angustihelops*, где она одноканальная, но с длинными отростками по всей длине. Учитывая глубокие различия между налассоидными *Eustenomacidius* и цилиндриноидными *Caucasohelops* и положение последнего в системе подтрибы *Cylindrinotina*, целесообразно поднять ранг *Caucasohelops* до рода (а не подрода в составе *Eustenomacidius*).

Группа *Angustihelops* + *Taurohelops* объединяются следующими синапоморфиями: соединительные мембраны между 3–5 брюшными вентритами очень широкие, расположены под углом относительно поверхности брюшка, а 3–5-й вентриты самца выпуклые, с приподнятым задним краем; 8 междурядье килевидное, соединяется с краем надкрылий, эпиплевры при этом достигают вершины надкрылий. Род *Idahelops* по строению гениталий не отличается от рода *Armenohelops*, однако находится в базальном положении в кладе *Idahelops* (*Angustihelops* + *Taurohelops*), что связано, вероятно, с параллелизмами (все три рода имеют зерна на надкрыльях и эпиплевры, достигающие вершины надкрылий).

Группа налассоидных таксонов парафилетичная согласно предложенной модели, и их филогенетические отношения остаются неясными. Ряд из них (*Asialassus*, *Eustenomacidius*, *Nalassus*, *Turkonalassus*) находится в базальном положении относительно монофилетичной группы цилиндриноидных родов, при этом *Nalassus* в модели выступает как полифилетичная группа, а *Turkonalassus* в одной кладе с

подродами *Nalassus* (в соответствии с рисунком 57). Полифилетичность *Nalassus* допускается признаками подрода *Nipponalassus*, который действительно имеет

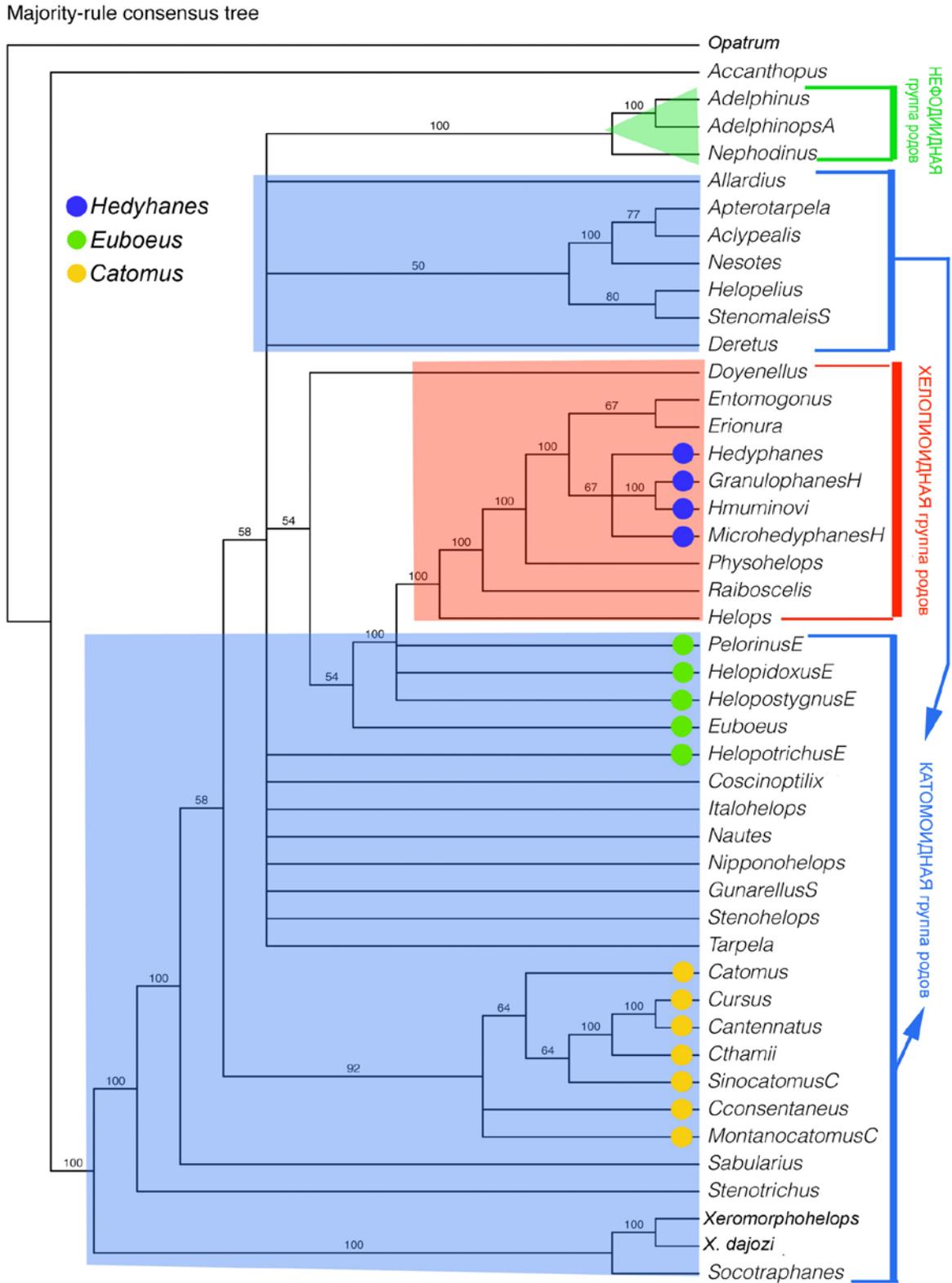


Рисунок 58 – Филогенетические отношения внутри подтрибы Helopina, основанные на морфологически признаках, анализ сделан в TNT, кладограмма визуализирована в Mesquite (Majority-rule consensus tree); включает только те клады, которые присутствуют в большинстве деревьев в исходном наборе (порог более 50 %).

существенные отличия от остальных подродов и обладает рядом аутапоморфий в строении брюшного внутреннего стернита VIII (раздел 3.1.7.2.1), брюшных вентритов (раздел 3.1.7), густым отграниченным опушением метавентрита и брюшных вентритов 1–3, а также волосистой щеткой на трохантерах. Тем не менее этот род имеет смысл пока оставить в составе *Nalassus* до получения данных по генетическим маркерам.

Родовой статус *Turkonalassus* обоснован данными молекулярно-генетического анализа. Остальные налассоидные роды расположены в виде отдельных, независимых «филогенетических» линий, и их родственные отношения остаются неясными на предложенной модели, хотя по меньшей мере генетическое сходство родов *Nalassus* и *Xanthomus* не вызывает сомнений (в соответствии с рисунком 60). В ряде случаев близость таксонов на кладограмме носит искусственный характер (например *Pseudoprobaticus* и *Stygohelops*).

Филогенетические отношения в подтрибе Helopina (в соответствии с рисунком 58). В подтрибе Helopina выделяются четко клада *Xeromorphohelops* + *Socotrphanes*. Их «родство» определяется следующим комплексом синапоморфий: эдеагус катомоидного типа, соединение проторакса и мезоторакса катомоидного типа, «клипео»-лабральная мембрана скрыта и прикреплена к внутренней поверхности переднего края головы, сперматека с клапаном железы. Тем не менее родственные связи этих двух ксероморфных родов не очевидны, так как они характеризуются довольно большим разрывом в ареале (*Xeromorphohelops* – каньон р. Рио-Гранде в Техасе в Неотропике; *Socotrphanes* – о. Сокотра в Афротропике). Возможно, гомоплазии возникли независимо в сходных условиях местообитаний в аридных ландшафтах. Базальными по отношению к остальным Helopina являются также роды *Stenotrichus* и *Sabularius*, обладающие рядом аутапоморфий. Виды первого рода имеют уникальные среди групп трибы Helopini треугольно (в поперечном сечении) килевидные междурядья надкрылий и окаймленные в основании надкрылья. Высокоспециализированные супралиторальные псаммофилы из рода *Sabularius* обладают гунароидной формой тела, охристой покровительственной окраской, роющими (в той или иной степени) передними голеньями (гомоплазии с *Xanthohelops*, ведущими сходный образ жизни) и

цилиндрическими, очень слабо расширенными апикальными максиллярными пальпомерами.

Остальные таксоны подтрибы *Helopina* согласно модели могут характеризоваться общим происхождением и делятся на две клады: *Catomus* и все оставшиеся роды *Helopini*. Род *Catomus*, вероятно, давно обособился от остальных групп подтрибы и обладает хедианоидным торакальным соединением (апоморфия), двухканальной сперматекой (аутапоморфия), но при этом катомоидным строением эдеагуса (его апикальная доля равномерно покрыта щетинками, а медиальная доля с широко закругленной вершиной) (синплезиоморфия среди *Helopina*).

Среди *Helopina* только две ветви являются монофилетическими, и их близкое родство не вызывает сомнения:

1. *Adelphinus* и *Nephodinus* объединяются синапоморфиями – адельфиноидная форма тела, ментум без медиального возвышения и слабо склеротизованный в передней части, алы медиальной доли эдеагуса не слитые в основании. Оба рода дистанцированы от остальных *Helopini* и по образу жизни. Это хорошо летающие фотофильные виды, хортобионты (или питаются на цветущих кустарниках), фитофаги.
2. Вторая монофилетическая клада объединяет палеарктические хелопиоидные роды (роды с хелопиоидным типом эдеагуса) (в соответствии с рисунком 58). Сходным строением эдеагуса обладает неарктический род *Doyenellus*, который, вероятно, имеет отдаленные родственные связи с хелопиоидными родами (особенно с *Helops*, так как половые протоки самок у *Doyenellus* и у *Helops* с клапаном железы), обнаруживая при этом ряд плезиоморфий: слабо склеротизованный (но уникальный в трибе *Helopini* по строению узких, отделенных от остальной части лопастевидных вершин) внутренний стернит VIII самца, междурядье 8 соединяется с краем надкрылий у вершины, а загнутый верхний край эпиплевр не достигает вершины надкрылий. Аутапоморфия этого рода выражена в строении очень широких и повернутых в вертикальной плоскости межсегментных мембран между 3–5 абдоминальными вентритами самцов.

Филогенетические отношения многих родов подтрибы *Helopina* не ясны, и эти роды относятся к базальным катомоидным ветвям в подтрибе *Helopina*. Так, *Allardius*,

Coscinoptilix, *Tarpela*, *Nautes*, *Nipponohelops*, *Deretus*, *Stenohelops* и *Italohelops* имеют синплезиоморфии: хелопоидная форма тела, катомоидный тип эдеагуса, немодифицированные надкрылья (междурядья не килевидные) с постепенно сужающимися и не достигающими вершины эпиплеврами, ментум без медиального выроста, простой внутренний стернит VIII самца без областей четкой арматурной склеротизации, простые не изогнутые передние и средние голени без очень густой линии щеток, с простым опушением из светлых волосков. *Coscinoptilix*, *Tarpela* и *Nautes*, вероятно, являются родственными родами (Steiner, 2009), так как различия между ними (не считая типовых видов и близких к ним таксонов) незначительны и состоят в степени развития задних крыльев и окраске. Так же нет существенных различий между японским родом *Nipponohelops* и неарктическими родами.

В ряде случаев филогенетические связи остаются достоверно не установленными, например клада (*Apterotarpela* + *Nesotes*) + (*Stenohelops* (*Stenomaleis*) + *Stenohelops* (*Helopelius*)).

5.2 Филогенетические реконструкции на основании генетических маркеров

Данных для обширного молекулярно-генетического анализа и выяснения филогенетических отношений очень мало. Немногие сведения, которые хранятся в системе GenBank, непригодны, так как таксоны определяли неспециалисты и непонятно, какие виды могут скрываться под названиями. Кроме того, почти все представленные в GenBank секвенсы либо короткие для сравнения с нашими данными, либо сделаны для второй субъединицы цитохромоксидазы (*Cox2*, мДНК). Для филогенетической модели мы (автор и турецкие коллеги из Эгейского университета) использовали генетический маркер *Mrp20* (яДНК) для 30 видов 21 рода, 3 из которых (*Akis*, *Stenosis* и *Pimelia*, подсемейство *Pimeliinae*) были выбраны в качестве аутгруппы. Для анализа *Cox1* (мДНК) использовалось меньшее количество родов (таблица 8).

Таблица 8 – Материал, использованный для филогенетического анализа (на уровне родов) на основе генетических маркеров

Вид	Местонахождение	Генетический маркер	Количество экземпляров
-----	-----------------	---------------------	------------------------

<i>Accanthopus velikensis</i>	Европейская Турция, Yıldız Dağları	Cox1, Mr20	9
<i>Catomus hesperides</i>	Турция, Газиантеп, Huzurlu Yaula	Mr20	1
<i>Catomus kasatkini</i>	Турция, Муш, Buglan Geçidi	Cox1, Mr20	3
<i>Stenohelops korkutelensis</i>	Турция, Денизли, Babadağ	Mr20	2
	Турция, Анталья, Korkuteli	Mr20	2
<i>Stenohelops gayirbegi</i>	Турция, Анталья, Yarpuz		2
	Турция, Ыспарта, Davraz Dağı	Mr20	3
<i>Euboeus tenebricosus</i>	Турция, Дюздже, Kozak	Mr20	2
	Турция, Ыспарта, Dedegöl	Mr20	1
<i>Euboeus lacertosus</i>	Турция, Мугла, Babadağ	Mr20, Cox1	2
	Турция, Денизли, Babadağ	Mr20	1
<i>Euboeus bodemeyeri</i>	Турция, Мерсин, Kurudere	Mr20	1
<i>Helops cyanipes</i>	Турция, Мерсин, Arslanköy	Mr20, Cox1	2
<i>Raiboscelis coelestinus</i>	Турция, Нигде, Bolkar Dağ	Mr20, Cox1	2
	Греция, Sifnos	Cox1	1
	Турция, Измир	Cox1	1
<i>Entomogonus berchelanicus</i>	Турция, Хаккяри, Berçelan yaula	Mr20	1
<i>Stenomax aeneus</i>	Турция, Кыркларели, Yıldız Dağları	Mr20	1
<i>Cylindrinotus charlesi</i>	Турция, Эрзурум, Palandöken Dağı	Mr20, Cox1	4
<i>Cylindrinotus gibbicollis</i>	Армения	Cox1	1
<i>Xanthomus ovulus</i>	Турция, Измир, Çeşme	Mr20, Cox1	3
<i>Nalassus plebejus</i>	Турция, Кыркларели, Yıldız Dağları	Mr20, Cox1	2
<i>Nalassus graecus</i>	Турция, Кыркларели,	Mr20, Cox1	1

	Yıldız Dağları		
<i>Idahelops alpagutae</i>	Турция, Измит, Kazdağı	Mr20	4
<i>Armenohelops amasya</i>	Турция, Kırdağ	Mr20	1
<i>Armenohelops parvocularis</i>	Турция, Сивас, Çamlıbeyli	Mr20	1
<i>Odocnemis torosica</i>	Турция, Тавр, Arslanköy	Mr20	2
<i>Odocnemis zoltani</i>	Турция, Тавр, Dümbelek	Mr20	2
<i>Odocnemis shokhini</i>	Турция, Мерсин, Sertavul	Mr20, Cox1	2
<i>Odocnemis anatolica</i>	Турция, Тавр, Dümbelek	Mr20	1
	Турция, Конья, Beuşehir	Mr20	1
<i>Odocnemis nasreddini</i>	Турция, Ыспарта, Dedegöl	Mr20, Cox1	1
	Турция, Конья, Akşehir	Mr20, Cox1	1
<i>Microdocnemis xerophilicus</i>	Турция, Анталья, Ulucak	Mr20	4
<i>Taurohelops incultus</i>	Турция, Мерсин, Arslanköy	Mr20, Cox1	2
<i>Angustihelops allardi</i>	Турция, Карс, Olty	Mr20, Cox1	3
	Турция, Эрзурум, Güzelhisar	Cox1	2
<i>Zophohelops montanatolicus</i>	Турция, Хаккяри, Verçelan Yayla	Mr20, Cox1	2
<i>Caucasohelops egeuniversitatis</i>	Турция, Ван, Erekdağ	Mr20	3
<i>Akis</i> sp.	Турция, Кайсери	Mr20	1
<i>Stenosis</i>	Южная Европа (NCBI)	Mr20	1
<i>Pimelia</i> sp.	Турция, Измир, Bozdağ	Cox1	1

Несмотря на то, что данные не охватывают широкого спектра родов (только немногим менее половины), в том числе и из Нового Света, Афротропики и азиатской части Палеарктики, молекулярно-генетический анализ позволяет хотя бы частично сравнить молекулярную филогенетическую модель с той, в основу которой положены морфологические признаки.

Результаты, полученные при анализе генетических маркеров Cox1, противоречивые (в соответствии с рисунком 59): подтриба Helorina парафилетичная,

Cylindrinotina – монофилетичная, а клада *Accanthopus* (Еноплопина) + *Catomus* (Хелопина) противопоставлена остальным родам Helopini. Это может быть связано как с

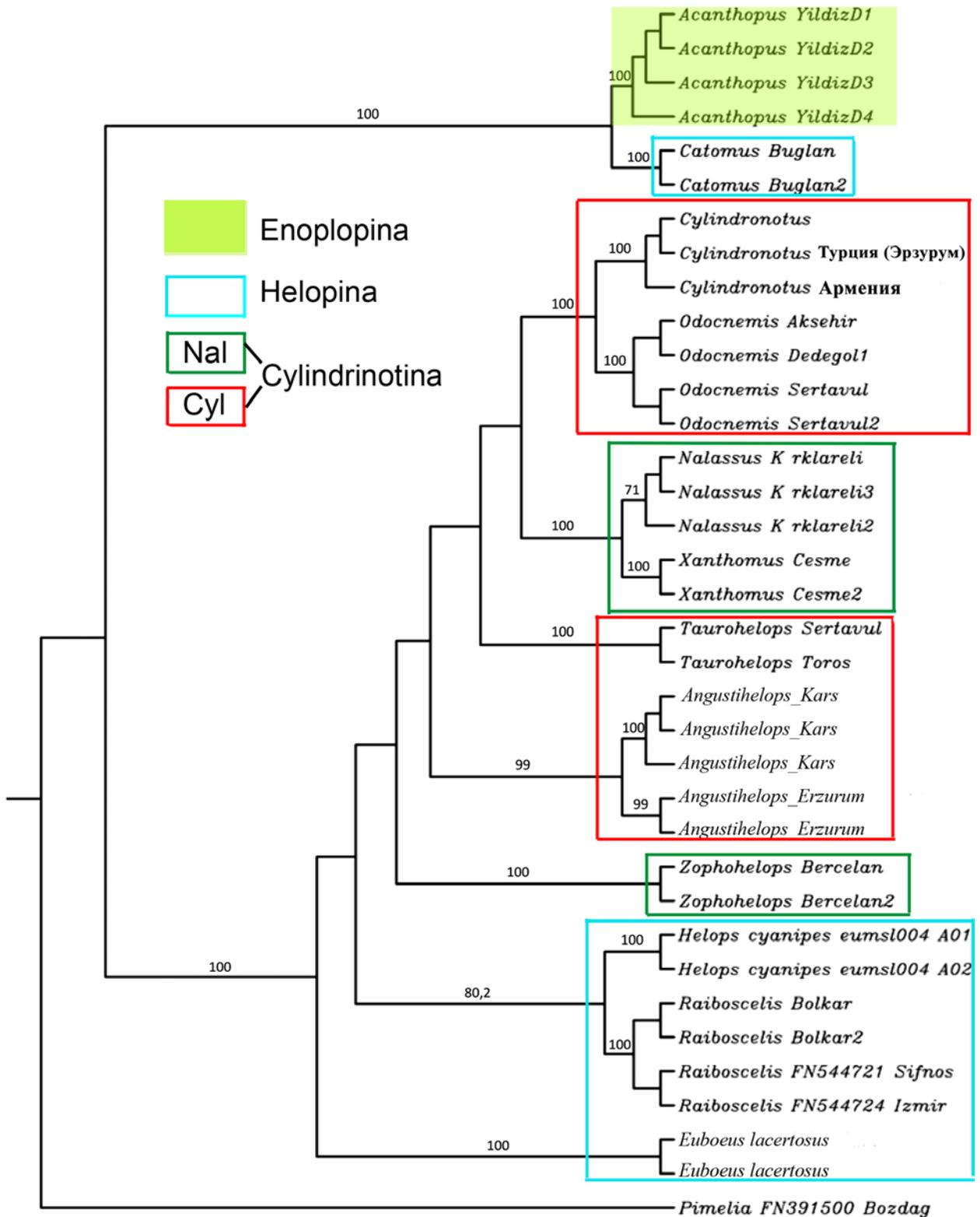


Рисунок 59 – Филогенетические отношения в трибе Helopini, основанные на анализе первой субъединицы гена цитохромоксидазы (Cox1, мДНК). RAUP 04. Nal – налассоидные роды; Cyl – цилиндринотоидные роды.

ограниченным материалом, так и с непригодностью генетического маркера (например с эпигенетическим эффектом гена цитохромоксидазы) для филогении Helopini. Разделение *Cylindrinotina* на две группы (налассоидную и цилиндриноидную) также не выявляется, но дается в модели, построенной на основе морфологических признаков. В то же время близость некоторых цилиндриноидных (*Odocnemis* и *Cylindrinotus*) и налассоидных родов (*Nalassus* и *Xanthomus*) подтверждается и другими филогенетическими моделями. Налассоидный род *Zophohelops* занимает базальное в подтрибе *Cylindrinotina* во всех предложенных нами филогенетических реконструкциях, что подтверждается примитивным строением налассоидного эдеагуса и эпиплевр катомоидного типа (плезиоморфии). В подтрибе *Helopina* подтверждается «родство» хелопиоидных родов, по меньшей мере *Helops* и *Raiboscelis*.

Гораздо более удачное дерево получилось после анализа последовательностей структурного гена мышечного белка Mr20 (в соответствии с рисунками 60, 61). Ген Mr20 ядерной ДНК более консервативен, чем Cox1, и нередко дает более адекватную картину филогенетических отношений на надвидовом уровне (Alpagut Keskin et al., 2012). Результаты этого анализа во многом соответствуют таковым в модели на основе морфологических признаков и поддерживают деление трибы Helopini на три подтрибы: *Enoplopina*, *Helopina* и *Cylindrinotina*. Род *Accanthopus* (*Enoplopina*) расположен в базальном положении по отношению к подтрибам *Helopina* и *Cylindrinotina*, что полностью поддерживается комплексом признаков, не характерных для последних двух подтриб, в том числе и примитивным строением VIII стернита самца и гастральной спикеры.

На кладограмме выделяются три монофилетичные клады, соответствующие трем подтрибам, причем роды в подтрибе *Helopina* имеют более существенные генетические различия, чем роды в подтрибе *Cylindrinotina*, что подтверждается и предварительными данными итальянских коллег (Stroscio et al., 2009). Клада подтрибы *Helopina* разделяется на монофилетичную кладу с комплексом хелопиоидных родов (*Helops*, *Raiboscelis*, *Entomogonus*), родство которых подтверждается сходством в строении эдеагуса (хелопиоидный тип), и кладу родов с катомоидным типом эдеагуса (*Catomus*, *Stenohelops*, *Euboeus*). Генетическая дистанция между этими кладами довольно большая. В кладе с катомоидными родами (*Catomus* + *Stenohelops*) + *Euboeus*) подрод *Euboeus* (*Pelorinus*) занимает базальное положение. Родственные связи *Catomus* и *Stenohelops*

родов кажутся очевидными, так как некоторые подроды и виды *Catomus* имеют признаки торакального соединения, промежуточные между *Catomus* и *Stenohelops*

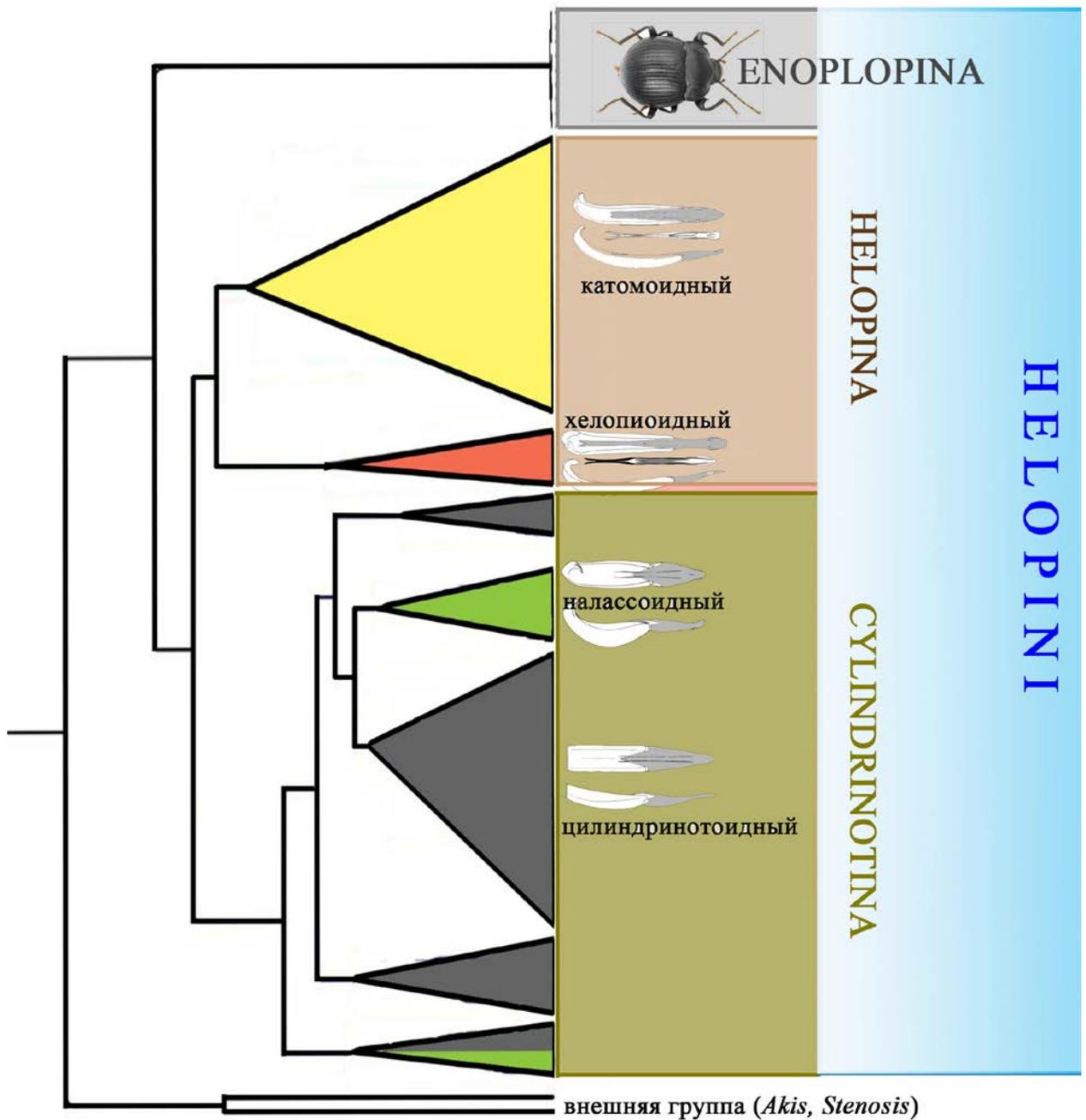


Рисунок 61 – Упрощенная схема филогенетических отношений на основе кладограммы, изображенной на рисунке 53. Напротив дерева показаны типы гениталий самцов.

(между хедианоидным и хелопоидным типом соединения проторакса и мезоторакса) (например *Montanocatomus*, *Catomus arabicus*, иберийская группа видов *Catomus*).

В подтрибе *Cylindrinotina* не подтверждается монофилетичность группы цилиндриноидных родов (в соответствии с рисунками 57, 59–61). Это можно

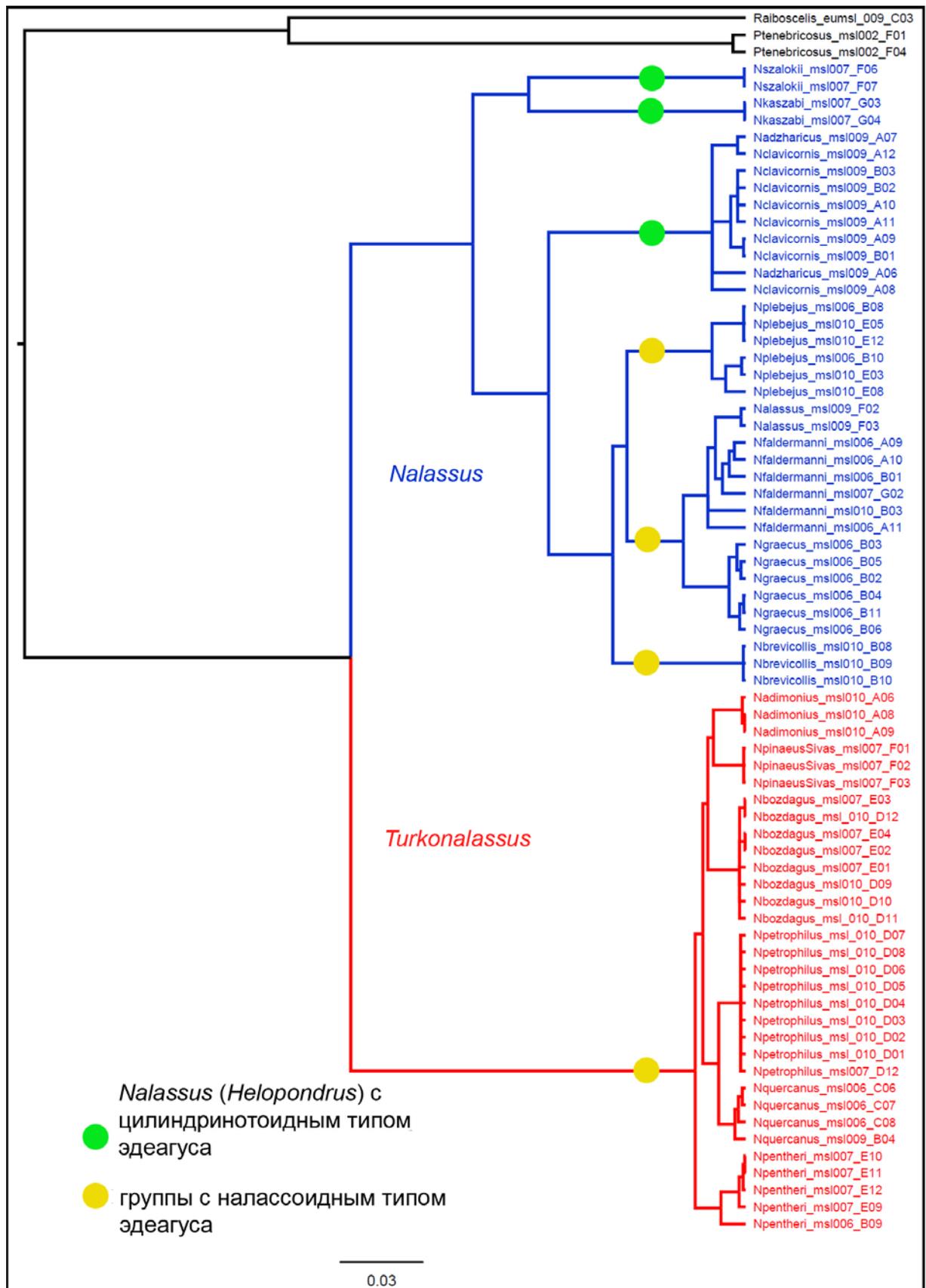


Рисунок 62 – Филогенетические отношения родов *Nalassus* и *Turkonalassus*, основанные на анализе последовательностей гена *Mr20* (яДНК), кладограмма построена в MSBayes 3.1.

объяснить независимым формированием цилиндриноидного типа полового аппарата в различных родах подтрибы. Так, среди налассоидных родов встречаются генетически близкие таксоны с цилиндриноидным типом гениталий (*Nalassus (Helopondrus)*, *Zophohelops (Zophondrus)*, *Ectromopsis bulgaricus*, *Nalassus (Nipponocnemis) andoi*) (в соответствии с рисунком 62). В этой модели подтверждается близость родов *Taurohelops* и *Angustihelops* (в соответствии с рисунком 60), имеющих довольно большую генетическую дистанцию от остальных *Cylindrinotina*. Два налассоидных рода, *Nalassus* и *Xanthomus*, находятся в базальном положении по отношению к кластеру, объединяющему цилиндриноидные роды (*Idahelops + Armenohelops*) + (*Odocnemis + + Microdocnemis*). Этот кластер, в свою очередь, допускает родство групп с эдеагусами типа «*Cylindrinotus*» и типа «*Armenohelops*» и показывает близкое родство *Idahelops* и *Armenohelops*, имеющих совершенно одинаковое строение гениталий, уникальных в трибе *Helopini*. На основе анализа гена *Mr20* была подтверждена генетическая разность между *Nalassus* и *Turkonalassus* на родовом уровне (в соответствии с рисунком 62), что противоречит модели с использованием морфологических признаков (в соответствии с рисунком 57). Интересно, что на всех филогенетических моделях род *Zophohelops* расположен базально по отношению к другим *Cylindrinotina*, и молекулярно-генетическая реконструкция свидетельствует о большой генетической дистанции между ним и другими родами подтрибы.

Некоторые очень морфологически далекие группы объединены в единые клады по генетическому сходству: *Cylidrinotus + Stenohelops s. str.*, *Zophohelops + + Caucasohelops*. Такие родственные связи на кладограмме (рисунки 60, 61) не представляется возможным объяснить без использования более обширного материала для филогении.

В заключении необходимо отметить, что для улучшения системы трибы можно учитывать данные реконструкции на основе генетического маркера *Mr20*, по крайней мере для классификации на уровне подтриб, а также для классификации подтрибы *Helopina*, в то время как для группирования «родственных» таксонов в подтрибе *Cylindrinotina* целесообразнее учитывать результаты модели на основе морфологических признаков. Такая классификация на данный момент будет более сбалансированной, пока мы не получим дополнительных данных по генетическим маркерам.

6 Классификация трибы

6.1 Классификация трибы и вопросы надвидовой систематики

Ранние этапы классификации до Ж.Т. Лакордера (Lacordaire, 1859) подробно описаны в главе 1, поэтому здесь мы остановимся только на ключевых классификациях различных авторов начиная со второй половины XIX века, которые до настоящего времени использовались современными специалистами.

Род *Helops* описан И.Х. Фабрициусом (Fabricius, 1775). П.А. Латрей (Latreille, 1802, 1807, 1810) придал группе видов рода *Helops* s. l. таксономический статус трибы и дал ей название Helopiens.

Лакордер (Lacordaire, 1859) разбил трибу Helopides на 5 групп: Apocryphides, Adeliides, Misolampides, Helopides, Penthides. Из этих групп лишь некоторые роды из Misolampides частично относятся к трибе Helopini, а собственно Helopides, состоявшая из родов *Hegemona*, *Enoplopus*, *Helops*, *Hedyphanes*, *Nephodes*, частично соответствует современному составу трибы Helopini за исключением первых двух родов. Лакордер существенно упростил систему рода *Helops* и синонимизировал с ним следующие названия: *Cylindrinotus*, *Anteros*, *Hipponome* (= *Raiboscelis*), *Xanthomus*, *Nalassus*.

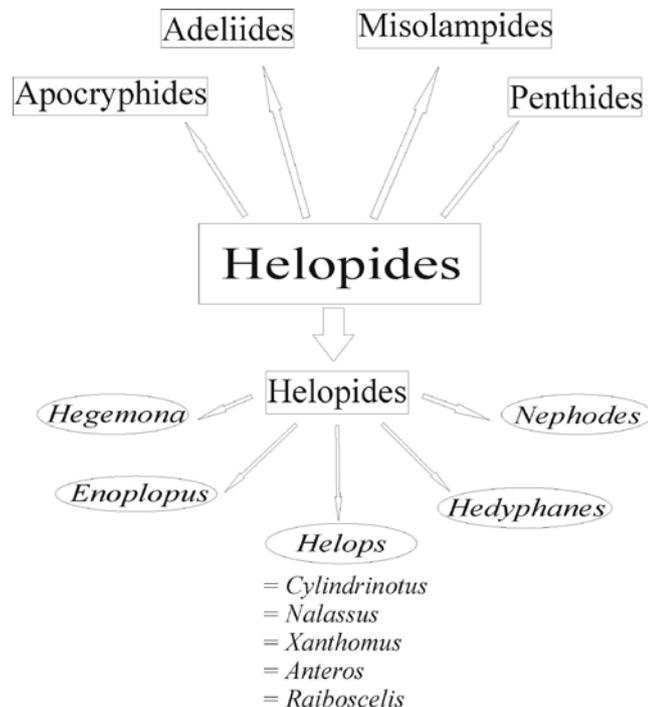


Рисунок 63 – Система трибы Helopini по Лакордеру (Lacordaire, 1859).

Э. Аллар (Allard, 1876, 1877) оставил неизменным лакордеровский состав *Helopides* s. l. (в соответствии с рисунком 63), но при этом полностью переделал систему собственно *Helopini* s. str. (*Helopides vrais* de Lacordaire) и значительно расширил ее состав за счет описания новых родов (таблица 9).

Таблица 9 – Система *Helopini* s. str. Аллара (Allard, 1877)

Helopides vrais	
Prima divisio	Secunda divisio
<i>Accanthopus</i>	<i>Nephodes</i>
<i>Entomogonus</i>	<i>Hedyphanes</i>
<i>Helops</i>	<i>Parablops</i>
<i>Nalassus</i> (<i>Nalassus</i> s. str., subgen. <i>Xanthomus</i>)	<i>Euboeus</i>
<i>Coscinoptilix</i>	<i>Tarpela</i> (<i>Tarpela</i> s. str., <i>Lamperos</i>)
<i>Stenomax</i> (<i>Stenomax</i> s. str., subgen. <i>Omaleis</i>)	<i>Nautes</i>
<i>Nesotes</i>	
<i>Diastixus</i>	
<i>Catomus</i> (prima divisio, secunda divisio)	
<i>Raiboscelis</i>	
<i>Odocnemis</i>	
<i>Cylindrinotus</i>	

Обе секции *Helopides* Аллар (Allard, 1877) разделил по длине заднегруди (короткая у первого «отдела» и длинная у второго «отдела»). В первом «отделе» Аллар сразу отделил род *Accanthopus* от остальных групп на основании очень короткого и сильно поперечного метавентрита, а также крупного зубца на внутренней стороне передних бедер. Оставшиеся роды из первого отдела были объединены в иерархические группировки на основании не зубчатых, частично зубчатых, булавовидных или полностью зубчатых передних голеней самца, стройных или менее стройных антенн, наличия или отсутствия плечевых углов, скульптуры прогипомер, полных или неполных эпиплевр и формы тела. После последовательного использования этих признаков как группировки, так и многие роды оказались сборными, особенно *Xanthomus*, *Stenomax* и *Omaleis*, для которых основными диагностическими признаками были форма, размер, степень блеска и стройности тела.

Обе ревизии Алларда (Allard, 1876, 1877) отличаются в незначительной степени, преимущественно числом видов. Во второй ревизии (Allard, 1877) изменения затронули род *Nalassus*, разделенный на два подрода. И если номинативный подрод представлял вполне естественную группу, то подрод *Xanthomus* интерпретировался исключительно

на основании размеров видов, и в него включались все самые маленькие по размерам Helopini из «современных» родов *Xanthomus*, *Ectromopsis*, *Gunarus*, *Nalassus*. Также Аллар заменил название *Omalus* на *Omaleis* (как преокупированное) и включил его в качестве подрода в род *Stenomax*. Интересно заметить, что во многие палеарктические роды Аллар добавил по 1–2 вида из Неарктики.

Сложная ситуация возникла и с интерпретацией Алларом рода *Helops*, так как он не учел, что Латрей (Latreille, 1810) обозначил типовой вид для этого рода – *Helops lanipes* – и описал для *lanipes* и близких видов отдельный род *Stenomax*, а в род *Helops* включил совершенно другие виды хелопоидной линии (табл. 4).

Остается только добавить, что Аллар не в полной мере использовал типологический подход и учитывал изменчивость видов, вероятно, поэтому большинство его видов до сих пор остаются валидными. Об этом свидетельствует и коллекция Аллара (Парижский музей естественной истории), в которой каждый вид представлен несколькими экземплярами, а дубликаты не обменивались.

Заметные изменения в систему и классификацию трибы Helopini внес Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1896) (в соответствии с рисунком 64), который повысил ранг лакордеровской Helopites до подсемейства, исключил из него Аросуриды (Tenebrioninae: Аросуриды) и Penthides (опатроидные тенебриониды в современном понимании), добавил пимелоидных Aropolitina (Pimeliinae: Ceratanisini). Зайдлиц, как и Аллар, использовал признаки внешней морфологии для таксонов и групп таксонов, которые оказались ненадежными. Поэтому многие роды и подроды в его понимании также оказались сборными, в том числе и перечисленные выше *Xanthomus*, *Stenomax* и *Omaleis*. В подсемейство Helopinae (“Unterfamilie” Helopini) он включил четыре секции: Aropolitina (сейчас Pimeliinae: Ceratanisini), Coelometopina (сейчас Stenochiinae), Laenina, Helopina. Из них только последние две группы соответствуют Adeliides и Helopides, выделенным Лакордером. Лакордеровскую группу Misolampides Зайдлиц включил непосредственно в трибу Helopini (по крайней мере род *Misolampus*). Кроме того, к “Helopina” были отнесены роды *Enoplopus* (= *Accanthopus*), *Helops*, *Hedyphanes*, *Euboeus* и *Nephodes*.

Род *Helops* Зайдлиц существенно расширил, включив в него в качестве подродов *Raiboscelis*, *Anteros*, *Entomogonus*, *Probaticus* (= *Euboues*), *Helops*, *Cylindrinotus*, *Odocnemis*, *Stenomax*, *Xanthomus*, *Nalassus*, *Diastixus*, *Nesotes* и *Catomus*. Номинативный подрод рода *Helops* был разбит Зайдлицем на три палеарктические группы, а

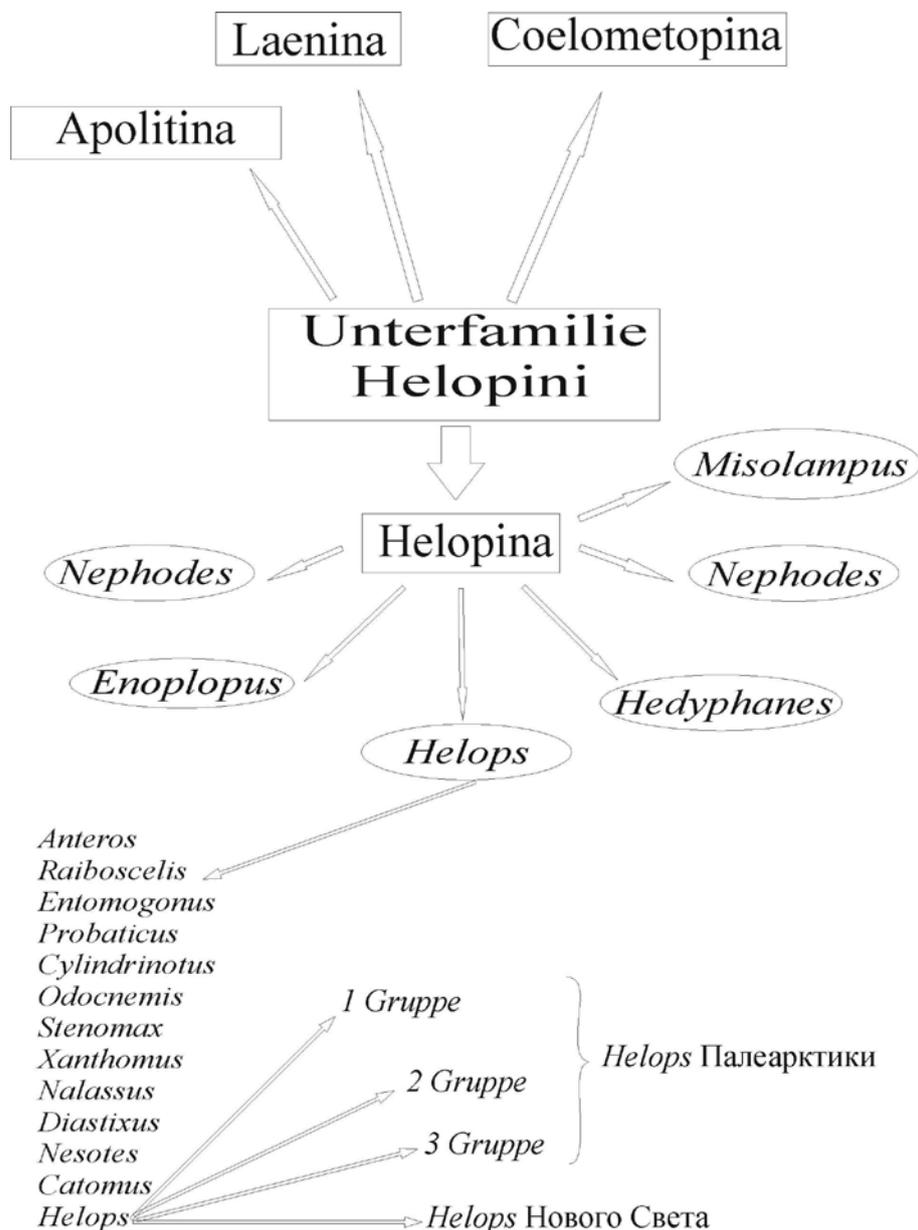


Рисунок 64 – Система трибы Helopini по Зайдлицу (Seidlitz, 1896).

американских представителей *Helops* он оставил без изменений. В первую группу вошли виды с большим широким телом, эпиплеврами, в той ли иной степени доходящими до вершины надкрылий, и расширенными передними и средними лапками самца, а в две остальные группы – виды с маленьким узким телом. Вторую и третью группы Зайдлиц различал по расширенным или не расширенным лапкам самца и строению эпиплевр (полностью узкие или широкие и не доходящие до вершины надкрылий). Использование таких ненадежных признаков привело к путанице. В первую группу вошли представители подрода *Pelorinus* рода *Euboeus* и *Zophohelops*, во вторую частично *Pelorinus*, частично *Raiboscelis* и современный подрод *Helopotrichus*

рода *Euboeus*, а в третью – *Stenohelops* и частично виды современного подрода *Helopostygnus* (род *Euboeus*).

Таким образом, род *Helops* получился в трактовке Зайдлица гораздо более сборным, чем у Аллара, который более или менее четко и обоснованно разграничил хелопиоидные и цилиндриноидные группы Helopini.

Э. Рейттер (Reitter, 1922), как Зайдлиц (Seidlitz, 1896), придавал Helopini ранг подсемейства Helopinae (в соответствии с рисунком 65) и сближал его с подсемействами Platydeminae (Diaperinae), Laeninae (сейчас в составе Lagriinae), Tenebrioninae и Coelometopinae (Stenochiinae) по наличию межсегментных мембран между 3–5 абдоминальными вентритами, не усиленных передних голеней с обычным опушением, наличию мезотрохантина и топорovidных апикальных максиллярных пальпомеров.

В подсемейство Helopinae Рейттер вернул лакордеровскую *Hegemona*, исключил зайдлицовскую *Apolitina*, перенес *Misolampus* из Helopini s. str. в отдельную трибу и включил в это подсемейство собственно трибу Helopini в современном понимании и представителей современного подсемейства Stenochiinae в объеме трех триб: Stenophanini, Misolampini и Hegemonini. Все три названия являются младшим синонимами трибы Cnodalonini (в соответствии с рисунком 65).

Рейттер в своих многочисленных публикациях до 1922 г. использовал в целом классификацию Зайдлица, однако позднее значительно изменил систему трибы Helopini s. str., впервые выделив несколько подтриб (Reitter, 1922a, b): Hedyphanina, Enoptoropina, Nephodina и Helopina. В последнюю он включил большинство подродов *Helops* sensu Seidlitz в ранге родов (табл. 5). Рейттер основывал свою классификацию на способности к полету или на полной утрате крыльев с соответствующими трансформациями птероторакса (кроме Enoptoropina, которая очень хорошо отличается от других Helopini).

Так, в подтрибу Hedyphanina были включены нелетающие виды с хедифаноидным типом строения тела, роды *Catomus* и *Hedyphanes*, хотя сам Рейттер признавал, что эти два рода сильно друг от друга отличаются. В подтрибе Nephodina он объединил виды со способностью к полету, метавентритом, который значительно длиннее поперечника мезококкс, с бугорком в плечевой области надкрылий. В подтрибу Helopina вошли все остальные роды трибы, причем в сильно расширенный род *Cylindrinotus* было включено 7 подродов подтрибы Cylindrinotina (*Nalassus*, *Helopondrus*, *Helopocerodes* – сейчас все

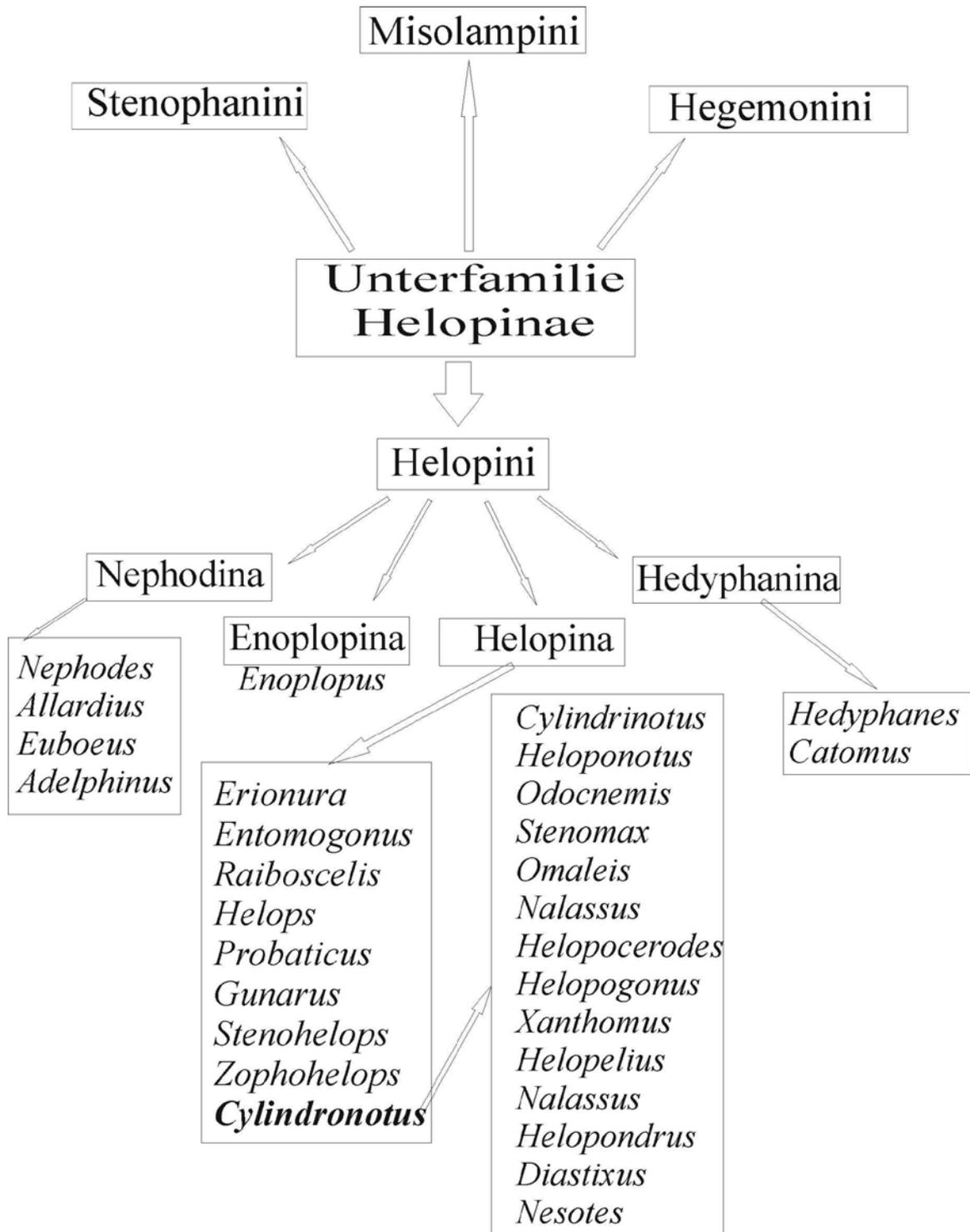


Рисунок 65 – Система подсемейства Helopinae по Рейттеру (Reitter, 1922).

три в составе *Nalassus*; *Cyldrinotus*; *Odocnemis*, *Heloponotus*, *Omaleis* – сейчас все три в составе *Odocnemis*) в современной интерпретации и 3 типичных хелопиоидных рода (*Nesotes*, *Diastixus*, *Helopogonus* – сейчас все в составе *Nesotes*) из подтрибы *Helopina* sensu Nabozhenko, а два налассоидных рода *Zophohelops* и *Gunarus* остались независимыми (таблица 10).

Таблица 10 – Состав родов трибы Helopini по классификации Э. Рейттера (Reitter, 1922)

Helopini			
Enoplopina	Hedyphanina	Helopina	Nephodina
<i>Enoplopus</i> (= <i>Accanthopus</i>)	<i>Catomus</i> (s. str., <i>Stenomacidius</i>) <i>Hedyphanes</i>	<i>Erionura</i> <i>Entomogonus</i> (s. str., <i>Eutelogonus</i> , <i>Delonurops</i>) <i>Raiboscelis</i> <i>Helops</i> <i>Probaticus</i> (<i>Pelorinus</i> , s. str., <i>Helopidoxus</i> , <i>Helopotrichus</i>) <i>Gunarus</i> <i>Stenohelops</i> (s. str., <i>Gunarellus</i>) <i>Zophohelops</i> <i>Cylindronotus</i> (s. str., <i>Nalassus</i> , <i>Odocnemis</i> , <i>Omalies</i> , <i>Helopondrus</i> , <i>Heloponotus</i> , <i>Helopocerodes</i> , <i>Nesotes</i> , <i>Diastixus</i> , <i>Helopogonus</i>)	<i>Nephodes</i> <i>Allardius</i> <i>Euboeus</i> <i>Adelphinus</i>

Г. Гебин (Gebien, 1944) использовал только систему триб для Tenebrionidae, без подсемейств. Для трибы Helopini он оставил классификацию, разработанную Рейттером, однако добавил множество родов со всего земного шара, включая Субантарктику, из современных подсемейств Lagriinae, Stenochiinae и даже из семейства Chrysomelidae, в том числе и ряд описанных им и современниками родов (*Gnathelops*, *Camarathelops*, *Microcatomus*) с Сейшел, которые, по утверждению самого Гебина (Gebien, 1922), очень хорошо отличаются от настоящих Helopini, но похожи внешне. Эти роды до настоящего времени находятся в непонятном положении в составе трибы. Г. Кюльцер (Kulzer, 1963) сделал ревизию антарктических Helopini согласно системе Гебина. Все роды из этой ревизии позже постепенно были перенесены в другие семейства Coleoptera или в различные трибы Tenebrionidae.

Наиболее обоснованную систему, построенную на структуре гениталий самца, составил М. Антуан (Antoine, 1949), изучавший чернотелок Марокко. Он предложил разделить подсемейство Helopinae на две группы. В первую включались виды с хелопиоидным типом эдеагуса, во вторую – с налассоидным и цилиндриноидным. Кроме того, Антуан повысил ранг подтрибы Nephodina до трибы с родами *Adelphinus* и *Nephodinus*. В составе подсемейства он оставил также Misolampini и выделил трибу Diplocyrtini с единственным марокканским родом *Diplocyrtus*. Примечательно, что

налассоидно-цилиндриноидные виды М. Антуан включил не в *Cylindrinotus*, как Э. Рейтгер, а в *Stenomax*, как М. Воложе (Vauloger, 1900). Поскольку Антуан использовал в своей работе только марокканские роды, мы не приводим его классификацию подробно. Триба *Diplocyrtini* синонимизирована с *Аросцурфини* без какой-либо аргументации (Bouchard et al., 2005), однако в работе Антуана изображенные гениталии самца *Diplocyrtus* относятся к типичному хелопиоидному типу, в отличие от американских *Аросцурфа*, самцы которого имеют эдеагус с короткими алами (Doyen, 1980).

Ф. Эспаньол (Español, 1956) включал в подсемейство *Helopinae* только две трибы на основе выделенных Антуаном типов эдеагуса: *Helopini* и *Cylindrinotini*. Род *Diplocyrtus* он предположительно включил в трибу *Helopini*, а род *Enoplorus* (= *Accanthopus*) – также предположительно в *Cylindrinotini*. Следует отметить, что Эспаньол игнорировал новейшие на тот момент работы американских и новозеландских авторов (Watt, Tschinkel, Doyen и др.) и до 90-х гг. XIX века руководствовался своей системой, интерпретируя *Helopini* в качестве отдельного подсемейства *Helopinae* с двумя трибам. Системы Эспаньола придерживался и П. Ардуан (Ardoine, 1958), включив род *Accanthopus* также в трибу *Cylindrinotini*.

Позже Эспаньол (Español, 1961) предложил внести изменения в состав трибы *Cylindrinotini*. Он отметил, что гениталии видов этой трибы с Пиренейского полуострова существенно различаются (налассоидные и цилиндриноидные), а типичные *Nalassus* отличаются от некоторых других испанских видов этого рода (*tenebrioides*, *ophonoides*, *skopini* и др.) отсутствием зерен или зубцов на внутренней стороне голени самцов или зерен на надкрыльях. Эспаньол был уверен, что все пиренейские виды *Cylindrinotini* отличны от «азиатских» *Cylindrinotus* и *Odocnemis* и их следует поместить в один род *Nalassus*. Для упорядочения системы требовалась ревизия восточномедиземноморских родов.

Классификацию *Helopini* обсуждал С.М. Яблоков-Хнзорян (Iablokoff-Khnozorian, 1964), который полностью был согласен с разделением трибы по признакам строения эдеагуса, но придерживался мнения, что нет никакого основания повышать ранг *Cylindrinotini* и *Helopini* до отдельных триб вследствие множества переходных форм, а рейттеровскую подтрибу *Enoplorina* необходимо устранить (положение *Accanthopus* (= *Enoplorus*) было им определено среди налассоидных родов). Он предложил эти трибы

называть «тип *Helops*» и «тип *Hedyphanes*» в составе единой трибы Helopini. Яблоков-Хнзорян напомнил, что еще Лакордер (Lacordaire, 1859) отметил работу Латрейя Latreille (1810), в которой он обозначил *Helops lanipes* (сейчас *Stenomax aeneus*, подтриба Cyldrinothina) в качестве типового вида рода *Helops* («тип *Helops*»), поэтому многие налассоидные и цилиндринотоидные роды должны быть включены в род *Helops*. Хелопиодные виды («тип *Hedyphanes*») должны быть распределены между несколькими родами (в соответствии с рисунком 66).



Рисунок 66 – Система трибы Helopini согласно Яблокову-Хнзоряну (Iablokoff-Khnzorian, 1957).

Параллельно с системой Антуана – Эспаньола и системой, предложенной Яблоковым-Хнзоряном, продолжала использоваться классификация Рейттера (Reitter, 1922), которой придерживался Г.С. Медведев и некоторые европейские специалисты (Медведев, 1965, 1987а, б; Ангелов, Медведев, 1981; Libbrecht, 1987; Ferrer, Soldati, 1999) вплоть до конца XX века, продолжая включать многие налассоидные и цилиндринотоидные группы (современные роды *Nalassus*, *Cylindrinotus*, *Odocnemis*, *Armenohelops*) в род *Cylindronotus*.

Для Helopini Нового света американские коллеги до сих пор используют систему Зайдлица, упрощенную Дж. Леконтом (J. LeConte), который включил большинство американских видов в род *Helops* даже без деления на подроды.

Для восточно-азиатских Helopini до недавнего времени использовались элементы классификации Аллара, который поместил большинство Helopini этого региона в центральноамериканский род *Lamperos* (сейчас *Tarpela*).

Таким образом, в различных регионах земного шара региональные специалисты использовали одновременно системы четырех различных авторов для трибы Helopini.

Бушар и соавторы (Bouchard et al., 2005) отнесли к младшим синонимам Helopini все трибы и подтрибы, которые выделялись ранее (Nephodini, Cyldrinatorini, Eplorina) без всякой аргументации, однако в недавнем каталоге североамериканские коллеги признали после нашей работы (Nabozhenko et al., 2016a) две подтрибы – Helopina и Cyldrinatorina (Bousquet et al., 2018).

С учетом всех аспектов современных данных нами была предложена усовершенствованная классификация трибы (Nabozhenko, 2008), включающая 2 подтрибы: Helopina, Cyldrinatorina на основе характера окаймления 5-го абдоминального вентрита, строения лабрума, генитального аппарата самцов, половых протоков самок, сегмента IX личинок (Бызова, Гиляров, 1956; Gilyarov, Svetova, 1963; Nabozhenko, Gurgendze, 2006; Purchart, Nabozhenko, 2002; Fancello, 2017 и др.). Род *Accanthopus* был формально включен в подтрибу Helopina (Nabozhenko, Löbl, 2008), однако его положение в системе не обсуждалось.

Недавно в составе трибы Helopini была восстановлена подтриба Eplorina с единственным родом *Accanthopus* на основании ее глубоких отличий от Helopina и Cyldrinatorina, в том числе и генетических (глава 5) (Набоженко, 2018). Новая система трибы Helopini приведена в таблице 11, а ниже обсуждаются изменения, внесенные в состав подтриб.

Подтриба Cyldrinatorina. После обозначения типовых видов для надвидовых таксонов и их изучения были синонимизированы некоторые подроды, указанные в системе Рейттера (Reitter, 1922): *Omaleis* (предложенный Рейттером как подрод рода *Cyldrinatorus*, сейчас – младший синонимом рода *Odocnemis* подтрибы Cyldrinatorina) и *Stenomacidius* (предложенный Рейттером как подрод рода *Catomus* подтрибы Helopina, сейчас – младший синонимом рода *Cyldrinatorus* подтрибы Cyldrinatorina). Виды, ранее включенные Рейттером (Reitter, 1922) в подрод *Omaleis*, распределились по родам *Nalassus*, *Odocnemis* и *Armenohelops* (Nabozhenko, Löbl, 2008; Nabozhenko, Keskin, 2016; Nabozhenko et al., 2016c). Виды, ранее включенные им в *Stenomacidius*, распределились

между родами *Cylindrinotus* и *Eustenomacidius* (*Cylindrinotina*) (Набоженко, 2006а). Разделение родов *Nalassus*, *Cylindrinotus* и *Odocnemis* было четко обосновано (Набоженко, 2001; Nabozhenko, 2006) и позже подтверждено в ревизиях (Nabozhenko, 2015; Nabozhenko, Keskin, 2016; Keskin et al., 2017b). Некоторые другие подроды, ранее включенные Рейтером в состав рода *Cylindrinotus*, были перенесены в роды *Nalassus* (*Nalassus*, *Helopondrus*) и *Odocnemis* (*Heloponotus*). Роды *Armenohelops*, *Taurohelops* и *Angustihelops* выделены из *Odocnemis* (Набоженко, 2002б; Keskin, Nabozhenko, 2015). Среди американских «*Helops*» (*Helopina*) 3 вида переведены в род *Nalassus* (*Cylindrinotina*) (Nabozhenko et al., 2016а). Азиатские *Tarpela* (*Helopina*) были распределены по трем родам: *Apterotarpela* (*Helopina*), *Nalassus* и *Asialassus* (*Cylindrinotina*) (Nabozhenko, Ando, 2018).

Еще одной проблемой был полифилетичный род *Gunarus*, который был включен Антуаном (Antoine, 1949) в хелопиоидную группу родов, а позже Эспальолом (Español, 1956) в состав трибы *Cylindrinotini*. Выяснилось, что Антуан некорректно изобразил гениталии типового вида *Gunarus hirtulus* Reiche, 1861 и неверно интерпретировал положение этого рода в системе трибы. Этот вид имеет типичные налассоидные гениталии и был перемещен в подтрибу *Cylindrinotina* вместе с некоторыми другими видами. Яблоков-Хнзорян (Iablokoff-Khnzorian, 1957) также поместил его в свою группу «тип *Helops*» среди налассоидных родов. Ряд видов, входивших в состав *Gunarus*, перемещены в род *Ectromopsis*, некоторые помещены в род *Catomus* подтрибы *Helopina* (Nabozhenko et al., 2016b). Наконец, род *Ceratopelius* Antoine, 1962 был ошибочно включен нами в подтрибу *Helopina* (Nabozhenko, Löbl, 2008). Антуан (Antoine, 1962) сравнивал его с *Helopocerodes* (синоним *Nalassus*) по строению очень утолщенных антенн самца, но отмечал, что в остальном этот род плохо отличим от *Ectromopsis*, гениталии самца относятся к налассоидный типу. Антуан не учел, что многие виды рода *Ectromopsis* в восточной части ареала также имеют сильно утолщенные антенномыры самца. Таким образом, *Ectromopsis* Antoine, 1949 = *Ceratopelius*, 1949.

Подтриба *Helopina*. Некоторые изменения (кроме описания новых родов и подродов) претерпел и надвидовой состав подтрибы *Helopina*. Ряд видов рода *Probaticus* (сейчас *Euboeus*, *Helopina*) был перенесен в род *Turkonalassus* (*Cylindrinotina*) (Keskin et al., 2017). Позже *Probaticus* был отнесен к младшим синонимам рода *Euboeus* (Nabozhenko et al., 2017). *Erinonura* интерпретируется здесь как подрод *Entomogonus*.

Наиболее существенные изменения предлагаются нами для американских *Helopini*, которые не ревизовались с XIX века (Champion, 1887; Bousquet et al., 2018). Все роды, выделенные для многочисленных американских «*Helops*», были отнесены к синонимам *Helops* Г. Чемпионом и Р. Аалбу с соавторами (Champion, 1887; Aalbu, 1995; Aalbu et al., 2002). Американские представители рода отличаются от настоящих средиземноморских *Helops s. str.* отсутствием сильного выступа на ментуме, катомоидным типом медиальной доли эдеагуса, брюшным стернитом VIII самца без дополнительных спикулообразных областей склеротизации, отсутствием клапана железы с боковым коротким выростом и окраской кутикулы без синего или фиолетового цвета. Таким образом, неарктические и неотропические «*Helops*» должны быть перенесены в другие роды. На это неоднократно указывали европейские энтомологи. Так, Г. Гебин (Gebien, 1943) писал, что только палеарктические виды относятся к *Helops s. str.*, а американские виды должны быть частью включены в палеарктические роды, а частью в новые подроды. Г. Маркуцци (Marcuzzi, 2001) также говорил о необходимости ревизии родового состава неарктических ложных «*Helops*», а позже Р. Дажо (Dajoz, 2001) описал для них новый род *Neohelops* без учета существующих синонимичных пригодных родовых названий. Ошибкой Дажо было то, что голотип и паратип *Neohelops* (оба самцы) принадлежат к разным видам, которые он интерпретировал как самку и самца. Один самец (голотип) относится к обычной, многочисленной группе неотропических «*Helops*», для которых необходимо восстановить ошибочно синонимизированное название *Coscinoptilix*, а другой самец (паратип) – к новому роду, для которого предложено название *Xeromorphohelops* (Nabozhenko, Steiner, in litt.). Остальные американские «*Helops*» должны быть распределены по следующим родам: *Stenotrichus* – небольшая группа ксероморфных видов, распространенных в аридных областях Калифорнии и Байя Калифорнии (группа выделялась как отдельный род (Doyen, Tschinkel, 1982)), *Doyenellus* – группа из трех восточноамериканских видов (типовой вид рода *Helops cisteloides*), а остальные виды должны быть формально отнесены к *Coscinoptilix* Allard, 1876 (типовой вид *Coscinoptilix gracilicornis* Allard, 1876) до серьезной ревизии. Некоторые неарктические виды *Helops* были недавно перенесены в род *Nalassus* (Cylindrinotina) (Nabozhenko et al., 2016).

В каталоге жесткокрылых Палеарктики (Löbl et al., 2008) монотипичный род *Physohelops* из Ирака был незаслуженно и неаргументированно переведен в трибу

Аросcryphini (Tenebrioninae). К сожалению, нам так и не удалось выяснить, кто из авторов каталога это сделал и по какой причине. Поскольку нами были изучены паратипы единственного вида этого рода и подтверждена его принадлежность к Helopini (Набоженко, 2005a), этот род, близкий к *Euboeus* s. str., возвращен в состав трибы (Набоженко, 2018).

Нерешенной проблемой оставались до сих пор афротропические роды *Gnathelops*, *Camarothenlops*, *Afrohelops*, *Microcatomus*. Г.Гебин (Gebien, 1922) ревизовал сейшельский род *Camarothenlops* 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 ментума у *Gnathelops*. Ряд признаков свидетельствует о том, что этот род не может относиться к Helopini: предпоследний членик всех лапок с лопастиной; лабиум 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 антенномеры 1–7. *Camarothenlops* также имеет лопастиную на предпоследнем тарзомере всех лапок и волосяную щетку на подошвенной пластике между коготками (Helopini без волосяной щетки) и не может быть отнесен к Helopini. Все указанные роды были исключены нами из состава трибы Helopini (Набоженко, 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* М.Пик указывает мелкозубчатые боковые стороны переднеспинки. Это вид пока остается в Helopini в неясном положении до изучения типового материала.

Afrohelops, описанный из дождевых горных лесов Кении и Мозамбика (Schawaller, 2012), с сомнением может быть отнесен к Helopini. По меньшей мере яйцеклад *Afrohelops kenyaense*, изображенный в статье, совершенно не похож на таковой у Helopini или Titaenini, поскольку коксит состоит только из 2 долей (у Helopini выражены 4 доли), 1-я доля коксита не поперечная и без поперечных бакулей (у Helopini

поперечная, с поперечными бакулями), вершинная доля коксита удлинённая (укороченная у *Helopini*), а гоностили терминальные (у *Helopini* латеральные). Таким образом, этот род исключен из состава *Helopini* (Набоженко, 2018).

Еще один род, *Erulipus*, который с XIX века находился в составе трибы *Helopini*, недавно был перенесен в качестве подрода в род *Ainu* (Tenebrionidae: Stenochiinae) (Yuan et al., 2018).

Таблица 11 – Современная классификация и состав родов и подродов трибы *Helopini sensu novum*

Триба <i>Helopini</i>		
Подтриба <i>Enoplorina</i> (1 род)	Подтриба <i>Helopina</i> (26 родов)	Подтриба <i>Cylindrinotina</i> (22 рода)
<i>Accanthopus</i>	<p>Нефодиоидная группа родов <i>Adelphinus</i> (s. str., <i>Adelphinops</i>) <i>Nephodinus</i></p> <p>Катомоидная группа родов <i>Allardius</i> <i>Apterotarpela</i> <i>Stenohelops</i> (s. str., <i>Gunarellus</i>, <i>Stenomaleis</i>) <i>Helopelius</i> <i>Italohelops</i> <i>Catomus</i> (s. str., <i>Montanocatomus</i>, <i>Sinocatomus</i>) <i>Sabularius</i> <i>Nesotes</i> (= <i>Diastixus</i>, <i>Helopogonus</i>) <i>Euboeus</i> (s. str., <i>Pelorinus</i>, <i>Helopidoxus</i>, <i>Helopostygnus</i>, <i>Helopotrichus</i>) <i>Nipponohelops</i> <i>Deretus</i> <i>Coscinoptilix</i> (= <i>Neohelops</i>) <i>Stenotrichus</i> (s. str., <i>Biomorphus</i>) <i>Xeromorphohelops</i> <i>Socotrphanes</i> <i>Tarpela</i> <i>Nautes</i> ? <i>Microcatomus</i></p> <p>Хелопиоидная группа родов <i>Doyenellus</i> <i>Helops</i></p>	<p>Налассоидная группа родов <i>Nalassus</i> (s.str., <i>Caucasonotus</i>, <i>Helopondrus</i>, <i>Nipponalassus</i>) <i>Eustenomacidius</i> <i>Turkmenohelops</i> <i>Xanthohelops</i> <i>Turkonalassus</i> <i>Stygohelops</i> <i>Asialassus</i> <i>Pseudoprobaticus</i> <i>Zophohelops</i> (s. str., <i>Zophondrus</i>)</p> <p>Подгруппа <i>Xanthomus</i> <i>Ectromopsis</i> (= <i>Ceratopelius</i>; = <i>Catomodontus</i>) <i>Xanthomus</i> <i>Gunarus</i></p> <p>Цилиндринотоидная группа родов <i>Stenomax</i> (s. str., <i>Asyrmatus</i>) <i>Odocnemis</i> (s. str., <i>Heloponotus</i>, <i>Nalassocnemis</i>, <i>Turkdocnemis</i>, <i>Gracilicnemis</i>, <i>Nigrodocnemis</i>, <i>Silvatocnemis</i>, <i>Alpinocnemis</i>) <i>Microdocnemis</i> <i>Cylindrinotus</i> <i>Reitterohelops</i> <i>Caucasohelops</i></p> <p>Подгруппа <i>Armenohelops</i> <i>Armenohelops</i></p>

	<i>Raiboscelis</i> <i>Entomogonus</i> (s. str., <i>Delonurops</i> , <i>Erionura</i>) <i>Hedyphanes</i> (s. str., <i>Granulophanes</i> , <i>Microhedyphanes</i>) <i>Physohelops</i>	<i>Idahelops</i> Группа родов <i>Taurohelops</i> <i>Angustihelops</i> <i>Taurohelops</i>
Tribus incertus <i>Gnathelops</i> , <i>Camarothenelops</i> , <i>Afrohelops</i>		

В процессе разработки сбалансированной классификации сняты противоречия, существовавшие при наличии большого числа нетипифицированных надвидовых таксонов. Типовые виды обозначены для валидных и невалидных таксонов *Accanthopus*, *Catomidius*, *Helopelius*, *Nesotes*, *Diastixus*, *Gunarellus*, *Helopotrachus*, *Omaleis*, *Nalassus*, *Odocnemis* (Набоженко, 2001, 2008).

Типовым родом трибы Helopini и подтрибы Helopina является *Helops*, а типовым видов *Helops* – *Tenebrio caeruleus* Linnaeus, 1758. В 2008 г. (Nabozhenko et al., 2008) для поддержания стабильности номенклатуры Международной комиссией по зоологической номенклатуре для рода *Helops* Fabricius, 1775 был законсервирован типовой вид *Tenebrio caeruleus* Linnaeus, 1758 (case 3422, opinion 2237), обозначенный Хоупом (Hope, 1840) а не *Tenebrio lanipes* Linnaeus, 1771, который использовался по первоначальному обозначению (Latreille, 1810). Однако один из членов комиссии М.А. Алонсо-Заразага (Miguel A. Alonso-Zarazaga, Depto. de Biodiversidad y Biología Evolutiva Museo Nacional de Ciencias Naturales José Gutiérrez Abascal) позже проинформировал, что после изучения голотипа *Tenebrio caeruleus* в Музее естественной истории (Natural History Museum, Лондон) он выяснил, что описанный Линнеем из Испании вид *Tenebrio caeruleus* относится к роду *Tymarcha* (Chrysomelidae) (<https://www.linnean.org/>). Алонсо-Заразага заявил, что он с соавторами объявит *T. caeruleus* nomen oblitum, так как это старший синоним испанского вида, у которого есть стабильное название с 1833 г. После этого необходимо закрепить авторство Фабрициуса для *Helops caeruleus* Fabricius, 1775 с помощью Международной комиссии по зоологической номенклатуре и внести поправки в Opinion 2237. К сожалению, в коллекции Фабрициуса ни в Kiel Museum в Германии, ни в Natural History Museum of Denmark в Дании ни одного экземпляра *Helops caeruleus* не было найдено. Таким образом, сейчас не ясно, какой экземпляр может быть номенклатурным типом для этого названия. Единственным выходом видится обозначение неотипа. В противном случае стабильность номенклатуры будет

нарушена. Никаких действий для решения этой номенклатурной проблемы нами еще не предпринято, поскольку Алонсо-Заразага пока не опубликовал свое мнение.

Хотя многие противоречия в классификации трибы на данном этапе решены, остается ряд номенклатурных вопросов и необходимость обширной ревизии американских *Helopini*, которая осуществляется совместно с коллегами из США. Решение проблем с этой ревизией, а также наполняемость молекулярно-генетических данных необходимы для дальнейшего усовершенствования системы трибы.

Следует отметить, что предложенная нами классификация не в полной мере отражает результаты предварительных филогенетических моделей, а представляет собой компромиссный вариант с учетом филогении. Так, три монофилетичные ветви в трибе *Helopini* соответствуют трем подтрибам в составе трибы *Helopini*. Монофилетичность следующих групп родов подтверждена филогенетической моделью, основанной на морфологических признаках: нефодиоидная, хелопиоидная, цилиндриноидная, группа родов *Taurohelops*. В филогенетической модели, основанной на генетических маркерах, подтверждается монофилетичность следующих групп родов: хелопиоидной, частично катомоидной, группы родов *Taurohelops*. Налассоидная группа родов носит искусственный характер, что подтверждается и филогенетическими моделями. Цилиндринотоидная группа родов в молекулярной филогении не является монофилетичной.

Для аргументации выделения групп родов в подтрибе *Cylindrinotina* требуется более обширный материал для молекулярного анализа. Независимое появление цилиндриноидного типа эдеагуса у отдельных видов некоторых налассоидных родов свидетельствует о том, что налассоидные и цилиндриноидные роды, возможно, не образуют естественные группы. Существующие методы морфологического анализа не позволяют на данный момент с полной уверенностью обосновать выделение этих групп, а данных по генетическим маркерам недостаточно, чтобы выявить реальные родственные отношения между многими родами в подтрибе *Cylindrinotina*.

6.2 Диагноз трибы *Helopini*, подтриб, групп и подгрупп родов

В соответствии с предложенной системой трибы и с учетом морфологической основы для этой системы полный состав трибы *Helopini* показан в приложении 1, а диагнозы трибы, подтриб, групп и подгрупп родов даны ниже.

Триба Helopini Latreille, 1802

Диагноз. Тело от удлинённого до почти шаровидного, обычно бурое или черное, но бывает желтое, иногда с синим, зеленым или бронзовым оттенком.

Голова гипогнатная. «клипео»-лабральная мембрана обычно открытая, реже скрытая. Мандибулы с раздвоенной вершиной, тонкой или грубой теркой из продольных морщин на молярных выступах, редко без терки. Эпифаринкс с раздвоенной в основании эпитормой и очень густыми щетинками лишь на переднем крае; тормальные рукоятки топовидные, с 2 густыми рядами щетинок. Максиллы: лациния с ункусом, галера с очень густой щеткой из длинных щетинок, апикальный максиллярный пальпомер топовидный, с равной длиной и шириной или поперечный. Ментум с медиальным продольным возвышением, редко без него и слабо склеротизованный в передней трети. Апикальные максиллярные пальпомеры, за небольшим исключением, широкие, треугольные. Апикальные лабиальные пальпомеры цилиндрические, удлинённые. Тенториум с тонким корпотенториумом. Антенны обычно длинные, с густыми простыми трихоидными сенсиллами, 11-й антенномер с трихоидными и базиконическими неагрегированными сенсиллами, очень редко со слабо агрегированными сенсиллами. Гула хорошо выражена, с продольной или беспорядочной морщинистостью.

Проторакс. Прококсовые впадины закрыты снаружи посткоксовой перегородкой, разделенной простернальным отростком, и закрыты изнутри профуркой. Простернальный отросток обычно слабо выпуклый, не выступающий, редко сильно выступающий и входит, как ключ в замок, в специальное углубление мезовентрита. Прогипомеры пунктированные (или, как модификация, зернистые), морщинистые или, реже, пунктированно-морщинистые. Профурка хорошо выражена, с двумя вертикально или косо торчащими рукоятками и в базальной части с длинными тонкими арматурными выростами, соединенными с боковыми внутренними краями простернума. Крипостернит простернума (проплеврон) крупный, в виде столба, широко соединенного с дорсальной внутренней стенкой проторакса и профуркой.

Птероторакс. Мезококсовые впадины снаружи замкнуты мезотрохантинном и мезэпимероном и метавентритом, между трохантинном и мезэпимероном остается

поперечная щель. Мезовентрит с глубоким вертикальным или пологим V-образным вдавлением или реже без него. Мезококсовые впадины разделены умеренно широким соединением отростков мезо- и метавентрита. Метавентрит от слабо продольного до сильно поперечного. Эпиплевры узкие, примерно равной ширины с метэпистернами (у *Euplorina* широкие, в несколько раз шире метэпистерн). Метэндостернит очень разнообразный, без ламины, со слабо выраженной ламиной или с сильно выраженной угловидной ламиной, тендоны расположены возле вершины апофизов (у *Euplorina* в основании апофизов), бывает с передней площадкой и дополнительными тендонами, отходящими от нее к метакоксам. Надкрылья с 9 междурядьями и прищитковой стриолой, в той или иной степени выраженной дорсальной кариной эпиплеврона, большинство видов с редкими целоконическими и густыми трихоидными сенсиллами на междурядьях. Крылья от полностью редуцированных (в этом случае косая перегородка метанотума отсутствует) до полностью развитых (косая перегородка метанотума в той или иной степени развита).

Ноги ходильные, стройные, часто длинные, только у рода *Xanthomus* передние голени роющего типа. Формула лапок 5–5–4.

Абдомен состоит из пяти видимых стернитов (III–VII видимые стерниты или 1–5-й вентриты), с хорошо выраженными межсегментными мембранами между 3–5 вентритами. Пахучие железы хорошо выраженные, длинные (достигают 2-го абдоминального вентрита), не склеротизованные, без дисковидной арматуры, широко разделенные в основании.

Гениальный аппарат самца. Эдеагус не инвертный. Терминалии состоят из длинной базальной доли и короткой (реже длинной) апикальной доли. Апикальная доля с умеренно длинными, слитыми в виде треугольника алами, прикрывающими лишь половину базальной доли с вентральной стороны, или с очень длинными параллельносторонними слитыми алами, полностью прикрывающими базальную долю с вентральной стороны. Оплодотворение происходит посредством простого удлинённого внутреннего мешка медиальной доли. VIII внутренний стернит с глубокой вырезкой посередине (широко выемчатый и без вырезки у *Euplorina*) и густо опушенными лопастями. Гастральная спикула со сросшимися, редко с несросшимися ветвями и крупными удлинёнными лопастями.

Генитальный аппарат самки. Яйцеклад очень длинный, телескопически сворачивающийся, коксит с 4 долями, хорошо выраженными одночлениковыми стилями (только род *Xanthohelops* без стилей и с сильно склеротизованной на вершине 4-й долей кокситов) и поперечными бакулями; парапрокт с очень длинными тонкими бакулями.

Половые протоки самки. Вагина очень длинная, без склеротизации, редко со склеротизованными областями у вершины. Сперматека склеротизованная, с одним каналом или ветвящаяся, впадает в вагину с помощью одного канала или множества каналов (лагриоидный тип). Железа сперматеки железистая, склеротизованная только в основании, впадает в сперматеку или непосредственно в вагину, напрямую или посредством клапана. У рода *Xanthohelops* выражена вторичная *bursa copulatrix*.

Личинки. Умеренно склеротизованные, белые или желтые, всегда с длинными загнутыми на спинную сторону или слабо изогнутыми двумя саблевидными выростами на IX сегменте, часто с дополнительными дорсальными выростами или шипами на VIII тергите, с очень крупными плоскими ямками на VII и VIII тергитах. Подталкиватель слабо развит. Передняя пара ног развита не сильнее, чем средняя и задняя.

Подтриба Enoptropina Solier, 1848

Диагноз. Голова в основании с длинным продольным стридуляционным органом. Передние бедра с крупным острым зубцом на внутренней стороне. Эпиплевры очень широкие, в несколько раз шире метэпистерн. Пятый абдоминальный вентрит тонко окаймлен с торца и грубо на дорсальном крае. Тиббиальная площадка на вершине окружена длинными жесткими щетинками. Эпифаринкс с треугольной выемкой посередине переднего края. Апикальная доля тегмена эдеагуса без шипиков, направленных от вершины назад, с укороченными треугольными алами, между которыми сохраняется шов, прикрывающими только половину базальной доли тегмена с вентральной стороны; вершинная часть базальной доли вентрально прикрыта соединительной мембраной; апикальная доля с глубокой вырезкой на вершине и сильной внутренней склеротизацией. Сперматека с двумя каналами. Личинки неизвестны. Имаго – фотофобные лихенофаги.

Подтриба *Helopina* Latreille, 1802

Диагноз. Голова без стридуляционного органа. Передние бедра без зубца. Пятый абдоминальный венит тонко окаймлен с торца и грубо на дорсальном крае. Тиббиальная площадка на вершине голени окружена короткими шипиками. Эпифаринкс с треугольной выемкой посередине переднего края. Апикальная доля тегмена эдеагуса с шипиками, направленными назад, с удлиненными алами (без шва между ними), прикрывающими всю базальную долю тегмена с вентральной стороны. Сперматека с двумя и более (до 7) каналами. Личики с боковыми бугорками на IX сегменте, часто с дополнительными парными или непарными выростами на VIII сегменте.

1. Нефодиоидная группа родов. Тело стройное, часто двуцветное или с мозаичным покровом из белых щетинок, покровы слабо склеротизованные. Ментум слабо склеротизованный в передней половине, без продольного медиального возвышения. Апикальные максиллярные пальпомеры слабо расширенные на вершине, продольные. Переднегрудь значительно уже, чем основание надкрылий. На надкрыльях выражены бугорки в плечевой области. Эдеагус: алы апикальной доли не слитые, короткие (прикрывают 2/3 длины базальной доли), апикальная доля равномерно покрыта мелкими щетинками, медиальная доля с одной узко закругленной вершиной и не слитыми бакулями. Стернит VIII самца слабо склеротизованный, с очень коротким опушением только в области медиального разреза. Ветви гастральной спикеры не слитые на вершине. Личинки неизвестны. Хорошо летающие фотофильные фитофаги.
2. Катомоидная группа родов. Форма тела очень разнообразная, покровы хорошо склеротизованные, как правило, одноцветные, черные или бурые, иногда с металлическим блеском. Ментум равномерно склеротизованный, с продольным медиальным возвышением. Апикальные максиллярные пальпомеры сильно расширенные, треугольные (кроме псаммофильных фитофагов рода *Sabularius*, у которых они слабо расширенные, почти цилиндрические). Бугорки в плечевой области надкрылий не выражены. Эдеагус: алы апикальной доли слитые, длинные (прикрывают более 3/4 длины базальной доли), апикальная доля равномерно покрыта мелкими щетинками, медиальная доля двухвершинная или с одной широко закругленной вершиной и слитыми в базальной трети бакулями.

Стернит VIII самца без четких областей склеротизации либо с областями склеротизации в базальной половине склерита; только в подроде *Pelorinus* (род *Euboeus*) стернит с четкими областями склеротизации по краям и на вершине. Ветви гастральной спикулы слитые на вершине, часто образуют общий ствол. Личинки типичные для подтрибы *Helopina*. Подавляющее большинство фотофобные лихенофаги (имаго), псаммофильный род *Sabularius* относится к фотофобным фитофагам, *Euboeus* s. str. – фотофильные плодоядные жуки.

3. Хелопиоидная группа родов. Тело крупное, стройное, черное, часто с синим или фиолетовым оттенком. Ментум равномерно склеротизованный, с продольным медиальным возвышением, который иногда преобразован в крупный бугор (*Helops*). Апикальные максиллярные пальпомеры сильно расширенные, треугольные. Бугорки в плечевой области надкрылий не выражены. Эдегус: алы апикальной доли слитые, длинные (прикрывают более 3/4 длины базальной доли), апикальная доля покрыта шипиками только в срединной области или в вершинной трети, медиальная доля с одной острой вершиной и слитыми в базальной трети бакулями. Стернит VIII самца с четкими областями склеротизации по бокам, на вершине и вдоль вырезки. Ветви гастральной спикулы слитые на вершине, всегда образуют общий ствол. Личинки типичные для подтрибы *Helopina*. Роды *Helops* и *Doyenellus* фотофобные лихенофаги, остальные роды – фотофобные фитофаги.

Подтриба *Cylindrinotina* Español, 1956

Диагноз. Голова без стридуляционного органа. Передние бедра без зубца. Эпиплевры узкие, не шире метэпистерн. Пятый абдоминальный вентрит тонко окаймлен только с торца (исключение составляет род *Microdocnemis*, у которого двойное окаймление: тонкое с торца и грубое на дорсальном крае). Тиббиальная площадка на вершине окружена длинными жесткими щетинками. Эпифаринкс без треугольной выемки посередине переднего края. Апикальная доля тегмена эдегуса без шипиков, направленных от вершины назад, с укороченными треугольными алами, между которыми сохраняется шов, прикрывающими только половину базальной доли тегмена с вентральной стороны; вершинная часть базальной доли вентрально прикрыта соединительной мембраной. Сперматека с одним каналом (исключение – подрод

Caucasonotus рода *Eustenomacidius*, у которого сперматека многоканальная). Личики с боковыми бугорками на IX сегменте.

1. Налассоидная группа родов. Эпиплевры не достигают или редко достигают вершины надкрылий, но никогда не бывает комбинации полных эпиплевр и килевидного 8-го междурядья, соединяющегося с краем надкрылий. Межсегментные брюшные мембраны узкие, абдоминальные вентриты 3–5 не выпуклые, их наружный край не приподнят. Эдеагус налассоидного типа, слабо склеротизованный: апикальная доля с уплощенной с боков вершиной и хорошо выраженным посередине продольным швом, пунктирована, в каждой точке расположена очень короткая щетинка, направленная к вершине. В редких случаях эдеагус цилиндриноидного типа, но слабо склеротизованный (подрод *Helopondrus* рода *Nalassus*). Сперматека и железы очень короткие, значительно короче тела, сперматека без дополнительных отростков (за исключением *Pseudoprobaticus* с короткими отростками в основании сперматеки). Личинки: лабрум на наружной поверхности диска с 8 краевыми хетами. Имаго – фотофобные лишенофаги.

А) Подгруппа *Xanthomus*. Эта подгруппа объединяет фитофагов (имаго) с гунароидной формой тела, обитающих в толще песка.

2. Цилиндринотоидная группа родов. Эпиплевры достигают или не достигают вершины надкрылий, но никогда не бывает комбинации полных эпиплевр и килевидного 8-го междурядья, соединяющегося с краем надкрылий. Межсегментные брюшные мембраны узкие, абдоминальные вентриты 3–5 не выпуклые, их наружный край не приподнят. Эдеагус цилиндриноидного типа, сильно склеротизованный, апикальная доля уплощена дорсовентрально или цилиндрическая, без продольного шва на вершине, не пунктирована, без щетинок. Сперматека и железы длинные, часто равны длине тела или длиннее тела (кроме подгруппы *Armenohelops*), нередко с короткими отростками в основании сперматеки. Личинки: лабрум на наружной поверхности диска с 10 краевыми хетами. Имаго – фотофобные лишенофаги, альпийские виды *Cylindrinotus* – фотофобные фитофаги.

А) Подгруппа *Armenohelops*. Апикальная доля эдеагуса очень короткая, изогнутая на дорсальную сторону, с сильно утолщенным выступающим основанием. Бакули медиальной доли короткие, в спокойном состоянии не заходят внутрь апикальной

доли. Половые протоки самки налассоидного типа: сперматека и железа короткие, без отростков, заметно короче длины тела жука.

3. Группа родов *Taurohelops*. Межсегментные брюшные мембраны самцов широкие, абдоминальные вентриты самцов 3–5 выпуклые. Эпиплевры достигают вершины надкрылий, при этом 8-е междурадьё на вершине килевидное и соединяется с краем надкрылий.

6.3 Положение трибы Helopini в семействе Tenebrionidae

Систематическое положение трибы в семействе Tenebrionidae специально никем не обсуждалось. В различных работах (Lacordaire, 1859; Allard, 1877; Seidlitz, 1896; Reitter, 1922) в подсемейство Helopinae включались совершенно неродственные представители подсемейств Lagriinae (Adeliini, Laenini), Pimeliinae (Ceratanisini), Stenochiinae и триба Arosyphini из подсемейства Tenebrioninae (Seidlitz, 1896), преимущественно на основании строения антенн и формы тела.

Следующий комплекс признаков свидетельствует о принадлежности трибы Helopini к подсемейству Tenebrioninae: ротовой аппарат открытого типа; лабрум поперечный, с медиальными тормальными выростами (без передних выростов) эпифаринкса; лацинии максилл с ункусом у имаго и личинок; мандибулярные молы с теркой из тонких поперечных морщинок; корпотенториум не сильно изогнутый, расположен посередине тенториума; антенны без агрегированных сложных сенсиллярных комплексов, с равномерно расположенными трихоидными сенсиллами на антенномерах 1–10 и базиконическими и трихоидными сенсиллами на вершине антенномера 11; надкрылья с 9 бороздками и стриолярной прищитковой бороздкой; коготки простые, не гребенчатые; задние крылья иногда с медиальным затемнением; проторакс с закрытыми прококсальными впадинами, посткоксальная перегородка соединена с двух сторон с простернальным отростком; тенебриоидное строение мезо- и метавентрита с трохантином, замыкающим снаружи мезококсальные впадины; брюшные защитные железы широко расставленные, крупные, без соединительного моста между ними, не выворачивающиеся; эдеагус неинвертный, с длинными вентральными алами, его базальная доля длиннее, чем апикальная, или почти такой же длины; соединительные мембраны между брюшными вентритами 3–5 представлены;

яйцеклад тенебриоидного типа, с четырьмя короткими кокситам, апикальная пара кокситов короткая, дисковидная, расположена латеро-апикально, гоностили одночлениковые, расположены латеро-апикально, первый коксит и его бакули поперечные, бакули парапрокта продольные; половые протоки самки без первичной копулятивной сумки, сперматека впадает в вагину обычно одним каналом (за исключением *Hedyphanes* и *Entomogonus*, у которых сперматека многоканально впадает в вагину).

Поскольку указанные признаки характерны для многих представителей подсемейства Tenebrioninae (симплезиоморфии для тенебриоидной ветви), положение трибы определить сложно. Наиболее схожей с Helopini по особенностям строения является триба Titaenini (Австралия, Новая Зеландия, Тасмания). Подробная характеристика строения Titaenini дана в работах новозеландских и австралийских авторов (Watt, 1974, 1992; Matthews, Bouchard, 2008). Представители обеих триб имеют раздвоенную в основании склеротизованную эпиторму на эпифаринксе, сильно расширенные топоровидные апикальные максиллярные пальпомеры (за исключением сильно специализированных псаммофильных *Sabularius* и нефодиоидных родов, имеющих продольные почти цилиндрические пальпомеры), идентичное строение половых потоков самки и яйцеклада с очень длинным парапроктом (за исключением *Titaena*, у которого парапрокт и коксит одинаковой длины), одинаковое строение брюшных защитных желез (однако у Titaenini железистые клетки расположены в отдельных шарообразных выростах, впадающих в крупные резервуары, тогда как у Helopini резервуары без выростов). Представители Titaenini и Helopini имеют очень сходное строение эдегуса. У Titaenini эдегус налассоидного типа, однако его апикальная доля с шипиками, направленными назад, как у хелопиоидного эдегуса. Кроме того, у Titaenini представлено медиальное затемнение на задних крыльях, так же как и у примитивных Helopini (*Nalassus plebejus*, *N. californicus*).

В целом роды Titaenini имеют больше архаичных черт, чем Helopini. Следует отметить, что, в отличие от Helopini, для представителей трибы Titaenini характерны примитивные внутренние открытые прококсальные впадины. Виды обеих триб (Helopini и Titaenini) триб питаются преимущественно лишайниками, но личинки Helopini развиваются в почве или трухлявой древесине, а у Titaenini на лишайниках (Watt, 1974).

В филогенетической модели Tenebrionidae, основанной на генетических маркерах Cox1 мДНК, Cyt b мДНК, 12S рРНК, 16S рРНК, 28SD2-D3 яДНК, Wg (Wingless) яДНК и 28S рДНК (Kergoat et al., 2014) Helopini (*Nalassus*) расположены в одном большом кластере (Opatrini + Bolithophagini + Helopini) + ((Scaurini + + Amarygmini) + (Diaperini + Tranchyscelidini + Alleculinae)). Триба Titaenini расположена в противоположной ветви и объединена в кластере (Pedinini + + Heleini + Titaenini + Toxicini) + (Blaptini + Stenochiinae). Эти «родственные связи» совершенно морфологически далеких групп на современном этапе с трудом можно принять как основу для классификации Tenebrionidae. Возможно, причина столь противоречивого анализа кроется в методике, так как для разных видов авторы использовали разные генетические маркеры.

В филогенетической модели Tenebrionidae Дж. Дойена и В. Чинкеля (Doyen, Tschinckel, 1982) на основе морфологических и анатомических структур для анализа признаков трибы были использованы роды подтрибы Helopina преимущественно неарктической фауны: *Coscinoptilix* (*Helops* у этих авторов), *Tarpela*, *Nautes*, *Euboeus* (*Pelorinus* у авторов) и *Stenotrichus*. Helopini на кладограммах (WAGNER cladograms) расположены в кластере Helopini + (Opatrini + Ulomini) (70 признаков, Doyen, Tschinckel, 1982: fig. 49) или Helopini + + ((Opatrini + Ulomini) + Stenochiinae) (38 более весомых филогенетических признаков, Doyen, Tschinckel, 1982: fig. 50). Все три группы в указанном анализе имеют следующие синапоморфии: 1) медиальное пятно на задних крыльях отсутствует; 2) радиальная ячейка задних крыльев средних размеров; 3) 1-я доля коксита яйцеклада значительно короче, чем доли 2–4, вместе взятые. Следует отметить, что медиальное пятно у некоторых Helopini и Opatrini выражено, а кокситы 1 и 2–4 яйцеклада ряда таксонов Opatrini примерно равны (например *Mesomorphus*). Таким образом, указанные авторами синапоморфии таковыми не являются. В консенсусной фенотомии (UPGMA, таксономическая дистанция) триба Helopini также формирует кладу вместе с трибой Opatrini (Doyen, Tschinckel, 1982: fig. 55). В хенинговском анализе выявляется опатроидная линия (opatrine lineage), объединяющая трибы Helopini, Opatrini и Ulomini.

Э. Мэтьюс и П. Бушар (Matthews, Bouchard, 2008) отметили, что несмотря на то, что многие основные характеристики имаго Ulomini и Opatrini совпадают и две группы образуют кластер в филогенетическом анализе Дойена и Чинкеля, аутопоморфии и очень различный тип обитания (мезофильные дендробионтные Ulomini и ксерофильные

почвообитающие *Opatrini*) свидетельствуют о длительном разделении этих двух групп. *Ulomini* имеют очень существенные отличия от *Opatrini* и *Helopini* в строении птероторакса: у *Ulomini* мезококсовые впадины закрыты снаружи мезо- и метавентритом, а трохантин отсутствует, у *Opatrini* и *Helopini* они закрыты частично мезэпимерами, частично небольшим трохантином; у *Ulomini* на антеннах представлены плакоидные сенсиллы, известные кроме них только у южноамериканских *Scotobiini*; гоностили яйцеклада у *Ulomini* терминальные, у *Opatrini* и *Helopini* – латеральные; у *Ulomini* доли коксита яйцеклада слитые, а у *Opatrini* и *Helopini* все 4 доли хорошо выраженные отделенные складками. Таким образом, близкородственные отношения *Ulomini* и *Opatrini* + *Helopini* сомнительны.

Трибы *Ulomini* и *Opatrini* имеют значительные отличия от *Helopini* в строении лабрума (лагриоидный тип, а не тенебриоидный, как у *Helopini*) и яйцеклада самок (проктигер у них короткий и с косыми бакулями, в отличие от *Helopini* с очень длинным проктигером и параллельными бакулями). *Opatrini* существенным образом отличаются от *Helopini* по строению гениталий самца с раздвоенной апикальной долей и наличием у многих опатроидных родов вилки, образованной апикальной долей.

Таким образом, мы не поддерживаем результаты анализа Дойена и Чинкеля, показывающие близкородственные отношения триб *Helopini*, *Opatrini* и *Ulomini*. Кроме того, недостаток материала в анализе этих авторов привел к односторонней интерпретации признаков, а в ряде случаев признаки в матрице просто обозначены неверно (таблица 12), что ставит под сомнение корректность кладограмм.

Таблица 12 – Полностью или частично неверно интерпретируемые или ошибочные признаки (13 признаков из 80) трибы *Helopini* в филогенетической модели Дж. Дойена и В. Чинкеля (Doyen, Tschinkel, 1982). Серый фон – состояние признаков, указанное в матрице.

Признак	Примитивный	Продвинутый	Комментарии
2	Апикальный антенномер не модифицированный	Апикальный антенномер удлинённый	Модифицированный (удлинённый) у <i>Catomus</i> и <i>Xeromorphohelops</i>

3	Тенториальный мост базальный	Тенториальный мост апикальный	Явная ошибка. На самом деле тенториальный мост базальный	
1 2	Мола не грубо бороздчатая	Грубо бороздчатая	Бывает тонко бороздчатая и очень грубо бороздчатая (<i>Euboeus (Pelorinus)</i>)	
2 2	Метэндостернит, апикальные закраинки маленькие, расположены субтерминально (продвинутый 1)	Апикальные закраинки отсутствуют (примитивный)	Апикальные закраинки крупные, расположены терминально (продвинутый 2)	Ни один признак не совпадает с <i>Helorini</i> . Апикальные закраинки маленькие, расположены терминально, или отсутствуют
2 3	Метэндостернит, тендоны медиальные (примитивный)	Интермедиальные (продвинутый 1)	Апикальные (продвинутый 2)	У большинства видов апикальные, у некоторых интермедиальные, у <i>Euplorina</i> базальные
2 4	Медиальное (субкубитальное) пятно на крыльях сильное (примитивный)	Слабое (продвинутый)	отсутствует (более продвинутый)	У большинства видов отсутствует, но у некоторых архаичных <i>Nalassus</i> слабое пятно выражено
3 5	Коксит яйцеграда слабо склеротизованный, закругленный (примитивный)	Коксит склеротизованный, лопастеобразный (продвинутый 1)	Другие модификации (продвинутый 2)	Явная ошибка, у <i>Helorini</i> яйцеград примитивный
3 6	Проктигер значительно длиннее коксита (продвинутый 1)	Проктигер почти равной длины с кокситом (примитивный)	Значительно короче, чем коксит (продвинутый 2)	Явная ошибка, у <i>Helorini</i> проктигер значительно длиннее коксита
3	Бакули коксита	Косые	Продольные	У большинства видов

9	поперечные (примитивный)		(продвинутый 1.1)	(продвинутый 1.2)	поперечные, однако у <i>Socotrphanes</i> косые	
4 5	Глаза полностью или слабо выемчатые (примитивный)		Глаза выемчатые (продвинутый 1)	Глаза разделены (продвинутый 2)	Отличия полностью выемчатого и выемчатого в тексте не объясняются, поэтому различия понять сложно. У <i>Helorini</i> бывает передний край слабо выемчатый либо передний и задний края слабо выемчатые или глаза не выемчатые (округлые)	
4 7	Апофизы метэндостернита длинные (продвинутый 1)		Средней длины (примитивный)	Короткие или отсутствуют (продвинутый 2)	У <i>Helorini</i> представлены первые два варианта	
4 8	Апикальные максиллярные пальпомеры цилиндрические (продвинутый 1)		Слабо топорovidные (примитивный)	Сильно топорovidные (продвинутый 2)	Большинство <i>Helorini</i> с сильно топорovidными пальпомерами, но у нефодиноидных родов и <i>Sabularius</i> они слабо топорovidные, субцилиндрические. Кроме того, в роде <i>Stygohelops</i> и у некоторых <i>Armenohelops</i> выражен половой диморфизм: самцы с сильно топорovidными, самки со слабо топорovidными пальпомерами	
6 0	Структура сперматеки	Многочисленные независимые	Один короткий утолщенный	Один длинный тонкий проток	Один мешковидный проток	У <i>Helorini</i> выражены 2 и 4 варианты и дополнительный вариант: длинные, сильно разветвленный проток,

недифференцированная (примитивная)	каналы (продвинутая 1.1)	проток (продвинутая 1.2)	(продвинутая 1.3)	(продвинутый 1.4)	иногда с клапаном железы сперматки
------------------------------------	--------------------------	--------------------------	-------------------	-------------------	------------------------------------

Работы ряда авторов по преимагинальным стадиям (Emden, 1947; Бызова, Гиляров, 1956; Ghilarov, Svetova, 1963; Hayashi, 1966; Келейникова, 1963, 1969; Steiner, 2014) показали принадлежность Helopini к тенебриоидному стволу чернотелок, личинки которых обладают целым рядом примитивных черт: покровы слабо и неравномерно склеротизованы; границы склеритов прослеживаются; ноги не специализированные; брюшной сегмент IX характеризуется наличием двух концевых выростов. Идентичное строение концевых выростов сегмента IX наблюдается у большинства представителей подсемейства Stenochiinae (Hayashi, 1966), что, однако, связано с параллелизмами, обусловленными сходным образом жизни.

В.И. Волгин (1951) на основании жилкования крыльев включает Helopini в подсемейство Tenebrioninae, в состав которого помещены лесные мезофильные трибы Tenebrionini, Adeliini, Spodalonini и многие другие. Он также указывает, что среди других подсемейств «черты наибольшей морфологической и биологической примитивности сохранили представители подсемейства Tenebrioninae (жилкование тенебриоидной формы)».

Принадлежность трибы к тенебриоидному стволу обоснована и в работе Г.С. Медведева (1959) по строению ротового аппарата имаго чернотелок. Большинство Helopini имеют самый архаичный тип питания лишайниками, однако и у видов-фитофагов трибы ротовой аппарат сохраняет ряд примитивных черт: наличие хорошо развитых мембранозных образований, примитивное строение мандибул (широкие, с теркой на молах). Черты специализации, возникающие независимо у многих пустынных чернотелок-детритофагов, проявляются у видов *Xanthohelops*, которые имеют узкие, сильно изогнутые мандибулы с острым крупным вершинным зубцом и сильно отодвинутым в основание маленьким предвершинным зубцом.

Значение антеннальных сенсилл для системы Tenebrionidae было показано Г.С. Медведевым (Медведев, 1977). В сочетании с другими признаками строения с высоким таксономическим весом (строение груди и ротового аппарата), а также с

соотносимым образом жизни строение антеннальных сенсилл Helopini указывает на принадлежность этой трибы к тенебриоидной линии жуков-чернотелок. В то же время сенсорные органы Helopini сохраняют наиболее примитивные черты организации (вершинные части 10-го и 11-го антенномеров покрыты трихоидными и базиконическими неагрегированными сенсиллами), сходные с таковыми у триб Bolitophagini, Adeliini, Pycnocerini и др. Однако у некоторых видов *Nalassus* происходит незначительная агрегация базиконических сенсилл. Часто сближаемые ранее с Helopini различные группы Stenochiinae имеют, в отличие от них, хорошо развитые сложные сенсорные органы на апикальных антенномерах.

7 Географическое распространение трибы Helopini

7.1 Общее распространение трибы

В настоящее время не существует общепринятого зоогеографического деления земного шара. За основу мы принимаем компилятивное деление суши на 7 основных царств: Палеарктическое, Индо-Малайское, Афротропическое, Неарктическое, Неотропическое, Австралийское, Антарктическое. Для Палеарктики и Неарктики нами используется деление, предложенное А.Ф. Емельяновым (1974, 2018) с небольшими изменениями (Тайвань понимается как промежуточный регион между Палеарктикой и Индо-Малайским царством, как принято в работе О.Л. Крыжановского (2002)), для других регионов – районирование, предложенное О.Л. Крыжановским (2002) с поправками.

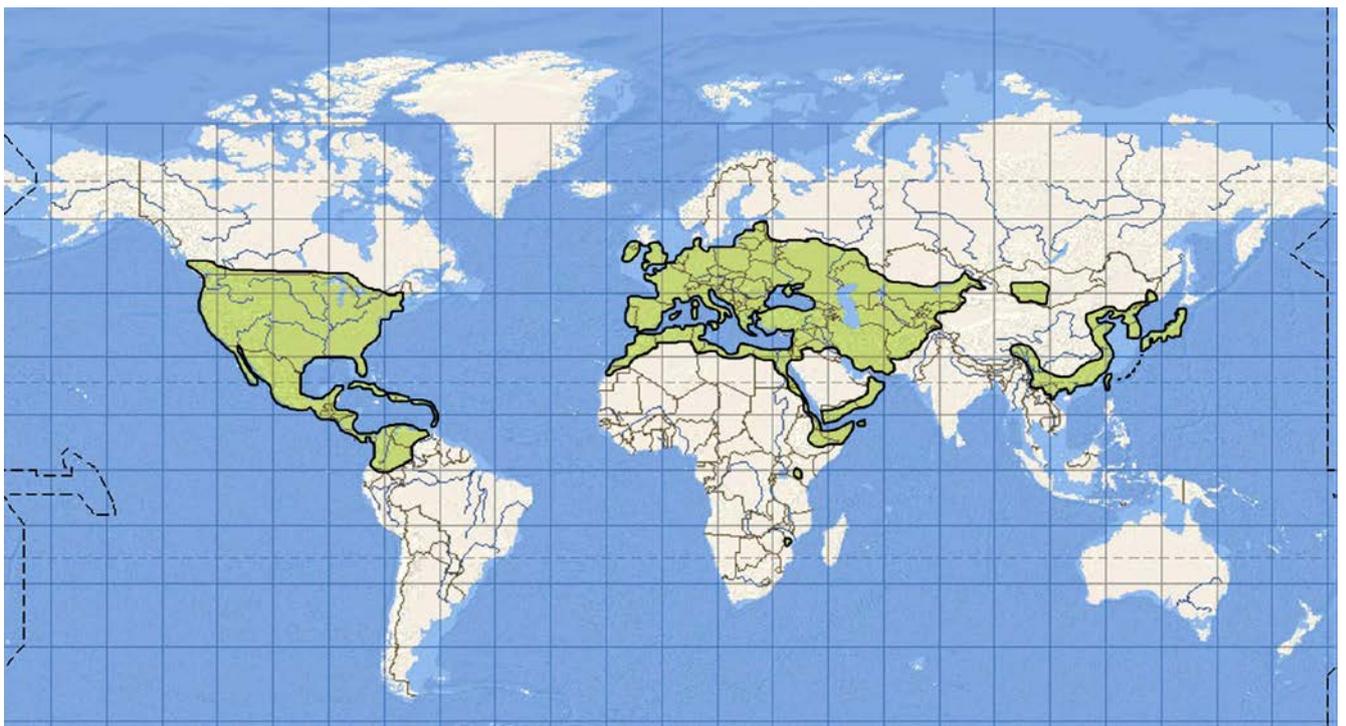


Рисунок 67 – Ареал трибы Helopini.

Распространение жуков-чернотелок трибы Helopini ограничено пятью первыми царствами (в соответствии с рисунком 67). Наибольшее число эндемичных надвидовых таксонов сосредоточено в Палеарктике. Один род *Nalassus* является общим для Палеарктического и Неарктического царств. В Неарктике известно три эндемичных

рода (*Xeromorphohelops*, *Doyenellus* и *Stenotrichus*), два рода общие для Неарктики и Неотропики (*Tarpela*, *Coscinoptilix*), в Индо-Мальйском царстве эндемичных родов нет, в Неотропике один, а в Афротропике три эндемичных рода (*Deretus*, *Socotrphanes*, *Microcatomus*), два из которых обитают только на острове Сокотра, а *Microcatomus* на Занзибаре. В Неотропике южная часть ареала трибы ограничена Северными Андами в Колумбии, в Афротропике – островами Сокотра и Занзибар, а на континенте Эритреей, в Индо-Малайском царстве – Северо-Западным Таиландом. Северная граница ареала в Неарктике проходит в Южной Канаде от тихоокеанского (Британская Колумбия) до атлантического (Нью-Брунсуик) побережья. В Палеарктике северная идет по линии: Азорские острова, Британские острова, Южная Прибалтика, Подмосковье, Среднее Поволжье (Нижний Новгород – Казань – Самара – Уфа), Оренбургская область, Южный Урал, Центральный Казахстан, Тарбагатай, Центральная Монголия, Южное Приморье, Японские острова (кроме Хоккайдо).

7.1.1 Распространение родов подтрибы Helopina

Представители этой подтрибы широко распространены в Голарктике и северных областях Неотропического царства, несколько видов *Apterotarpela* обитают в приграничных областях Индо-Малайского царства (Северный Вьетнам и Северный Таиланд), род *Deretus* и несколько видов *Catomus* распространены на севере Афротропического царства и *Microcatomus* – в Танзании (Занзибар).

Нефодиоидная группа родов. Ареал охватывает Западное Средиземноморье, Закавказье, Западный Иран и Афганистан.

Adelphinus (в соответствии с рисунком 68). До настоящего времени ареал рода включал два анклава: западсредиземноморский с 3 видами из номинативного подрода, распространенными в горах Атласа от Марокко до Туниса, и азиатский, с 3 видами подрода *Adelphinops*, обладающими очень небольшими изолированными ареалами в Западном Закавказье, Иране и Афганистане (Nabozhenko, 2015). Новый неописанный вид «азиатского» подрода *Adelphinops* недавно был найден в Марокко.

Nephodinus. Ареал этого небольшого рода (6 видов) охватывает Западное Средиземноморье: Испания, Корсика, Сардиния, Магриб (в соответствии с рисунком 68).

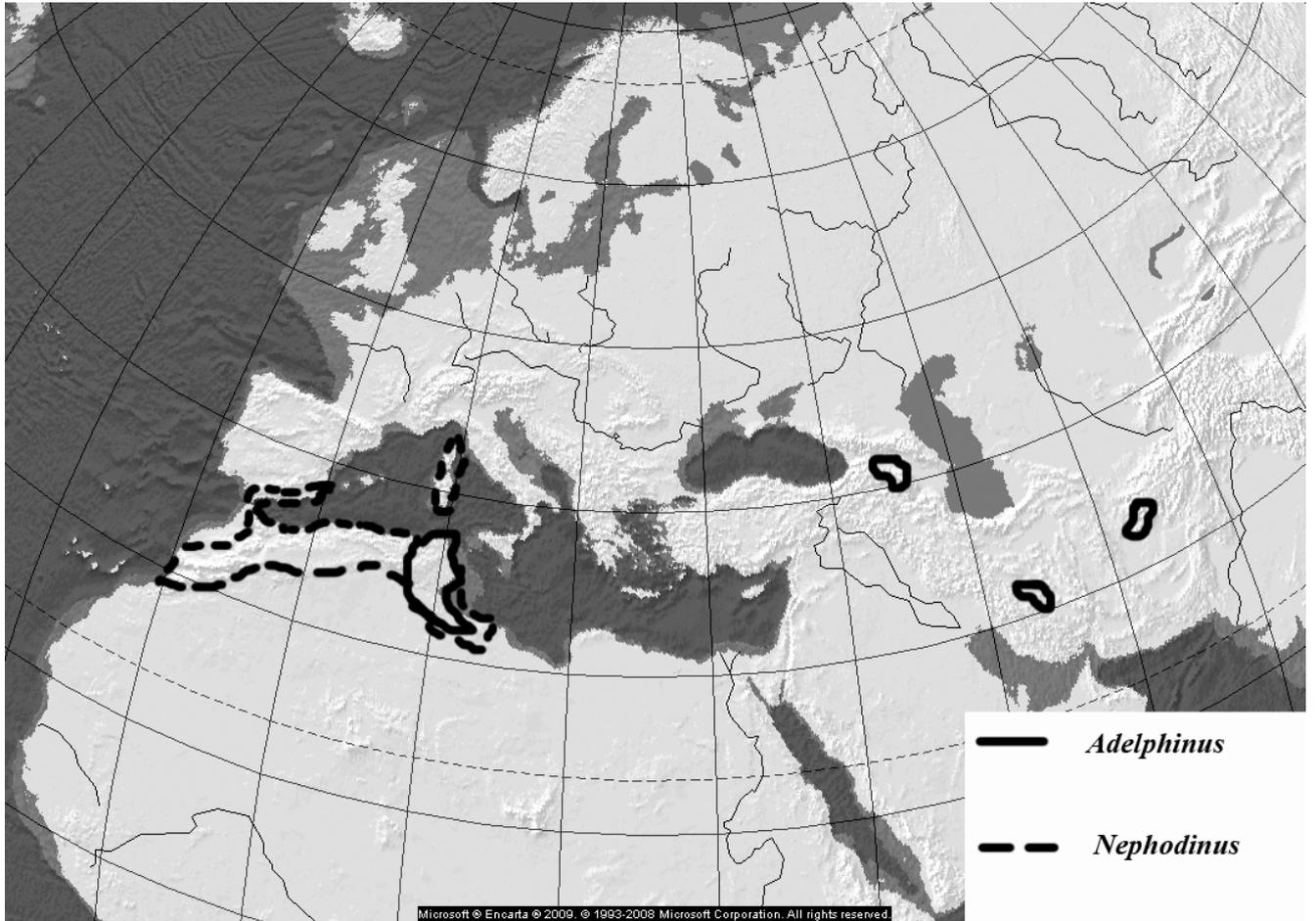


Рисунок 68 – Распространение родов *Adelphinus* и *Nephodinus*.

Катомоидная группа родов. Ареал этой группы почти соответствует ареалу трибы, однако не севернее 50-й параллели.

Allardius. Оба вида рода известны как эндемики островов Италии: один – Сардинии, другой – Сицилии.

Apterotarpela. Три вида обитают на юге Восточной Палеарктики, в провинции Фуцзянь (Китай), еще три представлены в Индо-Малайском царстве: Северный Вьетнам и Северный Таиланд.

Stenohelops. Род с дизъюнктивным ареалом. Виды трех подродов этого рода (s. str., *Stenomaleis*, *Gunarellus*) населяют страны Магриба, Иберийский полуостров, Сицилию и Сардинию, после большого разрыва 2 вида подрода *Stenomaleis* встречаются в Анатолии. Изолированный эксклав рода с одним видом *Stenomaleis* расположен в Китае (Сычуань). Северная граница рода проходит в Южной Франции, Северной Италии и по центру Западной Анатолии (Бабадаг, Денизли).

Helopelius. Два вида – эндемики острова Родос в Греции.

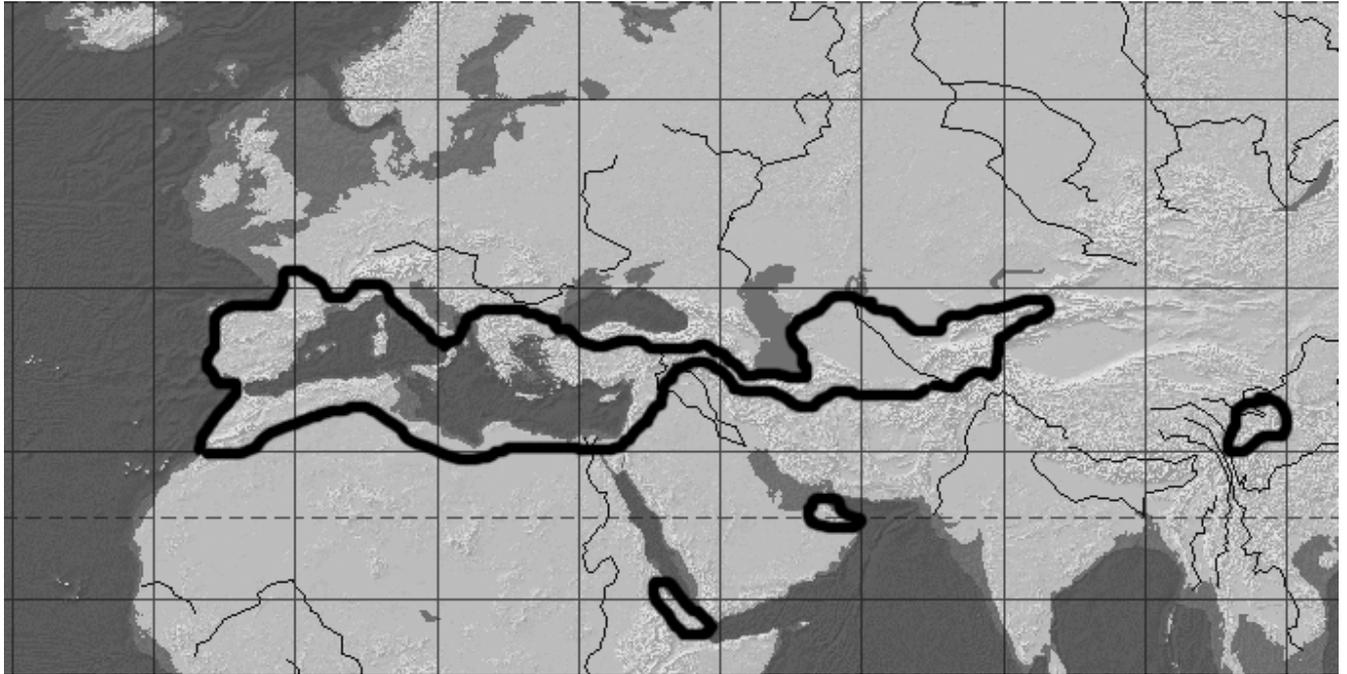


Рисунок 69 – Распространение рода *Catomus*.

Italohelops. Монотипичный род, эндемик Южной Италии.

Catomus обладает обширным ареалом (в соответствии с рисунком 69) от побережья Атлантики (Марокко, Испания, Португалия, Франция) до Восточного Тибета, на юге захватывает Афротропику (один вид в Эритрее и один на юге Аравийского полуострова). Ареал рода дизъюнктивный: западный анклав включает 2 подрода с почти непрерывным ареалом от Атлантики (охватывающим все страны Средиземноморья) до Памира, восточный анклав включает эндемичный китайский подрод *Sinocatomus*, 3 вида которого обитают в среднегорьях Сычуани, Юннани и Ганьсу. Виды подрода *Montanocatomus* распространены в горах Памиро-Алая и Гиндукуша, 1 вид описан из Северного Тянь-Шаня (Набоженко, 2006б; Nabozhenko, 2007). Центры разнообразия рода *Catomus* расположены в Северной Африке (39 видов, или 54 % от всех видов рода, большинство из которых является узколокальными эндемиками Атласа), на Ближнем Востоке, включая Турцию (15 видов, из которых 14 эндемики), в Средней Азии (13 видов, 11 из которых, по-видимому, эндемики, в том числе и виды эндемичного подрода *Montanocatomus*). Южная граница ареала проходит по линии Большой Атлас – Центральный Египет, Эритрея, Оман, Северный Иран, Северный Афганистан, Восточный Тибет (Сычуань). На севере – Южная Франция, Северная Италия, Северная

Греция, Центральная Анатолия, Армения, Западный, Центральный Казахстан, Бетпак-Дала, Сычуань.

Sabularius. Небольшой род, виды которого обитают на песчаной супралиторали рек и на песчаных массивах, отстоящих от океанического побережья Марокко.

Nesotes. Многочисленные виды этого рода населяют Западное Средиземноморье (Испания и Португалия, Магриб) и атлантическое побережье Марокко и Западной Сахары, а также острова Атлантики (Канары, Азоры). Наибольшее разнообразие рода отмечается на Канарах, в меньшей степени на Балеарских островах.

Euboeus. Ареал рода ограничен Западной Палеарктикой. Номинативный подрод в Греции и Западной Турции (на восток до Центрального Тавра). Ареалы трех подродов, *Helopotrachus*, *Helopidoxus*, *Helopostygnus*, охватывают Западное Средиземноморье, причем виды первого подрода обитают в Италии и Северной Африке (Алжир, Тунис), второй, являющийся монотипичным, известен из Корсики, а виды *Helopostygnus* распространены только в Марокко. Самый крупный подрод *Pelorinus* имеет обширный ареал от Восточной Атлантики до Копет-Дага в Туркмении и Северо-Западного Казахстана. Северная граница его ареала проходит по степной зоне, южная по Западной Сирии, Южной Турции, Центральному Загросу и Эльбурсу. Центры разнообразия *Pelorinus* – Иберийский полуостров, Балканы, Анатолия, Иран.

Nipponohelops. Монотипичный род, известный из Японии (префектура Нагано).

Deretus. Эндемичный афротропический род с острова Сокотра (Йемен).

Coscinoptilix. Многочисленные виды этого рода широко распространены в Неарктике (США, Канада, Мексика) и на промежуточных территориях в Неотропике (Центральная Америка до Панамы).

Stenotrichus. Три вида рода населяют полупустыни Калифорнии и Байя Калифорнии.

Xeromorphohelops. Четыре вида этого рода являются эндемиками каньона реки Рио-Гранде между США и Мексикой.

Socotrphanes. Два вида рода эндемичны для острова Сокотра (Йемен).

Tarpela. Виды рода распространены от Южной Канады на севере до Панамы на юге. Наибольшее разнообразие отмечается в Центральной Америке.

Nautes. Виды рода распространены в Неотропике (Центральная Америка, на юг до Колумбии, в том числе и на Антильских островах (Багамы, Куба, Доминикана, Ямайка). Один вид достигает на Севере Южной Флориды.

Microcatomus. Монотипичный род, описанный с Занзибара.

Хелопиоидная группа родов. Ареал в Палеарктике охватывает Средиземноморье, Кавказ, Иран, Казахстан, Среднюю Азию и Афганистан, в Неарктике – юго-восток США.

Doyenellus. Три вида рода распространены на юго-востоке США.

Helops. Несколько видов этого рода распространены в странах Средиземноморья (вся Южная и частично Центральная Европа, горы Атлас в Северной Африке, Анатолия, Ливан, Сирия, Израиль), на Кавказе и в Северном Иране. Восточная граница ареала проходит в Гирканской области, в субтропических лесах которой обитает эндемичный подвид *H. caeruleus talyschensis*.

Raiboscelis. Небольшая и исключительно средиземноморская группа, несколько видов которой распространены в Италии, Греции, Западной и Центральной Турции, Сирии, Ливане и Израиле.

Entomogonus. Ареал охватывает Восточное Средиземноморье и Закавказье. Большинство видов распространено в Турции и на Ближнем Востоке (Сирия, Иордания), 1 вид из подрода *Erionura* на горе Тайгетос в Греции, еще 2 вида в Западном Закавказье.

Hedyphanes. Три десятка видов населяют Синай, Турцию, Иран, Кавказ, Среднюю Азию и Афганистан. Наибольшее разнообразие и высокий эндемизм группы наблюдается в пустынных нагорьях и равнинах Ирана (14 видов, 7 из которых эндемики), 7 видов обитают в Средней Азии от Каспия до Алая и Гиссара, 3 вида известны из Афганистана, 4 из Турции (включая эндемичный подрод *Granulophanes*), причем западная граница ареала проходит по средиземноморскому побережью в провинции Мугла. *Hedyphanes chikatunovi* из эндемичного монотипичного подрода *Microhedyphanes* обитает на Синайском полуострове.

Physohelops. Монотипичный род, обитающий только в Центральном Ираке (Бакуба).

7.1.2 Распространение родов подтрибы *Cylindrinotina*

Подтриба имеет голарктический ареал.

Группа родов *Nalassus*. Ареал группы совпадает с таковым трибы.

Nalassus. Обширный род, имеющий фрагментированный голарктический дизъюнктивный ареал. Наиболее разнообразный подрод *Nalassus* широко распространен в Северной Африке, в Европе (на восток до Уральска, на север до Московской области), в Западной Анатолии, на Кавказе, в Иране и в Западном Туркменистане. Изолированный эксклав подрода находится в Восточном Казахстане (Прибалхашье, Моюн-Кумы, предгорья Каратау, Тарбагатай). Другой крупный эксклав *Nalassus* s. str. охватывает Восточную Палеарктику (Дальний Восток России, Восточный Китай, Корейский полуостров, Тайвань, Япония). Наконец, третий эксклав расположен в США и Канаде от Тихого до Атлантического океана. Наибольшее разнообразие подрода наблюдается в Южной Европе, в Восточном Казахстане, в Японии и на Тайване. Довольно крупный подрод *Caucasonotus* субэндемичен для Большого Кавказа (1 вид известен также из Батуми). Ареал подрода *Helopondrus* простирается от Франции до туркменского Копетдага, причем наибольшее разнообразие наблюдается в Анатолии и Северном Иране. Подрод *Nipponalassus* известен только из Японии.

Eustenomacidius. Виды номинативного подрода распространены в аридных низко- и среднегорьях от Копетдага в Иране и Туркменистане до Тянь-Шаня, 2 вида обитают в Монголии и Китае (Внутренняя Монголия).

Turkmenohelops (в соответствии с рисунком 70). Небольшой род с двумя видами, распространенными на Большом Балхане и в предгорьях Западного Копетдага (Туркменистан).

Xanthohelops (в соответствии с рисунком 70). Монотипичный род, известный из пустыни Каракум (Туркменистан).

Turkonalassus. Большинство видов этого рода известно из высокогорий и среднегорий Анатолии, 1 вид обитает в Болгарии и Македонии.

Stygohelops. Монотипичный род, известный из континентальной Греции.

Asialassus. Ареал рода охватывает Японские острова и Корейский полуостров.

Pseudoprobaticus. Монотипичный род с видом, широко распространенным на южных и западных хребтах Понтийской горной системы в Анатолии.

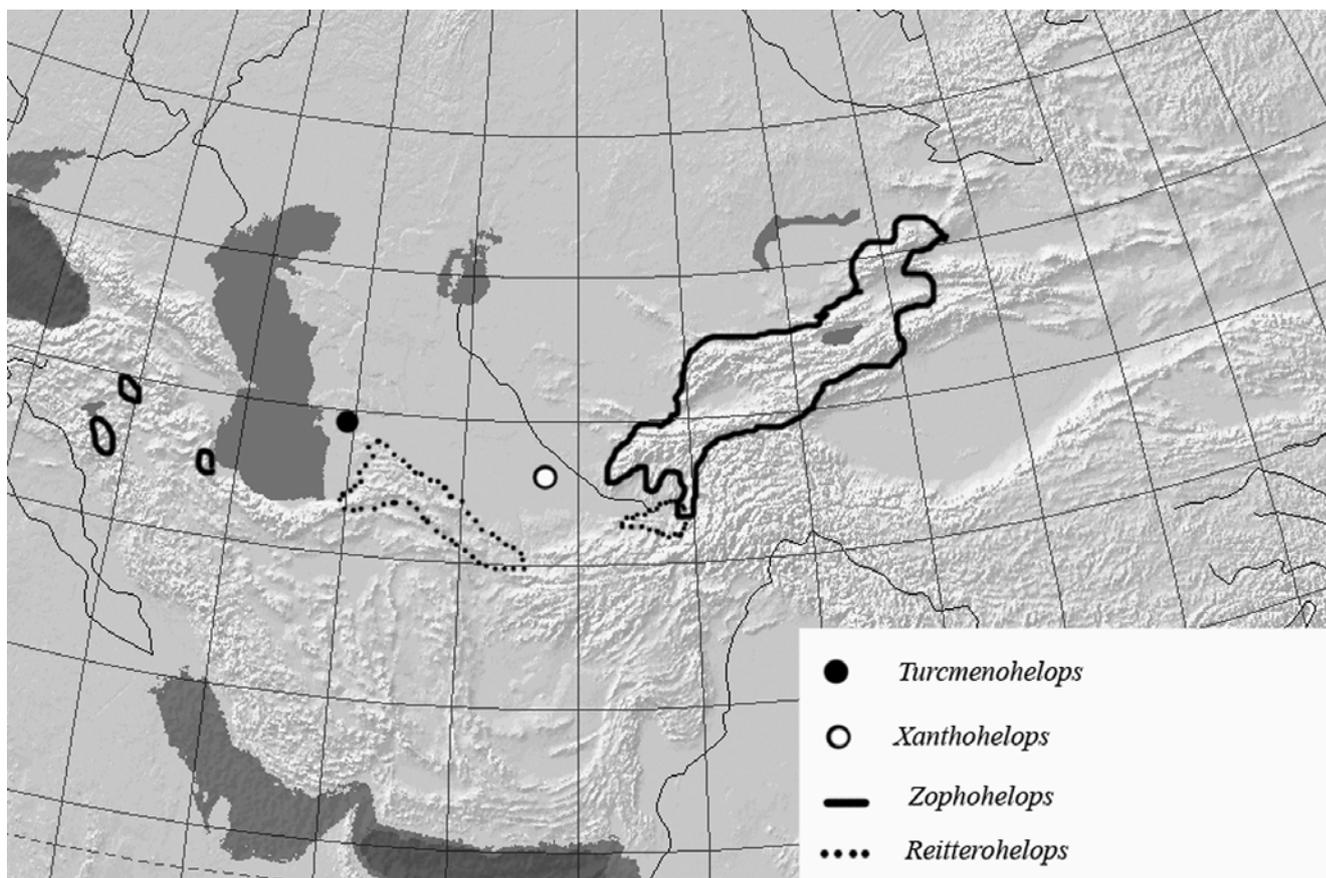


Рисунок 70 – Распространение родов *Reitterohelops*, *Turcmenohelops*, *Xanthohelops* и *Zophohelops*.

Zophohelops (в соответствии с рисунком 70). Род имеет дизъюнктивный ареал. Большинство видов широко распространено на Тянь-Шане, 1 вид известен с южных отрогов Гиссара, западный эксклав рода включает 3 вида, распространенных в высокогорьях Северо-Восточной Анатолии, Армении и Азербайджана (Нахичевань), 1 вид подрода *Zophondrus* обитает в Северном Иране.

Подгруппа *Xanthomus*. Ареал подгруппы охватывает Средиземноморье, Закавказье и Северный Прикаспий (побережье морей и внутриконтинентальных водоемов морского происхождения).

Ectromopsis (в соответствии с рисунком 71). Виды рода распространены на песчаных массивах вокруг континентальных реликтовых водоемов и рек Средиземноморья, а также в Северном Прикаспии и в Армении. Ареал рода сильно фрагментирован.

Xanthomus. Виды этого рода обитают исключительно на песчаных дюнах побережий Средиземного моря и Северо-Восточной Атлантики (в соответствии с рисунком 71).

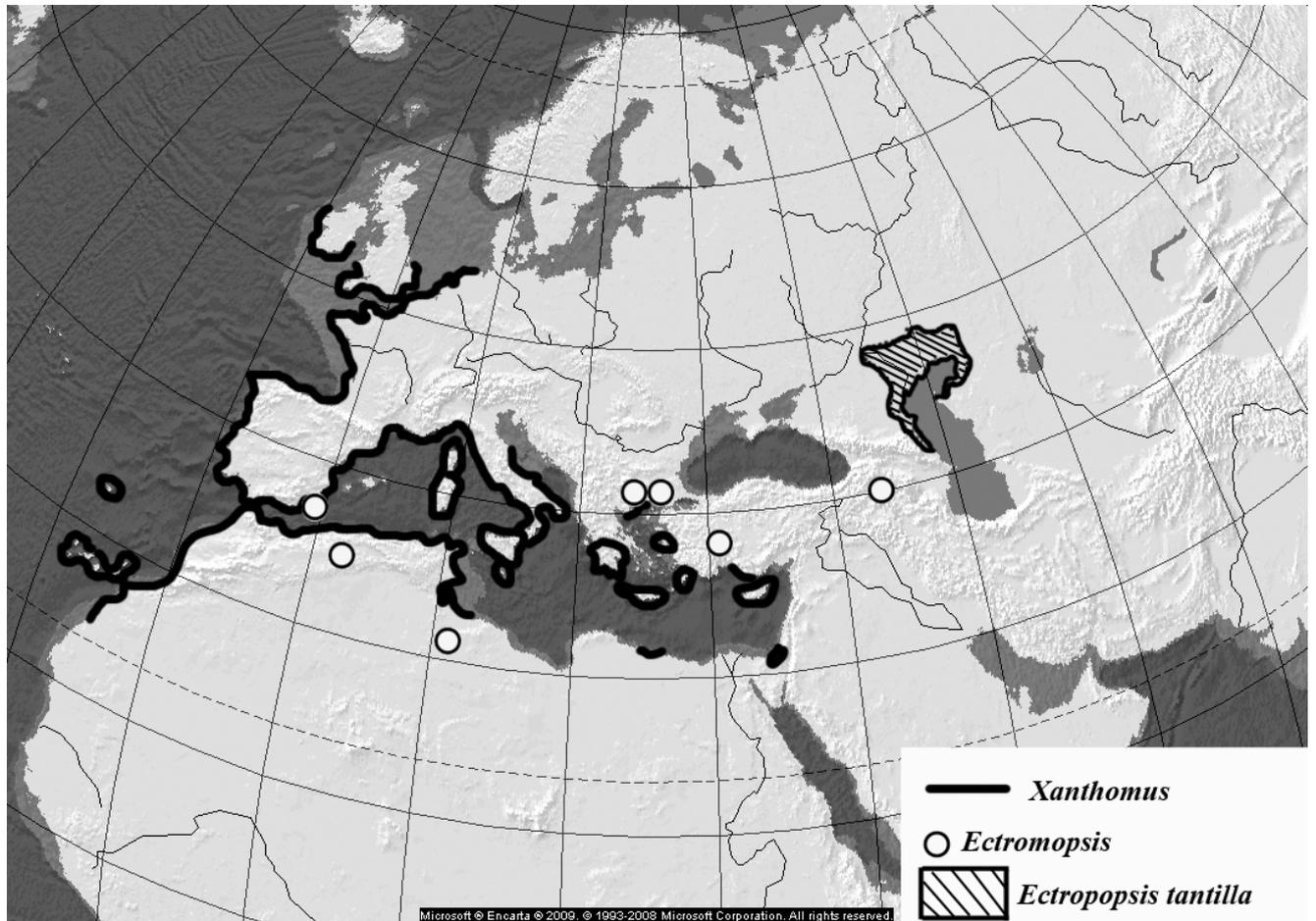


Рисунок 71 – Распространение супралиторальных Helopini (*Xanthomus* и *Ectromopsis*).

Gunarus. Монотипичный род, обитает на побережье Алжира (Оран).

Цилиндринотоидная группа родов. Ареал группы охватывает страны Средиземноморья и Ближнего Востока (Иордания, Ирак, Иран), Центральной и Восточной Европы, Западный Казахстан, Среднюю Азию и Афганистан.

Stenomax. Монотипичный номинативный подрод населяет лесные области Южной Европы на восток до Крыма. Инвазивные популяции обнаружены в Ростовской области России и в Казахстане. Виды подрода *Asyrmatus* известны из Южной Франции и Италии.

Odocnemis. Широко распространенный в странах Средиземноморья (включая Северную Африку) род. Наибольшее разнообразие рода отмечено в Анатолии, на Балканах и в Леванте. За пределами Средиземноморья немногочисленные виды рода

встречаются на Кавказе, в Северном Иране и в Иордании, на юге России и в Западном Казахстане. Северная граница рода проходит по линии Северная Италия – Венгрия – Украина (степная зона) – Россия (Липецкая область – Волгоградская область) – Казахстан (Уральская область). Южная граница – в Северной Африке (от Марокко до Египта), в горах Сирии, Израиля и Ливана, в Южной Анатолии и в Иране. Подроды: а) *Odocnemis* s. str. – горы Тавр, Аманос и область Левантина на юг до Египта; б) *Nalassocnemis* – Юго-Западная Анатолия; в) *Turkdocnemis* – Тавр, нагорно-ксерофитные области Центральной Анатолии; г) *Gracilicnemis* – Северо-Западная Анатолия, Греция; д) *Nigrodocnemis* – 1 вид в Северной Анатолии (южные отроги Понтийской горной системы), 3 вида в Греции; е) *Silvatocnemis* – 2 вида в Северной Анатолии, еще 2 в Южной и Центральной Европе на запад Италии и на север до Австрии, несколько видов в Марокко, Алжире и Испании; ж) *Alpinocnemis* – 1 вид на альпийском плато Берчелан в юго-восточной Турции на крайнем юго-востоке Анатолии; и) *Heloponotus* – горный Крым и степная зона России (на север до Липецкой области), Украины и Северо-Западного Казахстана.

Microdocnemis. Единственный вид рода известен с аридного горного плато на Западном Тавре (провинция Анталья, Турция).

Cylindrinotus. Род распространен от Центральной Анатолии (Амасья) на западе до Северного Ирана на востоке.

Reitterohelops (в соответствии с рисунком 70). Небольшой род, виды которого обитают на юге Средней Азии (от Копетдага до долины Пянджа, а также в прилегающих районах Ирана и Афганистана).

Caucasohelops. Ареал рода охватывает Южное Закавказье (Нахичевань, Талыш), Северо-Западный Иран (на юг до Луристана) и Юго-Восточную Турцию.

Подгруппа *Armenohelops*. Анатолия, Закавказье, Иран.

Armenohelops. Виды рода распространены в Анатолии, Армении и Иране. Северная граница проходит в Понтийских горах от Стамбула до низовьев р. Чорох, затем в Центральной Армении и с изолированным эксклавом в Гиляне (Иран) на востоке.

Idahelops. Монотипичный род, известный только с вершины хребта Ида в Западной Анатолии.

Группа родов *Taurohelops*. Анатолия, Закавказье, Северный Иран

Angustihelops. Ареал охватывает высокогорья Восточной Анатолии, Армении, Азербайджана (Нахичевань) и Северо-Западного Ирана на Восток до Западного Эльбурса.

Taurohelops. Два вида этого рода населяют кедровые леса Большого Тавра в Анатолии.

7.1.3 Распространение подтрибы Eplorina

Accanthopus. Два вида рода распространены в Южной Европе. *A. velikensis* – от Италии на западе через Балканы до европейской части Турции на востоке и Венгрии на севере, *A. reitteri* – Балканы (Греция, Албания, Македония).

7.2 Фауна Helorini различных биогеографических царств

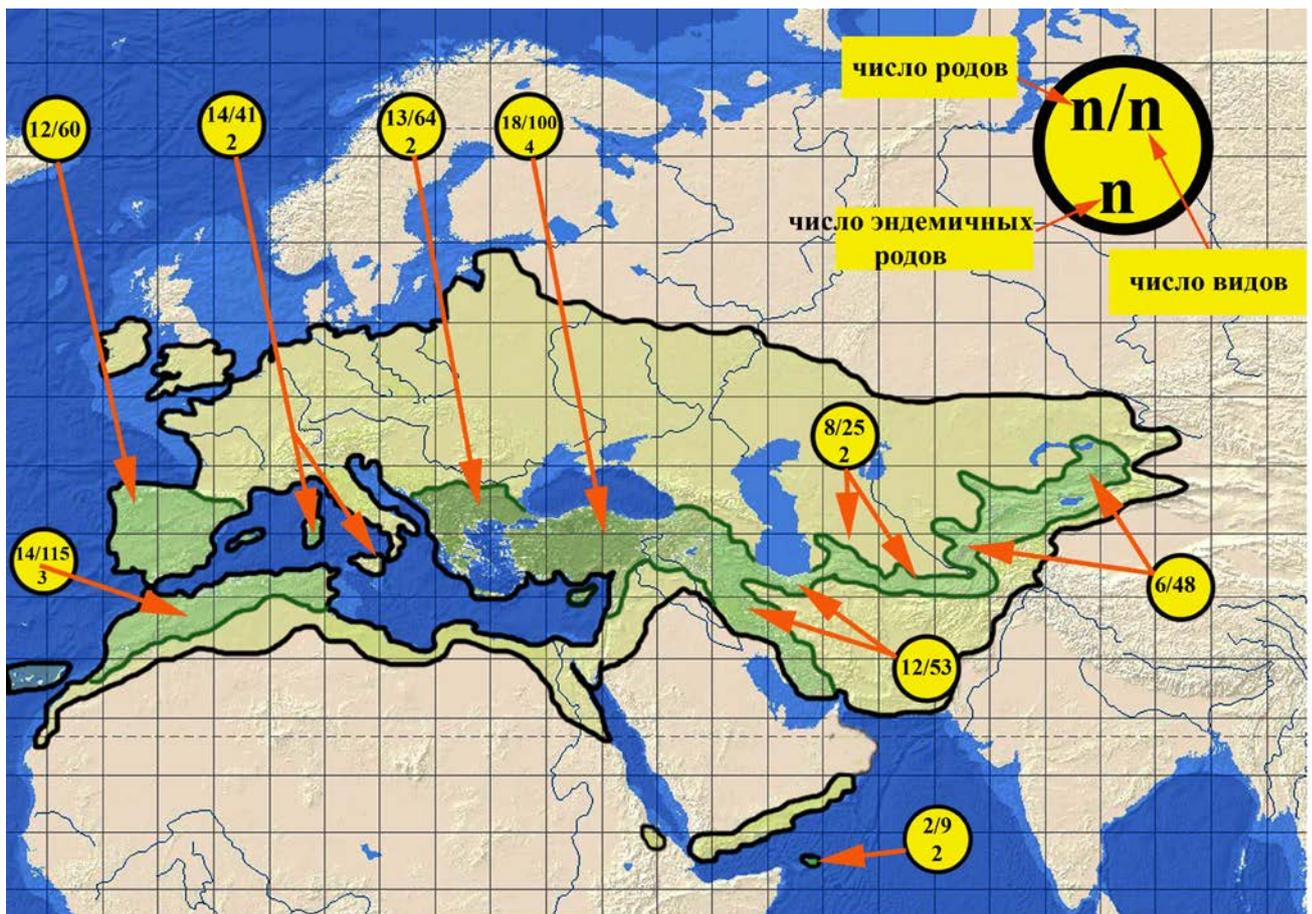


Рисунок 72 – Распространение и таксономическое обилие Helorini в Западной Палеарктике и Афротропике (в кружках число родов / число видов / число эндемичных таксонов).

Палеарктическое царство. В Палеарктике представлено 40 родов из 49 (таблица 13, в соответствии с рисунками 72, 73, 75, 76) (71 % мировой фауны), наибольшее разнообразие и таксономическое обилие как на родовом, так и на видовом уровне отмечается в западной ее части (в соответствии с рисунком 72). Наиболее крупные роды трибы также распространены преимущественно в Палеарктике. Характерной особенностью палеарктической фауны Helopini является обилие представителей подтрибы *Cylindrinotina*, виды которой очень малочисленны в Неарктике и вовсе не представлены в Индо-Малайском, Неотропическом и Афротропическом царствах. Предковые налассоидные формы претерпели крупнейшую адаптивную радиацию, в результате которой сформировалось множество родов, приспособленных к обитанию в пустынях и полупустынях Средней Азии, на морской супралиторали бывших Паратетиса и Средиземноморья, на альпийских лугах и на скалах в горных системах Палеарктики. В то же время большинство видов сохранило связь с древесной растительностью на протяжении всего ареала.

В Палеарктике отмечается наибольшая степень эндемизма в трибе: 76 % родов и 78 % видов. Среди крупнейших эндемичных родов необходимо отметить *Euboeus*, *Odocnemis*, *Nesotes*, *Stenohelops* и *Hedyphanes*. Первые 2 рода широко распространены в Гесперийской и в западной части Сетийской области от Атлантического побережья до Северного Ирана (1 вид *Euboeus* достигает даже туркменской части Копетдага). Высокое разнообразие *Nesotes* связано преимущественно с островной изоляцией таксонов на Азорских, Канарских и Балеарских островах, в меньшей степени с горной изоляцией на Иберийском полуострове и в горах Атласа. Виды *Stenohelops* характерны для западной части Гесперийской области, 2 вида обитают в Западной Анатолии, а изолированный эксклав рода с одним видом расположен в Сино-Тибетских горах. Среди других таксонов наибольшее разнообразие в этом царстве отмечается для рода *Catomus*, ареал которого незначительно выходит за пределы Палеарктики (*Catomus arabicus* описан с юга Аравийского полуострова, а *C. andreinii* из Эритреи). Род *Catomus* образует в Палеарктике 2 эндемичных подрода, из которых *Montanocatomus* характерен для Памира и Гиндукуша с изолированным эксклавом в Северном Тянь-Шане, а *Sinocatomus* с тремя видами – для Сино-Тибетских гор (Сычуань, Ганьсу, Юннань). Род *Nalassus* также образует ряд крупных эндемичных подродов в Западной и Восточной Палеарктике (*Caucasonotus*, *Helopondrus*, *Nipponalassus*). Высокое разнообразие

Odocnemis в Анатолии и Атласе связано с островным эффектом видообразования, так как большинство видов приурочено к разрозненным («островным») участкам реликтовых третичных массивов из ливанского, атласского и кипрского кедров, черной сосны, турецкого дуба и древовидных можжевельников. В «островных» горных реликтовых лесах Анатолии и Греции также сформировались небольшие эндемичные роды *Taurohelops*, *Idahelops*, *Stygohelops*, *Turkonalassus*, а в горах Атласа и Антиатласа островные леса и редколесья из древовидных можжевельников, атласского кедра и органы содержат наибольшее количество эндемичных подродов и видов в Атласской и Марокканской провинциях. *Hedyphanes* это характерный род для пустынных областей Центральной Палеарктики (Иран, Афганистан, Средняя Азия), наибольшего разнообразия достигает в Иране.

В пределах Евросибирской области *Helopini* не обитают, однако в промежуточной между Евросибирской и Европейской неморальной областями обнаружен один вид, *Nalassus dermestoides*, который доходит на север до Тарту (Эстония).

Европейская неморальная область бедна таксонами *Helopini*. Наиболее характерен для нее род *Nalassus*, на юг и на восток (Кавказ) заходят и некоторые гесперийские элементы (*Odocnemis*, *Helops*, *Armenohelops*, *Cylindrinotus*; *Xanthomus* – по атлантическому побережью до Британских островов). Единственным эндемичным надвидовым таксоном для области является подрод *Caucasonotus* рода *Nalassus*, ареал которого охватывает Большой Кавказ.

Наиболее характерные роды для Гесперийской области: *Nesotes*, *Xanthomus*, *Euboeus* (s. str., *Helopidoxus*, *Helopostygnus*, *Helopotrichus*), *Sabularuis*, *Helopelius*, *Italohelops*, *Allardius*, *Stenohelops*, *Nephodinus*, *Adelphinus* s. str., *Gunarus*, *Ectromopsis*, *Taurohelops*, *Idahelops*, *Stygohelops*, *Microdocnemis*, *Odocnemis*, *Nalassus*, *Raiboscelis*, *Catomus*, *Helops*. Первые 18 родов/ подродов почти не выходят за границы области, тогда как последние 5 распространены также и в Сетийской области, но в Средиземноморье образуют множество эндемичных таксонов.

Характерные роды для Сетийской области: *Cylindrinotus*, *Armenohelops*, *Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Zophohelops*, *Eustenomacidius*, *Caucasohelops*, *Reitterohelops*, *Turcmehelops*, *Xanthohelops*, *Ectromopsis*, *Odocnemis*, *Nalassus* (особенно *Helopondrus*), *Catomus* (включая эндемичные подроды *Montanocatomus* и *Sinocatomus*), *Euboeus*, *Helops*. Первые 10 почти не выходят за границы области, в то время как 7 остальных

широко распространены также и в Средиземноморье, но высокое разнообразие и уровень эндемизма этих групп отмечены в пределах Ирано-Туранской подобласти.

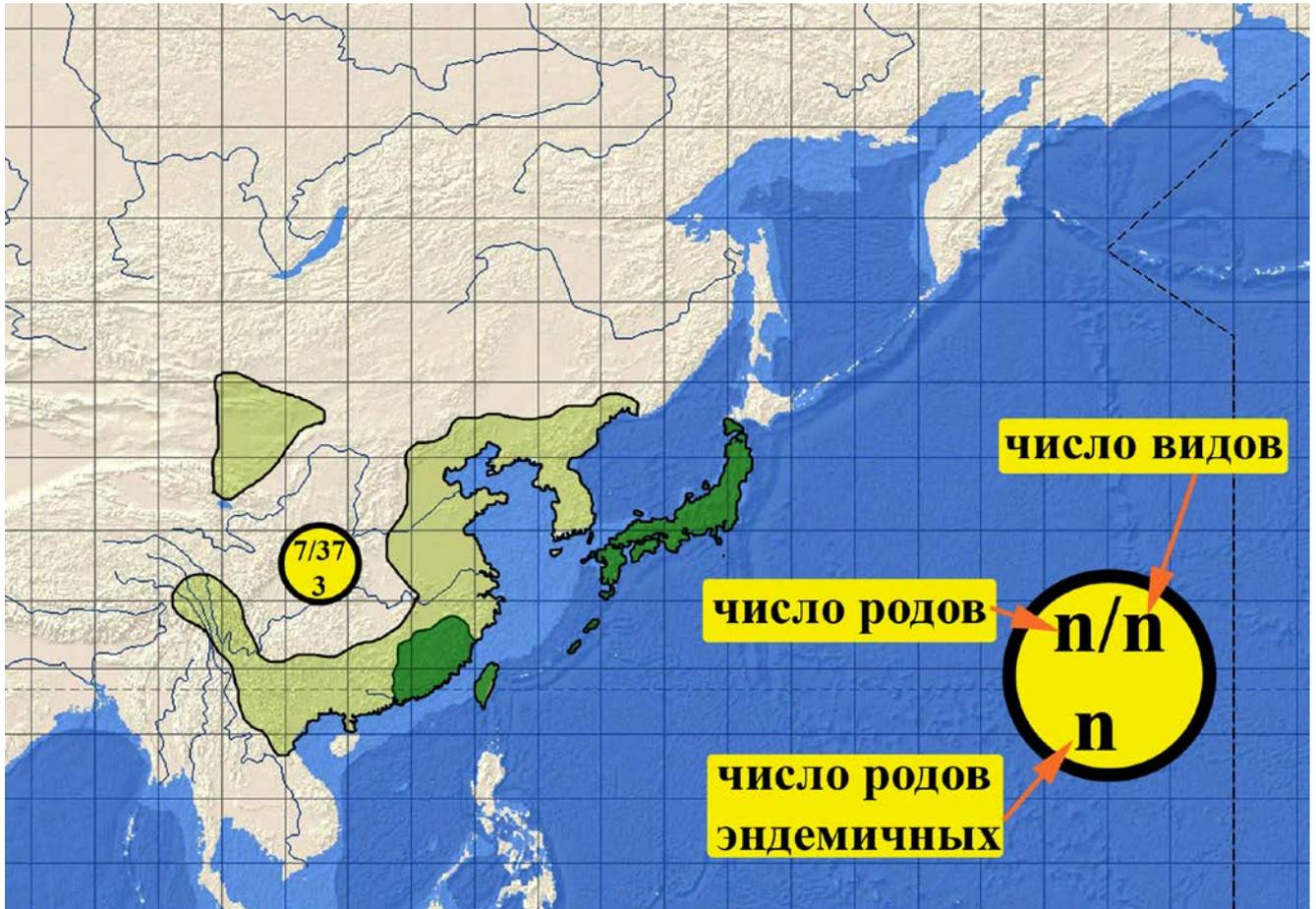


Рисунок 73 – Распространение Helopini в Палеарктике и Индо-Малайском царстве (в кружках число родов / число видов / число эндемичных таксонов).

Один из центров разнообразия Helopini охватывает Ортрийскую область (включая переходную фауну в горных районах Тайваня) (в соответствии с рисунком 73), для которой характерны субэндемичный род *Asialassus* и эндемичный *Nipponhelops*, а также эндемичный подрод *Nipponalassus* рода *Nalassus*. Одной из особенностей для переходных зон Ортрийской области является высокое разнообразие видов номинативного подрода *Nalassus*, особенно на Тайване, где обитают наиболее архаичные представители этого рода.

В Стенопейской области отмечены лишь *Nalassus olgae* (Приморский край России) и 1 вид *Asialassus* (Корейский полуостров).

Скифская степная область не богата родами и видами Helopini. Единственный субэндемичный таксон это подрод *Heloponotus* рода *Odocnemis*, 2 вида которого распространены в степях Украины, на европейской части России и в Западном

Казахстане (Уральск), 1 вид, *O. arboreus*, достигает южного берега Крыма (Европейская неморальная область). В Восточномонгольской подобласти также известен эндемичный для нее *Eustenomacidius mongolicus*.

Крупнейший центр разнообразия Helopini в Палеарктике отмечается в пределах Гесперийской области (17 эндемичных родов), второй центр это Сетийская область, особенно Переднеазиатская, Гирканская, Иранская, Хорасанская, Туркестанская горная, Алатавская горная, Внутреннетяньшаньская горная и Тибетская (Сиканская подпровинция) провинции. Территориально крупнейшие центры разнообразия трибы находятся в горах Атласа, Анатолии, Загроса, Эльбурса, на Тянь-Шане и в Восточном Тибете. Таким образом, наибольшее число эндемичных таксонов, видовое и надвидовое разнообразие группы наблюдаются в пределах «Древнего Средиземья» или Тетии согласно А.Ф. Емельянову (1974).

Таблица 13 – Обилие таксонов трибы Helopini в различных биогеографических царствах (ПЛА – Палеарктика; ИНД-М – Индо-Малайское царство; АФТ – Афротропика; НЕА – Неарктика; НТП – Неотропика)

Подтрибы/ роды	Общее число таксонов	ПЛА	ИНД-М	АФТ	НЕА	НТП
	Число видов					
Helopina	25 родов (519 видов)	349	4	10	104	52
<i>Adelphinus</i>	6	6	–	–	–	–
<i>Allardius</i>	2	2	–	–	–	–
<i>Apterotarpela</i>	8	3	4	–	–	–
<i>Catomus</i>	70	68	–	2	–	–
<i>Coscinoptilix</i>	60	–	–	–	48	12
<i>Deretus</i>	7	–	–	7	–	–
<i>Doyenellus</i>	3	–	–	–	1	2
<i>Entomogonus</i>	19	19	–	–	–	–
<i>Euboeus</i>	74	74	–	–	–	–
<i>Hedyphanes</i>	32	32	–	–	–	–

<i>Helopelius</i>	2	2	–	–	–	–
<i>Helops</i>	11	11	–	–	–	–
<i>Italohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Microcatomus</i>	1	–	–	1	–	–
<i>Nautes</i>	25	–	–	–	–	25
<i>Nephodinus</i>	8	8	–	–	–	–
<i>Nesotes</i>	67	67	–	–	–	–
<i>Nipponohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Raiboscelis</i>	15	15	–	–	–	–
<i>Physohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Sabularius</i>	8	8	–	–	–	–
<i>Stenohelops</i>	30	30	–	–	–	–
<i>Stenotrichus</i>	3	–	–	–	3	–
<i>Socotrphanes</i>	2	–	–	2	–	–
<i>Tarpela</i>	59	–	–	–	48*	13*
<i>Xeromorphohelops</i>	4	–	–	–	4	–
Cylindrinotina	21 род (272 вида)	269	–	2	3	–
<i>Angustihelops</i>	5	5	–	–	–	–
<i>Armenohelops</i>	9	9	–	–	–	–
<i>Asialassus</i>	6	6	–	–	–	–
<i>Cylindrinotus</i>	10	10	–	–	–	–
<i>Ectromopsis</i>	19	19	–	–	–	–
<i>Eustenomacidius</i>	9	9	–	–	–	–
<i>Gunarus</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Idahelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Microdocnemis</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Nalassus</i>	81	78	–	–	3	–
<i>Odocnemis</i>	64	64	–	–	–	–
<i>Pseudoprobaticus</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Reitterohelops</i>	7	7	–	–	–	–
<i>Stenomax</i>	4	4	–	–	–	–
<i>Stygohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Taurohelops</i>	2	2	–	–	–	–

<i>Turkonalassus</i>	7	7	–	–	–	–
<i>Turkmenohelops</i>	2	2	–	–	–	–
<i>Zophohelops</i>	31	31	–	–	–	–
<i>Xanthohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Xanthomus</i>	10	10	–	–	–	–
Enoplopina	1 род (2 вида)	2	–	–	–	–

Примечание – * – ареал двух видов охватываетNearктику и Неотропику.

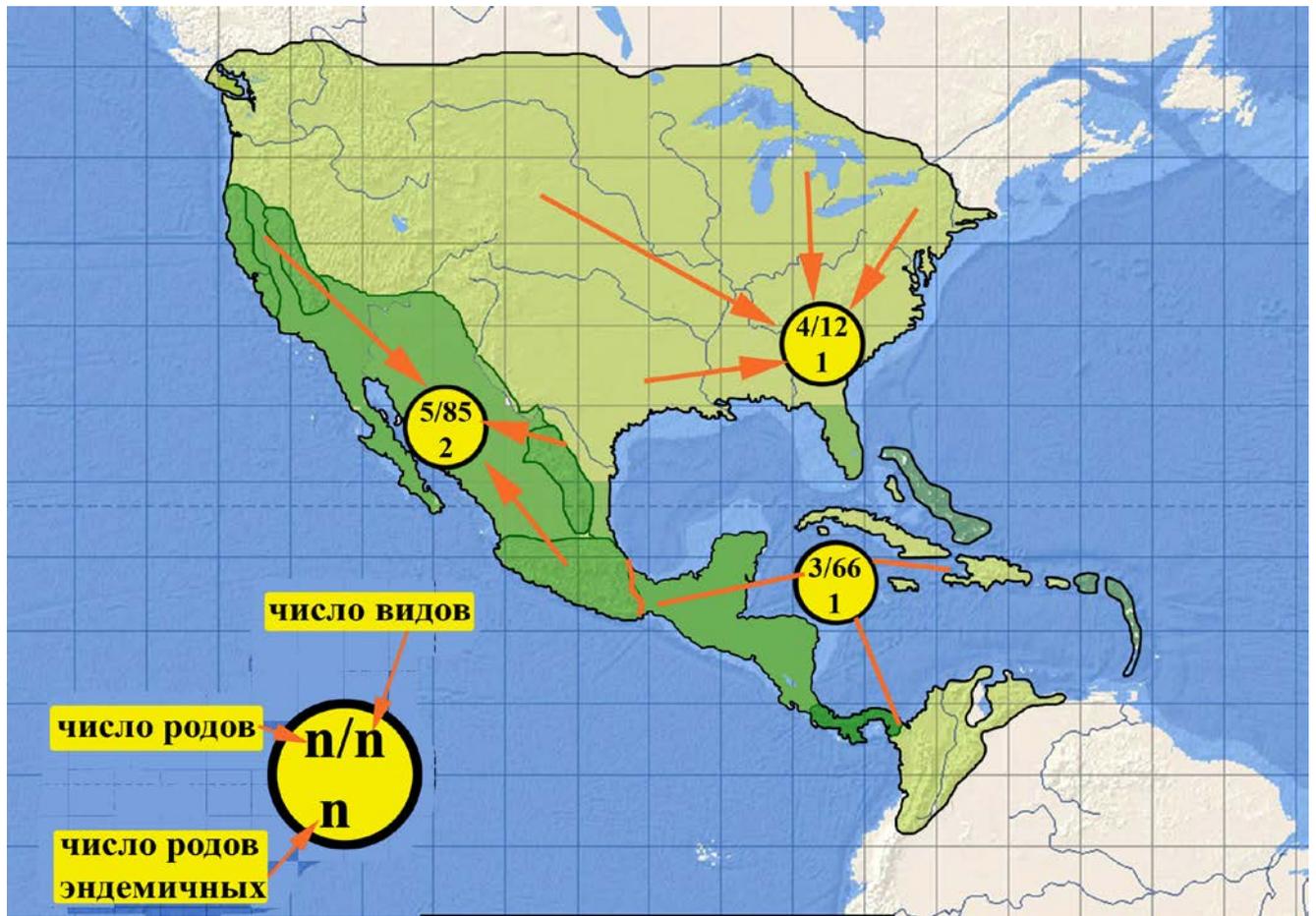


Рисунок 74 – Распространение и таксономическое обилие Helopini в Nearктике и Неотропике.

Индо-Малайское царство (таблица 13, в соответствии с рисунками 73–76). Наиболее бедная фауна по числу таксонов трибы Helopini (2 % родов и 1 % видов). Для этого биогеографического региона характерны только 4 вида рода *Apterotarpela*, 3 из которых обитают в Северном Вьетнаме, а 1 – в горных районах Северного Таиланда. Остальные виды *Apterotarpela* распространены в пограничных районах Ортрийской области Палеарктики (провинция Фуцзянь, Китай).

Афротропическое царство (таблица 13, в соответствии с рисунками 75, 76). В Афротропике все *Helopini* сосредоточены в Судано-Замбезийской области и обладают очень ограниченными по площади ареалами. Фауна *Helopini* в пределах царства отличается бедностью, при этом характеризуется оригинальностью родового состава. Из палеарктических родов только *Catomus* (2 вида) достигает Афротропики (Эритрея и юг Омана). Наиболее характерен для области эндемичный род *Deretus* (подтриба *Helopina*), 7 видов которого населяют преимущественно лесные горные области острова Сокотра. Еще один эндемичный для Сокотры ксероморфный род – *Socotrathanes* (подтриба *Helopina*), 2 вида которого обитают в полупустынях. Монотипичный род *Microcatomus* является эндемиком Занзибара.

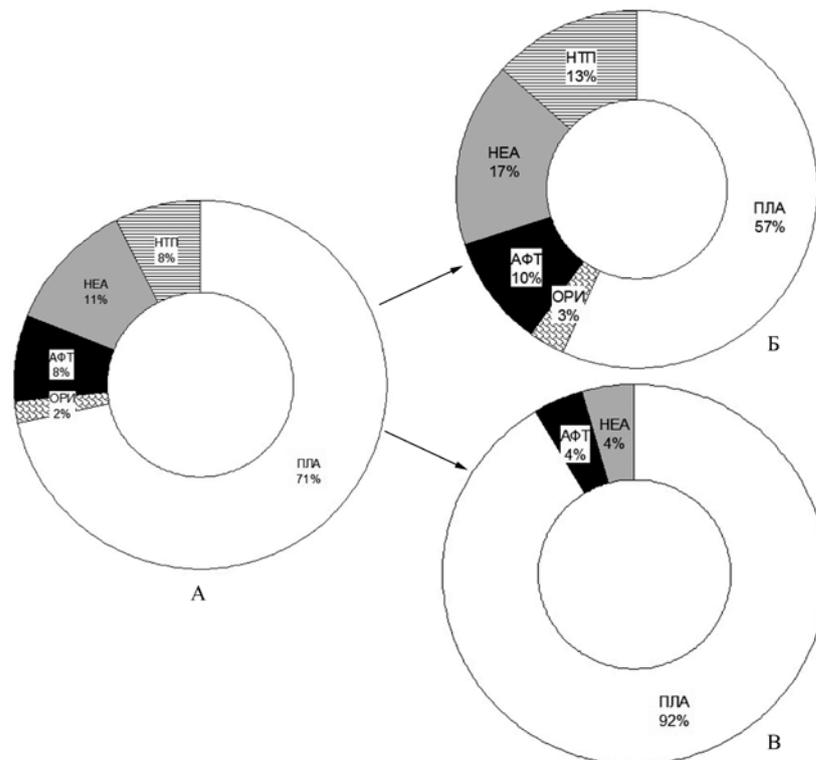


Рисунок 75 – Доли родов в биогеографических царствах: А – триба *Helopini* в целом; Б – подтрибы *Helopina*; В – подтриба *Cyldrinotina*. Расшифровка сокращений указана в таблице 12.

Неарктическое царство (таблица 13, в соответствии с рисунками 74–76). Характеризуется бедным родовым (11 % родов от всего состава трибы) и сравнительно высоким видовым (20 % мировой фауны) разнообразием. Подтриба *Cyldrinotina* представлена только 3 видами *Nalassus* (4 % родов и 1 % видов мировой фауны),

остальные таксоны относятся к подтрибе *Helopina* (в соответствии с рисунком 75Б). Три рода эндемичны для царства: *Xeromorphohelops*, *Stenotrichus* и *Doyenellus*. Роды *Coscinoptilix* и *Tarpela* общие для Неотропики и Неарктики, причем таксономическое обилие первого приходится на Неарктику, а второго на Неотропику.

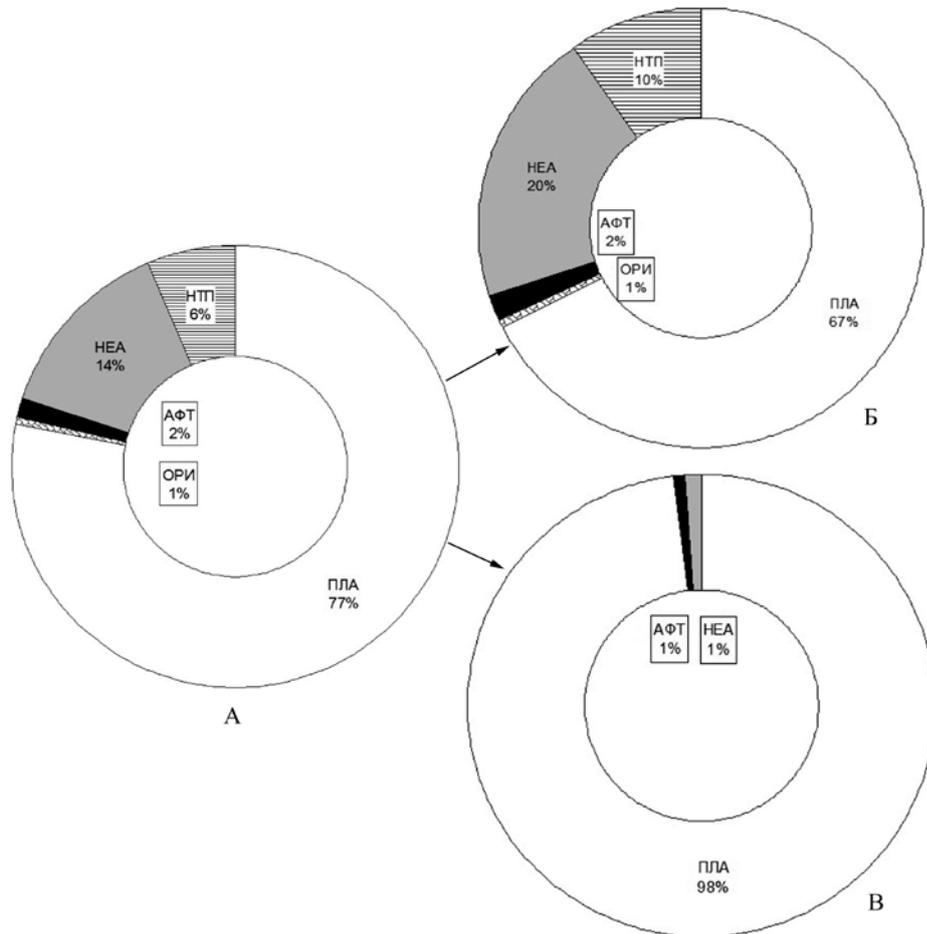


Рисунок 76 – Доли видов в биogeографических царствах: А – триба *Helopini* в целом; Б – подтрибы *Helopina*; В – подтриба *Cylindrinotina*. Расшифровка сокращений указана в таблице 12.

Значительная часть *Helopini* Неарктики сосредоточена на западе Неарктики, в Калифорнийской вечнозеленой, Колорадско-Мексиканской и Техасской саванной областях и тяготеет, как и в Палеарктике, к ландшафтам средиземноморского типа. Для этих областей характерны многочисленные виды рода *Coscinoptilix*, обитающие как в реликтовых лесах Западной Калифорнии, так и в аридных областях Северной Америки от Невады до Мексиканского нагорья. Большинство видов этого обширного рода в полупустынях и пустынях связано с юкковыми редколесьями. Характерными

обитателями песчаных пустынь Калифорнии и Байя Калифорнии являются виды эндемичного для области рода *Stenotrichus*. Ксерофильный род *Xeromorphohelops* с четырьмя видами распространен исключительно в каньоне Рио-Гранде (Техасская саванная область).

В восточных областях Неарктики (Миссурийская степная, Аллеганская неморальная и Луизианская вечнозеленая) отмечено только 12 видов из 4 родов (*Nalassus*, *Tarpela*, *Coscinoptilix* и *Doenellus*), большинство из которых сосредоточено в последних двух областях. Характерен для Аллеганской и Луизианской областей род *Doenellus* с тремя видами, обитающими в лесах от Северной Каролины на севере до Флориды на юге, Из представителей подтрибы *Cylindrinotina* только *Nalassus aereus* также не выходит за пределы 2 указанных областей.

В целом в Неарктике доминирующее положение занимают автохтонные группы, а выходцы из Неотропики представлены единичными видами *Tarpela*.

Неотропическое царство (Таблица 13, в соответствии с рисунками 74–76). Для Неотропического царства характерны только 3 рода *Helopini*, один из которых (*Nautes*) эндемичен для Антильской и Центральноамериканской подобластей, а ареалы *Tarpela* и *Coscinoptilix* охватывают и Неарктику до Южной Канады на север, причем *Coscinoptilix* в пределах Неотропики характерен только для Центральноамериканской подобласти, а виды *Tarpela* широко распространены также в Антильской подобласти. Виды *Tarpela* и *Nautes* очень многочисленны в Неотропике, но почти все *Tarpela* приурочены к неарктическим биогеографическим «островам» на вулканах и в высокогорьях Панамы, Гватемалы и Никарагуа, которые являются центрами разнообразия *Helopini*, а виды рода *Nautes* обитают в зоне дождевых тропических лесов. Представители подтрибы *Cylindrinotina* в Неотропике не обнаружены.

Таким образом, в пределах царства доминируют автохтонные группы *Nautes* и *Tarpela*, а неарктические элементы представлены единичными видами *Coscinoptilix*.

7.2.1 Краткие выводы по распространению

Подводя итог, необходимо отметить гораздо более обширный ареал подтрибы *Helopina*, представители которой обитают во всех указанных биогеографических царствах, в то время как *Cylindrinotina* распространены только в двух царствах.

Наибольшее разнообразие трибы как на видовом, так и на родовом уровне отмечено в Палеарктике (в соответствии с рисунками 75, 76), особенно в области Древнего Средиземья. Наиболее архаичные представители Helopini обитают в Гесперийской и Ортрийской областях Палеарктики (*Stenohelops*, *Nalassus*), в Индо-Малайском царстве и в реликтовых вечнозеленых лесах Калифорнийской области Неарктического царства (*Nalassus*, многие архаичные *Coscinoptilix*).

В различных биогеографических царствах виды трибы характерны для умеренных теплых климатических зон средиземноморского типа, в меньшей степени для аридных областей, однако редко встречаются в зонах влажных тропических лесов Неотропики и Индо-Малайского царства, а приурочены преимущественно к биогеографическим «островам» соответственно с неарктической и палеарктической фаунами. Исключение составляют виды родов *Apterotarpela* и *Nautes*. Первые характерны для субтропических, а вторые для дождевых тропических лесов.

7.3 Исторические предпосылки современного распространения Helopini

Данные по ископаемым Helopini скудны, однако они позволяют сделать некоторые предположения относительно условий, в которых вымершие таксоны существовали, и их дальнейшего возможного распространения. В меловых янтарях и отложениях виды трибы не представлены, а древнейший ископаемый вид *Cryptohelops tenaticus* известен из палеоцена Мена (танетский и зеландский века), поэтому можно допустить, что предковые формы Helopini сформировались не ранее позднего мела.

Маар Мена был расположен на палеоевропейском континенте в зоне влажного субтропического и паратропического климата северного полушария (Ахметьев, 2004). Флора этой зоны, в том числе и местонахождения Мена, названной А.Н. Криштофовичем (1957) гелинденской (гелинденский тип), характеризовалась доминированием, согласно М.А. Ахметьеву (2004: стр. 19), «растений тропического и субтропического родства, при практически полном отсутствии хвойных». Тем не менее Д. Мэй (Mai, 1995) считал, что флора Мена представляет собой первое свидетельство предполагаемой инвазии арктотретичных элементов (*Alnus*, *Corylus*, *Glyptostrobus*, *Lindera*, *Macclintockia*, *Menispermum*, *Platanus*, *Quercus* sect. *rubrae*, *Salix*, *Ulmus* и т.д.) в европейскую флору, а также самое раннее появление смешанного мезофитного леса в

палео-Европе. Помимо вечнозеленых и листопадных покрытосеменных в составе флоры Мена были широко представлены голосеменные, особенно секвой (Wedmann et al., 2018). Таким образом, *Cryptohelops* обитал, вероятно, в лесах переходной зоны (между северной зоной умеренного и умеренно-теплого влажного климата и зоной влажного субтропического и паратропического климата). Многочисленные находки другого палеогенового вида, *Stenohelops klebsi*, в балтийском янтаре свидетельствуют о большой роли палеогеновых (по меньшей мере эоценовых) голосеменных, особенно из семейства *Sciadopityaceae* (Wolfe, 2009), в распространении предковых форм *Helopini* в пантетийском регионе. Обширные биоценотические связи рецентных *Helopini* с хвойными служат дополнительным подтверждением этого предположения (см. главу 8).

С учетом того, что *Helopini* не распространены на гондванских континентах (не считая поздних миоценовых миграций в пограничные области), можно предположить, что предковые формы трибы *Helopini* сформировались на распавшихся континентах и островах бывшей Лавразии, где и проходила начальная «островная» дифференциация трибы. В последующем формообразованию внутри трибы способствовали климатические изменения начиная с раннего олигоцена. На рубеже эоцена и олигоцена отмечается наиболее резкий переход от термо- к криогенной биосфере (Ахметьев, 2004). Дальнейший орогенез и нарастающая континентальность климата в неогене привели к формированию многочисленных ксерофильных родов в Центральной Евразии и Северной Америке.

Обитание ряда таксонов *Helopini* в северо-западной части Афротропики (Южный Оман, Эритрея, остров Сокотра) можно объяснить миоценовыми миграциями. Остров Сокотра отделился от Аравийско-Африканской суши в раннем миоцене, не позднее 18 млн л. н. (Van Damme, 2009), поэтому *Helopini* могли проникнуть туда только до этого периода. Более позднее заселение острова предполагаемыми летающими предковыми формами маловероятно, так как современные летающие *Helopini* (*Adelphinus*, *Nephodinus*, некоторые *Nalassus*, многие *Coscinoptilix*, *Tarpela* и *Nautes*) не способны к длительным перелетам и имеют весьма ограниченные по площади ареалы. Также сомнительны более ранние миграции из южной и центральной частей Африки (до столкновения Африкано-Аравийской платформы с Евразийской плитой), так как южнее Эритреи *Helopini* не найдены (кроме сейшельского *Microcatomus*, таксономическое положение которого в системе *Tenebrionidae* остается неясным). Массовые миграции

через африканско-европейский перешеек (или цепь близко расположенных островов) протекали в период 20–18 млн л. н. Вероятно, миграционные пути Helopini из палео-Европы в палео-Африку проходили по северо-восточному побережью Аравийско-Африканского континента, о чем свидетельствует прерывистое распространение Helopini вдоль побережья Красного моря от Египта до Омана. Так, фрагментированный ареал рода *Catomus* в этом регионе включает изолированные эксклавы по линии Египет – Эритрея – Южный Оман. Сокотранские Helopini (*Deretus*, *Socotrathanes*) относятся, как и *Catomus*, к катомоидной группе родов подтрибы Helopina и, вероятно, произошли от катомоидных палеогеновых предков, известных в палеонтологической летописи начиная с палеоцена.

Современные ареалы многих жуков, особенно бескрылых чернотелок, нередко отражают условия, в которых существовали их предковые формы, а также палеоареалы. Особенно удобными для фауногенетических реконструкций являются дизъюнктивные и сильно фрагментированные ареалы.

Дизъюнктивный ареал рода *Nalassus* в Палеарктике свидетельствует о значительно более широком его распространении в палеогене (Nabozhenko, 2012). Биотопическая приуроченность современных видов *Nalassus* к ландшафтам с широколиственными листопадными лесами и теплолюбивыми хвойными дает основания полагать, что наибольшего расцвета группа достигла в среднем – позднем олигоцене, когда теплый субтропический климат саванн сменился на более влажный и прохладный (Криштофович, 1957; Zhilin, 2001; Kotthoff et al., 2014). В северном полушарии (в том числе и вокруг Туранского моря) преобладала тургайская флора с широколиственными и смешанными лесами, с доминированием дуба, вяза, бука, а субтропическая палеогеновая растительность (так называемая полтавская флора) играла второстепенную роль (Криштофович, 1957; Zhilin, 2001). Широкое распространение видов рода *Nalassus* в Палеарктике и Неарктике связано именно с развитием тургайской флоры. С середины олигоцена в Средней и Центральной Азии начинает устанавливаться континентальный режим (Синицын, 1962; Крыжановский, 1965). В неогене в результате мощного орогенеза и последующей аридизации ландшафтов тургайская флора в Средней Азии исчезла, что привело к фрагментации сплошного ареала *Nalassus* и дальнейшей дифференциации рода (формированию подродов). Только несколько близкородственных видов *Nalassus* (или их предок) смогли приспособиться к обитанию

в аридных условиях (пустыня Моюнкум, Прибалхашье, Южный Тарбагатай), где они тем не менее привязаны к древесно-кустарниковой растительности (саксаульникам, зарослям поташника). Следует отметить, что налассоидные предковые формы адаптировались к глобальным климатическим изменениям, в результате чего на обширных пространствах Центральной Евразии сформировались и другие налассоидные роды (кроме рода *Nalassus*): *Zophohelops* (Тянь-Шань, Гиссар, Армянское плато, Восточная Анатолия), *Eustenomacidius* (Копет-Даг, Иран, Тянь-Шань, Монголия, Китай (Внутренняя Монголия)), *Xanthohelops* (пустыня Каракум), *Turcmehelops* (Западный Туркменистан: Большой Балхан, Западный Копетдаг). Наиболее архаичные виды *Nalassus* сосредоточены в Южной Европе, на Тайване, в Японии, а также на западе США.

Подобное распространение (по крайней мере в границах Палеарктики) характерно и для *Stenohelops*. Большинство видов этого рода сосредоточено в хвойных и широколиственных лесах Средиземноморья, а один вид известен из субтропических хвойных лесов востока Сычуани. Однако между этими двумя эксклавами распространен очень близкий род *Catomus*, виды которого освоили преимущественно аридные ландшафты Северной Африки, Ближнего Востока и Средней и Центральной Азии.

Высокая степень эндемизма таксонов разных рангов и глубокая дифференциация трибы Helorini в Средиземноморье свидетельствуют о длительной изоляции этой группы в Анатолии, на Балканах и в Северной Африке. Так, видообразование в родах *Odocnemis*, *Taurohelops*, *Angustihelops*, *Idahelops*, *Microdocnemis*, *Armenohelops*, *Helops*, *Euboeus* в крупнейших горных системах Анатолии (Понт и Тавр) происходило в результате экологической и географической (горной) изоляции. Распространение *Odocnemis* и *Taurohelops* в горах Тавра связано с реликтовыми (палеогеновыми и неогеновыми) хвойными лесами и редколесьями: *Cedrus libani*, *Abies cilicica*, *Pinus nigra*, *Juniperus* spp. Ландшафты с доминированием теплолюбивых хвойных были характерны для мезозоя, однако резко сократились и фрагментировались в результате крупных геологических и климатических изменений на протяжении кайнозоя (Le Page, 2003; Qiao et al., 2007). Эндемичные группы Helorini в Турции начали формироваться, вероятно, еще в позднем палеогене, когда Анатолия представляла собой большой остров в Паратетисе. В дальнейшем поднятие двух горных систем (Понт и Тавр) с раннего миоцена (20,5–19 млн л. н.) и последующее соединение Анатолии с Иранским нагорьем,

которое окончательно установилось в поздне-среднем миоцене (12–11 млн л. н.) (Popov et al., 2004), способствовало аридизации климата и фрагментации ареалов хвойных, сохранившихся в горных районах Тавра на высотах от 1200 до 2400 м (Atalay, 2006; Atalay, Efe, 2010) и в виде небольших реликтовых массивов в Понтийском регионе Анатолии (Anşın, Küçük, 1990). Таким образом, горная изоляция родов, связанных с кедрами, древовидными можжевельниками, реликтовыми пихтарниками и сосновыми лесами (*Odocnemis*, *Taurohelops*, *Euboeus*, *Helops*, многие *Stenohelops* и др.), проходила по типу островной. Подобные события, вероятно, происходили и в очень сходных хвойных массивах Среднего Атласа (*Cedrus atlantica*, *Abies marrocana* и др.) и Балканского полуострова, также богатых эндемичными таксонами Helopini. До настоящего времени ничего неизвестно об обитании Helopini в Гималаях, где представлены леса такого же типа, как в Анатолии и Северной Африке, только с доминированием изолированных массивов из гималайского кедра *Cedrus deodara*.

Современные ареалы супралиторальных псаммофильных видов родов *Ectromopsis*, *Gunarus*, *Xanthomus*, *Sabularius* сформировались в результате трансгрессий и регрессий Паратетиса и Средиземного моря в позднем палеогене – неогене. Так, *Ectromopsis* имеет дизъюнктивное распространение, свидетельствующее о том, что его виды были связаны с песчаными побережьями Паратетиса. При этом в западной части ареала представители этого рода обитают недалеко от побережья Средиземного моря (*E. mendizabali* – Альмерия; *E. politicollis* – пересыхающий себх на плато Телль-Атласа; *E. mussardi* – полуостров Риф в Марокко; *E. ovipennis* – пески в устье р. Ахеллос Потамос на ионическом побережье Греции; *E. bulgaricus* – бассейн р. Струма, а также песчаные массивы притока р. Марица в Восточной Фракии). В восточной части ареала представители рода *Ectromopsis* привязаны к реликтовым континентальным водоемам (*E. tantilla* – пески Северного Прикаспия на север до Саратовской области, на юг до низовьев Кумы и Порты Шевченко; *E. bogatschevi* – пески Араксинской низменности между озером Севан и Араксом; *Ectromopsis relict*a – песчаные дюны реликтового озера Эгирдир; *Ectromopsis volcanica* – пески вокруг вулканических озер Меке и Аджигель в Центральной Анатолии).

Различия в ареалах западных и восточных видов *Ectromopsis* объясняются неравномерностью трансгрессий и регрессий морских бассейнов в неогене. Так, основные очертания средиземноморского бассейна были сформированы уже к позднему

миоцену, тогда как Восточный Паратетис претерпевал мощные трансгрессии и регрессии вплоть до позднего плейстоцена, оставив после себя ряд крупных и мелких континентальных водоемов со своеобразной водной и прибрежной фауной.

Дериватом рода *Ectromopsis* является более специализированный *Xanthomus*, псаммофильные виды которого обитают исключительно на побережье Средиземного моря и на прилегающих берегах Атлантики. Феррер и Вайтхед (Ferrer, Whitehead, 2002) предполагают, что род *Xanthomus* возник на берегу океана Тетис до фрагментации Пангеи 200–190 млн л. н. (поздняя юра), но задаются вопросом: «в каком месте Тетиса?». Учитывая тот факт, что древнейший вид Tenebrionidae известен из поздней юры, мы не будем комментировать подобные необоснованные суждения. Род генетически очень близок к *Nalassus* (см. главу 5), пути формирования супралиторальных Helopini легко проследить: супралиторальный псаммофил-фитофаг *Nalassus aemulus* имеет промежуточные признаки между *Nalassus* и *Ectromopsis*, а *Ectromopsis* – промежуточное звено между *Nalassus* и *Xanthomus*. Ареал *Xanthomus* не выходит за пределы средиземноморского побережья и прилегающих берегов Атлантики, его предковая группа *Ectromopsis* связана с палеогеновым внутриконтинентальным океаном Паратетис. *Xanthomus* очень изменчивы, хиатус между видами часто отсутствует, что характерно для «молодых» таксонов. Отсутствие *Xanthomus* на берегах реликтовых континентальных водоемов (остатков Восточного Паратетиса) свидетельствует о том, что этот род сформировался в период сильной регрессии и окончательной изоляции Средиземного моря и Восточного Паратетиса в период не ранее позднего миоцена 6,1–5,7 млн л. н. (Khondkarian et al., 2004). Между тем мезозойские древние супралиторальные элементы легко найти среди чернотелок в подсемействе Diaperinae. Так, виды родов *Phaleria* (Phalerini) и *Trachyscelis* (Trachyscelini) обитают на песчаных морских и океанических побережьях всех континентов (Nabozhenko, Purchart, 2017), и их предковые формы, вероятно, были связаны с песчаной супралиторалью мезозойского Тетиса.

8 Образ жизни и трофические связи

8.1 Ландшафтно-биотопическое распределение

Важнейшие преобразования в эволюции чернотелок трибы Helopini направлены на адаптацию видов к условиям засушливых ландшафтов. Многие таксоны сформировались именно при переходе из лесов в открытые ландшафты редколесий, степей и альпийских лугов, морских побережий, полупустынь и пустынь. При этом даже в условиях аридных ландшафтов многие Helopini не теряют связь с древесно-кустарниковой растительностью: с саксаульниками, джужгуном, реже с караганой и поташником в Средней Азии, с тамариксом и аргановыми редколесьями в Северной Африке и с юкковыми редколесьями в пустынях Северной и Центральной Америки (Сонора, Мохавэ). Большинство рецентных видов Helopini обитает в лесах, как и их предки в палеогене (Nabozhenko, Kirejtshuk, 2014; Nabozhenko et al., 2017). Поскольку Tenebrionidae не имеют пищевой специализации, как жесткокрылые-фитофаги (например Chrysomeloidea), ангиоспермизация флоры, вероятно, имела небольшое влияние на их диверсификацию (Kergoat et al., 2014). Существенную роль в освоении различных ландшафтов чернотелками трибы Helopini сыграла тенденция к расширению или изменению пищевого спектра при трансформации природных экосистем (например переход от питания эпигейными лишайниками к питанию лишайниками-эпифитами в условиях распашки степей и лесомелиорации (Набоженко и др., 2016), а также развитие преимагинальных стадий (по меньшей мере личинок) в почве у большинства видов, что избавило виды от привязки к старым деревьям, в трухлявой древесине которых проходит развитие у некоторых архаичных видов трибы (*Tarpela*, *Allardius*, *Helops*, *Nipponohelops*, *Deretus*, *Nautes*) (Набоженко и др., 2017). Одним из основных лимитирующих факторов для Helopini кроме температурного режима в высоких широтах является наличие/отсутствие кормовых лишайников кустистой или листоватой жизненных форм.

Распределение видов Helopini по основным типам ландшафтов. Сведения об экологии Helopini Нового Света крайне отрывочны, поэтому характеристика дана преимущественно для палеарктических видов трибы. В Палеарктике исследования образа жизни Helopini также единичны. Так, отсутствуют данные о местах обитания

восточнопалеарктических видов, а также, за небольшим исключением, европейских и североафриканских представителей трибы. Очень скудны сведения о местообитаниях среднеазиатских и иранских *Helopini*. Результаты исследований по местообитаниям *Helopini* были опубликованы лишь в последние годы (Nabozhenko, 2012, 2015; Keskin, Nabozhenko, 2015; Набоженко и др., 2016, 2017а, б; Nabozhenko, Keskin, 2016; Nabozhenko et al., 2016, 2017; Keskin et al., 2017). Отдельные сведения по ландшафтно-биотопическому распределению некоторых среднеазиатских *Helopini* можно найти в публикациях Н.Г. Скопина (1961, 1964, 1968), О.Л. Крыжановского (1965), Б.П. Пирназарова (1972), М. Таджибаева (1972, 1980), М.Г. Непесовой (1980), Г.С. Медведева (1987а, б), М.В. Набоженко (2006). Приведенные ниже данные основаны преимущественно на них.

Обитатели лесных ландшафтов (в соответствии с рисунком 77А, С, F, G).

Значительная часть таксонов трибы *Helopini* обитает в хвойных и смешанных лесах и редколесьях, где имаго, как правило, являются дендробионтами, личинки и куколки – педобинтами, однако у видов из родов *Helops*, *Deretus*, *Allardius* личинки и куколки также относятся к дендробионтам, поскольку развиваются в трухлявой древесине. У единичных видов, обитающих в лесах, взрослые жуки являются петробинтами (*Nalassus*, подрод *Helopondrus*). Среди таксонов трибы нет какого-либо рода (за исключением монотипичных или некоторых небольших специализированных родов), виды которого приурочены только к определенному типу лесов.

Наиболее многочисленны в Палеарктике виды, характерные для хвойных массивов. Так, наибольшее разнообразие *Helopini* отмечено в кедровых лесах (*Cedrus libani*, *Cedrus libani brevifolia*, *Cedrus atlantica*). Для кедровых лесов характерен род *Taurohelops*, ряд видов *Euboeus* (*Pelorinus*) (*E. bodemeyeri*, *E. cedrorum* и др.), многие *Odocnemis* из номинативного подрода, некоторые виды из подродов *Nalassocnemis* (*O. seducta*) и *Turkodocnemis* (*O. anatolica*), ряд *Helops* (*H. cyanipes*, *H. thoracicus*, *H. insignis*). Для сосновых лесов из *Pinus nigra*, *Pinus brutia*, *Pinus halepensis* и др. характерны многие виды *Euboeus* (*Pelorinus*), некоторые *Odocnemis*, *Stygohelops* (Набоженко и др., 2017), *Euboeus* (*Pelorinus*) *granulatus* обитает в лесах из *Pinus pinaster* (Ferrer et al., 2014). Широк спектр обитателей редколесий из древовидных можжевельников (*Juniperus excelsa*, *J. oxycedrus* и др.), особенно в Анатолии. Наиболее характерны для таких редколесий виды рода *Odocnemis* (s. str., подрод *Turkodocnemis*),

некоторые анатолийские *Stenohelops*, некоторые *Helops* (*H. glabriventris*, *H. punctatissimus*). Следует отметить, что кроме указанных хвойных, *Helops* населяют пихтовые леса из *Abies cilicica*, *Abies cephalonica* в балкано-анатолийском регионе, *Helops insignis* характерен для лесов из *Abies maroccana* и *Cedrus atlantica* в горах Северной Африки (Pardo Alcaide, 1942). В Палеарктике некоторые виды *Nalassus* связаны с темнохвойными горными лесами. Например, имаго *N. ludmilae* обитает исключительно на стволах *Abies nordmanniana* на Кавказе, *N. kartvelius* и *N. colchicus madlenae* связаны с *Picea orientalis*. На Тянь-Шане такую же нишу занимает ряд видов рода *Zophohelops*, встречающихся в еловых массивах. Некоторые роды освоили широкий спектр хвойных лесов. *Pseudoprobaticus granipennis* обитает в массивах с доминированием *Pinus silvestris*, *P. nigra*, *Picea orientalis*, но в то же время отмечен и в буковых лесах. Необычные биотопы освоили виды рода *Turkonalassus*. Большинство из них обитает в местах произрастания *Pinus nigra* с подлеском из стелющихся можжевельников *Juniperus communis*, поднимаясь вслед за можжевельниковыми стланниками в альпийскую зону. Ночью виды этого рода питаются лишайниками на стволах деревьев, на камнях и стланнике, а днем прячутся в густых кустах можжевельника, в почву под которыми и откладывают яйца (Keskin et al., 2017; Набоженко и др., 2017). Для многих видов *Euboeus* (*Pelorinus*) характерен очень широкий спектр населенных лесных массивов и видов деревьев. Так, для *Euboeus anthracinus* в Западной Европе это *Quercus pyrenaica*, *Q. robur*, *Q. suber*, *Pinus pinaster*, в Северной Африке – *Pinus halepensis* (Soldati et al., 2017); анатолийский *Euboeus lacertosus* массово встречается на *Cedrus libani*, *Pinus nigra* и *Quercus robur*; *Euboeus obesus* характерен для дубовых массивов из *Quercus robur* и редко *Quercus cerris* в западной части ареала (Восточная Европа, Северо-Западная Анатолия), а в восточной части ареала (Центральная Анатолия) обитает в лесах из *Cedrus libani* (национальный парк Кызылдаг, Ыспарта) и редколесьях из *Juniperus excelsa* (Давраз Даг, Ыспарта), питаясь лишайниками на их стволах.

В Северной Америке в смешанных лесах на канадской тсуге (*Tsuga canadensis*) и вирджинской сосне (*Pinus virginiana*) отмечен *Nalassus aereus*, в хвойных лесах и редколесьях из *Pinus taeda* и атлантического белого кедра *Chamaecyparis thyoides* обитает *Coscinoptilix blandi* (Steiner, 2009). С канадской тсугой на юго-востоке США ассоциированы также *Tarpela micans* и *T. undulata* (Buck, 2004). Многие виды родов

Tarpela и *Coscinoptilix* связаны с хвойными лесами и в Центральной Америке. Так, *Tarpela catenulata* обитает в сосновых лесах из *Pinus oocarpa* в Никарагуа (Jímenez, Maes, 2005), *Tarpela totonicapamensis* и *Coscinoptilix cavifrons* в лесах из гватемальской пихты *Abies guatemalensis* в высокогорьях Тотоникапама (Гватемала), *Coscinoptilix exculptus* в сосновых лесах на вулканах Акатенанга и Фуэго и в высокогорных пихтовых массивах Тотоникапама (Гватемала) (Champion, 1887), *Tarpela* spp. в сосновых лесах из *Pinus rudis* в высокогорьях Гватемалы (Becker, 1955). С реликтовыми лесами с доминированием секвойи *Sequoia sempervirens* на побережье Калифорнии и секвойядендрона *Sequoiadendron giganteum* в горах Сьерра-Невады, а также со старыми сосновыми редколесьями связаны *Nalassus californicus*, *Coscinoptilix opacus* и *C. rugulosus* (Aalbu, Smith, 2014).

Среди обитателей широколиственных лесов умеренной зоны доминирующее положение, по меньшей мере в Палеарктике, занимают таксоны подтрибы *Cylindrinotina*. Так, большинство палеарктических видов крупнейшего рода *Nalassus* приурочено к широколиственным лесам умеренной зоны или их имаго в той или иной мере связаны в своей жизнедеятельности с широколиственными деревьями. Типичными обитателями дубовых массивов являются виды номинативного подрода *Nalassus* как в Европе, так и в Азии. В Анатолии дубовые леса населяет широкий спектр видов рода *Armenohelops* (Nabozhenko et al., 2016), некоторые *Odocnemis* (балкано-анатолийские подроды *Nigrodocnemis*, *Gracilicnemis* и *Silvatocnemis*), *Helops rossii*, все подвиды *Helops caeruleus*, *Turkonalassus T. quercanus*. *Idahelops* приурочен к лесным участкам из реликтового *Quercus cerris*. Интересно, что значительная часть анатолийских родов *Helopini* характерна для небольших участков этого вида дуба, тогда как *Quercus robur* и *Quercus petraea* населяют лишь немногие виды: *Odocnemis dasypa*, *O. subtuberculigera*, *Nalassus plebejus*, *N. graecus*.

Некоторые виды освоили ниши, позволившие им существенно расширить ареал. Так, *Nalassus faldermanni* во многих частях ареала перешел на питание токсичным лишайником *Xanthoria parietina*, который растет в самых различных биотопах, в том числе и антропогенного происхождения. Такая специализация позволила этому кавказо-иранскому виду через лесопосадки значительно продвинуться вглубь европейских степей и посредством агропромышленных посадок тополя освоить обширные пространства в Восточной Анатолии. Другой вид, *Nalassus plebejus*, который в Европе

встречается в лесах из *Quercus robur*, в Западной Анатолии приурочен к приречным ленточным лесам из платана *Platanus orientalis*, обладающего репеллентными свойствами (Niroumand et al., 2016), что также существенно расширило его возможности к расселению.

Среди представителей подтрибы Helopina только виды рода *Allardius* (Сардиния, Сицилия) характерны исключительно для широколиственных лесов: имаго *A. sardiniensis* встречаются на стволах *Alnus glutinosa* и *Quercus ilex* (Bellavista, Sparacio, 2012; Bazatto et al., 2016), в трухлявой древесине этих же деревьев проходит развитие личинок и куколок.

В Неарктике многие виды Helopini также приурочены к широколиственным лесам, однако для видов подтрибы Cyldrinotina (в отличие от Helopina) здесь не наблюдается четкой приуроченности к определенному типу лесов даже на уровне одного вида. Так, *Nalassus aereus* помимо хвойных *Tsuga canadensis* и *Pinus virginiana* встречается в широколиственных лесах на стволах *Quercus alba*, *Acer rubrum* и *Nyssa sylvatica* в условиях Аппалачей (Steiner, 2009), вид *Nalassus californicus* также населяет хвойные и широколиственные массивы. Для широколиственных и реже смешанных лесов Атлантической биогеографической области характерны представители рода *Tarpela* (*T. americana*, *T. micans*, *T. venusta*), встречающиеся на стволах каштанов, дубов, буков и тюльпанового дерева (*Castanea dentata*, *Quercus alba*, *Q. prinus*, *Fagus* и *Liriodendron*) (Steiner, 2009), в то время как в Неотропике виды этого рода приурочены к горным хвойным лесам. Старые трухлявые деревья в широколиственных лесах с доминированием *Bouswellia* населяют виды афротропического рода *Deretus* на острове Сокотра (Purchart, Nabozhenko, 2012).

На Антильских островах Helopini нередко обитают в сезонных листопадных лесах. На Кубе для таких ландшафтов характерны *Nautes arurescens*, *N. asperipennis* (Pesk, 2005). Багамский эндемик *Nautes guanahani* был собран на стволах *Terminalia* и в подстилке пальм *Coccothrinax* (Steiner, 2006). Необычный для Helopini образ жизни ведет кубинский вид *Tarpela cactivora*, обитающий в сухих субтропических лесах на кактусах и питающийся их смолой (Zayas, 1988).

В тропических дождевых лесах обитают представители многочисленного неотропического рода *Nautes*. Краткие, но очень важные сведения по местообитаниям видов этого рода были опубликованы Х. Феррером и Ф. Одегаардом (Ferrer, Ødegaard,

2005). Как и в Голарктике, лесные виды этого рода (по крайней мере взрослые жуки) являются дендробионтами. Так, *Nautes breviceps* населяет стволы молочного дерева *Brosimum utile* в Панаме, имаго встречаются как на стволах, так и в сухих трухлявых ветвях; *Nautes* sp. 1 из Панамы был собран на молочном дереве и на клузии *Clusia* aff. *longipetiolata*, *Nautes* sp. 2 на *Pithecoctenium crucigerum*, *Nautes* sp. 3 на бобовом *Inga cocleensis*, *Nautes* sp. 4 на бигнониевых (*Arrabidaea patellifera*). Большая часть видов рода *Apterotarpela* населяет дождевые тропические леса Вьетнама и Таиланда, а также переходные области влажных субтропиков в Юго-Восточном Китае (Nabozhenko, Ando, 2018).

Необычную нишу занимают два вида подрода *Helopondrus* рода *Nalassus*, *N. abkhazicus* и *N. clavicornis*. Оба вида обитают во влажных широколиственных лесах колхидского типа, но имаго проводят почти всю жизнь на скалах, а личинки развиваются в почве.

Виды номинативного подрода рода *Euboeus* характерны для древесно-кустарниковых природных и антропогенных ландшафтов с разнообразными плодовыми деревьями, поскольку имаго у них потребляют в пищу поврежденные плоды (Liberto, Leo, 2006; Nabozhenko et al., 2017).

Обитатели альпийских и горно-степных ландшафтов. Имаго большинства видов в зонах альпийских лугов и в горно-степных ландшафтах относятся к петрогеобионтам, единичные виды исключительно к петробионтам или геобионтам. Имаго петрогеобионтов днем прячутся в почве возле камней, а ночью их жизнедеятельность протекает на камнях; личинки – педобионты.

К петробионтам относится небольшой род *Caucasohelops*, имаго которого полностью проводят жизнь на скалах, лишь после созревания яйцевой продукции самки спускаются и откладывают яйца в почву в основании скал. К геобионтам относится большинство видов рода *Cylindrinotus*, отдельные виды *Zophohelops*, которые перешли к фитофагии в альпийских и нагорно-ксерофитных ландшафтах, а также некоторые *Euboeus* (*Pelorinus*), специализирующиеся на питании эпигейными лишайниками (например *E. granosus* в Турции). Характерно, что большинство обитателей альпийских и горных степей потребляют лишайники, а некоторые группы перешли к фитосапрофагии. Похожая картина наблюдается и среди видов, населяющих пустыни и полупустыни, хотя доля фитофагов там выше.

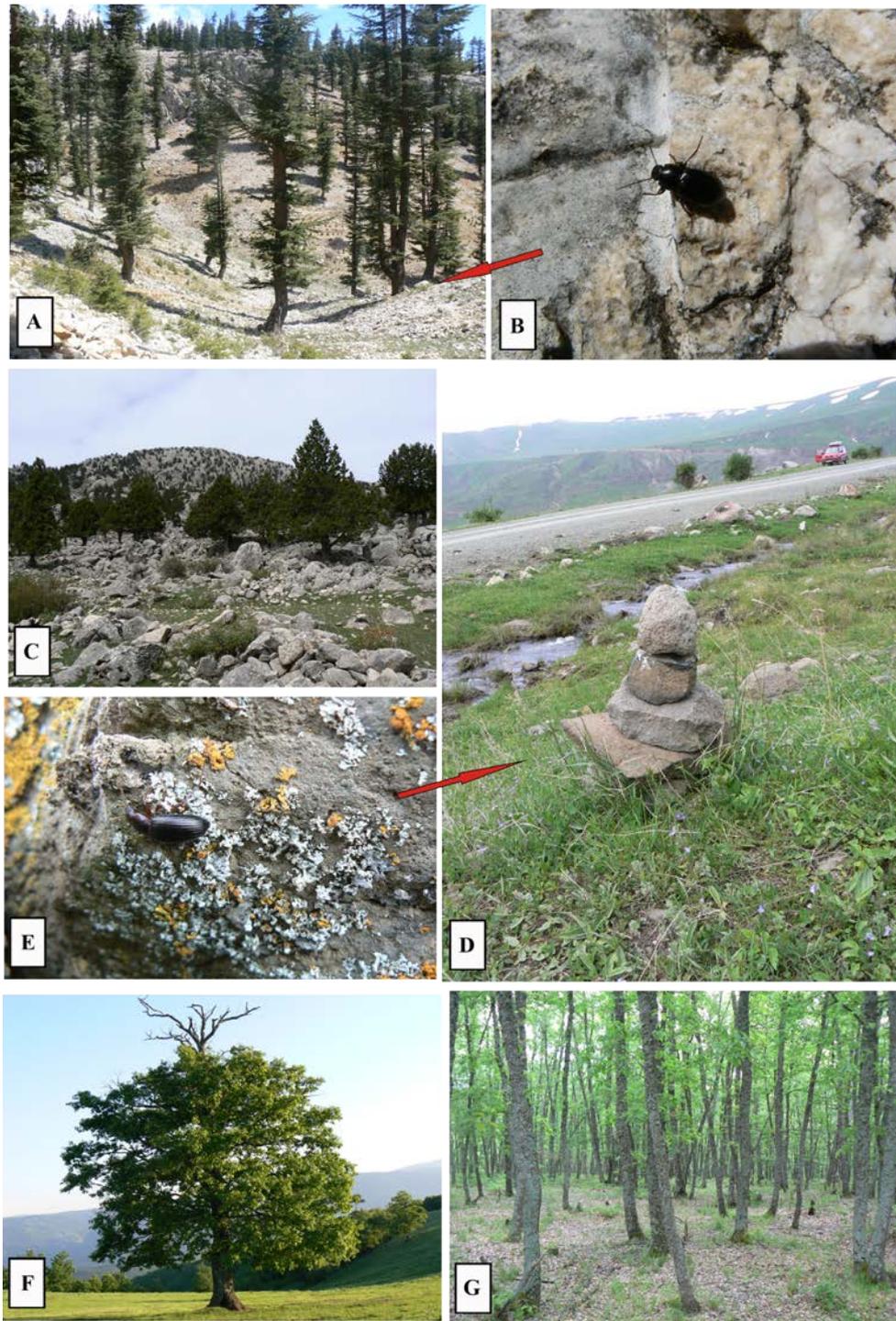


Рисунок 77 – Биотопы, в которых обитают чернотелки трибы Helopini в Турции. А – Лес *Cedrus libani* (Тавр, Арсланкёй), местообитание *Odocnemis torosica*, *O. evestigata* и *Taurohelops*. В – *O. evestigata* (Тавр, Арсланкёй). С – Редколесье *Juniperus excelsa* (Денизли, Кефе Яйла), местообитание *O. euritopica*. D, E – Типичное местообитание *Angustihelops allardi*: горная степь (Эрзурум, Газилер). F – *Quercus robur*, местообитание *O. subtuberculigera* (Биледжик, Сарыдайи). G – лес *Quercus cerris*, местообитание *O. seriegranata* (там же). Фотографии автора.

Наиболее характерными для альпикки являются представители подтрибы *Cylindrinotina*: *Cylindrinotus*, *Nalassus*, *Zophohelops*, *Angustihelops* (в соответствии с рисунком 77D, E), некоторые *Odocnemis* (*O. erseni*, *O. terminassiana*, *O. hakkarica*). Среди видов подтрибы *Helopina* только некоторые виды подрода *Pelorinus* рода *Euboeus* известны из альпийской зоны Эльбурса на высоте 3000 м и более, а также один вид *Entomogonus berchelanicus* с альпийского плато Берчелан в Юго-Восточной Турции, который населяет хорошо прогреваемые каменистые участки в альпийских лугах. Для луговых биотопов в средиземноморских ландшафтах Западной Анатолии характерен также род *Raiboscelis* (*Helopina*), виды которого перешли на питание травянистой растительностью. Нередко виды этого рода встречаются в альпийской зоне.

Наибольшее разнообразие альпийских *Helopini* наблюдается на Кавказе, в Турции, в Северном Иране и на Тянь-Шане, некоторые виды *Nalassus* характерны для Альп, Пиренеев и Аппенин.

Обитатели степей. В степях Скифской области *Helopini* немногочисленны, большая часть их относится к геобионтам, питающимся лишайниками-эпигеидами, а личинки – к педобионтам. Характерными являются несколько видов *Nalassus* (*N. lutshniki*, *N. sareptanus*), *Euboeus* (*E. (Pelorinus) subrugosus*, *E. (Pelorinus) tarsatus*) и *Odocnemis* (*O. (Heloponotus) gracilis*). В Монголии известен высокоспециализированный псаммофил *Eustenomacidius mongolicus*, обитающий в песчаных степях. В песчаных интразональных степных биотопах иногда встречается эврибионт *Nalassus faldermanni*. Характерной особенностью для некоторых из перечисленных видов (*N. sareptanus*, *O. gracilis* и *E. subrugosus*) является резкая смена биотопов при антропогенной трансформации степного плакора. Так, все три перечисленных вида в нетронутых степных ландшафтах питаются эпигейными лишайниками на почве, однако в агроландшафтах они переходят в лесопосадки на питание эпифитными лишайниками (Набоженко и др., 2016), что свидетельствует о высокой экологической толерантности, сопровождаемой неустойчивостью трофических связей.

К сожалению, до настоящего времени неизвестно, являются ли какие-либо виды трибы *Helopini* типичными обитателями североамериканских прерий.

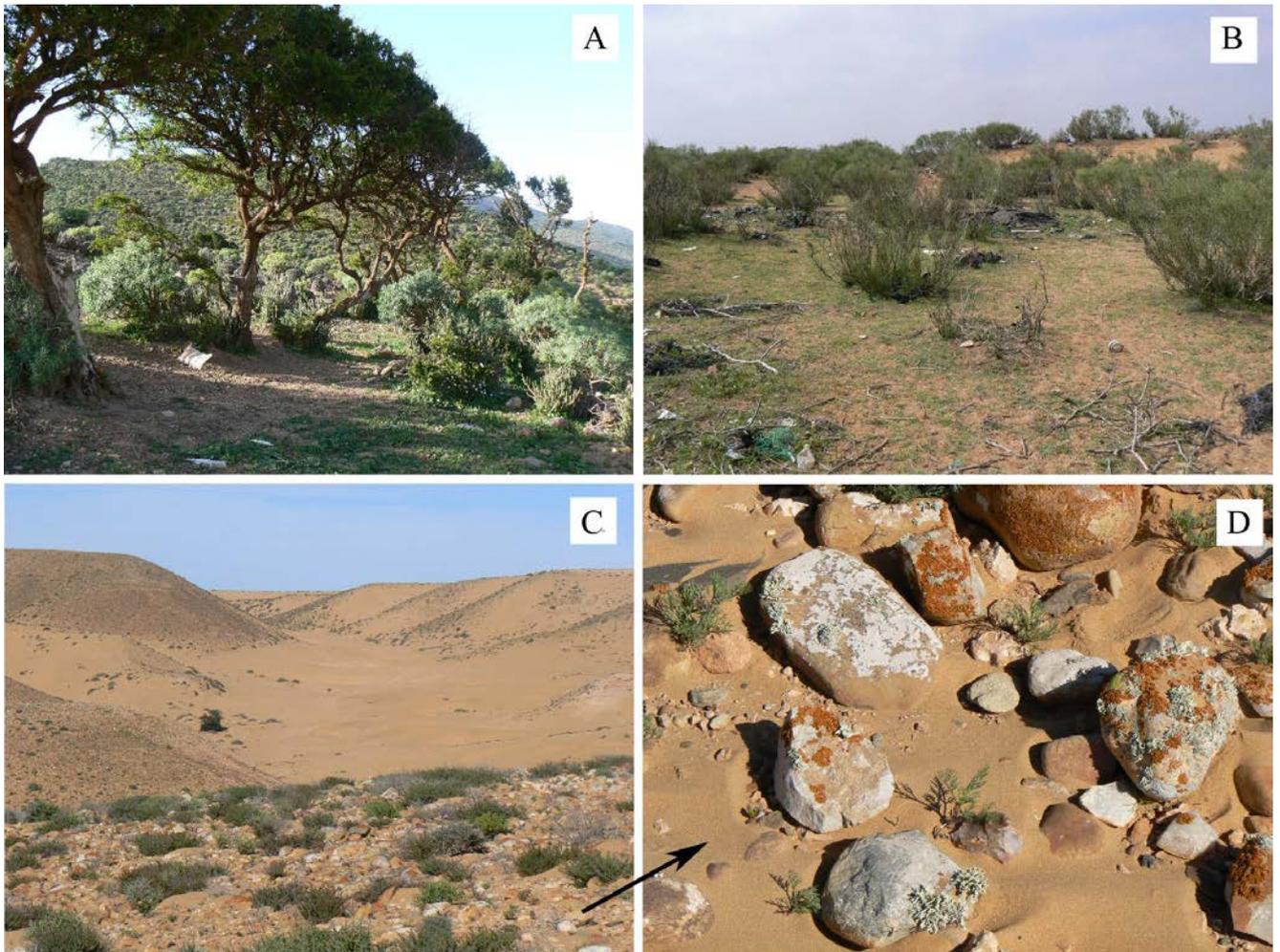


Рисунок 78 – Местообитания Helopini в Марокко и Западной Сахаре. А – аргановое редколесье (*Argania spinosa*) (Марокко, Гиэльмим – Сиди Ифни): *Nesotes tuberculipennis villarubai*; В – заросли *Tamarix* sp. (Марокко, Агадир): *Nesotes catomoides bibersoni*, *Stenohelops verrucosus*; С, D – пустыня Сахара и кормовые кустистые лишайники на камнях (Западная Сахара, Драа): *Nesotes catomoides bibersoni*. Фотографии автора.

Обитатели пустынь, полупустынь и нагорно-ксерофитных ландшафтов. Для этих ландшафтов характерны преимущественно геобионты и отдельные геохортобионты (*Ectromopsis*, *Nephodinus*), некоторые виды относятся к петрогеобионтам (*Eustenomacidius*, *Turkmenohelops*, *Reitterohelops*), ряд представителей родов *Nesotes*, *Nalassus*, *Adelphinus*, *Nephodes*, имаго которых проводят большую часть активной жизни на стволах саксаула, тамариксов, караганы, арганы в Палеарктике или на стволах юкки в Неарктике, а днем зарываются в почву в основании стволов, являются дендрогеообионтами. Личинки и куколки относятся к педобионтам. Для многих групп трибы Helopini, обитающих в аридных ландшафтах, характерен переход к фитофагии

(*Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Adelphinus*, *Nephodinus*), хотя бóльшая часть питается лишайниками.

Распределение видов трибы Helopini в пустынях и полупустынях Палеарктики связано преимущественно с твердыми глинистыми почвами. Так, большинство видов родов *Hedyphanes* и *Entomogonus*, а также род *Physohelops* обитают в глинистых полупустынях, лишь один вид, *Hedyphanes muminovi*, является типичным псаммобионтом, обитая на песках юга Узбекистана. Некоторые широко распространенные виды также могут встречаться на закрепленных песках: *H. coerulescens*, *H. besseri*.

Подавляющее большинство видов рода *Catomus* характерно для глинистых пустынь и полупустынь, лишь некоторые освоили песчаные массивы (*Catomus antennatus*, *C. noctivagus*, *C. ursus*). Наиболее архаичные представители этого рода обитают в лесах и являются дендробионтами (*Catomus hesperides*, *C. consentaneus*, *C. rotundicollis*). К настоящим псаммофилам можно отнести *Xanthohelops karakumicus*, взрослые жуки которого собраны на полужакрепленных песках в Каракумах (Репетек, Туркменистан), многие виды рода *Ectromopsis*, обитающие на континентальных песках морского происхождения (бывшее побережье Паратетиса). Большинство видов *Ectromopsis* днем прячется в толще песка, а в вечернее время массово выкашивается сачком с травянистой и кустарниковой растительности (личные наблюдения автора в Турции и Ю.Г. Арзанова на озере Баскунчак в Астраханской области). Некоторые *Nesotes* в Северной Африке днем встречаются в песчаной толще, однако в ночное время питаются лишайниками-эпилитами на камнях, лежащих на песке (в соответствии с рисунком 78С,D), или эпифитами на тамариксе (например, *N. catomoides bibersoni*, *N. andreiini*) (Nabozhenko, 2015) (в соответствии с рисунком 78В). Большинство других видов *Nesotes* в Северной Африке характерно для ксерофитных редколесий Атласа и Антиатласа (в соответствии с рисунком 78А). В песках и на солончаках пустыни Моюнкум обитают некоторые *Nalassus*, встречающиеся в основании кустарников, кустарничков (карагана, поташник и др.) и на стволах белого саксаула (Медведев, 1987а).

Среди неарктических ксерофильных родов также не много псаммофилов: некоторые виды *Stenotrichus*, *Xeromorphohelops* (Nabozhenko, Steiner, in litt.), единичные виды *Coscinoptilix* (например, *C. texanus*) (Dajoz, 2001). Многочисленные виды рода

Coscinoptilix и некоторые *Xeromorphohelops* в полупустынях и пустынях Неарктики обитают на стволах юкк (в соответствии с рисунком 79), реже на одревеневших стволах кактусов, где питаются лишайниками, являясь, таким образом, дендробионтами (данные этикеток по материалам Смитсоновского института, Вашингтон, США, а также сборов Д.А. Дубовикова (Санкт-Петербургский государственный университет) в Мексике).



Рисунок 79 – Редколесье из древовидных юкк *Yucca filifera* (слева) и *Coscinoptilix* sp. (справа), питающийся лишайниками на их стволах, Центральная Мексика, Тамаулипас. Фотографии Д.А. Дубовикова.

К типичным обитателям равнинных полупустынь Сетийской и Гесперийской областей относятся виды родов *Adelphinus* и *Nephodinus*, местами многочисленные на тамариксе (*Adelphinus*) или других кустарниках и травянистой растительности (*Nephodinus*) (данные этикеток из коллекции Зоологического института РАН).

Среди характерных обитателей нагорно-ксерофитных ландшафтов Сетийской области можно отметить роды *Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Reitterohelops*, *Eustenomacidius*, *Catomus*. Для нагорно-ксерофитных ландшафтов Центральной Анатолии характерны виды подрода *Turkodocnemis* рода *Odocnemis*, некоторые *Euboeus* (*Pelorinus*). В Северной Африке *Catomus* наиболее многочисленны в ксерофильных низко- и среднегорьях Атласа.

Обитатели песчаных морских и речных побережий. Немногочисленная группа западнопалеарктических таксонов, связанная с морскими песчаными дюнами или речными наносными песками. Все обитатели этих ландшафтов являются геопедобионтами, и большую часть жизни имаго проводят в толще песка или на его поверхности.

Для морских побережий Средиземноморья и Северо-Восточной Атлантики характерен род *Xanthomus* (подтриба *Cylindrinotina*), виды которого приурочены к дюновым приморским пескам. Виды этого рода днем обитают в корнях приморской растительности, а активны в ночное время суток. Характерно, что виды *Xanthomus* не теряют связей с древесной и кустарниковой растительностью даже при глубокой специализации к обитанию в песках. Так, *Xanthomus ovulus* на эгейском побережье встречается глубоко в песке, под корнями можжевельников *Juniperus excelsa*, *X. israelsoni* – в корнях *Tamarix canariensis* на Канарах. Несмотря на то, что виды рода *Xanthomus* связаны с морскими песчаными дюнами с некоторой степенью засоления, у них нет четкой зависимости от солености грунта, как у других супралиторальных чернотелок рода *Trachyscelis* (Nabozhenko, Purchart, 2017).

Еще один супралиторальный монотипичный род – *Gunarus* (подтриба *Cylindrinotina*), распространенный на морском песчаном побережье Северной Африки. Данных по экологии его единственного вида *Gunarus hirtulus* нет, но, судя по строению тела (охристая окраска покровов, опушение из длинных торчащих волосков, редукция целоконических сенсилл, оттянутая вершина передних голеней), он является глубоко специализированным псаммофилом.

Супралиторальными реликтами можно назвать и виды рода *Ectromopsis*, распространенные на песках бывшего побережья или дна Паратетиса (Восточный Паратетис и древнее Средиземноморье в палеогене). Поскольку некоторые песчаные массивы, некогда образывавшие дно и побережье палеогенового Паратетиса, преобразовались во внутриконтинентальные полупустыни (Прикаспийская низменность, полупустыни Центральной Анатолии), то ряд видов *Ectromopsis* можно с уверенностью назвать обитателями полупустынь, однако на протяжении всего фрагментированного ареала рода, его виды приурочены к пескам вокруг реликтовых водоемов. Так, *Ectromopsis tantilla* обитает на песках вокруг Каспийского моря, *E. relict*a на песках вокруг озера Эгирдир в Турции, *E. volcanica* на песках вокруг вулканических

озер Центральной Анатолии. Многие виды характерны для речных песков: *E. bogatschevi* обитает на араксинских песках, *E. politicollis* на песчаных массивах вокруг реки Уэра (приток Сибу) в Марокко, *E. bulgaricus* на приречных песках в Восточной Фракии. Отдельные виды остались на песчаных побережьях Средиземного моря, которые не были затронуты палеогеновыми трансгрессиями: *E. mendizabali*, *E. ovipennis*.

Среди других групп Helopini *Nalassus aemulus* является типичным супралиторальным псаммофилом, представляя переходный тип между лесными *Nalassus* и близким к ним родом *Ectromopsis*. Этот вид был отмечен в большом количестве в основании стеблей бобового *Ononis natrix ramosissima* (Mifsud, 1999).

В подтрибе Helopina известен только один специализированный род *Sabularius*, виды которого являются обитателями супралиторальных песков (Antoine, 1937, 1949). Его ландшафтно-биотопическое распределение в чем-то сходно с таковым у *Ectromopsis*, хотя распространение ограничено преимущественно атлантической частью Марокко и Западной Сахарой. Почти все виды этого рода связаны либо с речными песками, либо с песками морского происхождения, но расположенными вдали от морского побережья. Это скрытные виды, обитающие в толще песка, вероятно, сапрофаги, в ряде случаев были собраны под подгнившими стволами на песке (Antoine, 1937).

Таким образом, основную долю видов среди Helopini составляют дендробионты, обитающие в лесах, в средиземноморских и пустынных редколесьях, в то время как ряд таксонов адаптировался к обитанию в открытых ландшафтах, что сопровождалось частичным или полным переходом от лихенофагии к фитофагии.

8.2 Сезонная активность и жизненный цикл

Сезонная активность имаго большинства видов в умеренных широтах северного полушария выпадает на весенне-раннелетний период (апрель – начало июня), сдвигается на более ранний зимне-весенний период в южных областях Палеарктики (февраль – март), а в условиях высокогорий – июнь – начало июля.

В тропических регионах Неарктики виды рода *Nautes* активны с конца сезона дождей (осень) до середины сухого сезона (декабрь – январь) (Ferrer, Ødegaard, 2005).

На летний период (июнь – начало августа) приходится пик активности термофильных фитофагов *Adelphinus*, *Nephodinus*, *Euboeus* s. str.

Имаго видов из родов *Xanthomus* и *Sabularius* имеют осенне-зимнюю активность с конца августа по март (Antoine, 1937; Ferrer, Whitehead, 2002; Keskin, Ferrer, 2006; собственные наблюдения, сборы и наблюдения Бекира Кескина (Bekir Keskin, Ege University, Измир, Турция) на эгейском побережье Турции), в период наибольшей влажности и невысоких температур.

Опубликованных сведений о жизненном цикле Helopini крайне мало. По мнению Ю.Б. Бызовой и М.С. Гилярова (1956), личинки *Nalassus* и *Zophohelops*, вероятно, двухлетние. О двухлетних личинках упоминал и Н.Р. Филлипс (Phillips, 1953) после исследования жизненного цикла *Helops caeruleus*. По нашим наблюдениям в лабораторных и природных условиях, имаго *Nalassus*, *Odocnemis* и *Euboeus* откладывают яйца в течение весны и до первых чисел июня, к середине июня жуки отмирают. Иногда самцы умирают раньше, чем самки (например, в середине июня в Грузии нами были собраны многочисленные самки *Nalassus colchicus ludmilae* и лишь 1 самец), что связано с дополнительным питанием для созревания яйцевой продукции. Большинство палеарктических видов, вероятно, проводит зимовку в фазе имаго, а к размножению приступает весной. Жуки выходят из куколок в позднеосенний период. Так, 1 экземпляр *Ectromopsis tantilla*, имаго которого обычно очень многочисленны в весенний период, был найден на берегу Волги в Калмыкии в конце октября вместе с личинкой 2-го возраста, а имаго *Odocnemis (Turkodocnemis) erseni* были собраны в высокогорьях Центральной Анатолии в ноябре. Имаго *Nalassus brevicollis* были обнаружены М.Н. Цуриковым (личное сообщение и коллекция Цурикова) в августе и феврале (под упавшим стволом дуба). Имаго живут в течение одного сезона.

8.3 Экологические преферендумы

Подавляющее большинство видов Helopini относится к фотофобам, умеренным термофобам и умеренным гигрофилам, что и определило их распространение преимущественно в умеренной зоне северного полушария или в высокогорьях субтропических регионов. Исследований, направленных на изучение экологических преферендумов видов этой обширной трибы, крайне мало. Лишь в немногих недавних

работах даются сведения о диапазонах и оптимумах температуры и влажности и о суточной активности некоторых видов (Набоженко и др., 2016, 2017; Nabozhenko, Keskin, 2016).

Освещенность, суточная активность. Подавляющее большинство видов является фотофобными, активны в сумеречное или ночное время. К фотофилам можно отнести только ксерофильных фитофагов родов *Adelphinus*, *Nephodinus* и *Euboeus* s. str., имаго которых встречаются в светлое время суток в солнечную погоду. Виды из рода *Hedyphanes*, активность которых приходится на сумеречное время, в облачную погоду питаются и в дневное время. Так, имаго *Hedyphanes nycterinoides* в условиях Южного Дагестана в весенний период отмечены с 17:00 до 19:30, однако при плотной облачности (и, соответственно, низкой освещенности) активен в течение всего дня. Такой же режим суточной активности наблюдается и у *Hedyphanes laticollis* в условиях Гобустана (Азербайджан).

Суточная активность фотофобов хорошо иллюстрируется на примере родов *Odocnemis*, некоторых *Nalassus* и *Euboeus*. Большинство видов проявляет активность в вечернее и ночное время (с 19:40 до 00:00) (в соответствии с рисунками 80, 82, 83). Многие виды активны в течение всего 1 часа (с 21:00 до 22:00) (Nabozhenko, Keskin, 2016). Некоторые виды активны в течение всего нескольких десятков минут. Например, самцы *O. mobilia* и *O. protina* передвигаются вверх по стволам, спариваются и питаются в течение 20 минут, а после снижения ночной температуры прячутся в щелях коры, в подстилке под стволами либо высоко в кронах деревьев. Быстрое перемещение от ствола к кроне спасает жуков *Odocnemis* от хищных Carabidae, ящериц и крупных пауков, охотящихся в основании стволов (до 2 м). *Odocnemis subtuberculiger thracicus* отмечен в большом количестве в ранневечернее время (с 17:00, Турция, Малкара).

Нередко различная суточная активность, зависящая от значений температуры и влажности, служит дополнительным фактором снижения конкуренции за пищевые ресурсы в консорциях Helopini. Так, *Armenohelops amasiae* и *Turkonalassus adimonius* различаются по суточной активности в местах совместного обитания. Первый вид активен с 19:40 до 21:45, второй активен с 20:10 до 22:00 (первая половина апреля). При повышении температуры и снижении влажности (май – июнь) активность этих

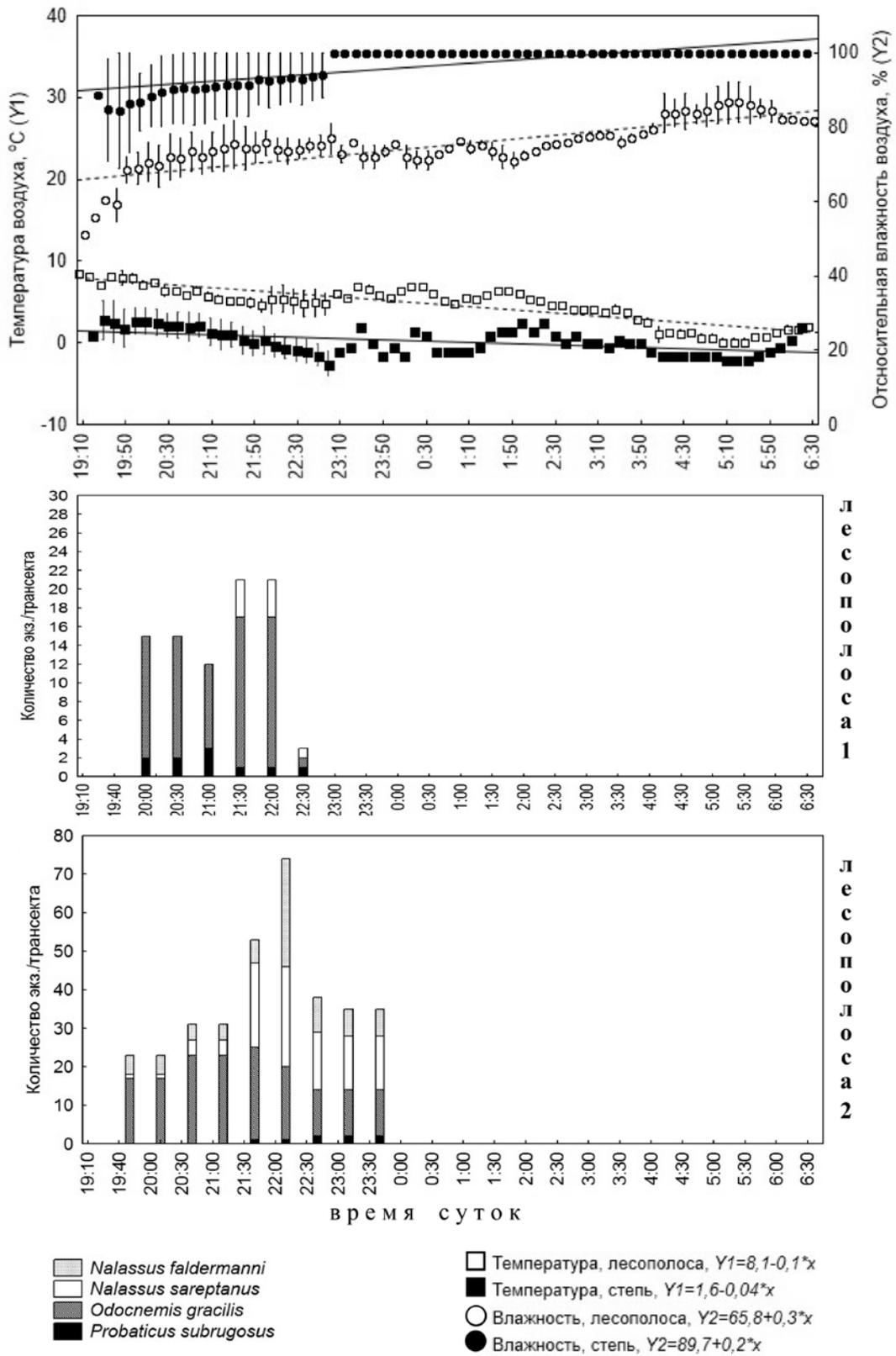


Рисунок 80 – Динамика средних значений (маркеры – средние значения; отрезки – стандартные ошибки) температуры и влажности в лесополосах и в степи в окрестностях пос. Гигант Ростовской области 10–12 апреля 2015 г. по данным датчиков температуры и влажности (верхний график) и численность жуков-чернотелок трибы Helopini (нижние графики) (по Набоженко и др., 2016).

видов сдвигается на более позднее время, соответственно с 20:30 до 22:00 и с 0:00 до 1:30, т.е. временные диапазоны их активности не пересекаются. Подобные различия в суточной активности при симпатричном обитании характерны также для других битаксонных консорций (при обитании на одном дереве) Helopini: *Odocnemis seriegranata* и *O. subtuberculigera* (первый в диапазоне 20:00–21:00, второй 22:30–1:00, провинция Биледжик, Турция, вторая половина мая), *O. protina* и *O. operta* (20:15–22:15 и 22:00–23:30, провинция Болу, Турция, середина мая). Сдвиг суточной активности на более позднее время при повышении температуры и влажности характерен для большинства дендробионтов, по крайней мере, в Анатолии, на Кавказе и в европейских степях. В случае, если виды обитают совместно, но питаются на стволах разных видов растений, различия в суточной активности почти не выражены. Так, *Nalassus ludmilae* и *N. glorificus* в смешанных буково-пихтовых лесах встречаются рядом, однако первый питается лишайниками исключительно на пихте Нордманна, а второй на букке восточном; временной диапазон активности этих двух видов одинаков.

Обитающие симпатрично на одном виде дуба (*Quercus robur*) в европейской части Турции *Nalassus plebejus* и *N. graecus* никогда не встречаются совместно на одном дереве (монотаксонная консорция), поэтому их активность приходится на один и тот же временной диапазон.

Различия в диапазоне суточной активности у фотофобных Helopini (в соответствии с рисунками 80, 83, 84) снижают конкуренцию за пищевые ресурсы, а также играют роль дополнительных межвидовых барьеров в политаксонных консорциях.

Температура и влажность. Большинство видов-дендробионтов трибы Helopini относится к умеренным термофобам. Согласно О.П. Негробову с соавторами (2010) (со ссылкой на Н.Ф. Реймерса (1990)), жизнедеятельность и размножение термофилов протекают при достаточно высоком уровне условного порога, не ниже 18–20 °С, а термофобы живут и размножаются при относительно низких температурах (не выше 10 °С). Активная жизнедеятельность и размножение имаго Helopini (по меньшей мере на материале по Турции, Кавказу и европейской части России) происходят в диапазоне температур от –2 до +22 °С (умеренные термофобы), при этом температура в ранневесенний период активности (апрель на равнинах и в горах

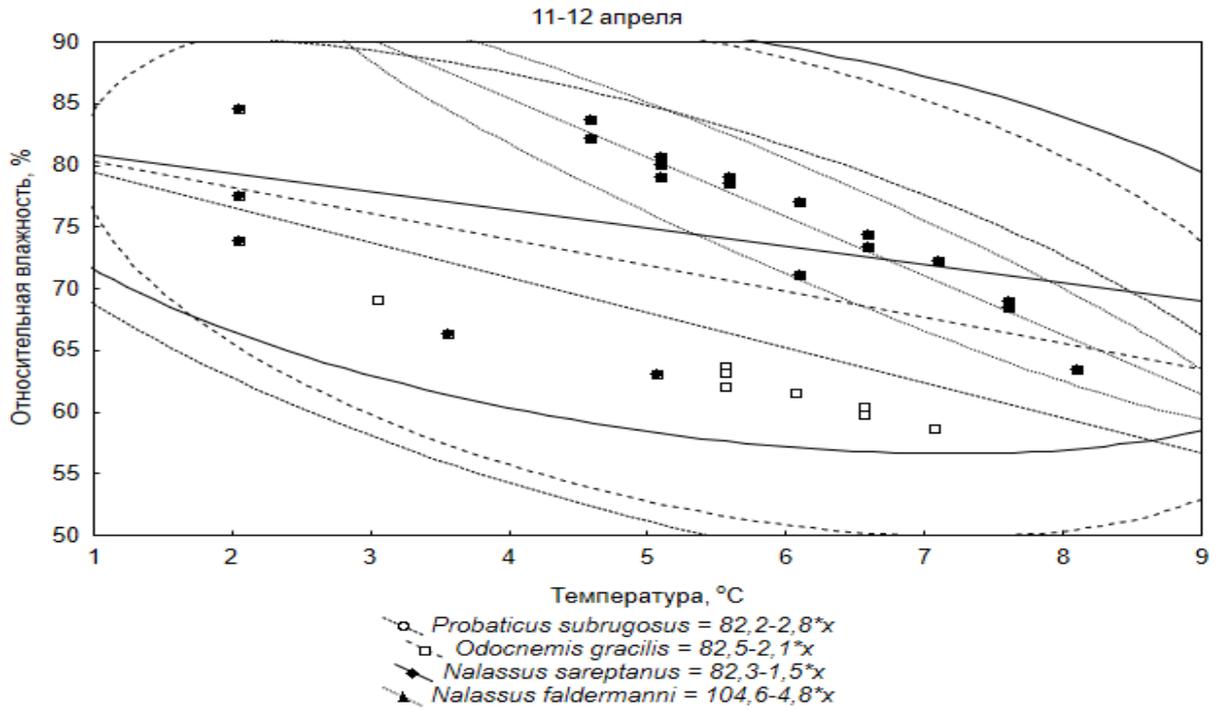


Рисунок 81 – Соотношение температуры и влажности, при ранневесенней активности (середина апреля 2015 г., Ростовская область, Сальский район, пос. Гигант) для 4 видов Helopini. Авторские данные, обработанные и проиллюстрированные Н.В. Лебедевой (Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН).

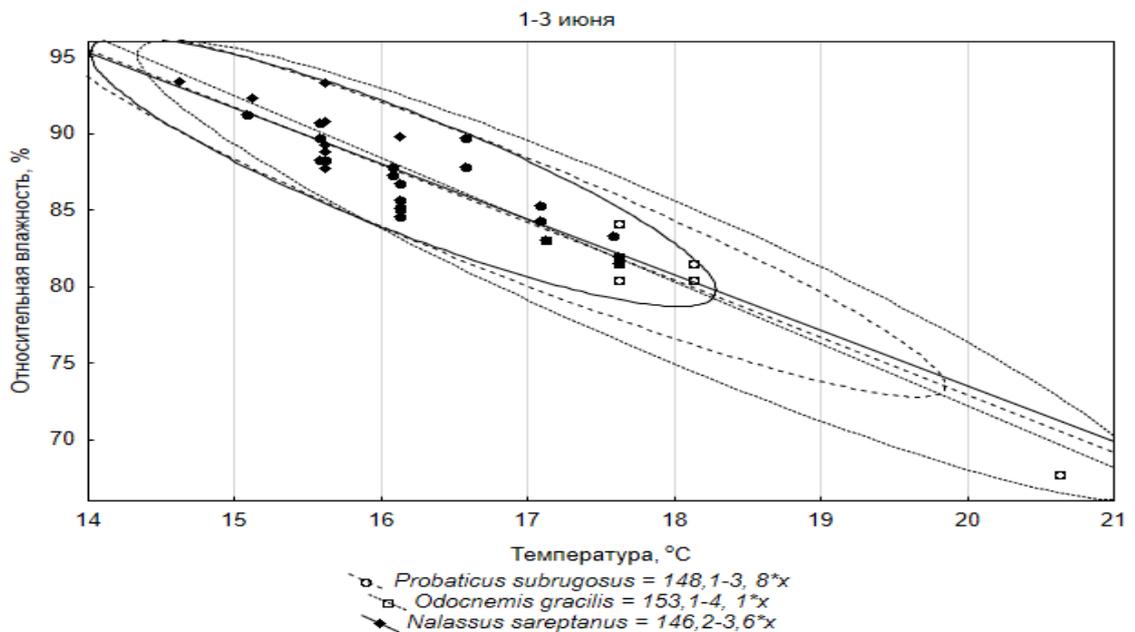


Рисунок 82 – Соотношение температуры и влажности, при раннелетней активности (начало июня 2015 г., Ростовская область, Сальский район, пос. Гигант) для 3 видов Helopini. Авторские данные, график построен Н.В. Лебедевой (Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН).

до 1600 м, май в условиях среднегорий, июнь в высокогорьях) имаго обычно не превышает $+9\text{ }^{\circ}\text{C}$ (в соответствии с рисунками 80, 81, 83, 84), а в поздневесенний – активность жуков сдвигается в сторону более высокого диапазона температур (в соответствии с рисунком 82). В Сахаре в поздnezимний период активности *Helopini* температура воздуха в местах их обитания выше ($11\text{--}17\text{ }^{\circ}\text{C}$), чем в горах Атласа и Анатолии, при влажности от 75 до 90 % (*Nesotes* и *Helopelius* из Антиатласа и Западной Сахары).

В ранневесенний период *Helopini* начинают питаться, когда в лесу еще глубокие сугробы (*Turkonalassus adimonius*); местами наблюдается картина, когда особи (петрогеофилы) переходят от камня к камню по снегу (например *Odocnemis molecularica* на перевале Чакмактепе, провинция Афьонкарахисар и *Odocnemis torosica* в Арсланкёй, провинция Мерсин, Турция); в период снегопадов *Helopini* также активны (например *Helops cyanipes*, *Euboeus bodemeyeri* и *Taurohelops incultus* на перевале Пюрен, провинция Караманмараш и в Арсланкёй, провинция Мерсин, Турция), но в лесу переходят обычно на подветренную сторону стволов. Очень низкая температура (ниже $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$) и высокая влажность воздуха (до 100 %) лимитируют активность *Helopini*, хотя и при таких условиях они могут передвигаться, питаться и спариваться в течение непродолжительного времени (в соответствии с рисунком 80).

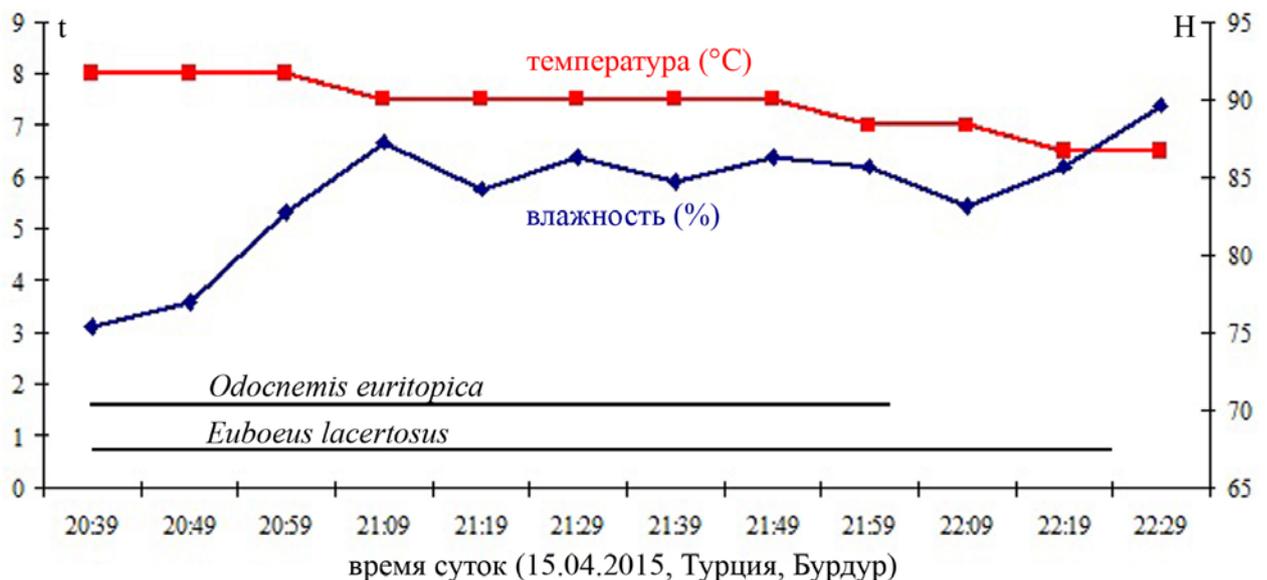


Рисунок 83 – Температура, влажность и временной диапазон суточной активности двух видов Helopini в лесу из *Pinus nigra* с примесью *Quercus cerris* (водохранилище Доган Баба, провинция Бурдур, Турция, 15.04.2015, 1247 м).

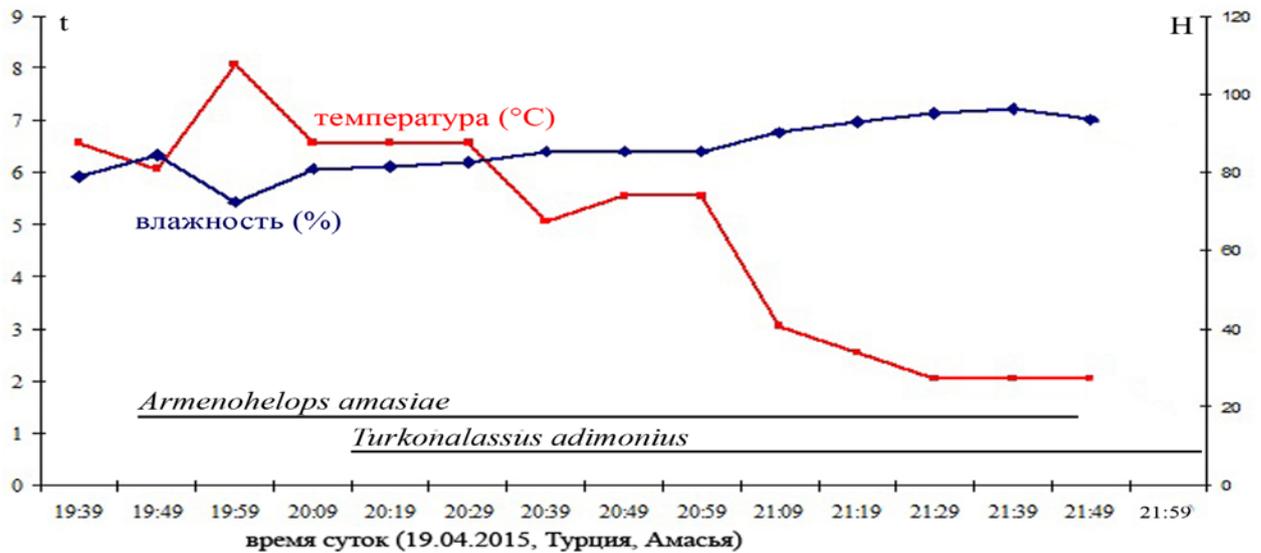


Рисунок 84 – Температура, влажность и временной диапазон суточной активности двух видов Helopini в лесу из *Pinus nigra* с подлеском из *Juniperus communis* (Орманозю, провинция Амасья, Турция, 19.04.2015, 1545 м).

Гигропреферендум изученных в природе Helopini (виды из родов *Nalassus*, *Odocnemis*, *Turkonalassus*, *Armenohelops*, *Euboeus* (*Pelorinus*), *Helops*) охватывает диапазон от 70 до 100 % (в соответствии с рисунками 80–84).

Термофобность многих (по крайней мере палеарктических) видов Helopini связана с тем, что перезимовывают у них, как правило, имаго (это не касается термофильных групп, перечисленных в начале раздела), и у них сформировались биохимические механизмы для адаптации к низким температурам. У имаго некоторых *Turkonalassus* было обнаружено макромолекулярное белковое соединение, выполняющее роль антифриза (неопубликованные данные, совместно с Эгейским университетом, Измир, Турция). Подобные белки были найдены также у многих глубоководных рыб (антарктических нототениевых и многих других термофобных телеостей), а также у личинок чернотелки *Meracantha contracta* (Beauv.) (*Stenochiinae*) (Duman, 1977a). Эти белки поддерживают в гемолимфе жуков термальный гистерезис (разница температур между точкой заморзания и точкой таяния гемолимфы), не позволяя образовываться кристаллам льда (Duman, 1977b).

Таким образом, видам-лихенофагам трибы Helopini (по меньшей мере в умеренной зоне Северного полушария) свойственна термофобность, не характерная для большинства других тенебрионид, а для фитофагов и фитосапрофагов, обитающих в аридных зонах Голарктики, и лихенофагов в дождевых тропических лесах Неарктики и Индо-малайского царства, характерна термофильность.

8.4 Трофические связи

Жуки в трибе Helopini являются преимущественно лихенофагами, лишь немногие ксерофильные группы перешли на растительную пищу.

Впервые сведения о чернотелках-лихенофагах были опубликованы Дж. Уоттом (Watt, 1992), который указал на питание эпифитными лишайниками жуков некоторых новозеландских родов трибы Titaenini. Трофические связи этих чернотелок (особенно исключительно дендробионтных лихенофагов рода *Artystona* Bates, 1873) с тех пор не изучены. Данные о питании тенебрионид трибы Helopini лишайниками впервые приведены У. Стейнером (Steiner, 1999) для американских *Tarpela* и *Coscinoptilix*, а впоследствии Набоженко (2007). Позже были установлены трофические связи для 4 степных видов трибы Helopini из Ростовской области (Набоженко и др., 2016), питающихся лишайниками *Ramalina farinacea* (L.) Acharius, 1810, *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier, 1882 и *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fries, 1860 в искусственных лесонасаждениях. Лихенофагия достоверно установлена для всех видов родов *Odocnemis* (Nabozhenko, Keskin, 2016) и *Armenohelops* (Nabozhenko et al., 2016a) Турции и Кавказа, для всех видов Helopini (роды *Helopelius*, *Nesotes*) Антиатласа (Марокко) (Nabozhenko, 2015), восточноазиатских *Nalassus*, *Asialassus* и *Nipponohelops* (личное сообщение Кийоши Андо, Осака, Япония). На питании фисциоидными лишайниками также специализируется *Toxicum elviraе* (Tenebrioninae: Toxicini) из монотипичного подрода *Mutiloxicum* (Набоженко, Иванов, 2018). Имаго большинства Helopini (за исключением некоторых ксерофильных родов) питаются лишайниками. О питании личинок почти ничего неизвестно. Согласно классификациям Гилярова (1965) и Стригановой (1980), личинок можно отнести к сапроризофагам. Бызова и Гиляров (1956: 1495) предполагали, что они относятся к сапрофагам: «в кишечниках личинок *Zophohelops* было обнаружено богатое гумусом содержимое с остатками растительных

клеток и гифами грибов». Косвенным доказательством сапрофагии личинок *Helopini* эти авторы считают также их глубокие вертикальные миграции в почве в сухое время года (Бызова, Гиляров, 1956: 1495), которые характерны и для других сапрофагов.

Пищеварительные соки *Helopini* не содержат ферментов или бактерий, расщепляющих целлюлозную оболочку водорослей и хитиновую оболочку грибов, поэтому усваиваются лишь клетки, разрушенные механически, во время жевания и проглатывания (Phillips, 1953). Для механического перетирания лишайников на молах мандибул имеются специальные терки (Набоженко, 2007). Пищевой спектр имаго этих чернотелок еще предстоит исследовать, однако стенотопность и, предположительно, поли-, олиго- или монофагия в природе уже определены для многих видов (таблица 14). Кроме *Helopini* (Набоженко и др., 2017), питание леканоромицетовыми лишайниками *Parmotrema* A. Massal установлено для имаго и личинок тенебрионид тропической трибы *Nilionini* (подсемейство *Nilioninae*) (Aloquio, Lopes-Andrade, 2016), пыльцеедов (*Tenebrionidae*: *Alleculinae*) из родов *Mycetochara* Berthold, 1827, *Gonodera* Mulsant, 1856 и *Hymenalia* Mulsant, 1856 (наблюдения автора в природе). Отмечено также питание лишайниками жуков-долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germar, 1822 (Набоженко и др., 2017). Наиболее полные на сегодняшний момент сведения опубликованы в работе Набоженко и др. (2017), которые дополнены ниже новыми данными (таблица 14). Очевидно, что трофические связи насекомых-лихенофагов требуют серьезного изучения, особенно в свете широкого применения лишеноиндикации в экологических исследованиях. Сведения по трофическим связям чернотелок-лихенофагов в Западной Палеарктике приведены в таблице 14.

Среди указанных в таблице 14 видов 79 % питаются лишайниками-эпифитами, из них 62 % связаны с реликтовыми лесами и редколесьями (в пределах Турции соотношение показано на рисунке 85). Треть видов чернотелок (37 %), питающихся эпифитными лишайниками, найдена только на одном виде деревьев в разных частях ареала каждого вида жуков, что косвенно свидетельствует о возможной монофагии (по крайней мере в современных природных условиях). Остальные виды являются неизбирательными лишенофагами и питаются на многих видах деревьев, а также на камнях и скалах либо имеют очень ограниченный спектр питания и обитают на 2–3 видах деревьев. Необычную нишу занимают представители рода *Turkonalassus*, большинство из которых связано со стелющимися кустарниками *Juniperus communis*.

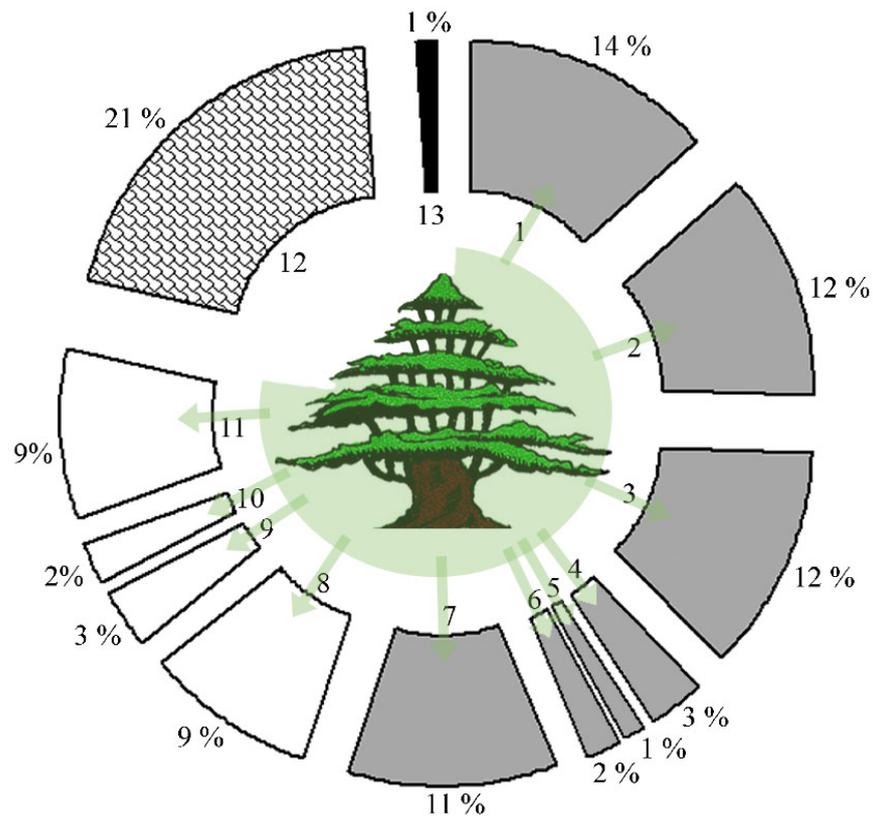


Рисунок 85 – Соотношение видов чернотелок трибы Helopini, питающихся лишайниками-эпифитами на растениях, эпигеидами и эпилитами на различных субстратах. Серый фон – на хвойных деревьях, белый – на широколиственных деревьях. 1 – *Cedrus libani*; 2 – *Pinus nigra*; 3 – *Juniperus excelsa*; 4 – *Juniperus communis*; 5 – *Juniperus oxycedrus*; 6 – *Abies nordmanniana*; 7 – *Quercus cerris*; 8 – *Quercus robur*; 9 – *Juglans regia*; 10 – *Fagus sylvatica*; 11 – другие виды широколиственных деревьев; 12 – виды, питающиеся лишайниками-эпилитами; 13 – виды, питающиеся лишайниками-эпигеидами.

Эти виды могут питаться лишайниками не только на ветвях *J. communis*, но и на стволах *Pinus nigra*, но лишь в местах совместного произрастания этой сосны и можжевельника. Из всех изученных палеарктических видов Helopini только *Euboeus (Pelorinus) granosus* питается исключительно лишайниками-эпигеидами, а также *E. (Pelorinus) subrugosus*, *E. (Pelorinus) maurus*, *Odocnemis (Heloponotus) gracilis* и степные популяции *Nalassus (Helopondrus) sareptanus* питаются эпигейными лишайниками в целинных степях.

Ранее были неизвестны макробеспозвоночные, питающиеся накипными лишайниками, однако в результате проведенных нами исследований в 2018 г. выяснилось, что массовый вид чернотелок *Trachyderma setosa* (Pimeliinae: Pimeliini) питается преимущественно накипными лишайниками на приморских ракушечниковых

скалах Апшеронского полуострова (Азербайджан) и изредка сухими фекалиями гекконов.

Таблица 14 – Состав тенебрионид трибы Helopini, для которых известны трофические связи (для лишенофагов по меньшей мере на уровне жизненных форм лишайников), по Набоженко и др. (2017), с дополнениями

Виды Helopini (Tenebrionidae)	Виды древесной растительности или субстрат с синузиями лишайников	Спектр питания
<i>Accanthopus velikensis</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Accanthopus reitteri</i>	<i>Abies borisiiregis</i>	листоватые лишайники, эпифиты (данные Отто Мекла, Будапешт, Венгрия)
<i>Adelphinus</i> spp.	<i>Tamarix</i> spp.	фитофаги
<i>Hedyphanes</i> spp.	<i>Salsola</i>	фитофаги
<i>Ectromopsis</i> spp.	на травянистой растительности (преимущественно двудольные)	фитофаги
<i>Armenohelops amasiae</i>	<i>Pinus nigra</i> , <i>Cedrus libani</i> , <i>Quercus cerris</i> , <i>Quercus robur</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Armenohelops armeniacus</i>	<i>Pinus nigra</i> , камни	листоватые лишайники, эпифиты и эпилиты
<i>Armenohelops kagyzmanicus</i>	<i>Pinus nigra</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Armenohelops parvocularis</i>	<i>Populus nigra</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Armenohelops fouquei</i>	<i>Quercus cerris</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Cylindrinotus batesi</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Idahelops alpagutae</i>	<i>Quercus cerris</i> ,	листоватые

	<i>Pinus nigra</i> (редко)	лишайники, эпифиты
<i>Microdocnemis xerophilicus</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Odocnemis anatolica</i>	<i>Cedrus libani</i> , камни	листоватые лишайники, эпифиты и эпилиты
<i>Odocnemis perarmata</i>	<i>Juniperus excelsa</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis svetlanae</i>	<i>Juniperus excelsa</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis nasreddini</i>	<i>Quercus cerris</i> , <i>Juniperus excelsa</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis malgorzatae</i>	<i>Juniperus excelsa</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis erseni</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Odocnemis seriegranata</i>	<i>Quercus cerris</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis molecularica</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Odocnemis amanosica</i>	<i>Pinus nigra</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis cordiformis</i>	<i>Cedrus libani</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis zoltani</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Odocnemis evestigata</i>	<i>Juniperus excelsa</i> , <i>Cedrus libani</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis torosica</i>	<i>Cedrus libani</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis terminasiana</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты

<i>Odocnemis inornata</i>	<i>Juniperus oxycedrus</i> , <i>Juniperus excelsa</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis shokhini</i>	<i>Juniperus excelsa</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis altimontana</i>	<i>Cedrus libani</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis hakkariensis</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Odocnemis protina</i>	<i>Quercus robur</i> , <i>Quercus cerris</i> , <i>Picea orientalis</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis operta</i>	<i>Quercus cerris</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis dasypa</i>	<i>Quercus robur</i> , <i>Quercus cerris</i> (редко), <i>Pinus silvestris</i> , <i>Pinus nigra</i> , <i>Juglans regia</i> , дикорастущие плодовые деревья	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis aegaeica</i>	<i>Pinus nigra</i> , <i>Quercus cerris</i> , <i>Juglans regia</i> , дикорастущие плодовые деревья	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis euritopica</i>	<i>Juniperus excelsa</i> , <i>Quercus cerris</i> , дикорастущие плодовые деревья	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis seducta</i>	<i>Cedrus libani</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis recticollis</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Odocnemis allardi</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Odocnemis dichroa</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Odocnemis merkli</i>	камни	листоватые лишайники,

		ЭПИЛИТЫ
<i>Odocnemis subtuberculigera</i>	<i>Quercus robur</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis gloriosa</i>	<i>Quercus robur</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Picea orientalis</i> , <i>Juglans regia</i> , дикорастущие плодовые деревья	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Odocnemis (Heloponotus) gracilis</i>	почва в целинных степях, <i>Cotinus coggygia</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> в лесопосадках	на целине – листоватые лишайники эпигейды, в лесопосадках – листоватые эпифиты <i>Physcia adscendens</i>
<i>Odocnemis (Heloponotus) arboreus</i>	<i>Quercus robur</i> , <i>Quercus petraea</i> , широкий спектр широколиственных деревьев, редко <i>Fagus sylvatica</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Stenomax aeneus</i>	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus robur</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus (s. str.) aereus</i>	<i>Pinus taeda</i> , <i>Pinus virginiana</i> , <i>Tsuga canadensis</i> <i>Quercus alba</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Nyssa sylvatica</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus (s. str.) brevicollis</i>	<i>Betula</i> sp., <i>Tilia</i> sp., <i>Quercus robur</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Prunus armeniaca</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> , широкий спектр дикорастущих и окультуренных широколиственных видов деревьев	листоватые лишайники-эпифиты <i>Physcia adscendens</i> , эпидермис хвоинок на <i>Pinus sylvestris</i> , пазушные почки различных кустарников и деревьев
<i>Nalassus (s. str.) laevioctostriatus</i>	<i>Quercus</i> spp.	листоватые лишайники, эпифиты, одноклеточные водоросли (<i>Pleurococcus</i> sp.)

		на стволах деревьев (Green, 1951)
<i>Nalassus</i> (s. str.) <i>olgae</i>	<i>Quercus wutaishanica</i> , <i>Prunus</i> sp.	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus</i> (s. str.) <i>plebejus</i>	<i>Quercus robur</i> , <i>Platanus orientalis</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus</i> (s. str.) <i>graecus</i>	<i>Quercus robur</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus</i> (s. str.) <i>faldermanni</i>	многие лиственные виды деревьев, камни и скалы	листоватые лишайники, эпифиты <i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fries, <i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier, 1882 и эпилиты
<i>Nalassus kaszabi</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Nalassus adzharicus</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Nalassus abkhasicus</i>	скалы в широколиственном лесу	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Nalassus lineatus</i>	широкий спектр широколиственных деревьев, включая <i>Castanea</i> spp., <i>Quercus castaneifolia</i> , <i>Q.</i> <i>robur</i> , <i>Carpinus</i> sp., <i>Acer</i> spp.	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus clavicornis</i>	скалы в широколиственном лесу	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Nalassus sareptanus</i>	почва в целинных степях, <i>Cotinus coggygia</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> в лесопосадках	на целине – листоватые лишайники, эпигеиды, в лесопосадках – листоватые эпифиты <i>Physcia</i> <i>adscendens</i>
<i>Nalassus szalokii</i>	камни	листоватые лишайники,

		ЭПИЛИТЫ
<i>Nalassus alanicus</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Nalassus avaricus</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Nalassus colchicus madlenae</i>	<i>Picea orientalis</i>	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Nalassus diteras</i>	Камни в субальпике, (в Дагестане (Табасаран) в лесах, на <i>Fagus sylvatica</i>)	листоватые лишайники, эпилиты, эпифиты (дагестанская лесная популяция)
<i>Nalassus dombaicus</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Nalassus kartvelicus</i>	<i>Picea orientalis</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus ludmilae</i>	<i>Abies nordmanniana</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus pharnaces</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nalassus zakatalensis</i>	камни (альпика), <i>Fagus sylvatica</i>	листоватые лишайники, эпилиты и эпифиты
<i>Pseudoprobaticus granipennis</i>	<i>Picea orientalis</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	кустистые лишайники, эпифиты, на буке листоватые эпифиты
<i>Turkonalassus adimonius</i>	<i>Pinus nigra</i> , <i>Juniperus communis</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Turkonalassus pentheri</i>	камни, скалы	кустистые лишайники, эпилиты
<i>Turkonalassus bozdagus</i>	камни, <i>Juniperus communis</i>	кустистые лишайники, эпилиты, листоватые эпифиты

<i>Turkonalassus pineus</i>	<i>Pinus nigra</i> , <i>Juniperus communis</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Turkonalassus quercanus</i>	<i>Quercus cerris</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Taurohelops incultus</i>	<i>Cedrus libani</i> , <i>Juniperus excelsa</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Taurohelops triplehorni</i>	<i>Cedrus libani</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Idahelops alpagutae</i>	<i>Quercus cerris</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Eustenomacidius egeuniversitatis</i>	скалы	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Euboeus</i> (s. str.) spp.	дикорастущие и культурные плодовые деревья	питаются поврежденными плодами
<i>Euboeus (Pelorinus) tenebricosus</i>	<i>Quercus robur</i> , <i>Juniperus excelsa</i>	кустистые и листоватые лишайники, эпифиты
<i>Euboeus (Pelorinus) bodemeyeri</i>	<i>Cedrus libani</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Euboeus (Pelorinus) corrugatus</i>	<i>Pinus nigra</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Euboeus (Pelorinus) lacertosus</i>	<i>Pinus nigra</i>	кустистые и листоватые лишайники, эпифиты
<i>Euboeus (Pelorinus) granosus</i>	поверхность почвы	листоватые лишайники, эпигейды
<i>Euboeus (Pelorinus) myops</i>	камни	листоватые лишайники, эпилиты
<i>Euboeus (Pelorinus) malgorzatae</i>	<i>Pinus nigra</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Euboeus (Pelorinus) cedrorum</i>	<i>Cedrus libani</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Euboeus (Pelorinus) subrugosus</i>	почва в целинных степях,	Листоватые и

	<i>Cotinus coggygria</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> в лесопосадках	кустистые лишайники- эпигейды на целине, <i>Ramalina farinacea</i> и <i>Physcia adscedens</i> в лесопосадках
<i>Helops glabriventris</i>	<i>Abies cilicica</i> , <i>Juniperus excelsa</i> , <i>Cedrus libani</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Helops cyanipes</i>	<i>Abies cilicica</i> , <i>Quercus cerris</i> , <i>Juniperus excelsa</i> , <i>Cedrus libani</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Helops rossii</i>	<i>Quercus cerris</i> , <i>Quercus robur</i>	кустистые лишайники, эпифиты
<i>Helops punctatissimus</i>	<i>Juniperus excelsa</i>	кустистые лишайники, листоватые, эпифиты
<i>Nesotes tuberculipennis villarubai</i>	<i>Argania spinosa</i>	Крупные листоватые лишайники, эпифиты
<i>Nesotes catomoides bibersoni</i>	камни, <i>Tamarix</i> sp.	на камнях – кустистые лишайники, эпилиты, на <i>Tamarix</i> – крупные листоватые лишайники, эпифиты
<i>Stenohelops verrucosus</i>	<i>Tamarix</i> sp.	мелкие листоватые лишайники, эпифиты
<i>Stenohelops gayirbegi</i>	<i>Juniperus excelsa</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Stenohelops korkutelensis</i>	<i>Quercus coccifera</i>	листоватые лишайники, эпифиты
<i>Catomus hesperides</i>	<i>Cedrus libani</i> , <i>Juniperus excelsa</i> , <i>Populus nigra</i> , <i>Quercus</i> spp., камни	листоватые лишайники, эпифиты и эпилиты

Соотношение видов Helopini, питающихся лишайниками-эпилитами, эпигеидами и эпифитами, хорошо иллюстрируется на примере видов из Турции, в фауне которой известно самое большое число видов и родов (100 видов из 18 родов, из которых 4 рода эндемичные или субэндемичные) (в соответствии с рисунком 85).

Несомненно то, что лихенофагия у жуков – лишь частный случай мицетофагии (в узком смысле этого понятия), однако образ жизни и конкурентные межвидовые отношения, по крайней мере жуков-чернотелок трибы Helopini, отличаются от таковых у других жесткокрылых-мицетофагов, обитающих в древесине, под корой, в плодовых телах грибов, сбродившем соке растений и т. д. Кирейчук (1989: 159) аргументировал предположение об исходной приуроченности личинок чернотелок к стволам деревьев, хотя они и несут «отпечаток древности своих приспособлений к жизни в почве». Развитие личинок многих лесных чернотелок (трибы Ulomini, Tenebrionini, подсемейство Stenochiinae, многие Alleculinae и др.) происходит в трухлявой древесине или в плодовых телах древесных грибов (Diaperini, Bolithophagini и др.). Развитие преимагинальных стадий большинства Helopini связано с почвой, однако личинки видов из родов *Deretus*, *Helops*, *Allardius*, *Tarpela*, *Nipponohelops* обитают в разлагающейся древесине упавших отмерших деревьев (Purchart, Nabozhenko, 2012 и др.), что подтверждает мнение А.Г. Кирейчука. Переход личинок Helopini к обитанию в почве предоставил возможность широкого освоения пространства для этих жуков-лихенофагов, так как исчез лимитирующий фактор в виде старых трухлявых деревьев, необходимых для всего цикла развития. Эта особенность позволила освоить жукам этой группы многие ландшафты, от альпийских лугов до суровых пустынь и вертикальных скал.

Хотя питание личинок Helopini изучено очень слабо, некоторая пластичность трофики у имаго по сравнению с личинками, как в случае со многими Nitidulidae (Кирейчук, 1989), наблюдается и в этой группе. Недавно показано, что виды, обитающие в степи, могут полностью поменять кормовые степные лишайники-эпигеиды на эпифиты при деградации синузий первых (Набоженко и др., 2016). Нами были проведены эксперименты с лабораторным содержанием двух видов *Euboeus* (*Pelorinus*) (*E. subrugosus* и *E. lacertosus*), *Odocnemis aegaeica* и двух видов *Nalassus* (*N. brevicollis* и *N. sareptanus*). Турецкие эндемичные виды *Euboeus lacertosus* и *Odocnemis aegaeica*, в природе питающиеся соответственно кустистыми и листоватыми лишайниками на *Pinus*

nigra, в лабораторных условиях потребляли эпифитные лишайники *Physcia* sp., произрастающие почти на всех видах деревьев в Ростове-на-Дону. *Nalassus brevicollis* и *N. sareptanus* в процессе эксперимента кроме лишайников поедали свежие и подсохшие фрукты. Первый вид имеет наиболее широкий пищевой спектр среди всех изученных нами видов трибы. В природе *N. brevicollis* питается кроме лишайников генеративными и вегетативными органами сосны, побегами липы и березы (Никитский, 2016; таблица 14), подбродившими стволовыми выделениями березы (наблюдения М.В. Набоженко).

8.5 Биотопическое распределение при совместном обитании и жизненные формы

Ранее уже отмечалось, что важнейшую роль в диверсификации Helopini играет не только географическая, но и экологическая изоляция (Nabozhenko, Keskin, 2016). Наиболее интересно в отношении эволюционной диверсификации трибы распределение экологических ниш между разными видами-лихенофагами и сравнение аналогичного же распределения у фитофагов. Можно выделить несколько жизненных стратегий, направленных на формирование такого распределения. Помимо непосредственной пищевой специализации (первая жизненная стратегия) среди видов трибы Helopini наблюдается разделение на жизненные формы в зависимости от типа кормового лишайника. Так, среди Helopini совершенно отсутствуют виды, потребляющие накипные лишайники. Листоватыми лишайниками питается большинство изученных видов преимущественно с «налассоидной» (далее nal) формой тела: тело небольшое (6–12 мм), слабо или умеренно выпуклое, умеренно склеротизованное, покровы часто блестящие, бурые, надкрылья не сросшиеся (*Nalassus*, *Odocnemis*, *Armenohelops*, *Stenohelops*, *Stenomax*, *Taurohelops* и др.). Кустистыми лишайниками питаются крупные Helopini с «хелопиоидной» (далее hel) формой тела: тело крупное (14–20 мм), сильно выпуклое, сильно склеротизованное, покровы обычно черные, слабо блестящие, иногда с синеватым оттенком, надкрылья часто сросшиеся (*Helops*, *Euboeus*, *Pseudoprobaticus*, *Turkonalassus*, *Odocnemis operta* и др.). Следует отметить, что указанными жизненными формами обладают неродственные виды, филогенетически сильно разобщенные и относящиеся к разным подтрибам. В некоторых случаях совместно обитают виды

одного рода, имеющие разные жизненные формы. Например, на Абант Даге (провинция Болу, Турция) на *Quercus cerris* ночью совместно питаются лишайниками *Odocnemis protina* и *Odocnemis operta*. Первый вид имеет «налассоидную» жизненную форму и потребляет листоватые лишайники, второй обладает «хелопоидным» строением тела и питается кустистыми лишайниками. В Турции наиболее часто встречаются битаксонные консорции чернотелок-лихенофагов разных жизненных форм (на одном дереве с разными формами лишайников): *Odocnemis* (nal) + *Euboeus* (hel) и *Armenohelops* (nal) + *Turkonalassus* (hel). Реже формируются политаксонные консорции (как правило, в лесах из *Cedrus libani*): *Helops* (hel) + *Euboeus* (hel) + *Odocnemis* (nal), *Helops* (hel) + *Euboeus* (hel) + *Taurohelops* (nal) + *Odocnemis* (nal), *Helops* (hel) + *Euboeus* (hel) + *Pseudoprobaticus* (hel) + *Odocnemis* (nal). В случае высокой численности всех видов в политаксонной консорции (например в кедровых лесах Бабадага, (провинция Мугла, Турция) и перекрытия времени активности имаго наблюдается эффект смешанного феромонного «облака», продукта пахучих желез тенебрионид, и дезориентация самцов разных видов с попытками межродового спаривания (*Euboeus* и *Helops*). При отсутствии крупных «хелопоидных» видов и при высокой численности только «налассоидных» форм кустистые лишайники могут сильно разрастаться, в то время как листоватые лишайники имеют спорадичное покрытие. Жизненные формы с питанием разными типами лишайников являются результатом второй жизненной стратегии, направленной на ослабление конкуренции.

Третья жизненная стратегия состоит в различной суточной активности видов, обитающих в одном биотопе (Набоженко и др., 2017). Наши исследования показали, что различные виды чернотелок-лихенофагов в одном биотопе имеют разные, хотя и часто перекрывающиеся, диапазоны суточной активности. Активность имаго зависит от температуры и влажности воздуха, которые определяются жуками с помощью целоконических сенсилл, расположенных на надкрыльях, а иногда дополнительно на переднеспинке (Набоженко и др., 2016). Примечательно, что у родов *Hedyphanes* и *Entomogonus*, виды которых перешли на фитофагию, целоконические сенсиллы на надкрыльях утрачены. Наиболее выражены различия в суточной активности в битаксонных консорциях чернотелок *Armenohelops* (nal) + *Turkonalassus* (hel), *Armenohelops* (nal) + *Euboeus* (hel) и *Odocnemis* (nal) + *Odocnemis* (nal). Так, в высокогорных сосновых (*Pinus nigra*) лесах Северной Турции (провинции Амасья,

Токаг и др.) виды рода *Armenohelops* питаются и спариваются на стволах с 20:00 до 22:00, а *Turkonalassus* и *Euboeus*, обитающие на тех же деревьях, активны с 21:30 до 1:00. Такая же ситуация наблюдается и при совместном обитании видов *Odocnemis protina* (nal) и *O. operta* (hel). Два вида, *Odocnemis seriegranata* и *O. subtuberculigera*, обитающие в нескольких метрах друг от друга в турецкой провинции Биледжик на *Quercus cerris* и *Quercus robur* соответственно (в соответствии с рисунком 77F, G), также существенно (на 2 часа) разделены друг от друга по времени суточной активности (Nabozhenko, Keskin, 2016).

Все три стратегии обеспечивают межвидовые барьеры, позволяющие снизить конкуренцию за ресурсы для видов, обитающих на одном дереве или камне. Описанные выше политаксонные консорции лихенофагов трибы Helopini отмечены пока только в Анатолии, вероятно, они сформировались и в кедровых лесах Атласа. В Западном Марокко (горы и равнины Антиатласа), где природные условия для чернотелок-лихенофагов гораздо более суровые, подобные политаксонные консорции Helopini отсутствуют, а из битаксонных отмечено только одно, *Helopelius* (nal) + *Nesotes* (hel), на тамариксах в окрестностях Агадира. При этом трофическая дифференциация жизненных форм выражена не столь ярко. Так, мелкий и многочисленный *Helopelius verrucosus* питается только маленькими молодыми талломами листоватых лишайников, а более крупный и очень редкий *Nesotes catomoides bibersoni* потребляет крупные, разросшиеся талломы этого же вида лишайников. Однако в условиях Западной Сахары (долина р. Драа) тот же вид *Nesotes* более многочисленный и питается крупными кустистыми лишайниками на камнях. Другой вид, *Nesotes tuberculipennis villarubai*, относящийся к «хелопиоидной» жизненной форме, кормится исключительно крупными листоватыми эпифитами на *Argania spinosa*. На Большом Кавказе, где чернотелки-лихенофаги, по крайней мере трибы Helopini, хорошо изучены (Абдурахманов, Набоженко, 2011), политаксонные консорции Helopini не выявлены, поскольку крупные формы здесь представлены только одним видом *Helops caeruleus*. Этот вид может обитать в дубовых лесах совместно с представителями рода *Nalassus*, питаясь как кустистыми, так и листоватыми лишайниками. Все остальные Helopini в этом регионе представлены только родом *Nalassus*, многочисленные виды которого питаются только листоватыми лишайниками, тогда как кустистые лишайники жуками-чернотелками, по нашим наблюдениям, не потребляются.

ВЫВОДЫ

1. На основе обширного сравнительно-морфологического анализа трибы *Helopini* с использованием не применявшихся в систематике и филогенетических реконструкциях особенностей строения имаго и личинок выявлены основные направления трансформации признаков, многие из которых, ранее использовавшиеся в систематике, не имеют существенного значения как для таксономии, так и для филогенетических реконструкций. На основании строения эпикраниума, птероторакса, генитального аппарата самца, половых протоков самки и структур личинок выявлены три ветви трибы, соответствующие подтрибам с группами родов внутри них: *Eoplorina*, *Helopina* (нефодиоидная, хелопиоидная, катомоидная) и *Cylindrinotina* (налассоидная, цилиндриноидная, группа *Taurohelops*). Определена модальность признаков для дальнейшего использования в филогенетике группы.

2. Существенно пополнена и уточнена палеонтологическая летопись *Tenebrionidae*, включающая 121 ископаемый вид. Выявлена консервативность в строении чернотелок подсемейства *Tenebrioninae*; структуры головного отдела, проторакса, птероторакса и брюшного отдела многих из них (в том числе юрско-меловых) очень сходны с таковыми у рецентных видов. Современные трибы известных мезозойских мезофильных лесных тенебрионид (*Alleculinae*: *Alleculini*: *Gonoderina*; *Cteniopodini*; *Tenebrioninae*: *Alphitobiini*) сформировались на самых ранних этапах эволюции семейства, что не соответствует существовавшей ранее эволюционной модели (Kergoat et al., 2014). Выявлено несоответствие гипотетического лагриоидного предка тенебрионид древнейшим вымершим чернотелкам тенебриоидной ветви. При анализе строения древнейших палеогеновых *Helopini* внесены коррекции в филогенетические модели, в первую очередь при выборе полярности признаков. Описано 8 новых ископаемых родов (в том числе 1 из трибы *Helopini*) и 9 новых вымерших видов тенебрионид (в том числе 2 вида *Helopini*).

3. Филогенетическая модель, построенная с использованием морфологических признаков, подтвердила монофилию трех ветвей, соответствующих в системе трибы подтрибам *Eoplorina*, *Helopina* и *Cylindrinotina*. В подтрибе *Helopina* монофилетичными являются нефодиоидная и хелопиоидная группы родов, в подтрибе *Cylindrinotina* монофилетичную терминальную кладу образуют цилиндриноидная

группа родов и группа *Taurohelops*, в то время как налассоидная группа парафилетичная. Филогенетическая модель, построенная с использованием гена мышечного белка Mr20 яДНК, подтвердила монофилию трибы Helopini и монофилетичность трех ее ветвей (*Enoplopina*, *Cylindrinotina* и *Helopina*). В подтрибе *Helopina* хедифаноидная и катомоидная группы родов – монофилетичные; в подтрибе *Cylindrinotina* подтверждается монофилетичность только группы *Taurohelops*, в то время как налассоидная и цилиндринотоидная группы – полифилетичные.

4. Для трибы Helopini построена единая сбалансированная классификация. На основе морфологического анализа и с учетом филогенетических реконструкций группа разделена на три подтрибы с группами родов внутри каждой: *Enoplopina*, *Helopina* (нефодиоидная, хелопоидная, катомоидная) и *Cylindrinotina* (налассоидная, цилиндринотоидная, группа *Taurohelops*); цилиндринотоидная и налассоидная группы, вероятно, являются искусственными, однако определение родственных группировок в подтрибе *Cylindrinotina* требует более обширного материала для филогенетической реконструкции на основе генетических маркеров. Из состава Helopini исключены роды *Afrohelops*, *Camarothelops*, *Gnathelops* и *Erulipus*. Описано 105 новых видов, 13 новых подродов и 14 новых родов, предложено около 150 новых комбинаций, 61 таксон синонимизирован (включая 8 таксонов родового и подродового уровней). К настоящему времени в трибе Helopini насчитывается 814 видов из 48 родов. В рамках сравнительного анализа Helopini с другими чернотелками были дополнительно описаны 37 новых рецентных и вымерших видов, а также 9 родов тенебрионид из триб *Blaptini*, *Opatrini*, *Palorini* (*Tenebrioninae*), *Tentyriini*, *Ceratanisini*, *Stenosini* (*Pimeliinae*), *Alleculini*, *Cteniopodini* (*Alleculinae*), *Trachyscelidini* (*Diaperinae*), *Belopini* (*Lagriinae*), *Cnodalonini* (*Stenochiinae*), описана новая триба *Foranotini* в составе восстановленного подсемейства *Kuhitangiinae*.

5. Виды трибы Helopini распространены преимущественно в умеренной и субтропической зонах Северного полушария. Роды *Nautes* и *Tarpela* обитают в тропических областях Центральной Америки, первый в зоне дождевых тропических лесов, второй приурочен к высокогорьям, а для влажных субтропических областей Восточной Азии характерен род *Apterotarpela*. Подтриба *Helopina* обладает более широким ареалом, чем *Cylindrinotina*, охватывающим Палеарктику и Неарктику, северные районы Индо-Малайского и Афротропического царств и северную часть

Неотропики. Ареал подтрибы *Cylindrinotina* ограничен Палеарктикой и Неарктикой. В Старом Свете наиболее богатыми видами является Средиземноморье, в меньшей степени Иран и Средняя Азия, в Новом Свете – горные области Центральной Америки. Центры родового обилия в Палеарктике – Северная Африка (Атлас, Антиатлас), Иберийский полуостров, Анатолия, Северный и Западный Иран, горы Средней Азии, тихоокеанская область Палеарктики. Распространение некоторых родов отражает историю формирования ландшафтов. Предковые формы трибы *Helopini*, вероятно, сформировались на распавшихся континентах и островах Лавразии, где и проходила начальная «островная» дифференциация группы.

6. Подавляющее большинство видов *Helopini* является фотофобами, умеренными термофобами (активная жизнедеятельность имаго проходит в диапазоне температур от -2 до $+22$ °C, в весенний период при температуре, не превышающей $+9$ °C) и гигрофилами (75–100 %), что и определило их распространение преимущественно в умеренной зоне Северного полушария или в высокогорьях с умеренным климатом в субтропических регионах. *Helopini* – преимущественно лихенофаги, обитающие в хвойных и в меньшей мере в широколиственных лесах и редколесьях, ряд ксероморфных таксонов перешел на фитофагию в условиях полупустынь и пустынь. Существенную роль в освоении различных ландшафтов чернотелками трибы *Helopini* сыграла способность резко изменять или расширять пищевой спектр при трансформации природных экосистем, а также развитие личинок и куколок в почве у большинства таксонов, что избавило виды от связи со старыми деревьями, в трухлявой древесине которых проходит развитие у некоторых архаичных представителей трибы. Методы лихеноиндикации должны быть усовершенствованы с учетом пресса лихенофагов трибы *Helopini*.

Список литературы

- Абдурахманов, Г. М. Реликтовые и эндемичные элементы в фауне жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Большого Кавказа / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко // Юг России: экология, развитие. – 2009. – №2. – С. 6–14.
- Абдурахманов, Г. М., Определитель и каталог жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) Кавказа и юга европейской части России / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 361 с.
- Абдурахманов, Г. М. О фауногенезе жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Средней Азии / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко // Юг России: экология, развитие. – 2016. – Т. 11, № 2. – С. 170–177.
- Абдурахманов, Г. М. Географические связи жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Тетийской пустынно-степной области Палеарктики с историческим обзором / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. Г. Абдурахманов, Ю. Ю. Иванушенко, М. Г. Даудова // Юг России: экология, развитие. – 2016. – Т. 11, № 3. – С. 35–89.
- Абдурахманов, Г. М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры тетийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 1. Наземная фауна / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. Г. Абдурахманов, А. А. Теймуров, М. Г. Даудова, М. З. Магомедова, А. Г. Гасангаджиева, А. А. Гаджиев, Ю. Ю. Иванушенко, С. М. Клычева // Юг России: экология, развитие. – 2017а. – Т. 12, № 2. – С. 9–45.
- Абдурахманов, Г. М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 3. Основные моменты формирования биоты Кавказа / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. А. Теймуров, А. Г. Абдурахманов, А. Г. Гасангаджиева, М. З. Магомедова, А. А. Гаджиев, М. Г. Даудова, Ю. Ю. Иванушенко, С. М. Клычева // Юг России: экология, развитие. – 2017б. – Т. 12, № 2. – С. 73–111.
- Абдурахманов, Г. М. Определитель и каталог жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) Кавказа и юга европейской части России /

- Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 361 с.
- Ангелов, П. А. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) Болгарии / П.А. Ангелов, Г.С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1981. – Т. 60, вып. 2. – С. 302–315.
- Ахметьев, М. А. Климат земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники / М. А. Ахметьев // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек; под общ. ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. – М: Наука, 2004. – 299 с.
- Богачёв, А. В. Материалы к познанию фауны жуков Апшеронского полуострова / А. В. Богачёв // Труды Азербайджанского отделения Закавказского филиала АН СССР. – 1934. – Т. 7. – С. 14–71.
- Богачёв, А. В. Новые виды Tenebrionidae Азербайджана и других областей Палеарктики / А. В. Богачёв // Доклады АН АзССР. – 1949. – Т. 5, вып. 1. – С. 38–41.
- Богачёв, А. В. Новый *Cylindronotus* из долины Куры / А. В. Богачёв // Доклады АН АзССР. – 1946. – Т. 2, вып. 6. – С. 245–247.
- Богачёв А. В. Обзор видов сем. Tenebrionidae Кавказа и сопредельных стран / А. В. Богачёв // Бюллетень государственного музея Грузии. – 1938б. – Т. 9. – С. 118–127.
- Богачёв, А. В. Список видов жуков из семейств Tenebrionidae и Scarabaeidae. (Собраны в Нах. АССР в 1933 г.) / А.В. Богачёв // Труды Зоологического института Азербайджанского филиала АН СССР. – 1938б. – Т. 8. – С. 135–154.
- Богачев, А. В. Новые виды чернотелок (Tenebrionidae) с юга Средней Азии / А.В. Богачёв // Труды Института Зоологии и паразитологии АН Таджикской ССР. – 1963. – Т. 24. – С. 95–102.
- Бызова, Ю. Б. Почвообитающие личинки чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) / Ю. Б. Бызова, М. С. Гиляров // Зоологический журнал. – 1956. – Т. 35, вып. 10. – С. 1493–1509.
- Волгин, В. И. Значение крыловых структур в систематике жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.05 / Волгин Всеволод Иванович. – Л., 1951. – 11 с.
- Гиляров, М. С. Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров. – М.: Наука, 1965. – 278 с.

- Емельянов, А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53, вып. 3. – С. 497–522.
- Емельянов, А. Ф. Секторная принадлежность типов ареалов, предложенных К.Б. Городковым для северной части Палеарктики / А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 2018. – Т. 98, вып. 1. – С. 47–59.
- Келейникова, С. И. О личиночных типах чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Палеарктики / С. И. Келейникова // Энтомологическое обозрение. – 1963. – Т. 62., вып. 3. – С. 539–549.
- Келейникова, С.И. Почвенные личинки жуков-чернотелок (Tenebrionidae) фауны СССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.05 / Келейникова Светлана Иннокентьевна. – Л., 1969. – 16 с.
- Кирейчук А. Г. О становлении филофагии (филофагизации) среди жуков (Coleoptera) / А. Г. Кирейчук // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 202.; под общ. ред. Г. С. Медведева – Л.: Зоологический институт АН СССР, 1989. – С. 147–182.
- Кирейчук, А. Г. Гималаи: регион реликтов и центр современных диверсификаций биоты на примере жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) / А. Г. Кирейчук // Российские Гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра; под ред. Л. Я. Боркина. – СПб: «Европейский дом», 2017. – С. 168–172.
- Кирейчук, А. Г. Первый мезозойский представитель подсем. Tenebrioninae (Coleoptera: Tenebrionidae) из Нижнего мела Исяня (Китай, пров. Ляонин) / А. Г. Кирейчук, М. В. Набоженко, А. Нель // Энтомологическое обозрение. – 2011. – Т. 90, вып. 3. – С. 548–552.
- Кривохатский, В.А. 2000. Использование выделов общей биогеографии для частных зоогеографических исследований на примере палеарктической фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) / В. А. Кривохатский, А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Т. 73, вып. 3. – С. 557–578.
- Криштофович, А. Н. Палеоботаника / А. Н. Криштофович. – Л.: Гостоптехиздат, 1957. – 650 с.
- Крыжановский, О. Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии (главным образом на материале по жесткокрылым насекомым) / О. Л. Крыжановский. – М.–Л.: Наука, 1965. – 419 с.

- Крыжановский, О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. / О. Л. Крыжановский. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 237 с.
- Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
- Медведев, Г. С. Типы ротовых аппаратов чернотелок (Tenebrionidae) Туркмении / Г. С. Медведев // Зоологический журнал. – 1959. – Т. 38, вып. 8. – С. 1214–1229.
- Медведев, Г. С. Мускулатура ротового аппарата и глотки пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Туркмении / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1960. – Т. 39, вып. 1. – С. 106–121.
- Медведев, Г. С. Новые формы чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) из Средней Азии / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. 1964. Т. 43, вып. 3. С. 651–661.
- Медведев, Г. С. Сем. Tenebrionidae — Чернотелки / Г. С. Медведев // Определитель насекомых европейской части СССР. Т.2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.–Л.: Наука, 1965. – С.356–381.
- Медведев, Г. С. Новые виды жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) из аридных районов СССР и Афганистана / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1970. – Т. 49, вып. 2. – С. 393–408.
- Медведев, Г. С. Новые виды жуков-чернотелок из Ирана / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1976. – Т. 55, вып. 4. – С. 889–902.
- Медведев, Г. С. Таксономическое значение антеннальных сенсилл жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) / Г. С. Медведев; под общ. ред. М. С. Гилярова // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т. 58. Морфологические основы систематики насекомых. Л.: Наука, 1977. – С. 61–86.
- Медведев, Г. С. Новые виды жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) из Средней Азии / Г. С. Медведев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 71. – Л.: Наука, 1978. – С. 50–52.
- Медведев, Г. С. Обзор жуков-чернотелок рода *Cylindronotus* Fald. (Coleoptera, Tenebrionidae) Казахстана и Средней Азии / Г. С. Медведев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 170. Л.: Наука, 1987а. – С. 99-104.
- Медведев, Г. С. Жуки-чернотелки рода *Zophohelops* Rtt. и близких родов (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии и Казахстана / Г. С. Медведев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 164. – Л.: Наука, 1987б. – С. 95–129.

- Медведев, Г. С. Новые виды жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) из пустынь Палеарктики / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 2004. – Т. 83, вып. 3. – С. 553–580.
- Медведев, Г. С. Эволюция и система жуков-чернотелок трибы *Blaptini* (Coleoptera, Tenebrionidae) / Г. С. Медведев // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Вып. 53. – СПб.: ЗИН РАН, 2001. – 332 с.
- Медведев, Г. С. Определитель жуков-чернотелок Туркменистана. / Г. С. Медведев, М.Г. Непесова. – Ашхабад: Ылым, 1985. – 180 с.
- Медведев, Г. С. Новые виды жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) из Туркмении и Каракалпакии / Г. С. Медведев, М. Г. Непесова // Энтомологическое обозрение. – Т. 64, вып. 2. – С. 358–362.
- Мордкович, В. Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири / В. Г. Мордкович. – Новосибирск: Наука, 1977. – 110 с.
- Набоженко, М. В. Новые данные о распространении жуков-чернотелок трибы *Helopini* (Coleoptera, Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Фауна Ставрополя. Сб. науч. работ. Вып. 10. – Ставрополь: СГУ, 2000а. – С. 50–56.
- Набоженко, М. В. Новые виды жуков-чернотелок рода *Cylindronotus* (Coleoptera, Tenebrionidae) с Северного Кавказа / М. В. Набоженко // Энтомологическое обозрение. – 2000б. – Т. 79, вып. 1. – С. 107–111.
- Набоженко, М. В. О системе трибы *Helopini* и обзор жуков-чернотелок родов *Nalassus* Mulsant и *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) Европейской части СНГ и Кавказа / М. В. Набоженко // Энтомологическое обозрение. 2001. – Т. 80, вып. 3. – С. 627–668.
- Набоженко, М. В. Жуки-чернотелки трибы *Helopini* (Coleoptera, Tenebrionidae) европейской части СНГ и Кавказа : дисс. ... канд. биол. наук : 03.02.05 / Набоженко Максим Витальевич. – СПб, 2002а. – 309 с.
- Набоженко, М. В. Новый род жуков-чернотелок трибы *Helopini* (Coleoptera, Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Вестник зоологии. – 2002б. – Т. 36, № 2. – С. 41-46.
- Набоженко, М. В. Жуки-чернотелки родов *Hedyphanes* Fischer и *Entomogonus* Solier (Coleoptera, Tenebrionidae: *Helopini*) Кавказа / М. В. Набоженко // Энтомологическое обозрение. – 2002в. – Т. 81, вып. 3. – С. 684–692.

- Набоженко, М. В. Новые синонимы в трибе Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Евразийский энтомологический журнал. – 2004а. – Т. 3, № 3. – С. 185–186.
- Набоженко, М. В. Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) в коллекции Э. Э. Баллиона (Сообщение 1. Подтриба Cyldronotina) / М. В. Набоженко // Известия музейного фонда им. А.А.Браунера. – 2004б. – Т. 1, № 3–4. – С. 1–6.
- Набоженко М.В. Межструктурные корреляции в эволюции жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2005а. – Т. 1, вып. 1. – С. 37–48.
- Набоженко, М. В. Распределение видов рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) в Абхазии / М. В. Набоженко // Горные экосистемы и их компоненты. Труды Международной конференции, 4–9 сентября 2005. Т. 2. – Нальчик: изд-во КБНЦ РАН, 2005б. – С. 38–40.
- Набоженко, М. В. Обзор рода *Ectromopsis* Antoine, 1948 (Coleoptera, Tenebrionidae) бывшего СССР / М. В. Набоженко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2005в. – Т. 1, вып. 2. – С. 123–128.
- Набоженко, М. В. Обзор иранских видов подрода *Helopocerodes* Reitter, 1922 рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Труды Русского энтомологического общества. Т. 77. СПб: изд-во ЗИН РАН, 2006а. – С. 245–249.
- Набоженко, М. В. Ревизия рода *Catomus* Allard, 1876 и сближаемых с ним родов (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны Кавказа, Средней Азии и Китая / М. В. Набоженко // Энтомологическое обозрение. – 2006б. – Т. 85, вып. 4. – С. 798–857.
- Набоженко М.В. Ландшафтно-биотопическое распределение и трофические связи жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) на Кавказе и в Предкавказье / М. В. Набоженко; под общ. ред. Г.Г. Матишова // Труды Южного научного центра Российской академии наук. Том 3. Биоразнообразие и трансформация горных экосистем Кавказа. – Ростов-на-Дону: изд-во ЮНЦ РАН, 2007а. – С. 242–252.

- Набоженко, М. В. Обзор рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae) Дагестана / М. В. Набоженко, Г.М. Абдурахманов // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2007б. – Т. 3, вып. 2. – 187–191.
- Набоженко, М. В. *Helops diabolinus* Brancsik, 1899 – новый синоним *Probaticus zoroaster* (Seidlitz, 1896) / М. В. Набоженко // Евразийский энтомологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 4. – С. 420.
- Набоженко, М. В. Жуки-чернотелки родов *Ectromopsis* Allard, 1876 и *Xanthomus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) – представители супралиторальных фаун древних и современных морских бассейнов / М. В. Набоженко // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке. Материалы международной научной конференции, Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г. – Санкт-Петербург: изд-во СПбГУ, 2011а. – С. 111.
- Набоженко, М. В. Новые виды рода *Armenohelops* Nabozhenko, 2002 (Coleoptera: Tenebrionidae) из Турции / М. В. Набоженко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2011. – Т. 7, вып. 2. – С. 135–138.
- Набоженко, М. В. Изучение ископаемых жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae): прогресс и перспективы / М. В. Набоженко // Материалы XIX Международной научной конференции с элементами научной школы молодых ученых «биологическое разнообразие Кавказа и юга России», посвященной 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, Заслуженного деятеля науки РФ, академика Российской экологической академии, профессора Гайирбега Магомедовича Абдурахманова (г. Махачкала, 4–7 ноября 2017 г.). Т. 2. – Махачкала: изд-во ДГУ, 2017. – С. 482–484.
- Набоженко, М. В. К вопросу о классификации и филогении трибы Helopini Latreille, 1802 и восстановление подтрибы Enoptorina Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2018. – Т. 14, вып. 2. – С. 181–186.
- Набоженко, М. В. Обзор рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae) Дагестана / М. В. Набоженко, Г.М. Абдурахманов // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2007. – Т. 3, вып. 2. – 187–191.

- Набоженко, М. В. Новые виды *Nalassus* Mulsant (Coleoptera, Tenebrionidae) из Грузии / М. В. Набоженко, М. Я. Джамбазишвили // Энтомологическое обозрение. – 2001. – Т. 80, вып. 1. – С. 90–95.
- Набоженко М.В., Новый вид и подрод рода *Toxicum* Latreille 1802 (Coleoptera, Tenebrionidae, Toxicini) с Дальнего Востока России / М. В. Набоженко, С. Н. Иванов // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 5. – С. 545–551.
- Набоженко, М. В. Новый род и вид жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) из Турции / М. В. Набоженко, Б. Кескин // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 4. – С. 840–844.
- Набоженко, М. В. Дизъюнктивный ареал *Odocnemis protinus* (Reitter, 1900) – первого представителя рода (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) в Иране / М. В. Набоженко, Б. Кескин // Юг России: экология, развитие. – 2013. – № 3. – С. 66–72.
- Набоженко, М. В. Молекулярно-генетические исследования жуков-чернотелок рода *Odocnemis* (Coleoptera: Tenebrionidae) / М. В. Набоженко, Б. Кескин, Н. Альпагут Кескин // 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, 2013. – С. 65.
- Набоженко М. В. Жизненные формы и стратегии чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) / М. В. Набоженко, Б. Кескин, С.В. Набоженко // Энтомологическое обозрение. – 2017. – Т. 96, вып. 3. – С. 436–450.
- Набоженко, М. В. Виды-вселенцы среди жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) / М. В. Набоженко, С. В. Колов // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2016. – Т. 12, вып. 1. – С. 109–110.
- Набоженко, М. В. Таксоцен чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) в экотоне «лес-степь» / М. В. Набоженко, Н. В. Лебедева, С. В. Набоженко, В. Д. Лебедев // Энтомологическое обозрение. – 2016. – Т. 95, вып. 1. – С. 137–152.
- Негробов О. П. Словарь эколога / О. П. Негробов, В. Д. Логвиновский, Ю. В. Яковлев. Воронеж: изд-во ВГУ, 2010. – 631 с.
- Непесова, М. Г. Жуки-чернотелки Туркмении (биология и экология) / М. Г. Непесова,– Ашхабад: Ылым, 1980. – 312 с.

- Никитский, Н. Б. Жуки-чернотелки (Coleoptera: Tenebrionidae) Московской области / Н. Б. Никитский // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2016. – Т. 12, вып. 1. – С. 117–130.
- Пирназаров, Б. П. Жуки-чернотелки Каракалпакской ССР : автореф. ... канд. биол наук : 03.02.05 / Б. П. Пирназаров. Л., 1972. – 28 с.
- Реймерс, Н. Ф. Природопользование: словарь-справочник. / Н. Ф. Реймерс. – М.: Мысль, 1990. – 637 с.
- Синицын, В. М. Палеогеография Азии / В. М. Синицын. – М.-Л.: АН СССР, 1962. – 266 с.
- Скопин, Н. Г. Материалы по фауне и экологии чернотелок (Col., Tenebr.) юго-восточного Казахстана / Н. Г. Скопин // Труды научно-исследовательского института защиты растений. – 1961. – Вып. 6. – С. 192–208.
- Скопин, Н. Г. Материалы по фауне чернотелок Мангышлака и северо-западного Устюрта / Н. Г. Скопин // Труды научно-исследовательского института защиты растений. – 1964. – Вып. 8. – С. 277–297.
- Скопин, Н. Г. Жуки-чернотелки южного Казахстана и их хозяйственное значение / Н. Г. Скопин // Труды казахского научно-исследовательского института защиты растений. – 1968. – Вып. 10. – С. 73–114.
- Стриганова, Б. Р. Питание почвенных сапрофагов / Б. Р. Стриганова. – М.: Наука, 1980. – 244 с.
- Таджибаев, М. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) низкогорий южного Таджикистана / М. Таджибаев // Энтомологическое обозрение. – 1972. – Т. 51, №2. – С. 274–281.
- Шванвич, Б. Н. Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомых / Б. Н. Шванвич. – М.-Л.: Советская наука, 1949. – 899 с.
- Яблоков-Хнзорян, С. М. Новые виды жесткокрылых из Армянской ССР и Нах. АССР / С. М. Яблоков-Хнзорян // Зоологический сборник. Вып. 10. Материалы по изучению фауны АрмССР. Вып. 3. – Ереван: изд-во Института зоологии АН АрмССР, 1957. – С. 153–183.
- Aalbu, R. L. The Tenebrionidae of California: A time sensitive snapshot assessment / R. L. Aalbu, A. D. Smith // ZooKeys. – 2014. – Iss. 415. – P. 9–22.

- Aalbu, R. L. The systematic status of *Amblycyphrus asperatus*, *Threnus niger*, *Pycnomorpha californica*, *Emmenastus rugosus*, and *Biomorphus tuberculatus* Motschulsky (Coleoptera: Tenebrionidae) / R.L. Aalbu, T. J. Spilman, K. W. Brown // Proceedings of the Entomological Society of Washington. – 1995. Vol. 97. – P. 481–488.
- Aalbu, R. L. 106. Tenebrionidae Latreille 1802. / R. L. Aalbu, C. A. Triplehorn, J. M. Campbell, K. W. Brown, R. E. Somerby, D. B. Thomas; editors R. H. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley, J. H. Frank // American beetles. Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. – Boca Raton: CRC Press, 2002. – P. 463–509.
- Ahrens, A. Fauna Insectorum Europae, Fasciculus II / A. Ahrens. – Halae: Car. Aug. Kümmerli, 1814. – 25 p., 25 pls.
- Akita, K. New or little known tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) from Japan (8) Two new species from Danjo-guntô and Ryukyu Islands / K. Akita, K. Masumoto // Entomological Review of Japan. – 2009. – Vol. 64. – P. 77–82.
- Akita K. New or little known tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) from Japan: (11) Description of seven new species, up-grading of a subspecies to the species rank, and a new distributional record of a species / K. Akita, K. Masumoto // Elytra, new series. – 2012. – Vol. 1. – P. 275–294.
- Alekseev V.I., Alekseev P.I. New approaches for reconstruction of the ecosystem of an Eocene Amber Forest / V. I. Alekseev, P. I. Alekseev // Biology Bulletin. – 2016. – Vol. 43, Iss. 1. – P. 75–86.
- Alekseev, V.I. A new fossil tenebrionid beetle of the tribe Palorini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Eocene Baltic Amber / V.I. Alekseev, M. V. Nabozhenko // The Coleopterists Bulletin. – 2015. – Vol. 69(mo4). – P. 127–130.
- Alekseev, V. I. *Palorus platycotyloides* sp. n., the second fossil representative of the tribe Palorini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Baltic Amber / V.I. Alekseev, M. V. Nabozhenko // Acta zoologica Bulgarica. – 2017. – Vol. 6, No 2. – 167–170.
- Aliquò, V. I coleotteri tenebrionidi della regione Iblea (Sicilia sudorientale) / V. Aliquò, P. Leo // Ente Fauna Siciliana, Noto. – 1999. – Vol. 5. – P. 49–84.
- Aliquò, V. I tenebrionidi dell'arcipelago Eoliano: nuovi dati faunistici e zoogeografici con descrizione di una nuova specie di *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera Tenebrionidae) / V. Aliquò, P. Leo, P. Lo Cascio // Naturalista siciliano, ser. IV. – 2006. – Vol. 30, No 2. – P. 293–314.

- Allard, E. Révision des Helopines vrais de Lacordaire / E. Allard // L'Abeille, Journal d'Entomologie. – 1876. – T. 14. – P. 1–80.
- Allard, E. Révision des Helopides vrais / E. Allard // Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. – 1877a. – Bd. 5. – P. 13–268.
- Allard, E. Description de quelques Hélopides nouveaux / E. Allard // Petites Nouvelles Entomologique. – 1877b. – Ann. 9, vol. 2. – P. 97–98.
- Aloquio, S. 2016. Redescription of immature stages and adults of *Nilio (Nilio) brunneus* (Coleoptera: Tenebrionidae: Nilioninae) / S. Aloquio, C. Lopes-Andrade // Zoologia. – Vol. 33, No 1. – P. e20150191.
- Alpagut Keskin N. Molecular systematic analyses of the *Odocnemis* Allard, 1876 species (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini) from Turkey / N. Alpagut Keskin, B. Keskin, A. Papandopoulou, A. Vogler // 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, 2012. – P. 12.
- Alpagut Keskin, N. Molecular and morphological evidence for two well supported *Nalassus* (Coleoptera, Tenebrionidae) lineages from Turkey / N. Alpagut Keskin, M. Nabozhenko, D. Şendoğan, B. Keskin // Abstracts of the International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions (13th ICZEGAR, 7–11 October 2015, Irakleio, Crete, Greece). – Irakleio: Hellenic Zoological Society, 2015. – P. 56.
- Ando, K. A systematic revision of the genus *Eucyrtus* and its complex / K. Ando. – Osaka: Ehime University, 2003. – 604 p.
- Ando, K. Contribution to the knowledge of Japanese Tenebrionidae (3) (Coleoptera) // K. Ando // Entomological Review of Japan. – 2006. – Vol. 61. – P. 29–32.
- Anşın, R. Floristic investigation on the natural cedar stands in Niksar and Erbaa / R. Anşın, M. Küçük // Proceeding of International Cedar Symposium (22–27 Oct. 1990 Antalya, Turkey). – Antalya, 1990. – P. 1–11.
- Antoine, M. Notes d'entomologie marocaine. XXVI. Le genre *Sabularius* Esc. / M. Antoine // Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc. – 1937. – Vol. 17. – P. 174–181.

- Antoine, M. Notes d'entomologie marocaine LII. Coléoptères nouveaux ou intéressants / M. Antoine // Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc. – 1951 (1949). – Vol. 29. – P. 311–321.
- Antoine, M. Notes d'entomologie marocaine LX. Sur quelques captures intéressantes (Coléopt. Carab. et Ténébr.) / M. Antoine // Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physique du Maroc. – 1954. – Vol. 34. – P. 199–209.
- Antoine, M. Notes d'entomologie marocaine LXII. Trois Ténébrionides nouveaux pour le Maroc / M. Antoine // Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physique du Maroc. – 1955. – Vol. 34. – P. 362–365.
- Antoine, M. Notes d'entomologie Marocaine XLIV. Matériaux pour l'étude des Helopinae du Maroc (Col. Tenebrionides) / M. Antoine // Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc. – 1949 (1945-1947). – Vol. 25–27. – P. 123–162.
- Ardoin P. Contribution à l'étude des Helopinae de France (Col. Tenebrionidae) / P. Ardoin // Annales de la Société Entomologique de France. – 1958. – Vol. 127. – P. 9–49.
- Atalay, I. The Effects of Mountainous Areas on Biodiversity: A Case Study from the Northern Anatolian Mountains and the Taurus Mountains / I. Atalay // Grazer Schriften der Geographie und Raumforschung. – 2006. – Vol. 41. – P. 17–26.
- Atalay I. Structural and distributional evaluation of forest ecosystems in Turkey / I. Atalay, R. Efe // Journal of Environmental Biology. – 2010. – Vol. 31. – P. 61–70.
- Ayme-Southgate, A. Characterization of the gene for mp20: a *Drosophila* muscle protein that is not found in asynchronous oscillatory flight muscle / A. Ayme-Southgate, P. F. Lasko, C. French, M. L. Pardue // The Journal of Cell Biology. – 1989. – Vol. 108. – P. 521–531.
- Batelka, J. A remarkable diversity of parasitoid beetles (Ripiphoridae) in Cretaceous amber, with a summary of the Mesozoic record of Tenebrionoidea / J. Batelka, M. S. Engel, J. Prokop // Cretaceous Research. – 2018. – Vol. 90. – P. 396–310.
- Bates, F. Descriptions of new genera and species of Heteromera / F. Bates // The Entomologist's Monthly Magazine. – 1870. – Vol. 6. – P. 268–275.
- Baudi di Selve, F. Coleotteri Tenebrioniti delle collezioni Italiane / F. Baudi di Selve // Bullettino della Società Entomologica Italiana. – 1877. Ann. 9. – P.25–54, 93–139.
- Baudi di Selve, F. Europaeae et circummediterraneae faunae Tenebrionidum specierum, quae Comes Dejean in suo Catalogo, editio 3e consignavit, ex ejusdem collectione in R. Taurinensi Museo asservata, cum auctorum hodiernae denominatione collatio. Pars altera,

- pars tertia / F. Baudi di Selve // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 1876a. – Bd. 20. – P. 1–74, 225–267.
- Baudi di Selve, F. Generis *Helopis* specierum methodicae dispositionis tentamen / F. Baudi di Selve // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 1876b. – Bd. 20, heft 2. – P. 269–281.
- Baudi di Selve, F. *Heteromerum* species ex Aegypto, Syria et Arabia / F. Baudi di Selve // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 1881. – Bd. 25. – P. 273–296.
- Bazzato, E. Nuovi dati corologici e biologici sull'endemismo sardo *Allardius sardiniensis* (Allard, 1877) (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae, Helopini) / E. Bazzato, R. Mura, M. G. Atzori, D. Cillo // *Revista gaditana de Entomología*. – 2016. – Vol. 7, iss. 1. – P. 17–24.
- Becker, G. Grundzüge der Insektensuccession in Pinus-Arten der Gebirge von Guatemala / G. Becker // *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. – 1955. – Bd. 37, heft 1. – P. 1–28.
- Bellavista, M. Forest-ecological aspects of the genus *Allardius* Ragusa, 1898 (Coleoptera Tenebrionidae) in Sicily and Sardinia / M. Bellavista, I. Sparacio // *Biodiversity Journal*. – 2012. – Vol. 3, iss. 4. – P. 487–492.
- Blackwelder, K. E. The prosthema or mandibular appendage / K. E. Blackwelder // *The Pan-Pacific Entomologist*. – 1934. – Vol. 10. – 1–113.
- Blaisdell, F. E. New Californian Coleoptera / F. E. Blaisdell // *Entomological News*. – 1895. – Vol. 6. – P. 235–238.
- Blaisdell, F. E. New species of Melyridae, Chrysomelidae and Tenebrionidae (Coleoptera) from the Pacific Coast, with notes on other species / F. E. Blaisdell // *Stanford University Publications, University Series, Biological Sciences*. – 1921. – Vol. 1. – P. 137–231.
- Blaisdell, F. E. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The Tenebrionidae / F. E. Blaisdell // *Proceedings of the California Academy of Sciences (Fourth Series)*. – 1923. – Vol. 12. – P. 201–288.
- Blaisdell, F. E. Expedition to Guadalupe Island, Mexico, in 1922 / F. E. Blaisdell // *Proceedings of the California Academy of Sciences (Fourth Series)*. – 1925 (1924). – Vol. 14. – P. 321–343.
- Blaisdell, F. E. A new species of *Helops* from Guadalupe Island (Coleoptera: Tenebrionidae) / F. E. Blaisdell // *The Pan-Pacific Entomologist*. – 1933. – Vol. 9. – P. 88–90.

- Blaisdell, F. E. Studies in the relationships of the sub-families and tribes of Tenebrionidae based on the primary genital characters, also descriptions of new species (Coleoptera) / F. E. Blaisdell // Transactions of the American Entomological Society. – 1939. – Vol. 65. – P. 43–60.
- Blaisdell, F. E. Contributions toward a knowledge of the insect fauna of Lower California. No. 7. Coleoptera: Tenebrionidae / F. E. Blaisdell // Proceedings of the California Academy of Sciences. – 1943. – Vol. 24. – P. 171–287.
- Blanchard, E. Notice sur les métamorphoses du *Helops laniger* / Blanchard E. // Guérin Magaz. Zool. – T. 7. – 1837. – P. 175.
- Blanchard, E. Histoire des insectes, traitant de leur moeurs et de leur metamorphoses en générale et comprenant une nouvelle classification fondée sur leur rapports naturelles. Trinité Complet d'Histoire Naturelle. Histoires des insectes. Tome second / E. Blanchard. – Paris: Firmin Didot Frères, 1845. – 524 pp., pls. 11–20.
- Bouchard, P. Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names / P. Bouchard, J. F. Lawrence, A. E. Davies, A. F. Newton // Annales zoologici. – 2005. – Vol. 55, iss. 4. – P. 499–530.
- Bouchard, P. First descriptions of Coelometopini pupae (Coleoptera: Tenebrionidae) from Australia, Southeast Asia and the Pacific region, with comments on phylogenetic relationships and antipredator adaptations / P. Bouchard, W. E. Steiner // Systematic Entomology. – 2004. – Vol. 29. – P. 101–114.
- Bousquet, Y. Catalogue of Tenebrionidae (Coleoptera) of North America / Y. Bousquet, D. B. Thomas, P. Bouchard, A. D. Smith, R. L. Aalbu, M. A. Johnston, W. E. Steiner Jr. // ZooKeys. – 2018. – Vol. 728. – P. 1–455.
- Brullé, G. A. IVEClasse. Insectes / G. A. Brullé. // Expedition scientifique de Morée. Section des sciences physiques. Tome III. 1. re partie. Zoologie. Deuxième Section. Des animaux articulés. – Paris et Strasbourg: F. G. Levrault, 1832. – P. 1-240.
- Buck, S.E. III. Insect fauna associated with Eastern Hemlock, *Tsuga canadensis* (L.), in the Great Smoky Mountains National Park. Master's Thesis / S.E. Buck. – Knoxville: University of Tennessee, 2004. – 76 p.
- Campbell, J. M. A revision of the genus *Lobopoda* (Coleoptera: Alleculidae) in North America and the West Indies. / J. M. Campbell. – Illinois biological monographs. Vol. 37. – Urbana: The university of Illinois press, 1968. – 203 p.

- Campbell, J. M. A Revision of the Alleculidae (Coleoptera) of Chile / J. M. Campbell // Revista Chilena de Entomología. – 1975. – Vol. 9. – P. 13–39.
- Canzoneri, S. Note sugli *Xanthomus* Muls. (Coleoptera, Tenebrionidae) / S. Canzoneri // Bollettino della Società entomologica italiana. – 1959a. – Vol. 89, No 9–10. – P. 145–148.
- Canzoneri, S. Contributo ad una migliore conoscenza del genere *Stenomax* Allard (Col. Tenebrionidae) / S. Canzoneri // Bollettino della Società entomologica italiana. – 1959b. – Vol. 89. – P. 148–159.
- Canzoneri, S. Note sistematiche e biogeografiche su alcuni Tenebrionidi nuovi o poco noti (IV contributo allo studio dei Tenebrionidi) / S. Canzoneri // Bollettino della Società entomologica italiana. – 1960. – Vol. 90. – P. 50–54.
- Canzoneri, S. Annotazioni su alcuni *Nalassus* / S. Canzoneri // Bollettino della Società entomologica italiana. – 1972. – Vol. 104. – P. 87–88.
- Castro Tovar, A. Una especie nueva de *Catomus* Allard, 1876 de España: *Catomus lopezi* n. sp. (Coleoptera, Tenebrionidae) / A. Castro Tovar // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). – 2015. – No 57. – P. 185–188.
- Castro Tovar, A. Aportación al conocimiento de los *Gunarus* Des Gozis, 1886 de España (Coleoptera: Tenebrionidae) / A. Castro Tovar // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa. – 2016. – No 58. – P. 29–32.
- Champion, G. C. A list of Tenebrionidae supplementary to the «Munich» catalogue / G. C. Champion // Mémoires de la Société Entomologique de Belgique. – 1895. – Vol. 3. – P. 5–264.
- Champion, G. C. Insecta. Coleoptera. Vol. IV. Part 1. Heteromera (part) / G. C. Champion // Biologia Centrali-Americana. – London: Taylor & Francis, 1887. – P. 265–352.
- Champion G.C. Insecta. Coleoptera. Vol. IV. Part 1. Heteromera (part) / G. C. Champion // Biologia Centrali-Americana. – London: Taylor & Francis, 1887. – P. 265–352.
- Champion G.C. Insecta. Coleoptera. Vol. IV. Part 1. Heteromera (part) / G. C. Champion // Biologia Centrali-Americana. – London: Taylor & Francis, 1893. – P. 525–572.
- Chang, H. L. First record of fossil comb-clawed beetles of the tribe Cteniopodini (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae) from the Jehol Biota (Yixian formation of China), Lower Cretaceous / H. L. Chang, M. Nabozenko, H. Y. Pu, L. Xu, S. H. Jia, T. R. Li // Cretaceous Research. – 2016. Vol. 57. – P. 289–293.

- Cifuentes-Ruiz P. A preliminary phylogenetic analysis of the New World Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) indicates the need for profound rearrangements of the classification / P. Cifuentes-Ruiz, S. Zaragoza-Caballero, H. Ochoterena-Booth, M.A. Morón // ZooKeys. – 2014. – Vol. 415. – P. 191–216.
- Crowson, R. A. The metendosternite in Coleoptera – a comparative study / R. A. Crowson // Transactions of the Royal Entomological Society London. – 1938. – Vol. 77, iss. 17. – P. 397–416.
- Crowson, R. A. The biology of Coleoptera / R. A. Crowson. – London: Academic press, 1981. xii + 802 p.
- Dajoz, R. Ténébrionides européens nouveaux ou peu connus (Coleoptera) / R. Dajoz // Cahiers des Naturalistes (N. S.). – 1984 (1983). – Vol. 39. – P. 89–92.
- Dajoz, R. Les coléoptères d'une dune du Big Bend National Park (Texas). Description de deux espèces nouvelles des genres *Neohelops* (Tenebrionidae) et *Cardiophorus* (Elateridae) (Coleoptera) / R. Dajoz // Nouvelle Revue d'Entomologie (Nouvelle Série). – 2001. – Vol. 17. – P. 355–363.
- Doyen, J. T. Familial and subfamilial classification of the Tenebrionoidea (Coleoptera) and a revised generic classification of the Coniontini (Tentyriidae) / J. T. Doyen // Quaestiones entomologicae. – 1972. – Vol. 8. – P. 357–376.
- Doyen, J. T. Tenebrionidae and Zopheridae of the Chamela Biological Station and vicinity, Jalisco, Mexico (Coleoptera) / J. T. Doyen // Folia Entomologica Mexicana. – 1990. – Vol. 77. – P. 211–276.
- Doyen, J. T. Cladistic Relationships among Pimeliine Tenebrionidae (Coleoptera) / J. T. Doyen // Journal of the New York Entomological Society. – 1993. – Vol. 101, iss. 4. – P. 443–514.
- Doyen, J. T. Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera) / J. T. Doyen, J. F. Lawrence // Systematic Entomology. – 1979. – Vol. 4. – P. 333–337.
- Doyen, J. T. Tenebrionidae from Dominican amber (Coleoptera) / J. T. Doyen, G. O. Poinar // Entomologica Scandinavica. – 1994. – Vol. 25. – P. 27–51.
- Doyen, J. T. Phenetic and cladistic relationships among tenebrionid beetles (Coleoptera) / J. T. Doyen, W. R. Tschinkel // Systematic Entomology. – 1982. – Vol. 7. – 127–183.

- Dudich, E. Über den Stridulationsapparat einiger Käfer / E. Dudich // Entomologische Blätter. – 1920. – Bd. 16, Heft 4–9. – S. 146–161.
- Dufts Schmid, C. E. Fauna Austriaca oder Beschreibung der österreichischen Insekten für angehende Freunde der Entomologie. Zweiter Theil. / C. E. Dufts Schmid. – Linz und Leipzig: K. K. priv. akademischen Kunst-, Musik- und Buchhandlung, 1812. – viii + 311+ [4] pp.
- Duman, J. G. The role of macromolecular antifreeze in the darkling beetle, *Meracantha contracta* / J. G. Duman // Journal of comparative physiology. – 1977a. – Vol. 115, iss. 2. – P. 279–286.
- Duman, J. G. Variations in macromolecular antifreeze levels in larvae of the darkling beetle, *Meracantha contracta* / J. G. Duman // Journal of experimental zoology. – 1977b. – Vol. 201, iss. 1. – P. 85–92.
- Emden, F. I. Larvae of British beetles. VI. Tenebrionidae / F. I. Emden // The Entomologist's monthly magazine. – 1947. – Vol. 83, No 6. – P. 154–171.
- Español, F. Misión científica E. Morales Agacino, Ch. Rungs y B. Zolotarevsky a Ifni y Sáhara Español. Tenebrionidae (Col.). 1.a parte / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1943. – Vol. 19. – P. 119–148.
- Español, F. Mas Tenebrionidos del Sahara Español (Col.) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1952. – Vol. 28. – P. 71–76.
- Español, F. Helopinae de la zona Mediterranea de Marruecos (Col. Tenebrionidae) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1953. – Vol. 29. – P. 71–83.
- Español, F. Los tenebrionidos (Col.) de Baleares / F. Español // Trabajos del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona (Nueva Seria Zoologia). – 1954. – Vol. 1. – P. 3–96.
- Español, F. Los Probaticus de España (Col. Tenebrionidae) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1956. – Vol. 32. – P. 83–123.
- Español, F. Contribución al estudio de los Stenohelops Ibericos (Col. Tenebrionidae) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1957. – Vol. 33. – P. 19–38.
- Español, F. Los Cylindronotini de la Peninsula Ibérica (Col. Tenebrionidae) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1961a. – Vol. 37. – P. 135–160.
- Español, F. Los *Nesotes* de España (Col. Tenebrionidae) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1961b. – Vol. 37. – P. 289–308.

- Español, F. Les Helopinae des Iles Baléares (Col. Tenebrionidae) / F. Español // Le peuplement des îles méditerranéennes et les problèmes de l'insularité. № 94. – Paris: Centre National Recherche Scientifique, 1961c. – P. 91–96.
- Español, F. Los *Nesotes* de Gran Canaria (Col. Tenebrionidae) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1962. – Vol. 38. – P. 339–346.
- Español, F. Más datos sobre los Helopinae de Marruecos (Col. Tenebrionidae) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1963. – Vol. 39. – P. 389–396.
- Español, F. Nuevas localizaciones de *Nalassus* ibéricos (Coleoptera, Tenebrionidae) / F. Español // Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biología). – 1974. – Vol. 72. – P. 213–217.
- Español, F. Sobre la presencia del género *Probatiscus* Seidl., 1896, en las Islas Baleares (Col. Tenebrionidae, Helopinae) / F. Español // Eos, Revista Española de Entomología. – 1980. – Vol. 56. – P. 107–110.
- Español, F. Les espècies del gènere *Gunarus* Gozis, de la col·lecció del Museu de zoologia de Barcelona (Col., Tenebrionidae, Helopinae) / F. Español, J. Comas // Miscellania Zoologica (Barcelona). – 1987. – Vol. 11. – P. 165–171.
- Español, F., Revisión de los *Catomus* ibéricos (Col., Tenebrionidae) / F. Español, A. Viñolas // Miscellania Zoologica (Barcelona). – 1986. – Vol. 10. – P. 181–184.
- Excoffier, L. Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data / L. Excoffier, P. E. Smouse, J. M. Quattro // Genetics. – 1992. – Vol. 131. – P. 479–491.
- Excoffier, L.G. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis / L. Excoffier, S. Schneider // Evolutionary Bioinformatics Online. – 2005. – No. 1. – P. 47–50.
- Fabricius, J. C. Systema entomologicae, systema insectorum classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus / J. C. Fabricius. – Flensburgi et Lipsiae: Libraria Kortii, 1775. – [32] + 832 pp.
- Fabricius, J. C. Species insectorum, exhibens eorum differentias specificas, synonyma auctorum, loca natalia, metamorphosis, adiectis observationibus, descriptionibus. Tom I. / J. C. Fabricius. – Hamburgi et Kilonii: Carol Ernest Bohnii, 1781. – viii +552 p.

- Fabricius, J. C. Mantissa insectorum sistens eorum species nuper detectas adiectis characteribus generis, differentiis specificis, emendationibus observationibus. Tom II. / J. C. Fabricius. – Hafniae: Christ. Gottl. Proft, 1787. – 382 p.
- Fabricius, J. C. Entomológica systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adiectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. Tom I. Pars II. / J. C. Fabricius. – Hafniae: Christ. Gottl. Proft., 1792. – 538 p.
- Fabricius, J. C. Supplementum entomologiae systematicae. / J. C. Fabricius. – Hafniae: Proft et Storch, 1798. – [2] + 572 p.
- Fabricius, J. C. Systema Eleutheratorum secundum ordines, genera, species adiectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. Tomus II. / J. C. Fabricius. – Kiliae: Bibliopolii Academici Novi, 1801. – 687 p.
- Fairmaire, L. Descriptions de coléoptères de l'Indo-Chine / L. Fairmaire // Annales de la Société Entomologique de France (ser. 6). – 1888. – Vol. 8. – P. 333–378.
- Faldermann, F. Fauna Entomologica Trans-Caucasica. Coleoptera. Pars II / F. Faldermann. – Moscou: Auguste Semen, 1837. – 433 p., 15 pls.
- Faldermann F. Fauna Entomologica Trans-Caucasica. Coleoptera. Pars III / F. Faldermann. – Moscou: Auguste Semen, 1838. – 338 p.
- Fancello, L. Descrizione della larva di *Catomus rotundicollis* (Guérin-Méneville, 1825), con chiave dicotomica aggiornata per il riconoscimento delle larve di terzo stadio degli Helopini paleartici (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae, Helopini) / L. Fancello // Estratto dagli Annali del Museo Civico di Storia Naturale “G. Doria”. – 2017. – Vol. 110. – P. 165–181.
- Ferrer, J. Unusual Teratology for a Tenebrionid: Antennal Schistomelia in *Euboeus granulatus* (Allard, 1876) (Coleoptera: Tenebrionidae) / J. Ferrer, J. Fernández López, Á. Fernández González, D. Fernandez, A. Torralba-Burrial // The Coleopterists Bulletin. 2014. – Vol. 68. – P. 139–142.
- Ferrer, J. New species of darkling beetles from Central America with systematic notes (Coleoptera: Tenebrionidae) / J. Ferrer, F. Ødegaard // Annales zoologici. – 2005. – Vol. 55, iss. 4. – P. 633–661.
- Ferrer, J. Contribution à l'étude des Tenebrionidae de Turquie (Insecta, Coleoptera) / J. Ferrer, L. Soldáti // Entomofauna. – 1999. – Vol. 20. – P. 53–92.

- Ferrer, J., The genus *Xanthomus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae), its evolutionary history and conservation significance / J. Ferrer, P. F. Whitehead // *Annales zoologici*. – 2002. – Vol. 52, iss. 3. – P. 383–401.
- Fischer von Waldheim, G. *Entomographia Imperii Rossici, sue Caesareae Majestati Alexandro I dicata*. Volume II / G. Fischer von Waldheim. – Mosquae: Auguste Semen, 1823. – Pl. XVIII-L [Coleoptera] + VI-XI [Lepidoptera].
- Fischer von Waldheim, G. *Entomographia Imperii Rossici. Auctoritate Societatis Caesareae Mosquensis naturae scrutatorum collecta et in lucem edita*. Volume I / G. Fischer von Waldheim. – Mosquae: Auguste Semen, 1820. – 17 pls [Coleoptera] + 9 pls.
- Fischer von Waldheim, G. *Lettre adressée au nom de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou, a l'un de ses membres M. le docteur Chrétien-Henri Pander, par Gotthelf Fischer de Waldheim, directeur de la Société; Contenant une notice sur un nouveau genre d'oiseau et sur plusieurs nouveaux insectes*. / G. Fischer von Waldheim. – Moscou: Auguste Semen, 1821. – 15 p.
- Freude, H. Zur Frage *Cylindronotus* (*Stenomax*) *lanipes* (L.), *aeneus* (Scop.), *incurvus* (KÜST.). (Col. Tenebrionidae) / H. Freude // *Mitteilungen der Münchner entomologischen Gesellschaft*. – 1950. – Bd. 40. – S. 237–242.
- Gebien, H. Pars. 15, 22 (1910), pars. 28, 37 (1911): Tenebrionidae, Trictenotomidae / H. Gebien // *Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio W. Junk editus a S. Schenkling*. Vol. 18. – Berlin: W. Junk, 1910–1911. – P. 1–740.
- Gebien, H. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905. No. V. Coleoptera, Heteromera: Tenebrionidae / H. Gebien // *Transactions of the Linnean Society London* (ser. 2). – 1922. – Vol. 18. – P. 261–324.
- Gebien, H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2, 3 / H. Gebien // *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*. – 1942. – Bd. 32. – P. 308–346 (706–744), 729–760 (745–777).
- Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 3 / H. Gebien // *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*. – 1943. – Bd. 33. – P. 399–430 (778–809), 895–926 (810–841).
- Germar, E. F. *Neue Insekten* / E. F. Germar // *Magazin der Entomologie*. 1813. – Bd. 1, Heft 1. – P. 114–133.

- Germar, E. F. Reise nach Dalmatien und in das Gebiet von Ragusa. Band 2. / E. F. Germar. – Leipzig und Altenburg: F. A. Brockhaus, 1817. – xii + 323 p., 8 pls, 2 maps.
- Germar, E. F. Insectorum protogaeae specimen sistens insecta carbonum fossilium. Fauna Insectorum Europae. Fasc. 19. / E. F. Germar. – Halae: C.A. Kümmelii, 1837. – 27 p., 25 pls.
- Gilyarov, M. S. Die Larve von *Hedyphanes seidlitzi* Reitter und die Unterschiede der Larven einiger Gattungen der paläarktischen Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. S. Gilyarov, J. A. Svetova // Beiträge zur Entomologie. – 1963. – Bd. 13. – S. 327–334.
- Green, J. The food of *Cylindronotus laevioctostriatus* (Goeze) (Col., Tenebrionidae) and its larva / J. Green // Entomologist's Monthly Magazine. – 1951. – Vol. 87. – P. 19.
- Grimm, R. Die Fauna der Ägais-Insel Santorin. Teil 2 Tenebrionidae (Coleoptera) / R. Grimm // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Série A (Biologie). – 1981. – Vol. 348. – P. 1–14.
- Grimm, R. Tenebrioniden von der Insel Zypern (Insecta: Coleoptera) / R. Grimm // Biocosme Mésogéen. – 1991. – Vol. 8. – P. 15–49.
- Grimm, R. The genus *Neopachypterus* Bouchard, Löbl & Merkl in Thailand, with descriptions of five new species (Coleoptera: Tenebrionidae: Opatrini) / R. Grimm // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. – 2014. – Vol. 104. – P. 85–92.
- Haupt, H. Die Käfer (Coleoptera) aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales / H. Haupt // *Geologica*. – 1950. – Bd. 6. S. 1–168.
- Hayashi, N. A contribution to the knowledge of the larvae of Tenebrionidae occurring in Japan (Coleoptera: Cucujoidea) / N. Hayashi // *Insecta Matsumurana*. – 1966. – Vol. 1. – 41 p.
- Heer, O. Die Insektenfauna der Tertiargebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Erste Theil. Kaefer. Neue Denkschriften der Allgemeinen / O. Heer // Schweizerischen Gesellschaft fuer die Gesammten Naturwissenschaften. – 1847. – Vol. 8. – S. 1–230 + 8 pls.
- Heer, O. Die Urwelt der Schweiz / O. Heer. – Zürich: Schulthess, 1865. – 622 s. + 11 taf.
- Heer, O. Primitiae florum fossilium sachalinensis / O. Heer // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg, VIIe Série. – 1878. – T. 25, iss. 7. – P. 1–61.
- Heer, O. Ueber die fossilen Insekten Grönlands / O. Heer // Die fossile Flora Grönlands 2; O. Heer, ed. – Zurich: Wurster J. & Co, 1883. – S. 143–148.

- Heyden, C., von. Fossile Insekten aus der Rheinischen Braunkohle / C. Heyden von // Palaeontographica. – 1859. – Bd. 8. – P. 1–15.
- Heyden, C. von. Käfer und Polypen aus der Braunkohle des Siebengebirges / C. Heyden von, L. Heyden von // Palaeontographica. – 1866. – Bd. 15. – P. 131–156.
- Heyden, L. von. Beiträge zur Coleopteren-Fauna von Turkestan namentlich des Alai-Gebirges / L. Heyden von, G. Kraatz // Deutsche entomologische Zeitschrift. – 1886. – Bd. 30. – S. 189–190.
- Heyden, L. von. Käfer um Samarkand von Haberhauer / Heyden von, G. Kraatz // Deutsche entomologische Zeitschrift. – 1882. – Bd. 26, Heft 2. – S. 297–338.
- Heyden, L. von. Catalogus Coleopterorum Europae et Caucasi. Editio tertia. / L. Heyden, E. Reitter, J. Weise. – Berlin: Libraria Nicolai, 1883. – 228 p.
- Heyden L. von. Catalogus Coleopterorum Europae, Caucasi et Armeniae rossicae / L. Heyden, E. Reitter, J. Weise. – Mödling: E. Reitter, 1891. – 420 p.
- Heyden, L. Catalogus Coleopterorum Europae, Caucasi et Armeniae Rossicae. Editio secunda / L. Heyden, E. Reitter, J. Weise. – Berlin, Paskau, Caen, 1906. – 4 p. + 774 columns.
- Hieke, F. Die Bernstein-Käfer des Museums für Naturkunde, Berlin (Insecta, Coleoptera) / F. Hieke, E. Pietrzeniuk // Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. – 1984. – Bd. 60, Heft. 2. – S. 297–326.
- Hope, F. W. The coleopterist's manual, part the third, containing various families, genera, and species, of beetles, recorded by Linneus and Fabricius. Also, descriptions of newly discovered and unpublished insects / F. W. Hope. – London: J.C. Bridgewater and Bowdery & Kerby, 1840. – 191 p.
- Horn, G. E. Contributions to the coleopterology of the United States. (No. 4) / G. E. Horn // Transactions of the American Entomological Society. – 1885. – Vol. 12. – P. 128–162.
- Horn, G. E. The Coleoptera of Baja California / G. E. Horn // Proceedings of the California Academy of Sciences (Series 2). – 1894. – Vol. 4. – P. 302–449.
- Horn, G. E. Contributions to the coleopterology of the United States, No. 2 / G. E. Horn // Transactions of the American Entomological Society. – 1878. – Vol. 7. – P. 51–60.
- Horn, G. E. Contributions to the coleopterology of the United States, No. 3 / G. E. Horn // Transactions of the American Entomological Society. – 1880. – Vol. 8. – P. 139–154.
- Horn, G. E. Descriptions of new species of United States Coleoptera / G. E. Horn // Transactions of the American Entomological Society. – 1874. – Vol. 5. – P. 20–43.

- Horn, G. E. On the revision of the Tenebrionidae of America, north of Mexico / G. E. Horn // Transactions of the American Philosophical Society. – 1870. – Vol. 14. – P. 253–404.
- Hörschemeyer, T. Ein fossiler Tenebrionide *Ceropria? messelense* n. sp. (Coleoptera: Tenebrionidae: Diaperinae) aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt / T. Hörschemeyer // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. – 1994. – Bd. 170. – P. 75–83.
- Hsiao, Y. The first fossil wedge-shaped beetle (Coleoptera, Ripiphoridae) from the middle Jurassic of China / Y. Hsiao, Y. L. Yu, C. S. Deng // European Journal of Taxonomy. – 2017. – Vol. 277. – P. 1–13.
- Iablokoff-Khnzorian, S. M. Bemerkungen über einige Reiter'sche Typen aus dem Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museum (Coleoptera) / S. M. Iablokoff-Khnzorian // Rovartani közlemények. – 1964. – T. 17, No. 20. – P. 293–315.
- Jímenez, E. Coleopteros asociados al pino (*Pinus oocarpa*) / E. Jímenez, J.-M. Maes // Revista Nicaraguense de Entomología. – 2005. – Vol. 65, suppl. 3. – P. 1–77.
- Kaszab, Z. Über die von Herrn J. Klapperich in der chinesischen Provinz Fukien gesammelten Tenebrioniden (Coleoptera) / Z. Kaszab // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici (S. N.). – 1954. – Vol. 5. – P. 248–264.
- Kaszab, Z. Über die Tenebrioniden einiger japanischen Inseln (II) / Z. Kaszab // Entomological Review of Japan. – 1964. – Vol. 17. – P. 1–10.
- Kaszab, Z. Tenebrionidae und Meloidae (Coleoptera) aus Nord-Korea, gesammelt von M. Mroczkowski und A. Riedel im Jahre 1965 / Z. Kaszab // Annales Zoologici. – 1968. – Vol. 26. – P. 7–14.
- Kaszab, Z. Angaben zur Kenntnis der Tenebrioniden Nordvietnams (Coleoptera) / Z. Kaszab // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. – 1980. – Vol. 72. – P. 169–221.
- Kendall, D. E. The structure of defence glands in some Tenebrionidae and Nilionidae (Coleoptera) / D. E. Kendall // Transactions of the Entomological Society of London. – 1974. – Vol. 125, iss. 4. – P. 437–487.
- Kergoat, G. L. Cretaceous environmental changes led to high extinction rates in a hyperdiverse beetle family / G. L. Kergoat, P. Bouchard, A. L. Clamens, J. L. Abbate, H. Jourdan, R. Jabbour-Zahab, G. Genson, L. Soldati, F.L. Condamine // BMC Evolutionary Biology. – 2014a. – Vol. 14. – P. 1–13.

- Kergoat, G.J. Higher-level molecular phylogeny of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionoidea, Tenebrionidae) / G.J. Kergoat, L. Soldati, A.-L. Clamens, H. Jourdan, R. Zahab, G. Genson, P. Bouchard, F.L. Condamine // *Systematic Entomology*. – 2014b. – Vol. 39. – P. 486–499.
- Keskin, B. First record of *Xanthomus* cf. *ovulus* Seidlitz, 1895 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkey / B. Keskin, J. Ferrer // *Zoology in the Middle East*. – 2006. – Vol. 39. – P. 114–116.
- Keskin, B. A new species and new records of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey / B. Keskin, M.V. Nabozhenko // *Annales zoologici*. – 2010. – Vol. 60, No 1. – P. 23–28.
- Keskin, B. Review of the genus *Odocnemis* Allard, 1876: *O. korbi* species-group (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) / B. Keskin, M.V. Nabozhenko // *Annales zoologici*. – 2011. – Vol. 61, No. 2. – P. 339–354.
- Keskin, B. *Idahelops alpagutae* (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini): a new genus and species from the Aegean region of Turkey / B. Keskin, M.V. Nabozhenko // *Zootaxa*. – 2012. – Vol. 3207. – P. 63–67.
- Keskin B. The new genus *Taurohelops* (Coleoptera: Tenebrionidae) from Anatolia, Turkey / B. Keskin, M.V. Nabozhenko // *The Coleopterists Bulletin*. – 2015. – Vol. 69(mo4). – P. 83–92.
- Keskin, B. *Odocnemis anatolicus* Pic, 1899 (Tenebrionidae, Helopini) tür grubunun moleküler filogenisi / B. Keskin, N. Alpagut-Keskin, M. Nabozhenko, E. Göncü, G. Turgay İzzetoğlu // 21. Ulusal Biyoloji Kongresi. (İzmir, 2–7 July, 2012). – Izmir: Ege University Publishers, 2012.
- Keskin, B. Phylogeography of *Odocnemis aegaeica* Nabozhenko et Keskin, 2016 species group / B. Keskin, M. Nabozhenko, N. Alpagut Keskin, A. Papadopoulou // 5th International Tenebrionoidea Symposium (March 5-6th 2018 Prague, Czech Republic). – Prague: National Museum Prague, 2018a. – P. 22.
- Keskin, B. Is *Turkonalassus* Keskin, Nabozhenko et Keskin, 2017 (Tenebrionidae, Helopini) a new genus? A molecular insight! / B. Keskin, D. Sendogan, M. Nabozhenko, N. Alpagut Keskin // 5th International Tenebrionoidea Symposium (March 5-6th 2018 Prague, Czech Republic). – Prague: National Museum Prague, 2018b. – P. 9–10.

- Keskin, B. *Eustenomacidius egeuniversitatis* sp.n. – the first record of the tenebrionid genus in Turkey / B. Keskin, M. Nabozhenko, N. Alpagut Keskin // Turkish Journal of Zoology. – 2017a. – Vol. 41, iss. 2. – P. 237–240.
- Keskin, B. Taxonomic review of the genera *Nalassus* Mulsant, 1854 and *Turkonalassus* gen. nov. of Turkey (Coleoptera: Tenebrionidae) / B. Keskin, M. Nabozhenko, N. Alpagut Keskin // Annales zoologici. – 2017b. – Vol. 67, iss. 4. – P. 725–747.
- Khondkarian, S. O. Lithological-Paleogeographic maps of Parathetys. Map 9. Latest Miocene 6,1-5,7 Ma / S. O. Khondkarian, I. G. Shcherba, S. V. Popov, K. Gürs, Ju. I. Iosifova, T. V. Jakubovskaja, C. Kovac, I. Magyar, T.N. Pinchuk, A.S. Zastrozhnov. – Moscow – Frankfurt am Main: Paleontological Institute RAS – Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, 2004. – 51 pls.
- Kirejtshuk, A. G. A new species of the genus *Pentaphyllus* Dejean, 1821 (Coleoptera, Tenebrionidae, Diaperinae) from the Baltic Amber and check-list of the Fossil Tenebrionidae / A. G. Kirejtshuk, O. Merkl, F. Kernegger // Zoosystematica Rossica. – 2008. – Vol. 7, iss. 1. – P. 131–137.
- Kirejtshuk, A. G. New genus and species of the tribe Opatrini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) from the Lowermost Eocene amber of Paris Basin / / A. G. Kirejtshuk, M. V. Nabozhenko, A. Nel // Труды Зоологического института РАН. – 2010. – Vol. 314, iss. 2. – P. 191–196.
- Klebs, R. Über Bernsteineinschlüsse in allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung / R. Klebs // Schriften der Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft. – 1910. – Bd. 51. – S. 217–242.
- Kohlman-Adamska, A. A graphic reconstruction of an „amber“ forest. The amber treasure trove. Part I. / A. Kohlman-Adamska // The Tadeusz Giecwicz's collection at the Museum of the Earth. Documentary Studies. No 18. – Warsaw: Polish Academy of Sciences, 2001. – P. 15–18.
- Koch, C. Wissenschaftliche Ergebnisse der entomologischen Expedition seiner Durchlaucht des Fürsten A. della Torre e Tasso nach Aegypten und auf der Halbinsel Sinai. VII. Tenebrionidae (Coleoptera) / C. Koch // Bulletin de la Société Royale Entomologique d'Egypte. – 1935. – Vol. 19. – P. 2–111.
- Koch, C. Wissenschaftliche Ergebnisse über die während der Expedition Seiner Durchlaucht des Fürsten Alessandro C. della Torre e Tasso in Lybien aufgefundenen Tenebrioniden /

- C. Koch // Pubblicazioni del Museo Entomologico "Pietro Rossi" Duino. – 1937. – Vol. 2. – P. 285–500.
- Kotthoff, U. Late Eocene to middle Miocene (33 to 13 million years ago) vegetation and climate development on the North American Atlantic Coastal Plain (IODP Expedition 313, Site M0027) / U. Kotthoff, D. R. Greenwood, F. M. G. McCarthy, K. Müller-Navarra, S. Prader, S. P. Hesselbo // *Climate of the Past*. – 2014. – Vol. 10. – P. 1523–1539.
- Krishnan, J. U. Discovery of elytral thermo-receptor sensilla in three species of coleopterans - a comparative morphology study / J. U. Krishnan, Ch. A. Jayaprakas, N. R. Lekshmi, G. Ajesh // *International Journal of Entomological Research*. – 2017. – Vol. 5, No 1. – P. 11–16.
- Krynicky, I. Adenda et nonnulla synonyma Rosiae meridionalis Coleopterorum / I. Krynicky // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. – 1834. – T. 7. – P. 166–173.
- Krynicky, I. Enumeratio Coleopterorum Rossiae meridionalis et praecipue in Universitatis Caesariae Charkoviensis circulo obvenientium, quae annorum 1827-1831 spatio observavit / I. Krynicky // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. – 1832. – T. 5. – P. 65–179, 2 pls.
- Kulzer, H. Die Helopinen des antarktischen Gebiets (Col. Tenebr.) / H. Kulzer // *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey*. – 1963. – Vol. 14. – P. 600–629.
- Küster, H. C. Die Käfer Europa's. Nach der Natur Beschrieben. Heft 2 / H. C. Küster. – Nürnberg: Bauer & Raspe, 1845. – [4] + 100 sheets, 2 pls.
- Küster, H. C. Die Käfer Europa's. Nach der Natur Beschrieben. Heft 7. / H. C. Küster. – Nürnberg: Bauer & Raspe, 1846. – [4] + 100 sheets, 2 pls.
- Küster, H. C. Die Käfer Europa's. Nach der Natur Beschrieben. Heft 20. / H. C. Küster. – Nürnberg: Bauer & Raspe, 1850. – [4] + 100 sheets, 2 pls.
- Küster, H. C. Die Käfer Europa's. Nach der Natur Beschrieben. Heft 21. / H. C. Küster. – Nürnberg: Bauer & Raspe, 1850. – [4] + 100 sheets, 2 pls.
- Küster, H. C. Die Käfer Europa's. Nach der Natur Beschrieben. Heft 22. / H. C. Küster. – Nürnberg: Bauer & Raspe, 1851. – [4] + 100 sheets, 3 pls.
- Lacordaire, J. T. Histoire naturelle des insectes. Genera des coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposes jusqu'ici dans ce ordre d'Insectes. Tome

- Cinquieme / J. T. Lacordaire. – Paris: Librairie Encyclopédique de Roret, 1859. – P. 1–400 (premiere partie), P. 401–750 (seconde partie).
- Lagar, A. *Stenohelops barcinensis* sp. n. de Barcelona (España) (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini) / A. Lagar, J. Fresneda // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). – 2014. – No 55. – P. 93–99.
- Laporte de Caumont de Castelnau, F. L. N. Histoire naturelle des insectes coléoptères; avec une introduction renfermant l'anatomie et la physiologie des animaux articulés, par M. Brullé. Tome deuxième / F. L. N. Laporte de Caumont de Castelnau. – Paris: P. Duménil, 1840. – 563 + [1] pp., pls 20–37.
- Larsson, S. G. Baltic Amber – a Palaeological Study. Entomonograph. Vol. 1. / S. G. Larsson. – Klampenborg: Scandinavian Science Press Ltd, 1978. – 192 p.
- Latreille, P. A. Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes. Ouvrage faisant suite a l'histoire naturelle générale et particulière, composée par Leclerc de Buffon, et rédigée par C. S. Sonnini, membre de plusieurs sociétés savantes. Families naturelles des genres. Tome troisième / P. A. Latreille. – Paris: F. Dufart, 1802. – xii + 13-467 + [1] p.
- Latreille P. A. Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata. Tomus secundus / P. A. Latreille. – Parisiis et Argentorati: Amand Koénig, 1807. 280 p.
- Latreille P. A. Considerations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des crustacés, des arachnides, et des insectes; avec un tableau méthodique de leurs genres, disposes en families. / P. A. Latreille. – Paris: F. Schoell, 1810. 444 p.
- Latreille P. A. Suite et fin des insectes / P. A. Latreille // Cuvier, G. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction l'anatomie comparée. Nouvelle edition, revue et augmentée. Tome V. – Paris: Deterville, 1829. – xxii + 556 p.
- Lawrence, J. F. The taxonomic position of the genus *Petria* Semenow (Coleoptera: Alleculidae) / J. F. Lawrence // Breviora. – 1971. – Vol. 380. – P. 1–9.
- Le Page, B. A. The evolution, biogeography and palaeoecology of the Pinaceae based on fossil and extant representatives / B. A. Le Page // Acta Horticulturae. – 2003. – Vol. 615. – P. 29–52.

- LeConte, J. L. Catalogue of the Coleoptera of Fort Tejon, California / J. L. LeConte // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1859. – Vol. 11. – P. 69–90.
- LeConte, J. L. Description of new species of Coleoptera, chiefly collected by the United States and Mexican Boundary Commission, under Major W.H. Emory, U.S.A. / J. L. LeConte // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1858. – Vol. 10. – P. 59–89.
- LeConte, J. L. Descriptions of new species of Coleoptera, from California / J. L. LeConte // Annals of the Lyceum of Natural History of New York. – 1851. – Vol. 5. – P. 125–184.
- LeConte, J. L. New species of Coleoptera inhabiting the Pacific district of the United States / J. L. LeConte // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1861. – Vol. 13. – P. 338–359.
- LeConte, J. L. New species of North American Coleoptera. Prepared for the Smithsonian Institution. Part I / J. L. LeConte // Smithsonian Miscellaneous Collections. – 1866. No. 167. – P. 87–177.
- LeConte, J. L. Report upon the insects collected on the survey / J. L. LeConte // Part III. Zoological report. Reports of explorations and surveys, to ascertain the most practicable and economical route for a railroad from the Mississippi River to the Pacific Ocean. Volume XII. Book II. – Washington: Thomas H. Ford, 1857. – P. 1–72 (+ 2 pls).
- Leo, P. Un nuovo *Stenohelops* Reitt. della Sardegna (Coleoptera Tenebrionidae Helopinae) / P. Leo // Bollettino della Società Entomologica Italiana. – 1980. – Vol. 112. – P. 36–39.
- Leo, P. *Nalassus genei melonii* ssp. nov., dell'isola di San Pietro (Sardegna sud-occidentale) (Coleoptera Tenebrionidae) / P. Leo // Doriana. – 1982. – Vol. 5, No 246. – P. 1–4.
- Leo, P. Le popolazioni italiane di *Nalassus aemulus* (Küster) e descrizione di una nuova razza della Sardegna (Coleoptera Tenebrionidae Helopinae) / P. Leo // Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona. – 1985. – Vol. 12. – P. 141–148.
- Leo, P., Un nuovo genere di Helopini della Grecia (Coleoptera, Tenebrionidae) / P. Leo, A. Liberto // Fragmenta Entomologica. – 2003(2002). – P. 299–309.
- Lewis, G. On the Tenebrionidae of Japan / G. Lewis // The Annals and Magazine of Natural History (6). – 1894. – Vol. 13. – P. 377–400, 465–485, pl. XIII.

- Li D. Zhang, K. The external and internal structures of *Amphizoa davidi* Lucas (Coleoptera, Amphizoidae), using X-ray phase contrast microtomography / K. Li D. Zhang, X. Li, P. Zhu, C. Xu, Zh. Wu, H. Zhou // *Zootaxa*. – Vol. 3963, iss. 3. – P. 335–368.
- Libbrecht, M.-B. A propos des Ténébrionidés de la Faune Belge / M.-B. Libbrecht // *Bulletin & Annales de la Société entomologique de Belgique*. – 1987. – Vol. 123. – P. 119–130.
- Liberto, A. Una nuova Halammobia del Peloponneso e nuovi dati faunistici sui tenebrionidi della Grecia (Coleoptera, Tenebrionidae) / A. Liberto, P. Leo // *Fragmenta entomologica*. – 2006. – Vol. 38, iss. 2. – P. 251–277.
- Linnaeus, C. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Ed. Decima, Reformata* / C. Linnaeus. – Holmiae: Laurentii Salvii, 1758. – [5] + 6-823 + [1] p.
- Liu, H.-Yu. A new species of the genus *Catomus* Allard from China (Coleoptera, Tenebrionidae) / H.-Yu Liu, G.-D. Ren // *Acta zootaxonomica Sinica*. – 2010. – Vol. 35, No 1. – P. 71–73.
- Lucas, P. H. Essai sur les animaux articulés qui habitent l'île de Crete / P. H. Lucas // *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée* (2). – 1854. – Vol. 6. – P. 28–44.
- Lucas, P. H. Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842 publiée par ordre du gouvernement et avec le concours d'une Commission Académique. Sciences physiques Zoologie. Vol. II. Histoire naturelle des animaux articulés. Cinquième classe. Insectes. Premier ordre. Les coléoptères. / P. H. Lucas. – Paris: Imprimerie Nationale, 1846-1847. – 590 pp., 47 pls.
- Mai, D. H. *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas* / D. H. Mai. – Jena, Stuttgart and New York: Gustav Fischer Verlag, 1995. – 681p.
- Marcuzzi, G. One new species and two new subspecies of Tenebrionidae (Coleoptera) of the West Indies, with new distributional data for other species of this family / G. Marcuzzi // *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*. – 2001. – Vol. 29, No 4. – P. 249–253.
- Marseul, S. A. de. Coléoptères du Japon recueillis par M. Georges Lewis [sic: George Lewis]. Énumération des Hétéromères avec la description des espèces nouvelles / S. A. Marseul de // *Annales de la Société Entomologique de France* (5). – 1876. – Vol. 6. – P. 93–142.
- Masumoto, K. Tenebrionidae of Formosa (2) / K. Masumoto // *Elytra*. – 1981. – Vol. 9. – P. 15–52.

- Masumoto, K. Notes and descriptions of Japanese Tenebrionidae, VI / K. Masumoto // Entomological Review of Japan. – 1993. – Vol. 48. – P. 127–136.
- Masumoto, K. Two new tenebrionid species (Coleoptera) from the Ryukyu Islands / K. Masumoto // Japanese Journal of Entomology. – 1996. – Vol. 64. – P. 211–214.
- Masumoto, K. New tenebrionid beetles from East Asia (Coleoptera, Tenebrionidae) / K. Masumoto // Japanese Journal of Systematic Entomology. – 1998. – No 4. – P. 305–319.
- Masumoto, K. New or little-known tenebrionid species from Japan (Part 1) / K. Masumoto, K. Akita // Entomological Review of Japan. – 2001. – Vol. 56. – P. 15–22.
- Masumoto, K. New or little known tenebrionid beetles (Coleoptera) from Taiwan. (14). Descriptions of five new *Tarpela* species (Tenebrioninae, Helopini) with a diagnostic key to all the Taiwanese species / K. Masumoto, K. Akita, C.-F. Lee // Elytra, New Series. – 2017. – Vol. 7, No. 2. – P. 445–455.
- Masumoto, K. New or little known tenebrionid species from Japan (Part 5). A new species belonging to a new genus (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) / K. Masumoto, K. Ando, K. Akita // Entomological Review of Japan. – 2006. – Vol. 61. – P. 33–38.
- Matthews, E. G. Tenebrionid Beetles of Australia: Descriptions of Tribes, Keys to Genera, Catalogue of Species / E. G. Matthews, P. Bouchard. – Canberra: Australian Biological Resources Study, 2008. – 410 p.
- Matthews, E. G. 11.14. Tenebrionidae Latreille, 1802 / E.G. Matthews, J. F. Lawrence, P. Bouchard, W. E. Steiner, Jr. Ślipiński, S. A. Ślipiński // Handbook of zoology. Arthropoda: Insecta. Part 38. Coleoptera, beetles. Vol. 2. Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). – Berlin: Walter de Gruyter, 2010. – P. 574–659.
- Ménétriés, E. Catalogue raisonné des objets de zoologie recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse entrepris par l'ordre de S. M. l'Empereur. Académie des Sciences / E. Ménétriés. – St.-Petersbourg, 1832. – xxxiii + 272 + iv + (1) p.
- Ménétriés, M. Descriptions des Insectes recueillis par feu M. Lehmann / E. Ménétriés // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg, Sixième série. – 1848. – T. 8, pt.2, livr. 1/2. – P. 17–66.

- Mifsud D. Tenebrionids associated with sandy shores in the Maltese islands (Coleoptera, Tenebrionidae) / D. Mifsud // The Central Mediterranean Naturalist. – 1999. – Vol. 3, No. 1. – P. 23–26.
- Motschulsky, V. de. Remarques sur la collection de Coléoptères Russes de Victor de Motschulsky / V. Motschulsky, de. // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1845. – T. 18. – P. 3–127.
- Muir, F. Notes on the ontogeny of the genital tubes in Coleoptera / F. Muir // Psyche. – 1915. – Vol. 22, iss. 5. – P. 147–152.
- Muir, F. Notes on the ontogeny and morphology of the male genital tube in Coleoptera / F. Muir // Transactions of the Entomological Society of London. – 1918. – Vol. 66, iss. 1–2. – P. 223–229.
- Mulsant, E. Histoire naturelle des coléoptères de France. Latigènes / E. Mulsant. – Paris: L. Maisson, 1854. – 396 + 2 p.
- Mulsant, E., Description d'une espèce nouvelle d'Helops / E. Mulsant, A. Godart // Opuscules Entomologiques. – 1855a. – Vol. 6. – P. 83–86.
- Mulsant, E., Description d'une espèce nouvelle d'Helops / E. Mulsant, A. Godart // Annales de la Société Linnéenne de Lyon (N. S.). – 1855b. – Vol. 2. – P. 153–156.
- Mulsant, E. Description de trois espèces nouvelles de coléoptères / E. Mulsant, A. Godart // Opuscules Entomologiques. – 1870. – Vol. 14. – P. 49–53.
- Mulsant, E. Première série de coléoptères nouveaux ou peu connus / E. Mulsant, A. Wachanru // Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Classe des Sciences. – 1853. – Vol. 2. – P. 1–17.
- Nabozhenko, M. V. Taxonomic notes on the genus *Zophohelops* Reitter, 1901 with description of new species from Tadzhikistan and new genus *Pseudoprobaticus* gen. n. (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Annales Zoologici. – 2001. – Vol. 51, No 4. – P. 511–515.
- Nabozhenko, M. V. New synonymy and new species of the genus *Hedyphanes* Fischer de Walheim, 1922 (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2005. – Vol. 51, No 4. – P. 349–355.
- Nabozhenko, M. V. Taxonomic structure and relationships of the genus *Cylindrinotus* Faldermann, 1837 (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Cahier Scientifiques. – 2006. – No. 10. – P. 143–146.

- Nabozhenko, M. V. Taxonomic notes on the genus *Catomus* Allard, 1876 (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) with description of a new species from Afghanistan / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2007. – Т. 3, вып. 1. – С. 41–45.
- Nabozhenko, M. V. *Nalassus glorificus* (Seidlitz, 1896) – new synonym of *Nalassus pharnaces* Allard, 1876 (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2008а. – Т. 4, вып. 1. – С. 85.
- Nabozhenko, M. V. Review of the subgenus *Helopondrus* Reitter, 1922 of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Turkey / M. V. Nabozhenko // Russian Entomological Journal. – 2008b (2007). – Vol. 16, iss. 4. – P. 453–456.
- Nabozhenko, M. V. Tenebrionidae: Helopini. New nomenclatural and taxonomic acts, and comments / M. V. Nabozhenko // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionoidea. – Stenstrup: Apollo books, 2008с. – P. 36–38.
- Nabozhenko, M. V. Review of the genus *Pseudoprobaticus* Nabozhenko, 2001 (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Annales Zoologici. – 2008d. – Vol. 58, No 4. – P. 721–724.
- Nabozhenko, M. V. New species of the genus *Zophohelops* Reitter, 1902 (Coleoptera: Tenebrionidae) with review of the species of Northern Tien-Shan / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2008е. Т. 4, вып. 3. – С. 295–301.
- Nabozhenko, M. V. A new species and new records of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) from Iran and Armenia / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2009. – Т. 5, вып. 2. – С. 185–187.
- Nabozhenko, M. V. Contribution to the knowledge of the subgenus *Helopondrus* Reitter, 1922 of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Iran / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2010. – Т. 6, вып. 1. – С. 51–55.
- Nabozhenko, M. V. Two new species of the genus *Nalassus* Mulsant, subgenus *Helopondrus* Reitter (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkey / M. V. Nabozhenko // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie. – 2011а. – Vol. 4. – P. 263–267.
- Nabozhenko, M. V. Two new species of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Artvin Province, Turkey / M. V. Nabozhenko // Annales zoologici. – 2011b. – Vol. 61, No. 2. – P. 335–338.

- Nabozhenko, M. V. New combination and new synonymy in the subtribe *Cylindrinotina* (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini) based on the study of types from European museums / M. V. Nabozhenko // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 2011c. – Vol. 58, No. 2. – P. 275–277.
- Nabozhenko, M. V. A review of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) of China with new concept of the distribution of the genus / M. V. Nabozhenko // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2012. – Т. 8, вып. 1. – С. 33–36.
- Nabozhenko, M. V. Taxonomic notes on the genera *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820 and *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Turkey / M. V. Nabozhenko // *Journal of Insect Biodiversity*. – 2013a. – Vol. 1, No 8. – P. 1–9.
- Nabozhenko, M. V. New taxa of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 from Georgia / M. V. Nabozhenko // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2013b. – Т. 9, вып. 2. – С. 261–264.
- Nabozhenko, M. V. New darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran / M. V. Nabozhenko // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2014. – Т. 10, вып. 2. – С. 237–241.
- Nabozhenko, M. V. Review of the genus *Catomus* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae) in Iran / M. V. Nabozhenko // *Zoology in the Middle East*. – 2015a. – Vol. 61, No. 1. – P. 64–68.
- Nabozhenko, M. V. To the knowledge of Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Morocco / M. V. Nabozhenko // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2015b. – Т. 11, вып. 1. – С. 33–37.
- Nabozhenko, M. V. New species of the genus *Adelphinus* Fairmaire et Coquerel, 1866 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran / M. V. Nabozhenko // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2015c. – Т. 11, вып. 2. – С. 363–365.
- Nabozhenko, M. V. Review of the genus *Cylindrinotus* Faldermann, 1837 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) / M. V. Nabozhenko // *The Coleopterist Bulletin*. – 2015d. – Vol. 69(mo4). – P. 101–114.
- Nabozhenko, M. V. Review of the genus *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) of Kazakhstan, Middle Asia, Iran and

- Afghanistan / M. V. Nabozhenko // *Entomological Review*. – 2018. – Vol. 98, No. 5. – P. 594–628.
- Nabozhenko, M. V. Subtribal, generic and subgeneric composition of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Eastern Palaearctic / M. V. Nabozhenko, K. Ando // *Acta zoologica Academia Scientiarum Hungaricae*. – 2018. – Vol. 64, No 4. – P. 277–327.
- Nabozhenko, M. V. Case 3422. *Helops* Fabricius, 1775 (Insecta, Coleoptera, Tenebrionidae): proposed conservation of usage by designation of *Tenebrio caeruleus* Linnaeus, 1758 as the type species / M. V. Nabozhenko, P. Bouchard, I. Löbl // *Bulletin of Zoological Nomenclature*. – 2008. – Vol. 65, No 1. – P. 27–29.
- Nabozhenko, M. V. *Helops* Fabricius, 1775 (Insecta, Coleoptera, Tenebrionidae): proposed conservation of usage by designation of *Tenebrio caeruleus* Linnaeus, 1758 as the type species / M. V. Nabozhenko, P. Bouchard, I. Löbl // *Bulletin of Zoological Nomenclature*. – 2007. – Vol. 64, No 3. – P. 135–137.
- Nabozhenko, M. V. Nomenclatural notes on the species recorded and described under the name «*Helops gracilis*» (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko, Y. Bousquet, P. Bouchard // *Annales zoologici*. – 2012. – Vol. 62, No 4. – P. 725–731.
- Nabozhenko, M. V. A new species and a new genus of comb-clawed beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Alleculinae) from Lower Cretaceous of Yixian (China, Laoning) / M. V. Nabozhenko, H. Chang, Li Xu, H. Pu, S. Jia // *Paleontological Journal*. – 2015. – Vol. 49, No 13. – P. 1420–1423.
- Nabozhenko, M. V., New and little known species of Alleculini (Coleoptera: Tenebrionidae: Alleculinae): extinct from Eocene Baltic Amber and extant from Lebanon / M. V. Nabozhenko, I.A. Chigray // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2018. – Т. 14, вып. 2. – P. 171–176.
- Nabozhenko, M. V. New and little known species of the tribe Helopini (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran / M. V. Nabozhenko, R. Grimm // *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt*. – 2018. – Vol. 37. – P. 309–315.
- Nabozhenko, M. V. Description of the larva of *Cylindrinotus gibbicollis* Faldermann, 1837 and notes on the classification of the subtribe Cylindrinotina Español, 1956 (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) / M. V. Nabozhenko, L. N. Gurgенidze // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2006. – Т. 2, вып. 1. – С. 79–82.

- Nabozhenko, M. V. A new *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini), the first representative of the genus from the Russian Far East / M. V. Nabozhenko, S. N. Ivanov // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 3955, No 1. – P. 137–141.
- Nabozhenko, M. V. Two new species of the genus *Gunarus* Des Gozis, 1886 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Southern Turkey / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // *Zootaxa*. – 2009. – Vol. 2170. – P. 53–60.
- Nabozhenko, M. V. New data about ‘nalassoid’ genera from south-eastern Anatolia with description of a new species of *Zophohelops* (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2014. – Vol. 54, No 1. – P. 243–249.
- Nabozhenko, M. V. Revision of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey, the Caucasus and Iran with observations on feeding habits / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 4202, No 1. – P. 1–97.
- Nabozhenko, M. V. Taxonomic review of the genus *Helops* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Turkey / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2017. Т. 13, вып. 1. – P. 41–49.
- Nabozhenko, M. V. Taxonomic review of the genus *Armenohelops* Nabozhenko, 2002 (Coleoptera: Tenebrionidae) with additional support of the mitochondrial COI gene sequences / M. V. Nabozhenko, B. Keskin, N. Alpagut Keskin // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2016с. – Т. 12, вып. 2. – P. 255–268.
- Nabozhenko, M. V. The genus *Gunarus* Des Gozis, 1886 belongs to the subtribe *Cylindrinotina* (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) / M. V. Nabozhenko, B. Keskin, K.D. Dvadenko, N. Alpagut Keskin // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2016b. – Т. 12, вып. 1. – P. 111–116.
- Nabozhenko, M. V. *Cryptohelops menaticus* – a new genus and species of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Palaeocene of Menat (France) / M. V. Nabozhenko, A. G. Kirejtshuk // *Comptes Rendus Palevol*. – 2014. – Vol. 13. – P. 65–71.
- Nabozhenko, M. V. The oldest opatrine terrestrial darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae: Tenebrioninae) from the Paleocene of Menat (France) / M. V. Nabozhenko, A. G. Kirejtshuk // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2017. – Vol. 91, No 3. – P. 307–313.

- Nabozhenko, M. V., *Yantaroxenos colydioides* gen. and sp. n. (Tenebrionidae: Lagriinae) from Baltic Amber / M. V. Nabozhenko, A. G. Kirejtshuk, O. Merkl // *Annales zoologici*. – 2016d. – Vol. 66, No 4. – P. 563–566.
- Nabozhenko, M. *Caribanosis* gen. nov. from Hispaniola (Pimeliinae: Stenosiini) with taxonomic notes on the tribes Belopini and Stenosini (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko, A. G. Kirejtshuk, O. Merkl, K. Varela, R. Aalbu, A. D. Smith // *Annales Zoologici*. – 2016e. – Vol. 66, No 4. – P. 567–570.
- Nabozhenko, M. Which species of the genus *Scaurus* Fabricius (Coleoptera: Tenebrionidae) occurs in the Caucasus and the border areas of Anatolia? / M. V. Nabozhenko, Ya. Kovalenko, M. Kalashian // *Zoology in the Middle East*. – 2018. – Vol. 64, No 2. – P. 137–144.
- Nabozhenko, M. V., A new subgenus and species of the genus *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Israel and Egypt / M. V. Nabozhenko, M. Lillig // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3641, No 2. – P. 188–192.
- Nabozhenko, M. V., Tribe Helopini / M. V. Nabozhenko, I. Löbl // *Catalogue of Palearctic Coleoptera*. Vol. 5. Tenebrionoidea. – Stenstrup: Apollo books, 2008. – P. 241–257.
- Nabozhenko, M. V. The genus *Raiboscelis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae): taxonomic history, nomenclature, morphology / M. V. Nabozhenko, I. Löbl // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2009. – Т. 5, вып. 2. – С. 189–194.
- Nabozhenko, M. V. A new species of *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Greece / M. V. Nabozhenko, S. V. Nabozhenko // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2015. – Т. 11, вып. 2. – С. 367–368.
- Nabozhenko, M. V. Contributions to the knowledge of North American tenebrionids of the subtribe *Cylindrinotina* (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) / M. V. Nabozhenko, N. B. Nikitsky, R. Aalbu // *Zootaxa*. – 2016a. – Vol. 4136, No 1. – P. 155–164.
- Nabozhenko, M. V., Taxonomic review of the genus *Euboeus* s. str. Boieldieu, 1865 (= *Probaticus* s. str. Seidlitz, 1896, syn. n.) (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko, N. B. Nikitsky, B. Keskin // *Zootaxa*. – 2017. – Vol. 4358, No 3. – P. 494–506.
- Nabozhenko, M. A new species of the genus *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Eastern Anatolia / M. V. Nabozhenko, I. Özgen, Yu. Ivanushenko // *Zootaxa*. – 2018. – Vol. 4441, No 3. – P. 549–554.

- Nabozhenko, M. V., A new species of the genus *Nalassus* Mulsant (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from the Baltic amber / M. V. Nabozhenko, E.E. Perkovsky, L.S. Chernei // *Paleontological Journal*. – 2016d. – Vol. 50, No. 9. – P. 947–952.
- Nabozhenko, M. V. Western Palaearctic *Trachyscelis* Latreille, 1809 (Coleoptera: Tenebrionidae: Trachyscelini) / M. V. Nabozhenko, L. Purchart // *Annales zoologici*. – 2017. – Vol. 67, No 3. – P. 561–575.
- Nabozhenko, M. *Foranotum perforatum* gen. et sp. nov. – a new troglobitic darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae: Kuhitangiinae: Foranotini trib. nov.) from a cave in Southern Zagros, Iran / M. V. Nabozhenko, S. Sadeghi // *Zootaxa*. – 2017. – Vol. 4338, No 1. – P. 163–172.
- Nabozhenko, M. V. A new species of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera, Tenebrionidae) from Turkey / M. V. Nabozhenko, V. Tichý // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2006. – Т. 2, вып. 2. – С. 183–185.
- Nabozhenko, M. V. Two new species of the genus *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkey / M. V. Nabozhenko, V. Tichý // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2011. – Т. 7, вып. 1. – С. 45–49.
- Nakane, T. New or little known Coleoptera from Japan and its adjacent regions, XIX / T. Nakane // *Fragmenta Coleopterologica*. – 1963. – No 6–7. – P. 26–30.
- Nakane, T. New or little-known Coleoptera from Japan and its adjacent regions. XXXI / T. Nakane // *Fragmenta Coleopterologica*. – 1979. – No. 25–28. – P. 112–114.
- Niroumand, M. Ch. An evidence-based review on medicinal plants used as insecticide and insect repellent in traditional Iranian medicine / M. Ch. Niroumand, M. H. Farzaei, E. K. Razkenari, G. Amin, M. Khanavi, T. Akbarzadeh, M. R. Shams-Ardekani // *Iran Red Crescent Medical Journal*. – 2016. – Vol. 18, iss. 2. – P. e22361.
- Nylander, J. A. A. Bayesian phylogenetic analysis of combined data / J. A. A. Nylander, F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck, J. L. Nieves-Aldrey // *Systematic Biology*. – 2004. – Vol. 53. – P. 47–67.
- Pardo Alcaide, A. Observaciones sobre la ninfosis del *Helops magnificus* Esc. (Col. Tenebr.) / A. Pardo Alcaide // *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*. – 1942. – Vol. 40. – P. 503–506.
- Peck, S. B. A checklist of the beetles of Cuba with data on distributions and bionomics (Insecta: Coleoptera) / S. B. Peck // *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas*.

- Vol. 18. – Gayensville: Florida Department of Agriculture and Consumer Services. – 241 p.
- Perris, M. É. Observations sur quelques larves xylophages (Helops; Melandrya; Platypus; Strangalia; Ctenophora) / F. Perris // Annales des sciences naturelles. Sér. 2. – 1840. – T. 14. – P. 81–96.
- Perris, M. É. Histoire des Insectes du pin Maritime / F. Perris // Annales de la Société entomologique de France. – 1857. – T. 5. – P. 341–395.
- Perris, M. É. Larves de Coléoptères / F. Perris. – Lyon: H. George, 1876. – 430 p.
- Phillips, N. R. Fauna of decaying log and the life-cycle of *Helops coeruleus* L. / N. R. Phillips // Entomologist. – 1953. – Vol. 86, iss. 9. – P. 226–228.
- Pic, M. Nouveautés diverses / M. Pic // Mélanges Exotico-Entomologiques. – 1925. – Fasc. 44. – P. 1–32.
- Picka, J. Zur Faunistik und Taxonomie der Tenebrionidae (Coleoptera) der Insel Kréta / J. Picka // Türkiye Bitki Koruma Dergisi. – 1984. – No. 7–8. – P. 17–31.
- Pisano, P. Helopinae (Coleoptera Tenebrionidae) di Sardegna: zoogeografia e filogenesi / P. Pisano, P. Leo // Lavori della Società italiana di Biogeografia (N. S.). – 1983. – Vol. 8. – P. 691–714.
- Pons, J. Using exon and intron sequences of the gene *Mp20* to resolve basal relationships in *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae) / J. Pons, K. Theodorides, A. Diogo, T. Barraclough, F. P. Vogler // Systematic Biology. – 2004. – Vol. 53, No 4. – P. 554–570.
- Popov, S. V. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys / S. V. Popov, I. G. Shcherba, A. S. Stolyarov, K. Gürs, M. Kovac, V. A. Krasheninnikov, A. Nagymarosy, B. I. Pinkhasov, F. Rögl, A. Rusu. – Moscow – Frankfurt am Main: Paleontological Institute RAS – Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, 2004. – 51 pls.
- Purchart, L. Biodiversity research of darkling beetles on Socotra Island. Part I. The genus *Deretus* Gahan, 1900 (Coleoptera: Tenebrionidae) / L. Purchart // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3153. – P. 57–68.
- Purchart, L. A new species of the genus *Deretus* Gahan, 1900 (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Island of Socotra / L. Purchart // Annales Zoologici. – 2013. – Vol. 63, No 1. – P. 79–83.

- Purchart L. Description of larva and pupa of the genus *Deretus* (Coleoptera: Tenebrionidae) with key to the larvae of the tribe Helopini / L. Purchart, M. V. Nabozhenko // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2012. Vol. 52, suppl. 2. – P. 295–302.
- Qiao, C. Y. Phylogeny and Biogeography of *Cedrus* (Pinaceae) Inferred from Sequences of Seven Paternal Chloroplast and Maternal Mitochondrial DNA Regions / C. Y. Qiao, J. H. Ran, Y. Li, X. Q. Wang // *Annals of Botany*. – 2007. – Vol. 100. – P. 573–580.
- Rees, D. J. Mitochondrial DNA, ecology and morphology: interpreting the phylogeography of the *Nesotes* (Coleoptera: Tenebrionidae) of Gran Canaria (Canary Islands) / D. J. Rees, B. C. Emerson, P. Oromí, G. M. Hewitt // *Molecular Ecology*. – 2001a. – Vol. 10. – P. 427–434.
- Rees, D. J. Reconciling gene trees with organism history: the mtDNA phylogeography of three *Nesotes* species (Coleoptera: Tenebrionidae) on the Western Canary Islands / D. J. Rees, B. C. Emerson, P. Oromí, G. M. Hewitt // *Journal of evolution biology*. – 2001b. – Vol. 14. – P. 139–147.
- Reiche, L. J. Species novae Coleopterorum descriptae, quae in Syria invenit Dom. Kindermann / L. J. Reiche // *Wiener Entomologische Monatschrift*. – 1861a. – Bd. 5. – P. 1–8.
- Reiche, L. J. Sur quelques espèces de coléoptères du Nord de l’Afrique / L. J. Reiche // *Annales de la Société Entomologique de France* (4). – 1861b. – Vol. 1. – P. 87–92.
- Reiche L. J., Espèces nouvelles ou peu connues de coléoptères, recueillis par M. F. de Saulcy, membre de l’Institut, dans son voyage en Orient / L. J. Reiche, F. Saulcy // *Annales de la Société Entomologique de France* (3). – 1857. – Vol. 5. – P. 169–276, 1 pl.
- Reitter, E. Neue Coleopteren aus Europa und den angrenzenden Lândern, mit Bemerkungen über bekannte Arten / E. Reitter // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 1885. – Bd. 29. – S. 353–397.
- Reitter, E. Neue Coleopteren aus Europa, den angrenzenden Lândern und Sibirien mit Bemerkungen Über bakannte Arten / E. Reitter // *Deutsche entomologische Zeitschrift*. – 1887. – Bd. 31. – S. 497–528.
- Reitter, E. Coleopteren aus Circassien, gesammelt von Hans Leder im Jahre, 1887 / E. Reitter // *Wiener Entomologische Zeitung*. – 1888. – Bd. 7. – S. 207–214.
- Reitter, E. Neue Coleopteren aus Europa, den angrenzenden Lândern und Sibirien, mit Bemerkungen über bekannte Arten. Neunter Theil / E. Reitter // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 1890. – Bd. 1890. – S. 145–176.

- Reitter, E. 1900. [new taxa] / E. Reitter // Bodemeyer, E. von. Quer durch Klein-Asien in den Bulghar-Dagh. Eine naturwissenschaftliche Studien-Reise. – Emmendingen: Verlang-Aktiengesellschaft vormals Dölter, 1900. – v + 169 s.
- Reitter, E. Eine Serie neuer Coleopteren aus dem rassischen Reiche / E. Reitter // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1902a. – Bd. 1901. – S. 177–186.
- Reitter, E. Verschiedenes Über die Coleopteren der Tenebrioniden-Abtheilung Helopinae / E. Reitter // Deutsche entomologische Zeitschrift. – 1902b. – Bd. 1901, Heft 2. – S. 209–224.
- Reitter, E. Beschreibung neuer Coleopteren aus dem rassischen Reiche / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1902c. – Bd. 21. – S. 185–190.
- Reitter, E. Coleopterologische Notizen / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1902d. – Bd. 21. – S. 221–222.
- Reitter, E. Uebersicht der Arten der Coleopteren-Gattung Entomogonus Sol. // Wiener Entomologische Zeitung. – 1903. – Bd. 22. – P. 18–20.
- Reitter, E. [new taxa] / E. Reitter; Ganglbauer, L. (Ed.) Coleoptera. Ergebnisse einer naturwissenschaftlichen Reise zum Erdschias-Dagh (Kleinasien). Ausgeführt von Dr. Arnold Penther und Dr. Emerich Zederbauer auf Kösten der "Gesellschaft zur Förderung des naturhistotrischen Erforschung des Orients in Wien" im Jahre 1902 // Annalen des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums. – 1905. – Bd. 20. – S. 246–290.
- Reitter, E. 1906. [new names] / E. Reitter // Heyden, L. F. J. D. Catalogus Coleopterorum Europae, Caucasi et Armeniae Rossicae. Editio secunda / L. F. J. D. Heyden, E. Reitter, J. Weise. – Berlin, Paskau, Caen, 1906a. – 4 pp. + 774 columns.
- Reitter, E. Vier neue von Herrn Paganetti-Hummler in Calabrien gesammelte Coleopteren / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1906b. – Bd. 25. – S. 129–130.
- Reitter, E. Neue Coleopteren aus Spanien / E. Reitter // Boletin de la Real Sociedad Española de Historia Natural. – 1906c. – Vol. 6. – P. 375-380.
- Reitter, E. Coleopterologische Notizen / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1907a. – Bd. 26. – S. 27–30.
- Reitter, E. Parablops subchalybaeus n. sp. / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1907b. – Bd. 26. – S. 204.
- Reitter, E. Übersicht der Entomogonus-Aten aus der Verwandtschaft des E. Barthelemyi Sol. / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1908a. – Bd. 27. – S. 30.

- Reitter, E. Sieben neue Coleopteren aus Europa und den angrenzenden Ländern / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1908b. – Bd. 27. – S. 213–216.
- Reitter, E. Sechs neue Arten der Coleopteren-Gattung *Hedyphanes* Fischer / E. Reitter // Berliner entomologische Zeitschrift. – 1914 (1913). – Bd 58. – S. 184–189.
- Reitter, E. Bestimmungs-Tabellen der europaeischen Coleopteren. H. 92. Tenebrionidae. 16. Teil: Unterfamilie Helopina, I / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1922a. – Bd. 39. – S. 1–44.
- Reitter, E. Bestimmungs-Tabellen der europaeischen Coleopteren. H. 93. Tenebrionidae. 17. Teil: Unterfamilie Helopina, II / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1922b. – Bd. 39. – S. 113–171.
- Ren, G.-D. The darkling beetles from deserts and semideserts of China (Coleoptera, Tenebrionidae) / G.-D. Ren, Y. Yu. – Baoding: Hebei University publishing house, 1999. – 395 p.
- Ribera, I. Evolution, mitochondrial DNA phylogeny and systematic position of the Macaronesian endemic *Hydrotarsus* Falkenström (Coleoptera: Dytiscidae) / I. Ribera, D. T. Bilton, M. Balke, L. Hendrich // Systematic Entomology. – 2003. – Vol. 28. – P. 493–508.
- Ribera, I. The effect of habitat type on speciation rates and range movements in aquatic beetles: inferences from species-level phylogenies / I. Ribera, T. G. Barraclough, A. P. Vogler // Molecular Ecology. – 2001. – Vol. 10, iss. 3. – P. 721–735.
- Ronquist, F. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models / F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck // Bioinformatics. – 2003. – Vol. 19, No 12. – P. 1572–1574.
- Rozas, J. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods / J. Rozas, J. C. Sanchez-DelBarrio, X. Messeguer, R. Rozas // Bioinformatics. – 2003. – Vol. 19. – P. 2496–2497.
- Say, T. Descriptions of coleopterous insects collected in the late expedition to the Rocky Mountains, performed by order of Mr. Calhoun, Secretary of War, under the command of Major Long / T. Say // Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1824. – Vol. 3. – P. 238–282.
- Say, T. Descriptions of new species of coleopterous insects inhabiting the United States / T. Say // Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1826. – Vol. 5. – P. 237–284.

- Schaufuss, L. W. Einige Käfer aus dem baltischen Bernsteine / L. W. Schaufuss // Berliner Entomologische Zeitschrift. – 1888. – Vol. 32. – P. 266–270.
- Schawaller, W. Taxonomie und Faunistik von *Stenomax aeneus* Scopoli (lanipes Linnaeus syn.n.) (Col., Tenebrionidae) / W. Schawaller // Entomologische Nachrichten und Berichte. – 1995. – Bd. 39. – S. 205–208.
- Schawaller, W. *Probaticus kalavriticus* n. sp., der erste Vertreter der Untergattung *Helopotrichus* Reitter, 1922 aus Griechenland (Coleoptera, Tenebrionidae) / W. Schawaller // Entomologische Blätter. – 2001. – Vol. 97, No1. – P. 43–48.
- Schawaller, W. New species and records of Tenebrionidae (Coleoptera) from the Socotra Archipelago / W. Schawaller // Fauna of Arabia. – 2004. – Vol. 20. – P. 439–458.
- Schawaller, W. *Afrohelops* gen. nov. (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from relict montane forests in Kenya and Mozambique / W. Schawaller // Annals of the Ditsong National Museum of Natural History. – 2012. – Vol. 2. – P. 75–79.
- Schiödte, J. C. De Metamorphosi Elentheratorum Observtiones / J. C. Schiödte // Naturhist. Tidssler. – 1877–1878. – T. 11. – Taf. V–XII.
- Scudder, S. H. Appendix A. The fossil insects collected in 1877, by Mr. G.M. Dawson, in the interior of British Columbia / S. H. Scudder // Geological Survey of Canada, Report of Progress for 1877–1878. – Montreal: Dawson Brothers, 1879. – P. 175–185.
- Scudder, S. H. Canadian fossil insects, myriapods and arachnids, 2. The Coleoptera hitherto found fossil in Canada / S. H. Scudder // Geological Survey of Canada, Contributions to Canadian Palaeontology. – 1895. – Vol. 2, iss. 1. – P. 27–56.
- Seidlitz, G. von. Tenebrionidae / G. von Seidlitz // Kiesenwetter H. von. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Erste Abteilung Coleoptera. Fünfter Band. Erste Hälfte / H. von Kiesenwetter, G. von Seidlitz . – Berlin, Nicolaische Verlags-Buchhandlung, 1896. – S. 609–800.
- Shchegoleva-Barovskaya, T.I. Der erste Vertreter der Familie Mordellidae (Coleoptera) aus der Juraformation Turkestans / T.I. Shchegoleva-Barovskaya // Доклады академии наук СССР. – 1929. – С. 27–29.
- Simon, C. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers / C. Simon, F. Frati, A. Beckenbach, B. Crespi, H. Liu, P. Flok // Annals of the Entomological Society of America. – 1994. – Vol. 87. – P. 651–701.

- Skopin, N. G. Neue Tenebrioniden aus Zentralasien. I / N. G. Skopin // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*. – 1960. – Vol. 52. – P. 295–311.
- Skopin, N. G. Neue Tenebrioniden aus Zentralasien. III, nebst einigen systematischen so wie synonymischen Bemerkungen // N. G. Skopin // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis*. – 1964. – Vol. 56. – P. 389–412.
- Skopin, N. G. Neue Tenebrioniden aus Zentralasien IV., nebst einigen systematischen so wie synonymischen Bemerkungen / N. G. Skopin // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*. – 1966. – Vol. 58. – P. 325–342.
- Soldati, F. *Asida groehni* sp. nov., the first and the oldest fossil representative of the subfamily Pimeliinae from Eocene Baltic amber (Coleoptera: Tenebrionidae: Asidini) / F. Soldati, M. Nabozhenko // *Annales zoologici*. – 2017. – Vol. 67, No 3. – P. 555–559.
- Soldati, F. Un nouveau *Stenohelops* du sud-est de l'Espagne (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini): (31. contribution à la connaissance des Tenebrionidae) / F. Soldati, L. Soldati // *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*. – 2002. – Vol. 30, No 3. – P. 137–142.
- Soldati, F. *Euboeus (Pelorinus) anthracinus* (Germar, 1813), espèce bien présente dans les Landes de Gascogne (Coleoptera Tenebrionidae) / F. Soldati, J.-P. Tamisier, H. Bouyon, G. Parmain, C. Van Meer // *L'Entomologiste*. – 2017. – T. 3, No 6. – P. 405–410.
- Solier, A. J. J. Essai sur les collaptérides. 14e Tribu. Blapsites / A. J. J. Solier // Baudi di Selve, F. *Studi Entomologici*. Publ. Per di Flaminio Baudi e di Eugenio Truqui. Tome. 1. – Torino: Stamporia Degli Artisti Tipografi, 1848. – P. 149–370, pls. iv - xv.
- Sparacio I. Nuovi coleotteri di Sicilia (Coleoptera Carabidae e Tenebrionidae) / I. Sparacio // *Il Naturalista siciliano*. – 2007. – Vol. 31. – P. 249–259.
- Steiner, W. E., Jr. Structures, behavior and diversity of the pupae of Tenebrionidae (Coleoptera) / W. E. Steiner // *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Volume one. – Warsaw: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, 1995. – P. 503–539.
- Steiner, W. E., Jr. Flightless beetles in Appalachian “deserts”: Studies on the distribution and localized habitats of some species of Tenebrionidae (Coleoptera). *Proceedings of the Appalachian Biogeography Symposium* / W. E. Steiner // *Virginia Museum of Natural History Special Publication*. Vol. 7. – Martinsville (VA): Virginia Museum of Natural History, 1999. – P. 125–144.

- Steiner W. E., Jr. New species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) from San Salvador Island, Bahamas / W. E. Steiner // *Zootaxa*. – 2006. – Vol. 1158. – P. 1–38.
- Steiner W. E., Jr. A checklist of the darkling beetles (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae) of Maryland, with notes on the species recorded from Plummers Island through the 20th Century / W. E. Steiner // *Bulletin of the Biological Society of Washington*. – 2008. – Vol. 15. – P. 133–140.
- Steiner, W. E., Jr. The Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Virginia / W. E. Steiner // A lifetime of contributions to myriapodology and the natural history of Virginia: a festschrift in honor of Richard L. Hoffman's 80th birthday. Virginia Museum of Natural History Special Publication. No. 16. – Martinsville (VA): Virginia Museum of Natural History, 2009. – P. 331–339.
- Steiner, W. E., Jr. Larvae and pupae of two North American darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae, Stenochiinae), *Glyptotus cribratus* LeConte and *Cibdelis blaschkei* Mannerheim, with notes on ecological and behavioural similarities / W. E. Steiner // *ZooKeys*. – 2014. – Vol. 415. – P. 311–327.
- Steiner, W. E., Jr. New Assignments among the genera *Haplandrus* Leconte, *Metaclisa* Jacquelin Du Val and *Tharsus* Leconte with descriptions of larvae and pupae and a new genus for North America (Coleoptera: Tenebrionidae) / W. E. Steiner // *Annales Zoologici*. – 2016. – Vol. 66, No 4. – P. 529–550.
- Stephens, M. A comparison of Bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data / M. Stephens, P. Donnelly // *American Journal of Human Genetics*. – 2003. – Vol. 73. – P. 1162–1169.
- Stephens, M. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data / M. Stephens, N. Smith, P. Donnelly // *American Journal of Human Genetics*. 2001. – Vol. 68. – P. 978–989.
- Stickney, F. S. The head capsule of Coleoptera / F. S. Stickney // *Illinois biological monographs*. – 1923. – Vol. 8. – 1–104.
- Stroscio, S. Il gene *cox2* per l'individuazione delle relazioni sistematiche nella famiglia Tenebrionidae / S. Stroscio, C. Baviera, G. Lo Paro // *Bollettino dei Musei e Degli Istituti Biologici dell'universita di Genova*. – 2009. – Vol. 71. – P. 213.

- Swofford, D.L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4 / D.L. Swofford. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2001 (CD-ROM).
- Thompson, J. D. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice / J. D. Thompson, D. G. Higgins, T. J. Gibson // *Nucleic Acids Research*. – 1994. – Vol. 22, No 22. – P. 4673–4680.
- Tschinkel, W. R. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera) / W. R. Tschinkel, J. T. Doyen // *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. – 1980. – Vol. 9. – P. 321–368.
- Van Damme, K. Socotra Archipelago / K. Van Damme // *Encyclopedia of Islands* (Eds. R. Gillespie and D. Clague). – Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press, 2009. – P. 846–851.
- Vauloger, M. Contribution au catalogue des coléoptères du nord de l’Afrique. Helopini / M. Vauloger // *Annales de la Société Entomologique de France*. – 1900 (1899). – T. 68. – P. 669–722.
- Vitali, F. A new species of *Tyrtaeus* Champion, 1913 from Dominican amber (Coleoptera Tenebrionidae) / F. Vitali // *Entomapeiron* (P.S.). – 2008. – Vol. 3. – P. 11–16.
- Vitali, F. A new species of *Corticeus* Piller & Mitterpacher, 1783 from Dominican amber (Coleoptera Tenebrionidae) / F. Vitali // *Entomapeiron* (P.S.). – 2007. – Vol. 2. – P. 1–6.
- Wanat, M. Alignment and homology of male terminalia in Curculionoidea and other Coleoptera / M. Wanat // *Invertebrate Systematics*. – 2007. – Vol. 21. – P. 147–171.
- Wang, B. The oldest Tenebrionoidea (Coleoptera) from the Middle Jurassic of China / B. Wang, H. Zhang // *Journal of Paleontology*. – 2011. – Vol. 85, iss. 2. – P. 266–270.
- Watt, J. C. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera) / J. C. Watt // *New Zealand Journal of Zoology*. – 1974. – Vol. 1, iss. 4. – P. 381–452.
- Watt, J. C. Fauna of New Zealand. Number 26. Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera): catalogue of types and keys to taxa. / J. C. Watt. – Auckland: DSIR Plant Protection, 1992. – 72 p.
- Wedmann, S. The Konservat-Lagerstätte Menat (Paleocene; France) – an overview and new insights / S. Wedmann, D. Uhl, T. Lehmann, R. Garrouste, A. Nel, B. Gomez, K. Smith, S. F. K. Schaal // *Geologica Acta*. – 2018. – Vol. 16, No 2. – P. 189–213

- Westwood, J. O. An Introduction to the modern classificassion of the insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families. T. 1. / J. O. Westwood – London: Longman, Orme, Brown, Green, and Longmans, 1839. – 462 p.
- Wickham, H. F. New Fossil Coleoptera from Florissant / H. F. Wickham // American Journal of Science, Series 4. – 1909. – Vol. 28, iss. 4. – P. 126–130.
- Wickham, H. F. The Princeton collection of fossil beetles from Florissant / H. F. Wickham // Annals of the Entomological Society of America. – 1913. – Vol. 6. – P. 359–366.
- Wickham, H. F. New Miocene Coleoptera from Florissant / H. F. Wickham // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College. – 1914. – Vol. 53. – P. 423–494.
- Winkler, A. Pars. 8, 9: D. Heteromera / A. Winkler // Catalogus Coleopterorum regionis Palaearctica. – Wien: A. Winkler, 1928–1929. – P. 881–1136.
- Wolfe, A. P. A new proposal concerning the botanical origin of Baltic amber / A.P. Wolfe, R. Tappert, K. Muehlenbachs, M. Boudreau, R. C. McKellar, J. F. Basinger, A. Garrett // Proceedings of the Royal Society B. – 2009. – Vol. 276. – P. 3403–3412.
- Wollaston, T. V. Insecta Maderensia; being an account of the insects of the islands of the Madeiran group / T. V. Wollaston. – London: John van Voorst, 1854. – xliii + 634 pp., 13 pls.
- Wollaston, T. V. On certain Coleoptera from the Island of St. Vincent / T. V. Wollaston // The Annals and Magazine of Natural History (3). – 1861. – Vol. 7. – P. 197–206, 246–253.
- Wollaston T. V. On the Euphorbia-infesting Coleoptera of the Canary Islands / T. V. Wollaston // Transactions of the Entomological Society of London (3). – 1862. – Vol. 1. – P. 136–189.
- Wollaston, T. V. Coleoptera Atlantidum, being an enumeration of the Coleopterous Insects of the Madeiras, Salvages, and Canaries / T. V. Wollaston. – London: John van Voorst, 1865. – xlvii + 526 + 140 (Appendix) p., 1 map.
- Wollaston, T. V. On additions to the Atlantic Coleoptera / T. V. Wollaston // Transactions of the Entomological Society of London. – 1871. – Vol. 1871. – P. 203–314.
- Yuan, C. Contribution to the knowledge of the genus *Ainu* Lewis, 1894 (Coleoptera: Tenebrionidae: Stenochiinae) / C. Yuan, M. Nabozhenko, G.-D. Ren // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 2018. – Vol. 21. – P. 1292–1298.

- Zayas, F., de. Entomofauna cubana. Orden Coleoptera. Separata. Descripcion de nuevas especies / F. de Zayas. – Ciudad de La Habana: Editorial Científico-Técnica, 1988. – 212 p.
- Zhang, J. F. Fossil Insects From Shanwang / J. F. Zhang. – Shandong: Shandong Science and Technology Publishing House, 1989. – 459 p.
- Zhilin, S. G. Structure of the Turgayan flora in the Oligocene and Miocene and its palaeoclimatic features / S. G. Zhilin // Acta paleobotanica. – 2001. – Vol. 41. – P. 141–146.

Приложение

Каталог жуков-чернотелок трибы Helopini

Каталог включает 814 (657 из Старого света и 156 из Нового света) валидных вида и подвида из 49 (43 из Старого света и 6 из Нового света) родов, 238 синонимов, а также ископаемые таксоны (3 вида из 3-х родов, один из которых вымерший, 1 подрод). Описания ряда видов находятся в печати. Все неопубликованные ранее синонимы установлены на основании изучения типового материала.

Автором описано 105 новых видов, 13 новых подродов и 13 новых родов, предложено около 150 новых комбинаций, 61 таксон сведен в синонимы (включая 8 таксонов родового и подродового уровней).

Роды и виды внутри родов расположены в алфавитном порядке, синонимичные названия помечены знаком «=», синонимы, установленные автором – звездочкой (*). Ископаемые таксоны помечены значком «†». Для каждого названия приводятся автор, год и страница описания. Для рецентных видов – распространение по странам, для ископаемых – горизонты и местонахождения. Двумя звездочками обозначены восстановленные из синонимов виды.

Порядок и состав трибы Helopini Палеарктики приведен по каталогу палеарктических жесткокрылых (Nabozhenko, Löbl, 2018) с изменениями и дополнениями, а состав трибы Helopini в пределах Нового света по каталогу чернотелок Америки (Bousquet et al., 2018) с изменениями и дополнениями.

Триба HELOPINI LATREILLE, 1802: 176**ПОДТриба ENOPLOPINA SOLIER, 1848: 155**

Типовой род: *Enoplopus* Solier, 1848 (= *Accanthopus* Dejean, 1821)

Род *Accanthopus* Dejean, 1821: 71

Типовой вид *Blaps caraboides* sensu Germar, 1817 (= *Tenebrio velikensis* Piller et Mitterpacher, 1783)

= *Enoplopus* Solier, 1848: 158, типовой вид *Helops dentipes* Rossi, 1790 (= *Tenebrio velikensis* Piller et Mitterpacher, 1783)

reitteri Brenske, 1884: 88 (*Acanthopus*): Албания, Греция, Македония

velikensis Piller et Mitterpacher, 1783: 83 (*Tenebrio*): Албания, Австрия, Венгрия, Босния и Герцеговина, Болгария, Хорватия, Франция, Греция, Италия, Румыния, Словения, Швейцария, европейская Турция

=*caraboides* V. Petagna, 1786: 15 [=1787: 15] (*Tenebrio*) [HN]

=*dentipes* Rossi, 1790: 236 (*Helops*)

=*latissimus* Stierlin, 1902: 426 (*Dendarus*)

=*rufescens* Pic, 1919: 5

ПОДТРИБА HELOPINA LATREILLE, 1802: 176

Типовой род: *Helops* Fabricius, 1775

Род *Adelphinus* Fairmaire et Coquerel, 1866: 44

ТИПОВОЙ ВИД *Eutrapela suturalis* Lucas, 1846

ciliatus Seidlitz, 1898: 853: Алжир, Марокко

rotundicollis Kocher, 1958: 124: Марокко

suturalis Lucas, 1846: 363 (*Eutrapela*): Алжир, Тунис

=*maculatus* Pic, 1899: 115

=*pallidipennis* Pic, 1899: 114

=*rasus* Seidlitz, 1898: 853

Подрод *Adelphinops* Reitter, 1922: 168, типовой вид *Adelphinus ordubadensis* Reitter, 1890

afghanicus Kaszab, 1960: 174: Афганистан

ordubadensis Reitter, 1890: 150 (*Adelphinus*): Азербайджан, Армения

=*fulvipennis* Reitter, 1906: 242

=*fulvovittatus* Reitter, 1890: 150

Род *Allardius* Ragusa, 1898: 130

ТИПОВОЙ ВИД *Parablops oculatus* Baudi di Selve, 1876

=*Parablops* Allard, 1877: 230 [HN]

=*Pseudoparablops* Heyden, 1908: 132, типовой вид *Paraplops sardiniensis* Allard, 1877

oculatus Baudi di Selve, 1876: 264 [=1876: 135] (*Paraplops*): Италия (Сицилия)

sardiniensis Allard, 1877: 261 (*Paraplops*): Италия (Сардиния)

Род *Apterotarpela* Kaszab, 1954: 262

типовой вид *Apterotarpela klapperichi* Kaszab, 1954

asperipennis Fairmaire, 1888 (*Helops*): Северный Вьетнам

becvari Masumoto, 1998 (*Tarpela*): Северный Тайланд

clypealis Kaszab, 1954: 260 (*Tarpela*): Китай (Фудзянь)

helopioides Kaszab, 1980 (*Tarpela*): Северный Вьетнам

klapperichi Kaszab, 1954: 262: Китай (Фудзянь)

regularis Pic, 1925 (*Helops*): Северный Вьетнам

= *T. semirufescens* Pic, 1929

subasperipennis Kaszab, 1954: 261 (*Tarpela*): Китай (Фудзянь)

vietnamica Kaszab, 1980 (*Tarpela*): Северный Вьетнам

Род *Catomus* Allard, 1876: 4

типовой вид *Catomus persicus* Allard, 1876

= *Catomidius* Seidlitz, 1896: 792, типовой вид *Hedyphanes rhynchophorus* Seidlitz, 1896

acutipennis Reiche et Saulcy, 1857: 269 (*Helops*): Израиль Иордания

*=*laenoides* Reitter, 1922: 11: Сирия

amabilis Vauloger, 1900: 716 (*Helops*): Алжир, Тунис

andreinii Gridelli, 1940: 253: Эритрея

antennatus Bogačev, 1963: 100: Таджикистан

anthicoides Vauloger, 1900: 710 (*Helops*): Алжир

antoniae Reitter, 1890: 172: Азербайджан, Армения

arabicus Kaszab, 1982: 183: Оман

arenicola Antoine, 1949: 140: Марокко

batnensis Fairmaire, 1883: xlv (*Helops*): Алжир

- =*biskrensis* Vauloger, 1900: 692 (*Helops*)
 =*soricinus* Vauloger, 1900: 692 (*Helops*)
bengasianus Schuster, 1925: 88: Ливия
bremondi Antoine, 1949: 140: Марокко
capilatus Vauloger, 1900: 693: Алжир, Тунис
ciliatus Vauloger, 1900: 710 (*Helops*): Алжир
comatus Vauloger, 1900: 710 (*Helops*): Алжир
consentaneus Sturm in Küster, 1851: 63 (*Helops*): Албания, Франция, Греция, Италия, Македония, Испания, Алжир, Египет, Тунис, Кипр, Сирия, Турция
convexifrons Fairmaire, 1877: 141 (*Hedyphanes*): Алжир, Тунис
dlusskyi Nabozhenko, 2015: 33: Марокко
echinatus Vauloger, 1900: 692 [RN] (*Helops*): Алжир
fallax Vauloger, 1900: 694 (*Helops*): Ливия, Тунис
fragilis Ménétriés, 1848: 27 (*Helops*): Узбекистан, Туркменистан, Южный Казахстан
 *=*subniger* Reitter, 1901: 181
kuesteri Weise, 1878: 193 (nom. n. pro *gracilis* Küster, 1850)
 *=*dichrous* Reitter, 1902: 224: Турция
 *=*frivaldszkyi* Seidlitz, 1896: 754 (*Helops*): Турция (Анкара)
 =*gracilis* Küster, 1850: 43 (*Helops*) [HN]
fulvipes Reiche et Saulcy, 1857: 267 (*Helops*): Израиль, Турция
gossypatus Reiche, 1861: 373 (*Helops*): Алжир, Тунис
grosclaudei Normand, 1936: 367: Алжир, Тунис
henoni Allard, 1876: 49: Алжир
hirtus Mulsant et Godart, 1870: 52: Алжир (*Hedyphanes*)
hesperides Reiche, 1861: 7 (*Helops*): Израиль, Иордания, Ливан, Турция, Сирия
 =*berytensis* Kraatz, 1880: 299 (*Isopedes*)
 *=*lepidus* Reitter, 1922: 10: Сирия
improbulus Normand, 1949: 85: Тунис
indubitatus Nabozhenko, 2006: 838: Узбекистан, Таджикистан
kabakovi Nabozhenko, 2007: 41: Афганистан
karakalensis G. S. Medvedev, 1964: 652: Иран, Туркменистан
 *=*dolini* Medvedev, 2004: 575

- liliputanus* Reitter, 1906: 375 (*Helops*): Испания
- longiceps longiceps* Chobaut, 1918: 75 (*Helops*): Тунис
- longiceps minutepunctatus* Chobaut, 1918: 76 (*Helops*): Тунис
- lopezi* Castro Tovar, 2015: 185: Испания (Гранада)
- niger* Kraatz in Heyden, Kraatz, 1882: 332 (*Hedyphanes*): Казахстан, Узбекистан, Таджикистан
- =var. *minor* Kraatz in Heyden, Kraatz, 1882: 332 (*Hedyphanes*)
- nitidior* Antoine, 1949: 143., Марокко (Большой Атлас)
- noctivagus* Nabozhenko, 2006: 840: Узбекистан
- obsoletus biasiolii* Koch, 1937: 495: Ливия
- obsoletus obsoletus* Allard, 1876: 30: Алжир, Ливия, Тунис
- ovatus* Koch, 1935: 109: Ливия
- persicus* Allard, 1876: 30: Иран (Горган)
- pilosus* Allard, 1876: 49: Алжир (Оран)
- puber* Allard, 1876: 50: Алжир
- pullatus* Peyerimhoff, 1917: 318 (*Helops*): Алжир, (Джурджура)
- rhynchophorus* Seidlitz, 1896: 792 (*Hedyphanes*): Алжир
- rotundicollis* Guérin-Méneville, 1825: 112 (*Helops*): Франция, Италия, Мальта, Испания: Тунис
- =*agonus* Mulsant, 1854: 377 (*Helops*)
- =*angustatus* Lucas, 1846: 354 (*Helops*)
- =*juncorum* Helfer in Küster, 1850: 41 (*Helops*)
- =*obtusangulus* Küster, 1850: 37 (*Helops*)
- =*pygmaeus* Illiger in Küster, 1850: 38 (*Helops*)
- =*rotundicollis* Dejean in Küster, 1850: 40 (*Helops*) [HN]
- =*siculus* Küster, 1850: 39 (*Helops*)
- =*tagenioides* Germar in Küster, 1850: 42 (*Helops*)
- =var. *curvipes* Reitter, 1922: 12
- rungsi* Antoine, 1949: 143: Марокко
- schusteri* Normand, 1936: 366: Ливия, Тунис
- seidlitzi* Gebien, 1911: 552 (*Helops*) [RN]: Израиль ("Syria")
- =*hierochonticus* J. Sahlberg, 1913b: 182 [HN]

semiruber Allard, 1876: 29: Иран
senussianus Koch, 1937: 495: Ливия
sicardi Vauloger, 1900: 690 (*Helops*): Алжир, Тунис
submetallicus Vauloger, 1900: 713 (*Helops*): Алжир
sulcatus G.S. Medvedev, 1964: 652: Узбекистан
testaceipes Fairmaire, 1884: lxxvii (*Helops*): Алжир, Марокко, Тунис
thamii Antoine, 1955: 364: Марокко
ursus Antoine, 1949: 143: Марокко
vaulogeri Théry, 1932: 126., Марокко
virgilius Reitter, 1922: 11: Алжир (Дра эль Мизан)
walkeri Champion, 1891: 390 (*Helops*): Испания (Гибралтар)

Подрод *Montanocatomus* Nabozhenko, 2006: 842

типовой вид *Catomus grandis* G.S. Medvedev, 1978

badachshanicus G. S. Medvedev, 1970: 393: Таджикистан
fabiani Nabozhenko, 2006: 849: Казахстан
grandis G. S. Medvedev, 1978: 50: Киргизия (Алайский хребет)
kabakovi Nabozhenko, 2007: 41: Афганистан
pilosulus Kraatz in Heyden, Kraatz, 1886: 190: Узбекистан (Фергана)
 *=*gracilicollis* Kraatz in Heyden, Kraatz, 1886: 189 (*Stenomax*)
reinigi Shuster in Reinig, 1931: 903 (*Stenomacidius*): Таджикистан, Киргизия
 *=*alaensis* G. S. Medvedev, 1970: 394

Подрод *Sinocatomus* Nabozhenko, 2006: 852

типовой вид *Catomus solitarius* Nabozhenko, 2006

interruptus Liu et Ren, 2010: 71: Китай (Ганьсу)
solitarius Nabozhenko, 2006: 852: Китай (Сычуань, Ганьсу)
stanislavi Nabozhenko, Ando, 2018: 288: Китай (Юннань)

Род *Coscinoptilix* Allard, 1876: 15.

Типовой вид *Coscinoptilix gracilicornis* Allard, 1876, по монотипии.

= *Neohelops* Dajoz, 2001: 356. Типовой вид *Neohelops texanus* Dajoz, 2001, по первоначальному обозначению.

angustus LeConte, 1859b: 77 (*Helops*): США (Калифорния)

arizonensis Horn, 1874a: 36 (*Helops*): США (Аризона, Нью Мехико)

batchei LeConte, 1861b: 353 (*Helops*): США (Калифорния)

benitensis Blaisdell, 1925b: 339 (*Helops*): Мексика (Байа Калифорния)

blaisdelli Casey, 1891: 66 (*Helops*): США (Калифорния)

gracilis Bland, 1864: 319 (*Helops*) [младший ономим *Helops gracilis* Fischer von Waldheim, 1823]: Канада (Нью-Брусвик), США (Мэриленд, Нью-Джерси, Нью-Йорк, Южная Каролина, Вирджиния)

= *blandi* Bousquet and Bouchard [in Nabozhenko et al.], 2012: 729 (*Helops*); замещающее название для *Helops gracilis* Bland, 1864.

callosa Casey, 1890b: 489 (*Helops*): США (Нью-Мехико)

cavifrons Champion, 1887: 313 (*Helops*): Гватемала

coxalis Champion, 1887: 317 (*Helops*): Мексика (Мичоакан)

crockeri Blaisdell, 1933: 89 (*Helops*): Мексика (Байа Калифорния: о Гваделупа)

cupripennis Champion, 1887: 319 (*Helops*): Мексика (Оаксака)

cylindriformis Casey, 1891: 68 (*Helops*): США (Нью-Мехико)

difficilis Horn, 1878a: 57 (*Helops*): США (Колорадо, Вайоминг)

discipulus Casey, 1891: 67 (*Helops*): США (Калифорния)

discretus LeConte, 1866: 134 (*Helops*): США (Техас)

edwardsii Horn, 1870: 395 (*Helops*): США (Калифорния, Орегон, Вашингтон)

enitescens Champion, 1893: 557 (*Helops*): Гватемала

exsculptus Champion, 1887: 314 (*Helops*): Гватемала

farctus LeConte, 1858: 74 (*Helops*): США (Техас)

fresnoensis Blaisdell, 1931: 44 (*Helops*): США (Калифорния)

gracilicornis Allard, 1876: 52 (*Coscinoptilix*): Мексика (Веракрус)

guadalupensis Casey, 1890b: 488 (*Helops*): Мексика (Байа Калифорния: Гваделупа)

impolitus LeConte, 1866b: 132 (*Helops*): США (Техас), Мексика (Тлакскала)

inanis Allard, 1877b: 262 (*Tarpela*): Мексика (Морелос, Пуэбла)

- = *funebri* Champion, 1887: 316 (*Helops*):
- laetus* LeConte, 1857: 50 (*Helops*): Канада (Британская Колумбия) США (Калифорния, Орегон, Вашингтон)
- longicornis* Champion, 1887: 314 (*Helops*): Мексика (Дуранго)
- nogueraei* Doyen, 1990: 236 (*Helops*): Мексика (Халиско)
- obtusangulus* Blaisdell, 1921: 228 (*Helops*): США (Калифорния)
- opacus* LeConte, 1859: 284 (*Helops*): США (Калифорния, Айдахо, Невада, Орегон, Юта)
- panamensis* Champion, 1887: 319 (*Helops*): Панама
- perforatus* Horn, 1880: 153 (*Helops*): США (Техас)
- pernitens* LeConte, 1861: 353 (*Helops*): Канада (Британская Колумбия) США (Калифорния, Орегон, Вашингтон)
- pinguis* Horn, 1894: 430 (*Helops*): Мексика (Южная Байя Калифорния)
- politus* Say, 1826: 240 (*Helops*): США (Флорида)
- pueblensis* Champion, 1887: 317 (*Helops*): Мексика (Гверерро, Пуэбла)
- punctatostriatus* Champion, 1887: 316 (*Helops*): Мексика
- punctatus* Gemminger, 1870: 123 (*Helops*): США (Калифорния) [младший ономим *Helops punctatus* Fabricius, 1801); *punctatus* – замещающее название для *Helops punctipennis* LeConte, 1866.
- = *punctipennis* LeConte, 1866b: 133 (младший ономим *Helops punctipennis* Lucas, 1846).
- punctiventris* Champion, 1887: 320 (*Helops*): Мексика (Гуанахуато)
- rastratus* Champion, 1893: 557 (*Helops*): Мексика (Чиуауа)
- rugiceps* Champion, 1887: 315 (*Helops*): Гватемала
- rugicollis* LeConte, 1866: 133 (*Helops*): США (Калифорния)
- rugulosus* LeConte, 1851: 151 (*Helops*): США (Калифорния)
- scintillatus* Doyen, 1990: 239 (*Helops*): Мексика (Халиско, Наярит)
- seriatoporus* Champion, 1893a: 558 (*Helops*): Мексика (Чиуауа)
- seriatus* Allard, 1877b: 46 (*Catomus*) США (Калифорния)
- simulator* Blaisdell, 1921: 226 (*Helops*): США (Калифорния, Орегон)
- sparsus* Blaisdell, 1943: 274 (*Helops*): Мексика (Байя Калифорния)
- spiethi* Pallister, 1954: 50 (*Helops*): Мексика (Дуранго)
- spilmani* Pallister, 1954: 49 (*Helops*): Мексика (Чиуауа, Дуранго)

spissicornis Champion, 1893a: 558 (*Helops*): Мексика (Дуранго)
spretus Horn, 1880: 153 (*Helops*): США (Невада)
stenotrichoides Blaisdell, 1895: 238 (*Helops*): США (Калифорния)
strigicollis Horn, 1885: 161 (*Helops*): США (Калифорния)
suavis Champion, 1887: 318 (*Helops*): Мексика (Оаксака), Гватемала
sulcipennis LeConte, 1866: 133 (*Helops*): США (Алабама, Джорджия, Северная Каролина, Южная Каролина, Теннесси, Вирджиния)
sumptuosus Allard, 1876: 57 (*Diastixus*): Мексика
texanus Dajoz, 2001: 357 (*Neohelops*): США (Техас)
tristis Palisot de Beauvois, 1817: 138 (*Helops*): США (Южная Каролина)
tumescens LeConte, 1866b: 134 (*Helops*): США (Аризона, Калифорния)

†Род *Cryptohelops* Nabozhenko et Kirejtshuk, 2014

Типовой вид *Cryptohelops menaticus* Nabozhenko et Kirejtshuk, 2014

†*menaticus* Nabozhenko et Kirejtshuk, 2014: 68: Средний палеоцен Мена, Франция (Menat fossil site: Menat Basin, Puy-de-Dome, France)

Род *Deretus* Gahan, 1900: 10

ТИПОВОЙ ВИД *Deretus denticollis* Gahan, 1900

denticollis Gahan, 1900: 10: Йемен (Сокотра)

=*wraniki* Schawaller, 2004: 457

hajeki Purchart, 2013: 80: Йемен (Сокотра)

spinicollis Schawaller, 2004: 456: Йемен (Сокотра)

necopinatus Purchart, 2012: 63: Йемен (Сокотра)

bezdeki Purchart, 2012: 58: Йемен (Сокотра)

hulai Purchart, 2012: 61: Йемен (Сокотра)

maderai Purchart, 2012: 62: Йемен (Сокотра)

Род *Doyenellus* Nabozhenko et Steiner, in litt.

Типовой вид *Helops cisteloides* Germar, 1823, по первоначальному обозначению

cisteloides Germar, 1823: 159 (*Helops*): США (Арканзас, Флорида, Джорджия, Луизиана, Мэриленд, Вирджиния, Миссури, Северная Каролина, Южная Каролина, Нью-Джерси, Огайо, Техас)

parapidax Steiner in Nabozhenko et Steiner, in litt: США (Флорида)

worthleyorum Steiner in Nabozhenko et Steiner, in litt: США (Джорджия, Флорида)

Род *Entomogonus* Solier, 1848: 155

Типовой вид *Entomogonus barthelemyi* Solier, 1848

angulicollis aleppensis Reitter, 1922: 28: Сирия, Турция

angulicollis angulicollis Mulsant et Wachanru, 1853: 11 (*Hediphanes*): Сирия, Турция

=*gassneri* Reitter, 1908: 30

=var. *helopinus* Reitter, 1922: 28

angulicollis gebieni Reitter, 1922: 28: Турция

barthelemyi Solier, 1848: 157: Турция (“Syria”)

Подрод *Delonurops* Reitter, 1922: 24, типовой вид *Entomogonus clavimanus* Reitter, 1903

*=*Macrophanes* Iablokoff-Khnzorian, 1957: 165, типовой вид *Hedyphanes corax* Iablokoff-Khnzorian, 1957

*=*Eutelogonus* Reitter, 1922: 24, типовой вид *Helops davidis* Fairmaire, 1884

amandanus Reitter, 1901: 211 (*Helops*): Азербайджан, Армения

*=*corax* Iablokoff-Khnzorian, 1957: 163

berchelanicus Nabozhenko, Keskin, in litt.: Турция (Хаккяри)

bialookii Nabozhenko, 2011: 45: Турция

clavimanus Reitter, 1903: 18: Армения

davidis Fairmaire, 1884: 171 (*Helops*): Турция (пров. Анталья)

doguanatolicus Nabozhenko, Özgen et Ivanushenko, 2018: 551: Турция (Диарбакыр)

duchoni Reitter, 1903: 20: Ирак Сирия, Турция

egregius Seidlitz, 1896: 703 (*Helops*): Турция

*=*nylandereri* Ferrer et L. Soldati, 1999: 74

elongatus Allard, 1876: 42 (*Entomogonus*): Турция

jordanicus Nabozhenko, in litt.: Иордания
makovskyi Nabozhenko, 2011: 45: Турция
obtusus Seidlitz, 1896: 704: Кипр, Турция
peyronis Reiche, 1861: 5 (*Helops*): Турция (“Syria”)
saphyrinus Allard, 1876: 43 [=1877: 69] (*Helops*): Ирак, Турция
 = *fausti* Allard, 1877: 255 (*Helops*)
prokhorenkoi Nabozhenko, Grimm, in litt.: Сирия (Пальмира)

Подрод *Erionura* Reitter, 1903: 18, типовой вид *Helops gigantea* Kraatz, 1862

gigantea Kraatz, 1862: 124 (*Helops*): Греция (гора Тайгетос)

Род *Euboeus* Boieldieu, 1865: 10

типовой вид *Euboeus minonti* Boieldieu, 1865

= *Probaticus* Seidlitz, 1896: 764, типовой вид *Helops mori* Brullé, 1832

minonti Boieldieu, 1865: 11: Болгария, Греция, Турция (Эгейский регион)

mori Brullé, 1832: 222 (*Helops*): Греция

= *angulicollis* Fairmaire, 1882: clxx (*Helops*)

= *terrenii* I. Frivadszky, 1845: 183 (*Helops*)

parvostriatus Nabozhenko, Nikitsky et Keskin, 2017: 499: Турция (Центральный Тавр)

tentyrioides Walzl in Küster, 1851: 71 (*Helops*): Греция

= *bysantica* Motschulsky, 1858: 189 (*Micispa*)

= *pyraei* Motschulsky, 1858: 189 (*Micispa*)

= *graeca* Motschulsky, 1858: 189–190 (*Micispa*)

= *parvicollis* Baudi di Selve, 1876: 280 (*Helops (Euboeus)*), nomen oblitum.

Подрод *Helopidoxus* Reitter, 1922: 44, типовой вид *Helops superbis* Mulsant et Godart, 1855

superbis Mulsant et Godart, 1855: 153 (*Helops*) [= 1855: 83]: Франция (Корсика)

Подрод *Helopostygnus* Antoine, 1949: 133, типовой вид *Helops atlantis* Antoine, 1925
atlantis atlantis Antoine, 1925: 258 (*Helops*): Марокко (Большой Атлас)
atlantis secedens Antoine, 1933b: 230 (*Helops*): Марокко
confinalis confinalis Antoine, 1949: 133: Марокко
confinalis kertensis Español, 1953: 78: Марокко
longulus Reiche, 1861: 373 (*Helops*): Алжир

Подрод *Helopotrichus* Reitter, 1922: 44, типовой вид *Helops villosipennis* Lucas, 1846
gibbithorax Gemminger, 1870: 123 [RN] (*Helops*): Италия (Сардиния)
 =*gibbicollis* Kollar in Küster, 1850: 86 (*Helops*) [HN]
sphaericollis Parreiss in Küster, 1850: 87 (*Helops*): Италия
tomentosus Reitter, 1906: 376 (*Helops*): Италия (Сицилия)
 =*siculus* Canzoneri, 1960: 50 (*Nephodinus*)
villosipennis Lucas, 1846: 530 (*Helops*): Алжир, Тунис
 =*normandi* Vauloger, 1900: 681

Подрод *Pelorinus* Vauloger, 1900: 675, типовой вид *Helops anthracinus* Germar, 1813: 124
anthracinus Germar, 1813: 124 (*Helops*): Франция Португалия Испания: Алжир,
 Марокко//Mag.Ent.1
 =*coriaceus* Hoffmannsegg in Küster, 1851: 66 (*Helops*)
anthrax Seidlitz, 1896: 711 (*Helops*): Италия
amanosicus Nabozhenko et Grimm, in litt: Турция (Хатай)
balearicus Español, 1980: 108: Испания (Балеарские острова)
banaszkiewiczae Nabozhenko, 2011: 337: Турция (Артвин)
bodemeyeri Reitter, 1900: 156 (*Helops*): Турция (Центральный Тавр)
cappadociae Nabozhenko, Keskin, in litt: Центральная Турция
cedrorum Nabozhenko, Keskin, in litt: Турция (Токат)
chorasanicus G. S. Medvedev, 1976: 893: Иран
corrugatus Seidlitz, 1896: 707 (*Helops*): Турция (Аманос)
corrugosus Seidlitz, 1896: 707 (*Helops*): Греция, Турция
cosyrensis Sparacio, 2007: 256: Италия
dieckii Kraatz, 1870: 132 (*Helops*): Испания

- =*castilianus* Reitter, 1922: 40
- dorsalis dorsalis* Allard, 1877: 97 (*Helops*): Турция
- =*violaceus* Pic, 1899: 411: Турция
- elbursicus* Nabozhenko, in litt.: Иран (Эльбурс)
- ebeninus cassolai* Ardoin, 1973: 306: Италия (Сардиния)
- ebeninus ebeninus* A. Villa et J. B. Villa, 1838: 63 (*Helops*): Франция, Италия
- =*germari* Küster, 1850: 20 (*Helops*)
- =*puncticollis* Rey, 1892: 65 (*Helops*)
- =*robustus* Mulsant, 1854: 320 (*Helops*)
- euboëicus* Reitter, 1885: 382 (*Helops*): Греция
- foveolatus* Seidlitz, 1896: 710 (*Helops*): Испания
- =*obesus* Allard, 1876: 32 (*Helops*) [HN]
- =*tardus* Vauloger, 1900: 682 [RN]
- freyi* Español, 1956: 109: Испания
- fusifformis* Allard, 1877: 76 (*Helops*): Турция (побережье Мраморного моря)
- gilyanicus* Nabozhenko, in litt.: Иран (Гилян)
- globicollis* Seidlitz, 1896: 707, 751 (*Helops*): Кипр
- glyptus* Antoine, 1949: 132: Марокко
- gorganicus* G. S. Medvedev, 1976: 892 (*Probaticus*): Иран (Горган)
- grajus* Allard, 1876: 34 (*Helops*): Греция
- granosus* Seidlitz, 1896: 716 (*Helops*): Турция (Север)
- granulatus* Allard, 1876: 32 (*Helops*): Португалия, Испания
- =*cordicollis* Baudi di Selve, 1876: 245 (*Helops*)
- =*ehlersi* Kraatz, 1882: 47 (*Helops*)
- granulifer* Seidlitz, 1896: 711 (*Helops*): Португалия Испания
- huedepohli* Külzer, 1964: 228: Иран
- immarginatus* Reitter, 1902: 212 (*Helops*): Турция
- interstitialis* Küster, 1850: 25 (*Helops*): Испания
- =var. *elongatus* Español, 1956: 100
- =var. *recticollis* Español, 1956: 100
- kobeltii* Seidlitz, 1896: 717: Тунис
- lacertosus* Küster, 1845: 30 (*Helops*): Болгария, Греция, Македония, Турция

- = *obesus* Walzl, 1838 (*Helops*) [HN]
- = *granicollis* Seidlitz, 1896: 716 (*Helops*)
- laticollis* Dejean in Küster, 1850 76 (*Helops*): Франция (Пиренеи), Испания
- = *cerberus* Mulsant, 1854: 316 (*Helops*)
- = *ponferradanus* Reitter, 1922: 38
- linearis* Vauloger, 1900: 681 [RN] (*Helops*): Алжир
- maurus* Walzl, 1838: 464 (*Helops*): Болгария, Греция, Македония, Украина (Одесская область), Молдавия, Румыния, европейская Турция
- = *gibbus* Sturm in Küster, 1851: 60 (*Helops*)
- = *fulei* Frivaldszky in Küster, 1850: 21 (*Helops*): Болгария, Греция
- = *tarsatus* Küster, 1850: 29 (*Helops*): Болгария, Молдавия, Румыния
- melas* Küster, 1850: 22 (*Helops*): Испания
- micantipennis* Allard, 1876: 55 (*Stenomax*): Португалия
- monstruosus* Nabozhenko, Merkl, Keskin et Ianastasiou, in litt: Турция (Эгейский регион)
- tyops* Allard, 1876: 50 (*Helops*): Турция (восток)
- obesus* I. Frivaldszky, 1835: 262 (*Helops*): Албания, Болгария, Греция, Македония, Румыния, Сербия, Черногория, Турция (европейская часть и Западная Анатолия)
- oliveirae* Seidlitz, 1896: 709: Португалия, Испания
- parthorum* G. S. Medvedev, 1976. 891 (*Probaticus*): Иран
- peropacus* Reitter, 1902: 214 (*Helops*): Турция (Эрзурум)
- peslieri* F. Soldati, 2012: 222: Греция (Лесбос)
- picianus* Reitter, 1907: 30 (*Helops*) [RN]: Турция
- = *carinatus* Pic, 1899: 411 (*Helops*) [HN]
- priapus* Seidlitz, 1896: 751 (*Helops*): Турция
- prometheus* Reitter, 1902: 213 (*Helops*): Азербайджан и Иран (Талыш)
- quadricollis* Ménétrés, 1832: 196 (*Hedyphanes*): Азербайджан (Талыш)
- rufipes* Allard, 1876: 33 (*Helops*): Турция
- subrugosus* Duftschmid, 1812: 284 (*Blaps*): Болгария, Хорватия, Греция, Венгрия Молдавия, Македония, Румыния, Словакия, Южная Россия (европейские степи, Прикаспийская Низменность), Украина, Западный Казахстан (Уральск)
- = *arboreus* Germar, 1824: 160 (*Helops*) [HN]
- = *damascenus* Fischer de Waldheim in Küster, 1850: 28 (*Helops*)

- *=*fovoelatostratus* Motschulsky, 1845: 82
- =*rugosus* Dejean in Küster, 1850: 26 (*Helops*)
- =*schmidti* Ahrens, 1814, 2: 3 (*Helops*)
- =*strigicollis* Seidlitz, 1896: 712 (*Helops*) [HN]
- =*sulcatus* Fischer von Waldheim, 1844: 124 (*Helops*)
- =var. *strigithorax* Reitter, 1906: 497 [RN]

tazekensis Antoine, 1952: 116: Марокко

tenebricosus Brullé, 1832: 223 (*Helops*): Греция (Фессалия, Наксос, Порос, Икария)

theanus Reitter, 1902: 213 (*Helops*): Турция

tripolitanus Seidlitz, 1896: 717: Ливия

valdanii Guérin, 1859: СХС (*Helops*): Алжир

vicinus Allard, 1876: 34 (*Helops*): Азербайджан (Нахичевань) Армения

zoroaster Seidlitz, 1896: 714 (*Helops*): Туркменистан (Копет-Даг), Северный Иран

- *=*diabolinus* Brancsik, 1899: 101 (*Helops*)

Род *Probaticus*, nomen dubium

nitidipennis Küster, 1850: 23 (*Helops*): Италия (Сицилия)

Род *Hedyphanes* Fischer de Waldheim, 1820: plate 15

ТИПОВОЙ ВИД *Tagenia coerulea* Fischer von Waldheim, 1821

*=*Coelophanes* Iablokoff-Khnzorian, 1964: 304, типовой вид *Hedyphanes impressicollis* Faldermann, 1837

aalbui Nabozhenko, 2018: 621: Иран (Язд)

afghanicus Nabozhenko, 2018: 623: Афганистан (Фарах)

besseri Faldermann, 1837: 95: Туркменистан

- *=*parvicollis* Seidlitz, 1896: 797: Туркменистан

bodemeyeri Reitter, 1914: 185: Иран

- *=*gebieni* Reitter, 1914: 186: Иран

chalybaeus Faldermann, 1837: 96: Армения

choruhicus Nabozhenko et Keskin, in litt: Турция (долина р. Чорох)

- coerulescens* Fischer von Waldheim, 1821: 13 (*Tagenia*): Южная Россия (Астраханская область), Северный Афганистан, Казахстан, Южный Таджикистан, Туркменистан, Узбекистан
- cordicollis* Seidlitz, 1896: 797: Турция (Диарбакыр)
- europis* Reitter, 1914: 187: Иран
- helopioides* Faldermann, 1837: 83: Армения
- igori* Nabozhenko, 2018: 620: Иран (Семнан)
- iranicus* G. S. Medvedev, 1976: 890: Иран
- kadleci* Nabozhenko, 2018: 611: Иран (Восточный Азербайджан)
- khachikovi* Nabozhenko, 2013: 5: Турция.
- kiritshenkoi* G. S. Medvedev, 1978: 51: Таджикистан
- koltzei* Heyden, 1892: 108: Киргизия
- kuschensis* Kaszab, 1960: 172: Афганистан, Туркменистан
- laticollis laticollis* Fischer von Waldheim in Ménétriés, 1832: 196: Азербайджан, Армения, Грузия
- *=*impressicollis* Faldermann, 1837: 94
- *=*desertus* Motschulsky, 1845: 82: Азербайджан
- *=*hegeteroides* Faldermann, 1837: 92: Армения
- mannerheimi* Faldermann, 1837: 91: Армения
- matthiesseni* Reitter, 1914: 186: Иран
- mesopotamicus* Nabozhenko, 2005: 351: Ирак
- tuminovi* Bogachev, 1963: 98: Узбекистан
- nycterinoides* Faldermann, 1837: 93: Южная Россия (Дагестан)
- nycteroides* Reitter, 1914: 185
- ocularis* Reitter, 1914: 187: Иран
- seidlitzii* Reitter, 1913: 184: Иран Туркменистан
- *=*albertus* Reitter, 1922: 16: Туркменистан
- semnanicus* Nabozhenko, 2005: 352: Иран
- tagenoides* Faldermann in Ménétriés, 1832: 197: Азербайджан, Армения, Грузия А Иран
- *=*cruralis* Fischer von Waldheim in Faldermann, 1837: 153
- *=*dejeani* Faldermann, 1837: 88: Армения
- *=*menetriesii* Fischer von Waldheim in Ménétriés, 1832: 197

*=*pubiventris* Reitter, 1922: 18

*=*tentyrioides* Faldermann, 1837: 85

*=*urpioides* Faldermann, 1837: 87: Турция

tuxeni Kaszab, 1959: 253 [=1960: 172]: Афганистан Иран

zarudnyi G. S. Medvedev, 1976: 890: Иран

Подрод *Granulophanes* Nabozhenko, in litt., (in litt)

типовой вид *Pseudoprobaticus roznerorum* Nabozhenko, 2008

***lutosus* Allard, 1877: 229 [=1877: 97]: Турция: Малая Азия

roznerorum Nabozhenko, 2008: 721: Турция (пров. Денизли: Памуккале)

Подрод *Microhedyphanes* Nabozhenko et Lillig, in litt. (in litt)

Типовой вид *Hedyphanes chikatunovi* Nabozhenko et Lillig, in litt.

chikatunovi Nabozhenko et Lillig, 2013: Южный Израиль (Негевская пустыня), Египет (Северный Синай)

species incertae sedis, род *Hedyphanes*

angustus Marseul, 1879: 75 (*Apolites*)

cribripennis Lucas, 1854: 32: Греция (Крит)

helopinus Gemminger, 1870: 123 (*Hedyphanes*) [RN]: Греция (Крит)

pierrei Nabozhenko, 2008 (nom. nov. pro *Hedyphanes helopioides* Lucas, 1854): Греция (Крит)

Род *Helopelius* Reitter, 1922: 152

типовой вид *Stenomax aeneipennis* Allard, 1876

aeneipennis Allard, 1876: 18 (*Stenomax*): Греция (Родос), Турция (“Syria”): юго-запад

disgregus Reitter, 1922: 152 (*Cylindronotus*): Греция (Родос)

Род *Helops* Fabricius, 1775: 257

типовой вид *Tenebrio caeruleus* Linnaeus, 1758 (фиксация типового вида: Nabozhenko et al. (2008))

=*Anteros* Laporte de Castelnau, 1840: 235, типовой вид *Helops caeruleus* Linnaeus, 1758

*=*Mesohelops* Reitter, 1922: 31, типовой вид *Helops cyanipes* Allard, 1877

caeruleus caeruleus Linnaeus, 1758: 418 (*Tenebrio*): Азербайджан Албания Босния и Герцеговина Болгария Хорватия, Франция Великобритания Германия Греция Италия Голландия Румыния Словения Испания Южная Россия Швейцария Украина: Иран Турция

=*chalibaeus* Rossi, 1790: 236

=*chalybaeus* Latreille, 1804: 346

=*violaceus* Marsham, 1802: 480 (*Blaps*)

caeruleus stevenii Krynicki, 1834: 167: Западный Кавказ в границах России, Абхазии, Грузии), Украина (Крым)

caeruleus talyshensis Bogatchev, 1949: 38: Азербайджан (Талыш)

glabriventris glabriventris Reitter, 1885: 382: Греция, Кипр, Турция

glabriventris jelineki Piska, 1984: 27: Греция (Крит)

insignis insignis Lucas, 1846: 348: Алжир, Тунис

insignis maroccanus Fairmaire, 1873: 341: Марокко

=*magnificus* Escalera, 1925: 334

rossii Germar, 1817: 191: Албания, Босния и Герцеговина, Хорватия, Франция, Греция, Италия, Мальта, Румыния, Словения, Турция (Бурса, Измит, европейская часть)

=*marloysi* Laporte, 1840: 235

cyanipes Allard, 1877: 256: Израиль Ливан, Сирия, Турция

carinimentum Reitter, 1885: 383

punctatissimus Nabozhenko et Keskin, 2017: 46: Турция (юго-восток)

thoracicus Grimm, 1991: 41: Кипр

species incertae sedis, род *Helops*

Helops caucasicus Allard, 1877: 97: "Caucasus"

†*Helops meissneri* Heer, 1847: Taf. V, Fig. 9: средний миоцен, Энинген, Германия.

Род *Italohelops* Español, 1961: 295

ТИПОВОЙ ВИД *Parablops subchalybaeus* Reitter, 1907

subchalybaeus Reitter, 1907: 204 (*Parablops*): Италия (Сардиния)

Род *Mamorina* Antoine, 1951: 98

ТИПОВОЙ ВИД *Mamorina sulcaticeps* Antoine, 1951

sulcaticeps Antoine, 1951: 99: Марокко

Род *Nautes* Pascoe, 1866: 475

ТИПОВОЙ ВИД: *Nautes fervidus* Pascoe, 1866, по монотипии.

alternans Champion, 1893: 550: Гватемала

antennatus Champion, 1887: 281: Панама

asperipennis Allard, 1894: 259: Куба

azurescens Jacquelin du Val, 1857: 153 (*Helops*): США (Флорида), Багамы, Куба

= *viridimicans* Horn, 1878a: 57 (*Helops*). Синониму: Steiner (2005: 454).

belti Allard, 1877: 59: Никарагуа, Панама

breviceps Champion, 1887: 282: Панама

chrysomeloides Champion, 1887: 284: Белиз

enoplopoides Champion, 1887: 287: Гватемала

fervidus Pascoe, 1866: 476. Мексика (Веракрус), Гватемала, Никарагуа

= *aeneus* Bates, 1870: 270.

glabratus Champion, 1887: 278: Мексика (Веракрус)

guanahani Steiner, 2006: 29: Багамы

hilaris Champion, 1887: 286: Гватемала.

laeviventris Champion, 1887: 285: Гватемала

magnificus Champion, 1887: 284: Гватемала

nitidissimus Champion, 1887: 286: Мексика (Веракрус)

nodulosus Champion, 1887: 287: Гватемала

ovatus Bates, 1870: 271: Колумбия

rufipes Allard, 1876: 45: Куба

splendens Champion, 1887: 280: Панама

stabilis Champion, 1893: 550: Мексика (Оаксака, Веракрус)

striatipennis Champion, 1887: 283: Мексика (Оаксака)

tinctus Champion, 1887: 279: Гватемала

tricolor Champion, 1893: 551: Мексика (Пуэбла)

varians Champion, 1887: 281: Мексика (Оаксака, Веракрус)

versicolor Champion, 1887: 284: Гватемала

Род *Nephodinus* Gebien, 1943: 900 [RN]

типовой вид *Nephodes villiger* Rosenhauer, 1856

=*Nephodes* Blanchard, 1845: 34 [HN], типовой вид *Nephodes villiger* Rosenhauer, 1856

gracilior Fairmaire, 1884: lxvii (*Nephodes*): Алжир

metallescens Küster, 1846: 47 (*Helops*): Франция (Корсика) Италия (Сардиния)

=*corsicus* Allard, 1877: 222 (*Nephodes*)

pubescens modestus Kraatz, 1870: 142 (*Nephodes*): Испания

=*infoveicollis* Pic, 1910: 10 (*Nephodes*)

pubescence pubescence Küster, 1850: 88 (*Helops*): Испания

=*foveicollis* Küster, 1851: 72 (*Helops*)

villiger barbarus Kraatz, 1872: 182 (*Nephodes*): Алжир, Марокко, Тунис

villiger villiger Rosenhauer, 1856: 218 (*Nephodes*): Испания, Марокко

=*incanus* Fairmaire, 1879: 199 (*Nephodes*)

subdepressus Fairmaire, 1868: 492 (*Nephodes*): Алжир

Подрод *Paranephodes* Antoine, 1954: 208

типовой вид *Paranephodes camusi* Antoine, 1954

camusi Antoine, 1954: 208 (*Nephodes*): Марокко

Род *Nesotes* Allard, 1876: 5

типовой вид *Helops asper* Germar in Küster, 1850

=*Diastixus* Allard, 1876: 5, типовой вид *Helops punctipennis* Lucas, 1846

Подрод *Helopogonus* Reitter, 1922: 122

ТИПОВОЙ ВИД *Helops viridicollis* L. W. Schaufuss, 1869

viridicollis ibicensis Español, 1946: 105: Испания (Ibiza)

viridicollis viridicollis L. W. Schaufuss, 1869: 25 (*Helops*): Испания (Балеарские острова)

=*rugipennis* Tenenbaum, 1915: 841 (*Helops*)

Подрод *Nesotes* Allard, 1876: 5, типовой вид *Helops asper* Küster, 1850

aenescens Reiche, 1861: 90 (*Helops*): Алжир, Марокко

=*acutangulus* Fairmaire, 1879: 199 (*Diastixus*)

=*lucens* Escalera, 1914: 352 (*Helops*)

aethiops Wollaston, 1864: 509 (*Helops*): Канарские острова

asper Erichson, 1841: 184 (*Helops*): Алжир,

altivagans Wollaston, 1864: 503 (*Helops*): Канарские острова (Тенерифе)

andreinii Schuster, 1925: 89 (*Diastixus*): Ливия

arboricola Wollaston, 1862: 338 (*Helops*): Мадейра

asper asper Küster, 1850: 65 (*Helops*): Мадейра

=*vulcanus* Wollaston, 1854: 513 (*Helops*)

asper obliteratus Wollaston, 1871: 280 (*Helops*): Мадейра

aterrimus Wollaston, 1864: 506 (*Helops*): Канарские острова (Гомера)

azoricus Crotch, 1867: 390 (*Helops*): Азорские острова

carbo Küster, 1850: 33 (*Helops*): Испания

carbunculus Wollaston, 1854: 519 (*Helops*): Канарские острова

catomoides bibersoni Antoine, 1954: 208: Марокко

catomoides catomoides Español, 1952: 74: Марокко (Западная Сахара)

cinnatomeus Wollaston, 1854: 520 (*Helops*): Мадейра

confertus colasi Ardoin, 1960: 118: Мадейра

confertus confertus Wollaston, 1854: 515 (*Helops*): Мадейра

conformis conformis Gemminger, 1870: 123 [RN]: Канарские острова

=*congener* Wollaston, 1864: 504 (*Helops*) [HN]

- conformis grancanariensis* Español, 1962: 339: Канарские острова (Гран-Канария)
- conformis turgiticollis* Wollaston, 1864: 504 (*Helops*): Канарские острова
- congestus* Wollaston, 1864: 505: Канарские острова
- congregatus* Wollaston, 1854: 518 (*Helops*): Мадейра
- crassicollis* Dejean in Küster, 1850: 32 (*Helops*): Испания
 =*ghilianii* Baudi di Selve, 1876: 253 [=1877: 48] (*Helops*)
 =*ibericus* Allard, 1877: 182 (*Diastixus*)
- effeminatus* Antoine, 1949: 135: Марокко
- elliptipennis* Wollaston, 1864: 503 (*Helops*): Канарские острова (Тенерифе)
- fuscus* Wollaston, 1864: 511 (*Helops*): Канарские острова
 =*rufipes* Har. Lindberg, 1953: 10
- futilis* Wollaston, 1854: 520 (*Helops*): Мадейра
- gagatinus* Germar in Küster, 1850: 66 (*Helops*): Мадейра
 =*pluto* Wollaston, 1854: 516 (*Helops*)
- gomerensis* Wollaston, 1965: 64 [Appendix] (*Helops*): Канарские острова (Гомера)
- graniger* Germar in Küster, 1850: 64 (*Helops*): Мадейра
 =*validus* Reitter, 1922: 162 (*Cylindronotus*)
- helleri* Reitter, 1922: 163 (*Cylindronotus*): Канарские острова (Тенерифе)
- heteromorphus* Lucas, 1846: 351 (*Helops*): Алжир
 =*punctipennis* Lucas, 1846: 352 (*Helops*)
- infernus infernus* Wollaston, 1854: 517 (*Helops*): Мадейра (Порто-Санто)
- infernus wollastoni* Ardoin, 1960: 121: Мадейра (Порто-Санто)
- leacockianus* Wollaston, 1854: 517 (*Helops*): Мадейра
- lindbergi* Español, 1962: 342: Канарские острова (Гран-Канария)
- lucifugulus* Reitter, 1922: 519 (*Cylindronotus*): Канарские острова
- lucifugus* Wollaston, 1854: 518 (*Helops*): Мадейра (Порто-Санто)
- marseulii* Wollaston, 1865: 63 [Appendix] (*Helops*): Канарские острова
- mogadoricus* Escalera, 1914: 351 (*Helops*): Марокко
- monodi* Alluaud, 1935: 41 (*Helops*): Мадейра (Сальвагес)
- nigroaeneus* Küster, 1850: 31 (*Helops*): Франция Испания
 =*alicantinus* Kraatz, 1883: 395 (*Nalassus*)
 =*subaeneus* Baudi di Selve, 1876: 258 [1877: 49] (*Helops*)

- nitens* Wollaston, 1864: 506 (*Helops*): Канарские острова (Тенерифе)
- nitidicollis* Lucas, 1846: 354 (*Helops*): Алжир, Марокко
 =*nigricans* Vauloger, 1900: 688 (*Helops*)
 =var. *thalassinus* Allard, 1877: 181 (*Diastixus*)
- obtusatus* Fairmaire, 1883: xliv (*Helops*): Алжир, Тунис
 =*deserticola* Vauloger, 1900: 688 (*Helops*)
- picescens* Wollaston, 1864: 509 (*Helops*): Канарские острова
- piger* Vauloger, 1900: 705 (*Helops*): Тунис
- piliger* Har. Lindberg, 1953: 10 (*Cylindronotus*): Канарские острова (Гран-Канария)
- porrectus* Wollaston, 1864: 508 (*Helops*): Канарские острова
- portosanctanus* Wollaston, 1854: 521 (*Helops*): Мадейра (Порто-Санто)
- pulvinatus* Vauloger, 1900: 704 (*Helops*): Алжир
- puncticollis* Lucas, 1846: 349 (*Helops*): Алжир, Тунис
- quadratus* Brullé, 1838: 70 (*Helops*): Канарские острова (Гран-Канария)
- rimosus* Wollaston, 1864: 508 (*Helops*): Канарские острова (Фуэртевентура)
- lucasi* Méquignon, 1937: 194 (nom. nov. pro *Helops rotundicollis* Lucas, 1846: 350: Алжир,
 Марокко, Тунис
- rufulus* Vauloger, 1900: 708: Алжир
- sabulicola* Israelson, 1980: 192: Канарские острова (Ланзароте)
- sefruensis* Antoine, 1949: 137: Марокко (Средний Атлас)
- subdepressus* Wollaston, 1857: 158 (*Helops*): Мадейра
- tenuipunctatus* Har. Lindberg, 1950: 12 (*Cylindronotus*): Канарские острова (Тенерифе)
- transversus* Brullé, 1838: 70 (*Helops*): Канарские острова
- tuberculipennis ramirezi* Español, 1961: 304: Испания (Cádiz) Гибралтар
- tuberculipennis schrammi* Antoine, 1949: 135: Марокко
- tuberculipennis tuberculipennis* Lucas, 1846: 349 (*Helops*): Испания (Гибралтар): Алжир,
 Марокко
- tuberculipennis vilarrubiai* Español, 1943: 144 (*Cylindronotus*): Марокко (Антиатлас)

Род *Nipponohelops* Masumoto, Ando et Akita, 2006: 33

ТИПОВОЙ ВИД *Nipponohelops ishikawai* Masumoto, Ando et Akita, 2006

ishikawai Masumoto, Ando et Akita, 2006: 34: Япония

Род *Microcatomus* Pic, 1925: 8

Типовой вид *Microcatomus longipilis* Pic, 1925, по монотипии
longipilis Pic, 1925: 8: Занзибар.

Род *Raiboscelis* Allard, 1876: 5

типовой вид *Helops corvinus* Frivaldsky in Küster, 1850

angustitarsis Reitter, 1902: 210 (*Helops*): Армения, Турция

azureus azureus Brullé, 1832: 224 (*Helops*): Греция, Италия (Сицилия)

=*tumidicollis* Küster, 1850: 45 (*Helops*)

azureus stichi Mader, 1943: 42 (*Raiboscelis*): Греция

coelestinus coelestinus Walzl, 1838: 464 (*Helops*): Греция, Турция

=*quadraticollis* Küster, 1850: 48 (*Helops*)

coelestinus rugipleuris Reitter, 1922: 30: Греция (Родос)

corvinus bilyi Picka, 1984: 26: Греция (остров Гаудос)

corvinus brodskyi Picka, 1984: 24: Греция (Крит: Матала)

corvinus corvinus Küster, 1850: 44 (*Helops*): Греция (Крит): Турция

corvinus slamai Picka, 1984: 25: Греция (Крит: Нида-Ида)

cyprius Allard, 1876: 44: Кипр

eleodinus Reiche, 1861: 5 (*Helops*): Израиль, Сирия, Турция (Хатай)

latimargo Seidlitz, 1896: 705 (*Helops*): Турция

obliteratus Allard, 1876: 56: Греция

syriacus immargo Reitter, 1922: 30: Турция

syriacus syriacus Reiche, 1861: 6 (*Helops*): Сирия, Турция

=*iconiensis* Pic, 1900: 31 (*Helops*)

Род *Sabularius* Escalera, 1914: 353

типовой вид *Helops fossor* Escalera, 1914

fossor Escalera, 1914: 354 (*Helops*): Марокко

hoplites Antoine, 1937: 177: Марокко

kocheri Antoine, 1953: 215: Марокко

=var. *cephalotes* Antoine, 1953: 217

mimeuri Antoine, 1937: 179: Марокко

punctatostriatus Antoine, 1953: 214: Марокко

serrulifer Antoine, 1937: 178:, Марокко

talpa Antoine, 1937: 175: Марокко

Род *Socotraphanes* Nabozhenko in Nabozhenko, Purchart, 2019 (in press)

типовой вид *Socotraphanes krali* Nabozhenko in Nabozhenko, Purchart, 2019

dementor Nabozhenko in Nabozhenko, Purchart, 2019: Йемен (Сокотра)

krali Nabozhenko in Nabozhenko, Purchart, 2019: Йемен (Сокотра)

Род *Stenohelops* Reitter, 1922: 113

типовой вид *Isopedus plicatulus* Kraatz, 1880

†**Подрод *Stenolassus*** Nabozhenko, Chigray et Bukejs (in press)

типовой вид *Nalassus klebsi* Nabozhenko, Perkovsky et Cherney

†*klebsi* Nabozhenko, Perkovsky et Cherney, 2016: 948 (*Nalassus*): Средний эоцен, балтийский янтарь (Россия, Калининградская область)

Подрод *Stenohelops* Reitter, 1922: 113

типовой вид *Isopedus plicatulus* Kraatz, 1880

berettai Marcuzzi, 2001: 1: Тунис (Джерба)

filum Reitter, 1922: 114: Испания

montanus Kraatz, 1870: 137 (*Helops*): Португалия

plicatulus Kraatz, 1880: 299 (*Isopedus*): Испания

prolixus Seidlitz, 1896: 748 (*Helops*): Испания

sublinearis Kraatz, 1870: 139 (*Helops*): Испания

carinatus Seidlitz, 1896: 719 (*Helops*): Кавказ, без более точного указания

Подрод *Gunarellus* Reitter, 1922: 114, типовой вид *Helops gratus* J. Frivaldsky, 1894
calvus Seidlitz, 1896: 719 (*Helops*): Марокко, Тунис
carlofortinus Leo, 1980: 36: Италия (Сардиния)
gratus J. Frivaldszky, 1894: 85 (*Helops*): Венгрия, Румыния, Сербия, Черногория
macellus Kraatz, 1870: 136 (*Helops*): Испания
mauritanicus Seidlitz, 1896: 719 (*Helops*): Марокко
piligerus Kraatz, 1870: 135 (*Helops*): Испания
villosus L. W. Schaufuss, 1861: 92 (*Helops*): Испания
tronqueti F. Soldati et L. Soldati, 2002: 139: Испания
silvestrei Escalera, 1914: 349 (*Helops*): Марокко

Подрод *Stenomaleis* Español, 1957: 22, типовой вид *Stenohelops ardoini* Español, 1957
ardoini Español, 1957: 22: Испания
barcinensis Lager et Fresneda, 2014: 96: Испания (Каталония)
chinensis Nabozhenko et Ando, 2018: 251: Китай (Сычуань)
effeminatus Español, 1963: 392: Марокко (Риф)
gayirbegi Nabozhenko et Keskin, 2009: 54: Турция
korkutelensis Nabozhenko et Keskin, 2009: 58: Турция
nodifer Kraatz, 1880: 299 (*Isopedes*): Испания
otini Antoine, 1949: 141: Марокко (Средний Атлас)
protensulus Seidlitz, 1896: 735 (*Helops*): Испания
pyrenaicus Mulsant, 1854: 374 (*Helops*): Франция Испания
subsINUATUS Antoine, 1951: 318: Марокко (Средний Атлас)
verrucosus Vauloger, 1900: 683 (*Helops*): Португалия, Алжир
zaianus Antoine, 1949: 142: Марокко

Род *Stenohelops*, species incertae sedis

narcissus Reitter, 1922: 114: Италия (Сицилия)

Род *Stenotrichus* LeConte, 1862: 239

Типовой вид *Amphidora rufipes* LeConte, 1851, по первоначальному обозначению

= *Biomorphus* Motschulsky, 1872: 38. Типовой вид *Biomorphus tuberculatus* Motschulsky, 1872 (= *Amphidora attenuata* LeConte, 1851), по последующему обозначению (Bousquet et al., 2018)

attenuatus LeConte, 1851: 136 (*Amphidora*) США (Калифорния, Невада)

= *tuberculatus* Motschulsky, 1872: 40 (*Biomorphus*)

confluens Casey, 1924: 329 (*Stenotrichus*): США (Калифорния)

rufipes LeConte, 1851: 136 (*Amphidora*): США (Калифорния)

= *parallela* Casey, 1924: 328 (*Amphidora*)

Род *Tarpela* Bates, 1870: 272

Типовой вид *Tarpela brownii* Bates, 1870, по последующему обозначению (Gebien 1943: 407).

= *Lamperos* Allard, 1876: 4. Типовой вид: *Helops micans* Fabricius, 1798, по последующему обозначению (Nabozhenko, Löbl 2008: 256).

aerifera Allard, 1876: 47: Мексика (Пуэбла, Веракрус), Панама

allardi Champion, 1887: 307: Мексика (Веракрус)

amabilis Champion, 1887: 308: Гватемала

atra Allard, 1876: 46: Мексика (Дуранго, Ялиска, Мичоакан, Пуэбла)

azteca Champion, 1887: 300: Мексика (Гуанохуато)

brownii Bates, 1870: 272: Никарагуа, Панама

cactivora Zayas, 1988: 105: Куба

catenata Champion, 1895: 215: Мексика (Юкатан).

= *catenulata* Champion, 1893: 552 (омоним *Tarpela catenulata* Allard, 1877)

cisteliformis Allard, 1877b: 57: Мексика, Гватемала

contigua Champion, 1887: 298: Мексика (Мичоакан)

corpulenta Champion, 1887: 292: Мексика (Дуранго)

costata Champion, 1887: 293: Мексика (Гверреро, Халиско, Синалоа)

crassipes Champion, 1887: 306: Мексика (Оаксака)

cupreoviridis Allard, 1877b: 57: Мексика (Юкатан), Гватемала, Никарагуа

cuprosa Zayas, 1988: 106: Куба

- depressa* Champion, 1887: 306: Мексика (Халиско, Юкатан)
- docilis* Champion, 1887: 312: Мексика (Веракрус)
- durangoensis* Champion, 1887: 292: Мексика (Дуранго)
- eximia* Bates, 1870: 271 (*Nautes*): Никарагуа
- fallax* Champion, 1887: 301: Мексика (Тамаулипас, Веракрус)
- flohri* Champion, 1893а: 553: Мексика (Морелос)
- foveipennis* Champion, 1887: 294: Мексика (Чиapas)
- foveolata* Champion, 1893а: 554: Мексика (Тамаулипас)
- fragilicornis* Champion, 1887: 309. Мексика (Оаксака)
- granulipennis* Jacquelin du Val, 1857: 154. (*Helops*) Куба
- guerreroensis* Champion, 1893а: 555: Мексика (Гверреро)
- hispidula* Allard, 1876: 47: Мексика
- hoegei* Champion, 1887: 297: Мексика (Дуранго)
- inaequalis* Champion, 1887: 290: Панама
- incilis* Champion, 1893а: 553: Мексика (Халиско)
- jalapensis* Champion, 1887: 296: Мексика (Гверреро, Веракрус)
- marginicollis* Champion, 1887: 302: Гватемала
- micans* Fabricius, 1798: 51 (*Helops*): [*nomen protectum*]: Канада (Онтарио, Квебек) США (Алабама, Коннектикут, Джорджия, Иллинойс, Индиана, Массачусетс, Мэриленд, Северная Каролина, Южная Каролина, Нью-Йорк, Огайо, Тенесси, Вирджиния)
- = *vittatus* Olivier, 1793: 45 (*Helops*) [*nomen oblitum*].
- = *taeniatus* Palisot de Beauvois, 1812: 121 (*Helops*):
- nigerrima* Champion, 1893: 555: Мексика (Гверреро)
- oblonga* Champion, 1887: 298: Мексика (Веракрус)
- oblongopunctata* Bates, 1870: 273: Мексика
- occidentalis* Allard, 1877: 40 (*Nesotes*): Ямайка
- = *mutabilis* C.O. Waterhouse, 1878: 304 (*Helops*):
- propinqua* C.O. Waterhouse, 1878: 305 (*Helops*): Ямайка
- pulchra* Champion, 1893а: 551: Мексика (Веракрус)
- puncticeps* Champion, 1887: 303: Гватемала
- reticulata* Champion, 1887: 293: Гондурас
- sculptilis* Champion, 1887: 295: Мексика (Веракрус)

- setigera* Champion, 1887: 297: Мексика (Веракрус)
- silvicola* Champion, 1887: 309: Гватемала
- sinuaticollis* Champion, 1887: 303: Панама
- socia* Champion, 1887: 299: Мексика (Гверреро, Халиско, Синалоа)
- subparallela* Champion, 1887: 300: Мексика (Сан-Луис Потоси)
- subvittata* Champion, 1887: 305: Гватемала
- suturalis* Champion, 1887: 310: Гватемала
- teapensis* Champion, 1893: 556. Мексика (Табаско)
- tenuicornis* Champion, 1887: 289: Гватемала
- thoracica* Champion, 1887: 293: Никарагуа
- torrida* Champion, 1887: 291: Мексика (Дуранго, Юкатан)
- totonicapamensis* Champion, 1887: 311. Гватемала
- tropicalis* Champion, 1887: 304: Гватемала
- undulatus* LeConte, 1866: 132 (*Helops*): США (Флорида, Джорджия, Индиана, Мэриленд, Северная Каролина, Южная Каролина, Огайо, Пенсильвания, Тенесси, Вирджиния)
 = *americanus* Palisot de Beauvois, 1812: 122 (*Helops*) [*nomen dubium*].
- venusta* Say, 1824: 284 (*Helops*): США (Алабама, Джорджия, Мэриленд, Миссури, Северная Каролина, Южная Каролина, Нью-Йорк, Огайо, Пенсильвания, Тенесси, Вирджиния)
- veraepacis* Champion, 1887: 295: Гватемала
- virescens* Laporte, 1840: 235 (*Helops*): “Amérique du Nord”

Род *Xeromorphohelops* Nabozhenko et Steiner, in litt

Типовой вид *Xeromorphohelops dajozi* Nabozhenko et Steiner, in litt.

- dajozi* Nabozhenko et Steiner, in litt: США (Техас)
- canyonius* Nabozhenko et Steiner, in litt: США (Техас)
- theodorei* Nabozhenko et Steiner, in litt: США (Техас)
- tschinkeli* Nabozhenko et Steiner, in litt: США (Техас)

Типовой род: *Cylindrinotus Faldermann* 1837

Род *Angustihelops* Keskin et Nabozhenko, in litt.

ТИПОВОЙ ВИД *Stenomax recticollis* Allard, 1876

allardi Nabozhenko et Keskin, 2016: 58: Турция (восток), Армения, Иран (Западный Азербайджан)

dichroa Nabozhenko et Keskin, 2016: 65: Турция (Эрзурум)

merkli Nabozhenko et Keskin, 2016: 67: Турция (Ван)

recticollis Allard, 1876: 38 (*Stenomax*): Турция (восток), Иран (Западный Азербайджан)

*=*kurdistanus* Reitter, 1902: 221 (*Stenomax*)

iranicus Nabozhenko, in litt.: Иран (Восточный Азербайджан)

Род *Armenohelops* Nabozhenko, 2002: 42

ТИПОВОЙ ВИД *Armenohelops armeniacus* Nabozhenko, 2002

amasiae Seidlitz, 1896: 732 (*Helops*): Турция (север-запад на восток до Токата)

*=*strangulatus* Reitter, 1922: 130 (*Cylindronotus*)

armeniacus Nabozhenko, 2002: 42: Армения

bosphoranus Allard, 1876: 56 (*Stenomax*): Турция (Алем-Даг)

*=*fundator* Reitter, 1908: 215 (*Stenomax*)

fouquei Nabozhenko, Keskin et Alpagut Keskin, 2016: 264: Турция (Битлис: Татван)

kagyzmanicus Nabozhenko, 2002: 44: Турция (Кагызман)

kasatkini Nabozhenko, 2011: 135: Турция (Эрзинджан)

medvedevi Nabozhenko, 2009: 186: Иран (Гилян)

parvocularis Nabozhenko, Keskin et Alpagut Keskin, 2016: 263: Турция (Сивас)

scutellatus Reitter, 1902: 221 (*Stenomax*): Турция (Тавр)

Род *Asialassus* Nabozhenko et Ando, 2018

Типовой вид *Helops cordicollis* Marseul, 1876

adachii Akita et Masumoto, 2009: 77: Япония (о. Осима)

amamiensis Kaszab, 1964: 7 (*Tarpela*): Япония (острова Рюкю)
cordicollis Marseul, 1876: 141 (*Helops*): Япония, Южная Корея
kimurai Masumoto, 1996: 213: Япония (острова Рюкю)
 = *tokunoshimana* Masumoto et Akita, 2001: 20 (*Tarpela*)
today Ando, 2006: 29: Япония (острова Яэяма, Ишигаки)
tsushima Nakane, 1979: 114 (*Tarpela*): Япония (Цусима)

Род *Caucasohelops* Nabozhenko, 2006: 816

ТИПОВОЙ ВИД *Eustenomacidius svetlanae* Nabozhenko, 2006

araxi Nabozhenko, 2006: 819: Азербайджан (Нахичевань), Южная Армения, Северный Иран (Табриз)
denisi Nabozhenko, in litt.: Иран (Луристан)
egeuniversitatis Keskin, Nabozhenko et Alragut Keskin, 2017: 239: Турция (Ван)
svetlanae Nabozhenko, 2006: 817: Азербайджан (Тальш), Иран (Ардабиль)

Род *Cylindrinotus* Faldermann, 1837: 73

ТИПОВОЙ ВИД *Helops femoratus* Faldermann, 1837

acutangulus Seidlitz, 1896: 797 (*Hedyphanes*): Грузия
 *=*bellator* Reitter, 1902: 218 (*Helops*)
batesi Allard, 1876: 38: Турция (Артвин, Трабзон)
constrictus Seidlitz, 1896: 722 (*Helops*): Турция (Амасья, Тавр, Сивас, Байбурт)
 *=*funestoides* Reitter, 1900: 159 (*Helops*)
charlesi Nabozhenko, 2015: 112: Турция (восток)
erivanus Reitter, 1902: 219 (*Helops*): Армения
femoratus Faldermann, 1837: 71 (*Helops*): Азербайджан, Армения
 =*lugubris* Faldermann, 1837: 74
 *=*funestus* Faldermann, 1837: 76
gibbicollis Faldermann, 1837: 78: Армения, Грузия, Турция (Артвин)
 =*flavipes* Allard, 1877: 219
 =*corallipes* Reitter, 1902: 219 (*Helops*)

=*umbrinus* Faldermann, 1837: 77

gibbosus Seidlitz, 1896: 721 (*Helops*): Турция (Гюмюшане, Трабзон)

nitidus Seidlitz, 1896: 721 (*Helops*): Турция (юго-восток)

tshorokhicus Nabozhenko, 2011: 336: Турция (Артвин)

Род *Ectromopsis* Antoine, 1949: 145

типовой вид *Catomus politicollis* Allard, 1876

*= *Catomodontus* Löbl et Merkl, 2003: 251, типовой вид *Catomus coronatus* Koch, 1935

*= *Ceratopelius* Antoine, 1962: 52, типовой вид *Ceratopelius mussardi* Antoine, 1962

bogatschevi Iablokoff-Khnzorian, 1957: 169 (*Helops*): Армения

bulgarica G. S. Medvedev et Angelov, 1981: 312 (*Gunarus*): Болгария, Греция,
Европейская Турция

coronata Koch, 1935: 108: Ливия

relicta Nabozhenko, Keskin et Merkl (in litt): Турция (побережье озера Эгирдир)

kaszabi Grimm, 1981: 10: Греция (Санторин)

lapidicola Küster, 1850: 62 (*Helops*): Болгария Хорватия, Греция, Сербия, Черногория

=*rufescens* Küster, 1851: 59 (*Helops*)

=*splendidulus* L. W. Schaufuss, 1862: 92 (*Helops*)

laeviuscula Kraatz, 1883: 395 (*Nalassus*)

nodicornis Reitter, 1922: 117: Алжир

mendizabali Cobos, 1953: 127: Испания (Алмерия)

mussardi Antoine, 1962: 52: Марокко (Риф)

ovipennis Allard, 1877: 123 (*Xanthomus*): Греция

parvula Lucas, 1846: 355 (*Helops*): Греция, Италия, Мальта, Испания (включая Балеары),
Марокко, Тунис

=*heydeni* Allard, 1876: 42 (*Nalassus*)

=*intersparsus* Germar in Küster, 1850: 58 (*Helops*)

=*nanus* Küster, 1850: 60 (*Helops*)

politicollis Allard, 1876: 31 (*Catomus*): Алжир, Марокко

subparallela Koch, 1935: 109: Египет

tantilla Ménétriés, 1848: 28 (*Helops*): Южная Россия (Северный Прикаспий), Казахстан

=*monilicornis* Baudi di Selve, 1876: 273 (*Helops*)
tingitana Allard, 1877: 116 (*Xanthomus*): Испания (Гранада), Марокко
torretassoii Koch, 1935: 109: Египет
velai Castro Tovar, 2016: 1: Испания (Гранада)
volcanica Nabozhenko, Keskin et Merkl (in litt): Турция (Конья: побережья вулканических озер Меке и Аджигель)

Род *Eustenomacidius* Nabozhenko, 2006: 807

типовой вид *Helops luridus* Ménériés, 1848 [HN] (= *Eustenomacidius laevicollis* Kraatz, 1882)

hirtipennis Seidlitz, 1896: 792 (*Hedyphanes*): Киргизия Казахстан
laevicollis Kraatz, 1882: 333 (*Stenomax*): Туркменистан, Киргизия, Казахстан (Тянь-Шань и Устюрт), Узбекистан, Таджикистан

*=*lucidicollis* Kraatz, 1882: 333 (*Stenomax*)

*=*luridus* Ménériés, 1848: 27 (*Helops*) [HN]

*=*provocator* Reitter, 1922: 9 (*Catomus*)

mongolicus Kaszab, 1968: 395 (*Catomus*): Монголия
turcmenicus G. S. Medvedev, 1964: 652 (*Catomus*): Туркменистан (Копет-Дар)
wagnae Ren in Ren, Yozhi, 1999: 312 (*Catomus*): Китай (Ганьсу)

Род *Gunarus* Des Gozis, 1886: 25

типовой вид *Helops hirtulus* Reiche, 1861

hirtulus Reiche, 1861: 374 (*Helops*): Испания, Алжир, Марокко
 =*minutus* Mulsant et Godart, 1870: 51 (*Helops*)

Род *Idahelops* Keskin et Nabozhenko, 2012: 63

типовой вид *Idahelops alpagutae* Keskin et Nabozhenko, 2012

alpagutae Keskin et Nabozhenko, 2012: 64: Турция (Эгейский регион, Каз-Дар)

Род *Microdocnemis* Nabozhenko et Keskin, 2010: 841

ТИПОВОЙ ВИД *Microdocnemis xerophilicus* Nabozhenko et Keskin, 2010

xerophilicus Nabozhenko et Keskin, 2010: 841: Турция (пров. Анталя)

Род *Nalassus* Mulsant, 1854: 323

ТИПОВОЙ ВИД *Helops dryadophilus* Mulsant, 1854

= *Helopocerodes* Reitter, 1922: 144, типовой вид *Helops faldermanni* Faldermann, 1837

Подрод *Caucasonotus* Nabozhenko, 2000: 107, типовой вид *Cylindrinotus dombaicus* Nabozhenko, 2000

adriani Reitter, 1922: 143 (*Cylindronotus*) Абхазия (Клухорский перевал)

alanicus Nabozhenko, 2000: 111 (*Cylindronotus*): Южная Россия (Северная Осетия)

avaricus Nabozhenko et Abdurakhmanov, 2007: 190: Южная Россия (Дагестан)

colchicus colchicus Nabozhenko, 2001: 651: Грузия (Батуми)

colchicus madlenae Nabozhenko, 2013 : Грузия (Шаори)

diteras Allard, 1876: 66 (*Helops*): Северный Кавказ, Грузия, Азербайджан, Армения

dombaicus Nabozhenko, 2000: 108 (*Cylindronotus*): Абхазия (Абхазский хребет),

Северный Кавказ (Карачаево-Черкессия)

kartvelicus Nabozhenko, 2013 : Грузия (Они-Уцера)

ludmilae Nabozhenko, 2001: 648: Абхазия (Авадхара)

pharnaces Allard, 1876: 41: Северо-Западный Кавказ

*=*glorificus* Seidlitz, 1896: 729 (*Helops*) [RN]

=*aeneipennis* Reitter, 1888: 212 (*Stenomax*) [HN]

svaneticus Nabozhenko et Dzhambazishvili, 2001: 90: Грузия (Сванетия-Лентехи)

zakatalensis Nabozhenko, 2001: 646: Северо-западный Азербайджан

Подрод *Helopondrus* Reitter, 1922: 153, типовой вид *Stenomax sareptanus* Allard, 1876

abkhasicus Nabozhenko, 2001: 644: Абхазия

- adzharicus* Nabozhenko et Dzhabazishvili, 2001: 92: Грузия (Месхетский хребет), Турция (пров. Артвин)
- aemulus aemulus* Küster, 1850: 61 (*Helops*): Италия, Мальта, Испания, Ливия, Марокко, Тунис
 =*fuscus* Allard, 1876: 40 (*Omalus*)
- aemulus calaritanus* Leo, 1985: 144: Италия (Сардиния)
- arcanus* Nabozhenko, 2001: 657: Грузия (Аджария)
- assimilis* Dejean in Küster, 1850: 36 (*Helops*): Франция, Италия, Испания
 =*aeneoniger* Küster, 1850: 35 (*Helops*)
 =*convexicollis* Chevrolat in Küster, 1850: 34 (*Helops*)
- calpensis* Champion, 1891: 389 (*Helops*): Испания
 =*hispanus* Seidlitz, 1896: 753 (*Helops*)
- cambyses* Seidlitz, 1896: 738 (*Helops*): Иран
 *=*ahngeri* G. S. Medvedev, 1998: 138 (*Cylindronotus*): Туркменистан
- ***clavicornis* Allard, 1876: 20 (*Nalassus*): Турция (Артвин)
- cunctator* Reitter, 1922: 155 (*Cylindronotus*): Иран
- estrellensis* Kraatz, 1870: 133 (*Helops*): Португалия, Испания
- heres* Reitter, 1922: 154 (*Cylindronotus*): Иран
- kabakovi* Nabozhenko, 2010: 53: Иран (Эльбурс)
- lineatus* Allard, 1877: 259 (*Stenomax*): Азербайджан (Тальш), Западный Кавказ (побережье), Иран (гирканские леса)
 *=*vexator* Reitter, 1887: 524 (*Stenomax*)
 *=*propheta* Seidlitz, 1896: 731 (*Helops*)
- planivittis* Allard, 1876: 39 (*Stenomax*): Турция
- ponticus* Seidlitz, 1896: 737 (*Helops*): Турция
- rejseki* Nabozhenko, 2014: 237: Иран (Западной и Восточный Азербайджан)
- sareptanus* Allard, 1876: 54 (*Stenomax*): Южная Россия (степи на восток до Оренбурга), Украина, Молдавия, Абхазия (побережье, локально), Казахстан (Уральск)
- schmalfussi* Nabozhenko, 2011: 266: Турция (Ван)
- striatissimus* Nabozhenko et Grimm, 2018: Иран (Эльбурс)
- szalokii* Nabozhenko, 2011: 264: Турция (Ван, Битлис, Муш)

Подрод *Nalassus* Mulsant, 1854: 323, типовой вид *Helops dryadophilus* Mulsant, 1854

abeillei Seidlitz, 1896: 736 (*Helops*): Франция (Корсика)

aereus Germar, 1823: 160 (*Helops*): США (центр и восточное побережье)

akitai Masumoto, 1998: 317 (*Tarpela*): Япония (архипелаг Яэяма)

alpigradus Fairmaire, 1883: clxix (*Helops*): Франция Италия

balchashensis G. S. Medvedev, 1970: 396: Казахстан (Прибалхашье)

baudoni Antoine, 1954: 213 (*Stenomax*): Марокко (Средний Атлас)

brevicollis Steven in Krynicky, 1832: 137 (*Helops*): Южная Россия, Украина (на запад до Днепра), Абхазия (Бзыбь-Гега)

*=*brevicollis* Küster 1850: 80 (*Helops*) [HN]

=*brevis* Sturm, 1843: 163 (*Helops*)

*=*gilvipes* Ménériés, 1848: 27 (*Helops*)

brunneus brunneus Marseul, 1876: 140 (*Helops*): Япония

brunneus konoii Nakane, 1963: 28 (*Tarpela*): Япония (Острова Рюкю)

californicus Mannerheim, 1843: 287 (*Helops*): США (запад)

colasi cobosi Español, 1974: 215: Испания (Sierra Filabres)

colasi colasi Español, 1954: 119 (*Cylindronotus*): Испания (Sierra Nevada)

convexulus LeConte, 1861: 353 (*Helops*): запад США и Канады

=*convexulus* LeConte, 1861b: 353 (*Helops*)

=*inclusus* Walker, 1866: 330 (*Helops*)

=*montanus* LeConte, 1879b: 518 (*Helops*)

=*regulus* Blaisdell, 1921b: 227 (*Helops*)

convexus Comolli, 1837: 26 (*Helops*): Австрия, Германия, Польша, Люксембург, Венгрия, Италия, Швейцария

=*convexus* Lassere in Küster, 1850: 74 (*Helops*) [HN]

=*laevigatus* Sturm in Küster, 1850: 79 (*Helops*)

cyrensis Bogatchev, 1946: 246 (*Cylindronotus*): Азербайджан, Грузия

dermestoides Illiger, 1798: 120 (*Helops*): Албания, Австрия, Босния и Герцеговина, Белоруссия, Хорватия, Чехия, Германия, Венгрия, Италия, Латвия, Литва, Молдавия Польша, Румыния, Словакия, Словения, Швейцария, Украина, Сербия, Черногория, Южная Россия (Брянская, Орловская и Липецкая области)

- =*brevis* Allard, 1876: 22 (*Cylindronotus*) [HN]
 =*fabricii* Gemminger, 1870: 123 (*Helops*) [RN]
 =*picipes* Bonelli in Küster, 1850: 78 (*Helops*)
 =*quisquilius* Panzer, 1794: 24: 3 (*Helops*) [HN]
 =*zabroides* Küster, 1850: 67 (*Helops*)
- dilaticornis* Reitter, 1922: 146 (*Cylindronotus*): Турция (Токат)
- dissonus* Nabozhenko, 2001: 635: Северный Кавказ (Северная Осетия)
- dongurii* Masumoto, Akita et Lee, 2017: 6: Тайвань
- dryadophilus* Mulsant, 1854: 337 (*Helops*): Албания, Болгария, Франция, Венгрия, Греция, Италия, Румыния, Испания, Швейцария, Турция (Европейская и азиатская части), Израиль (инвазия)
- *=*curticollis* Reitter, 1922: 149 (*Cylindronotus*): Босния и Герцеговина
- *=*phaecus* J. Sahlberg, 1903: 33 (*Helops*): Греция
- ecoffeti* Chevrolat in Küster, 1850: 70 (*Helops*): Франция
- =*picinus* Chevrolat in Küster, 1850: 81 (*Helops*)
- =*rufocastaneus* Pic, 1919: 5 (*Helops*)
- =*ecoffeti schaeferi* Ardoin, 1958: 41
- =*ecoffeti temperei* Ardoin, 1958: 41
- elegantulus* Lewis, 1894: 478 (*Lamperos*): Япония, Южная Корея
- faldermanni* Faldermann, 1837: 70 (*Helops*): Азербайджан, Армения, Грузия, Южная Россия (на запад до Тамани, на север до Волгоградской области), Украина (Присивашье), Северный Иран, Восточная Турция, Туркменистан
- =*amaroides* Küster, 1850: 69 (*Helops*)
- *=*ambrosius* Reitter, 1922: 146 (*Cylindronotus*)
- *=*eligius* Reitter, 1922: 145 (*Cylindronotus*)
- *=*impressicollis* Faldermann, 1837: 69 (*Helops*)
- *=*semiopacus* Reitter, 1902: 222 (*Xanthomus*)
- =*zabroides* Küster, 1850: 67 (*Helops*)
- *=*confluens* Seidlitz, 1896: 740 (*Helops*)
- farsistanus* Nabozhenko et Grimm, in litt: Иран (Фарс)
- formosanus* Masumoto, 1981c: 35 (*Tarpela*): Тайвань
- genei genei* Gené, 1839: 74 (*Helops*): Франция (Корсика)

- genei melonii* Leo, 1982: 1: Италия (Сардиния)
- graecus* Seidlitz, 1896: 745 (*Helops*): Болгария, Греция
- halophilus* G. S. Medvedev, 1987: 101 (*Cylindronotus*): Восточный Казахстан
- harpaloides* Dejean in Küster, 1850: 73 (*Helops*): Франция
- kalashiani* Nabozhenko, 2001: 640: Южная Россия (Дагестан, Чечня)
- kaszabi* Nabozhenko, 2001: 643: Турция (юг пров. Ван)
- kazachstanicus* G. S. Medvedev, 1964: 159 (*Cylindronotus*): Казахстан
- kawabatai* Akita, Masumoto, 2012: 276 (*Tarpela*): Япония (острова Ицу)
- laevioctostriatus* Goeze, 1777: 683 (*Tenebrio*): Франция, Германия, Великобритания, Ирландия, Италия, Голландия, Польша, Португалия, Испания, Швейцария
- =*caraboides* Panzer, 1794: 24: 3 (*Helops*)
- =*latiusculus* Kraatz, 1880: 300
- =*lusitanicus* Kraatz, 1870: 134 (*Helops*)
- =*ruficollis* Fabricius, 1787: 214 (*Helops*)
- =*striatus* Geoffroy, 1785: 157 (*Tenebrio*)
- longipennis* Küster, 1850: 68 (*Helops*): Испания
- lutshniki* Nabozhenko, 2001: 636: Южная Россия
- magyari* Kaszab, 1968: 12: NC
- marteni* Español, 1953: 73 (*Stenomax*): Марокко
- martini* Vauloger, 1900: 700 (*Helops*): Алжир
- mediatlantis* Antoine, 1949: 129 (*Stenomax*): Марокко (Средний Атлас)
- medvedevi* Nabozhenko, 2006: 248: Северный Иран
- melchiades* Reitter, 1922: 147 (*Cylindronotus*): Восточный Казахстан
- merkli* Masumoto, Akita et Lee, 2017: 9: Тайвань
- mojynkumensis* G. S. Medvedev, 1987: 100 (*Cylindronotus*): Восточный Казахстан
- olgae* Nabozhenko et Ivanov, 2015: 138: Россия (Приморский край)
- pastai* Aliquo, Leo, Cascio, 2006: 303: Италия
- pekinensis* Fairmaire, 1888: 130 (*Helops*): Китай (Пекин)
- pilushenmius* Masumoto, Akita et Lee, 2017: 2: Тайвань
- planipennis* Sturm in Küster, 1850: 83 (*Helops*): Италия
- =*ruficornis* Baudi di Selve, 1876: 259 (*Helops*)
- plebejus* Walzl in Küster, 1850: 84 (*Helops*): Албания, Хорватия, Греция, Италия, Турция

=*distinguendus* Sturm in Küster, 1850: 82 (*Helops*)
rhaticus Antoine, 1937: 75 (*Helops*): Марокко (Большой Атлас)
romashovi Nabozhenko, 2001: 639: Украина (Крым)
steindachneri Apfelbeck, 1907: 1671 (*Helops*): Албания
xiaoxueshanus (Masumoto, Akita et Lee, 2017: 6: Тайвань
yuanfengus Masumoto, Akita et Lee, 2017: 4: Тайвань
zaratustrai Nabozhenko, 2006: 246: Западный Иран (Загрос)
zoltani Masumoto, 1981: 34: Тайвань

Подрод *Nipponalassus* Nabozhenko et Ando, 2013, типовой вид *Tarpela lewisi* Masumoto, 1993

andoi Masumoto, 1993: 131 (*Tarpela*): Япония (острова Осуми)
lewisi Masumoto, 1993: 132: (*Tarpela*): Япония (Хонсю, Сикоку, Кюсю), Северная Корея

Род *Odocnemis* Allard, 1876: 4

типовой вид *Odocnemis caudatus* Allard, 1876

*=*Omaleis* Allard, 1877: 151 [RN], типовой вид *Helops congener* Reiche, 1861
Omalus Allard, 1876: 4 [HN], типовой вид *Helops congener* Reiche, 1861

Подрод *Gracilicnemis* Keskin et Nabozhenko, in litt, типовой вид *Helops tuberculiger* Reiche et Saulcy, 1857

alcida Reitter, 1922: 140 (*Cylindronotus*): Греция
badia L. Redtenbacher, 1849: 601 (*Helops*): Болгария, Венгрия, Греция, Румыния
 =*asphaltinus* Frivaldsky in Küster, 1850: 55 (*Helops*)
clypeata Küster, 1851: 68 (*Helops*): Италия (Сицилия), Мальта
crenatostrata Allard, 1877: 146 (*Stenomax*): Греция
 = *pindicus* Apfelbeck, 1901: 465
cretensis Seidlitz, 1896: 733 (*Helops*): Греция (Крит)
intricata Allard, 1877: 257 (*Stenomax*): Болгария, Македония
nigropiceus Küster, 1850: 56 (*Helops*): Болгария, Греция

=*atticus* Allard, 1881: ciii (*Omaleis*)

subtuberculigera subtuberculigera Nabozhenko et Keskin, 2016: 69: Турция (северо-запад Анатолии)

subtuberculigera subtuberculigera Nabozhenko et Keskin, 2016: 70: Турция (европейская часть)

tuberculigera Reiche et Saulcy, 1857: 265 (*Helops*): Болгария, Греция

Подрод *Heloponotus* Reitter 1922: 126, типовой вид *Helops perplexus* Ménétriés, 1848

arboreus Steven in Fischer de Waldheim, 1823: 200: Украина (Крым)

*=*douei* Allard, 1876: 39 (*Stenomax*)

*=*excavatus* Seidlitz, 1896: 752 (*Helops*)

gracilis Fischer de Waldheim, 1823: 200: Южная Россия, Украина, Казахстан (Уральск)

*=*perplexus* Ménétriés, 1848: 26 (*Helops*)

*=*grandicollis* Küster, 1851: 62 (*Helops*)

=*sturmi* Küster, 1851: 60 (*Helops*)

=*tauricus* Mulsant et Godart, 1870: 49 (*Helops*)

Подрод *Nalassocnemis* Keskin, Nabozhenko, in litt., типовой вид *O. euritopica* Nabozhenko et Keskin, in litt.

aegaeica Nabozhenko et Keskin, in litt.: Турция (запад)

euritopica Nabozhenko et Keskin, in litt.: Турция (запад)

malgorzatae Keskin et Nabozhenko, 2011: 344: Турция

seducta Nabozhenko et Keskin, in litt. (in litt.): Турция (Мугла)

Подрод *Nigrodocnemis* Keskin et Nabozhenko, in litt., типовой вид *Helops dasypus* Seidlitz, 1896

dasypus Seidlitz, 1896: 725 (*Helops*): Турция (север, кроме черноморского побережья)

fleischeri Reitter, 1922. 130 (*Cylindronotum*): Греция (Гераклея)

schusteri Reitter, 1922: 133 (*Cylindronotus*): Греция

tuberculata Küster, 1851: 67 (*Helops*): Албания, Греция

Подрод *Odocnemis* Allard, 1876: 4, типовой вид *Odocnemis caudata* Allard, 1876

altimontana Nabozhenko et Keskin, 2016: 39: Турция (Тавр)

amanosica Nabozhenko et Keskin, 2016: 21: Турция (Аманос), Северная Сирия

clara Allard, 1876: 37: Египет

cordiformis Nabozhenko et Keskin, 2016: 24: Турция (Аманос)

evestigata Nabozhenko et Keskin, 2016: 28: Турция (Тавр)

inornata Nabozhenko et Keskin, 2016: 36: Турция (Ыспарта)

intrusicollis Seidlitz, 1896: 733 (*Helops*): Кипр

kakunini Nabozhenko et Keskin, 2016: 24: Иран (Западный Азербайджан)

moabitica Sahlberg, 1908: 88 (*Helops*): Иордания

praelonga Baudi di Selve, 1876: 250 [=1876: 101] (*Helops*): Ливан, Сирия, Израиль

=*caudata* Allard, 1876: 36

punctata Allard, 1876: 38: Сирия, Израиль (Хермон), Ливан, Турция (юг пров. Хаккяри),
Северный Ирак.

*=*pseudoclarus* Reitter, 1922: 134 (*Cylindronotus*)

shokhini Nabozhenko et Keskin, 2016: 39: Турция (Тавр)

terminassiana Nabozhenko, 2011: 138 (*Armenohelops*): Турция (Тавр)

torosica Nabozhenko et Keskin, 2016: 30: Турция (Тавр)

torosica subangulata Nabozhenko et Keskin, 2016: 33: Турция (Тавр)

valga Baudi di Selve, 1881: 291 (*Helops*): Израиль, Иордания

zoltani Nabozhenko, 2008: Турция (Тавр)

*=*anatolicus* Kaszab, 1961: 173 [HN]

Подрод *Silvatocnemis* Keskin et Nabozhenko, in litt., типовой вид *Helops exaratus* Germar, 1817

exaratus Germar, 1817: 192 (*Helops*): Албания, Босния и Герцеговина, Хорватия,
Болгария, Греция, Италия, Македония, Сербия и Черногория, Словения

= *brunnitarsis* Küster, 1851: 69 (*Helops*)

operta Reitter, 1922: 132 (*Cylindronotus*): Турция

protina Reitter, 1900: 167 (*Helops*): Турция

ophonoides Lucas, 1846: 352 (*Helops*): Испания, Тунис

Подрод *Turkodocnemis* Keskin, Nabozhenko, in litt., типовой вид *Helops anatolicus* Pic, 189

anatolica Pic, 1899: 411 (*Helops*): Турция (центр)

*=*korbi* Reitter, 1902: 219 (*Stenomax*)

erseni Nabozhenko et Keskin, 2016: 13: Турция (Конья)

molecularica Nabozhenko et Keskin, 2016: 16: Турция (Кютахья)

nasreddini Keskin et Nabozhenko, 2011: 343: Турция (Западный Тавр)

perarmata Nabozhenko et Tichý, 2006: 183: Турция (Ыспарта)

seriegranata Seidlitz, 1896: 733 (*Helops*): Турция (северо-запад)

svetlanae beydagensis Keskin et Nabozhenko, 2011: 343: Турция (Анталья)

svetlanae svetlanae Keskin et Nabozhenko, 2011: 342: Турция (Западный Тавр)

Подрод?: sp. incertae sedis

amanda Reitter, 1922: 132 (*Cylindronotum*): Испания (Пиренеи)

colasi Español, 1954: 119 (*Nalassus*): Испания (Сьерра-Невада)

congener cedrorum Antoine, 1962: 55 (*Stenomax*): Марокко (Риф)

congener congener Reiche, 1861: 372 (*Helops*): Марокко

gloriosus Faldermann, 1837: 67 (*Helops*): Азербайджан (Закаталы), Армения, Грузия
(повсеместно), Северный Кавказ (Нальчик)

*=*pulcher* Allard, 1877: 256 (*Helops*)

kochi Español, 1955: 99: Испания

litigiosus Vauloger, 1900: 701 (*Helops*): Алжир

pardo Español, 1953: 75 (*Cylindronotus*): Марокко

poeciloides Seidlitz, 1896: 739 (*Helops*): Алжир, Тунис

ruffoi ruffoi Canzoneri, 1970: 81 (*Cylindronotus*): Италия (Сицилия, остров Мареттимо)

ruffoi osellai Gardini, 1979: 75 (*Cylindronotus*): Италия (остров Монте-Кристо)

serbicus J. Frivaldszky, 1894: 86 (*Helops*): Сербия, Черногория

skopini Español, 1961: 152 (*Nalassus*): Испания

telueticus Escalera, 1914: 350 (*Helops*): Марокко

tenebrioides Germar, 1813: 123 (*Helops*): Португалия, Испания

Род *Pseudoprobaticus* Nabozhenko, 2001: 513

ТИПОВОЙ ВИД *Helops granipennis* Allard, 1876

granipennis Allard, 1876: 51 (*Helops*): Северо-Западная Турция

Род *Reitterohelops* Skorin, 1960: 308

ТИПОВОЙ ВИД *Zophohelops lazarus* Reitter, 1922

ahngeri G. S. Medvedev, 1964: 655 (*Zophohelops*): Туркменистан (Копет Даг)

badghysi G. S. Medvedev, 1964: 654 (*Zophohelops*): Туркменистан (Бадхыз)

kocheri Skorin, 1960: 309 (*Zophohelops*): Киргизия, Казахстан, Узбекистан

kulzeri Skorin, 1960: 310 (*Zophohelops*): Таджикистан, Узбекистан, Иран (Хорасан)

lazarus Reitter, 1922: 118 (*Zophohelops*): Афганистан, Туркменистан

steinbergi G. S. Medvedev, 1964: 653: (*Zophohelops*): Туркменистан (Копет-Даг)

striatipennis G. S. Medvedev, 1970: 395 (*Zophohelops*): Таджикистан (Пяндж)

Род *Stenomax* Allard, 1876: 4

ТИПОВОЙ ВИД *Tenebrio lanipes* Linnaeus, 1771: 82 (= *Stenomax aeneus*, Scopoli, 1763)

Подрод *Asyrmatus* Canzoneri, 1959: 149

ТИПОВОЙ ВИД *Helops piceus* Sturm, 1826

foudrasii Mulsant, 1854: 361 (*Helops*): Франция Италия

meridianus Mulsant, 1854: 370 (*Helops*): Франция

piceus Sturm, 1826: 70 (*Helops*): Франция Италия

= *cordatus* Germar in Küster, 1850: 53 (*Helops*)

= *subaeneipennis* Pic, 1919: 5 (*Helops*)

Подрод *Stenomax* Allard, 1876: 4, ТИПОВОЙ ВИД *Tenebrio lanipes* Linnaeus, 1771: 82

(= *Stenomax aeneus*, Scopoli, 1763)

aeneus Scopolì, 1763: 82 (*Tenebrio*): Европа (включая Европейскую часть Турции) от Франции до Крыма, Южная Россия (Раздорская), Восточный Казахстан (Чимкент, инвазия)

=*lanipes* Linnaeus, 1771: 533 (*Tenebrio*)

=*arboreus* Schrank von Paula, 1781: 219 (*Tenebrio*)

=*cupreus* Geoffroy, 1785: 158 (*Tenebrio*)

=*incurvus* Küster, 1850: 54 (*Helops*)

Род *Stygohelops* Leo et Liberto, 2002: XXX

типовой вид *Probaticus kalavriticus* Schawaller, 2001

kalavriticus Schawaller, 2001: 44 (*Probaticus*): Греция (Пелопонесс)

Род *Taurohelops* Nabozhenko et Keskin (in litt.)

Типовой вид *Stenomax incultus* Allard, 1877

incultus Allard, 1877: 132 (*Stenomax*): Турция (Тавр)

=*lordiscelis* Reitter, 1900: 157 (*Helops*)

triplehorni Nabozhenko et Keskin, 2015: Турция (Тавр: Караманмараш)

Род *Turkmenohelops* G. S. Medvedev, 1987: 102

типовой вид *Zophohelops balchanicus* G. S. Medvedev et Nepesova, 1985

arvatensis G. S. Medvedev, 1964: 654 (*Zophohelops*): Туркменистан (Большой Балхан)

balchanicus G. S. Medvedev et Nepesova, 1985: 362 (*Zophohelops*): Туркменистан (Большой Балхан)

Род *Turkonalassus* Nabozhenko et Keskin, in litt. (in litt)

Типовой вид *Helops adimonius* Allard, 1876

adimonius Allard, 1876: 35 (*Helops*): Турция (от Амасьи до Сиваса)

bozdagus Keskin et Nabozhenko, 2010: 24: Турция (Измир: Боздаг)

macedonicus Keskin, Nabozhenko et Alpagut Keskin, 2017: 743: Македония, Болгария

pentheri Reitter, 1905: 278 (*Helops*): Турция (Центральная Анатолия)

*=*hoberlandti* Kaszab, 1959: 81 (*Cylindronotus*): Турция

quercanus Keskin, Nabozhenko et Alpagut Keskin, 2017: 739: Турция (Конья: Султан Даг)

petrophilus Keskin, Nabozhenko et Alpagut Keskin, 2017: 740: Турция (Кютахья)

pineus Keskin, Nabozhenko et Alpagut Keskin, 2017: 736: Турция (Токат, Сивас, Ардаган)

Род *Xanthohelops* Nabozhenko, 2006: 822

типовой вид *Xanthohelops karakumicus* Nabozhenko et G. S. Medvedev in Nabozhenko, 2006

karakumicus Nabozhenko et G. S. Medvedev in Nabozhenko, 2006: 823: Туркменистан
(Репетек)

Род *Xanthomus* Mulsant, 1854: 302

типовой вид *Helops pallidus* Curtis, 1830

cyprius Grimm, 1991: 41: Греция (Родос), Египет, Кипр, Турция (Анталья)

graecus Dajoz, 1984: 89: Греция

grimmi Ferrer et Whitehead, 2002: 393: Италия

interstitialis Grimm, 1991: 42: Кипр

israelsoni Ferrer et Whitehead, 2002: 388: Канарские острова (Гран-Канария)

negevensis Nabozhenko, Keskin et Merkl, in litt.: Израиль (дюны Негев)

ovulus Seidlitz, 1896: 739 (*Helops*): Греция (Крит)

pallidus Curtis, 1830: 298 (*Helops*): Бельгия, Франция, Великобритания, Германия,

Ирландия, Италия, Мальта, Голландия, Португалия, Испания, Швейцария

(инвазия), Алжир, Канарские острова, Египет, Марокко, Мадейра, Кипр

=*ghidinii* Canzoneri, 1959: 146

=*residuus* Canzoneri, 1959: 145

=*testaceus* Dejean in Küster, 1850: 63 (*Helops*)

pellucidus Mulsant et Rey, 1856: 15 (*Helops*): Франция, Греция, Италия, Испания, Алжир

=*subsulcatus* Rey, 1892: 65 (*Helops*)

viklundi Ferrer et Whitehead, 2002: 393: Тунис

Род *Zophohelops* Reitter, 1902: 221 [RN]

ТИПОВОЙ ВИД *Helops tiro* Reitter, 1902

=*Euryhelops* Reitter, 1902: 214 [HN], ТИПОВОЙ ВИД *Helops tiro* Reitter, 1902

bozbutavicus G. S. Medvedev, 1987: 115: Киргизия (Бозбутау)

davletshinae G. S. Medvedev, 1987: 106: Казахстан (Угамский хребет)

cylindronotoides Reitter, 1902: 216 (*Helops*): Северный Тянь-Шань, Киргизия, Казахстан

=*gebieni* Reitter, 1922: 120

demetrius Reitter, 1922: 119: Узбекистан (Ферганский хребет)

dolini Nabozhenko, 2008: 298: Киргизия (Заилийское Алатау)

ferganensis G. S. Medvedev, 1987: 119: Узбекистан (Ферганский хребет)

gurjevae G. S. Medvedev, 1987: 106: Киргизия (Бозбутау)

hirtus S. Medvedev, 1987: 121: Киргизия, Узбекистан

humeridens Reitter, 1902: 223 (*Xanthomus*): Азербайджан (Нахичевань), Южная Армения

*=*pullus* Seidlitz, 1896: 705: 750 (*Helops*) (HN):

karatavicus G. S. Medvedev, 1987: 108: Казахстан (хребет Каратау)

kaszabi G. S. Medvedev, 1987: 108: Узбекистан (Ферганский хребет)

kerzhneri Nabozhenko, 2008: 295: Киргизия (Заилийское Алатау)

kuramensis G. S. Medvedev, 1987: 104: Узбекистан (Курамский хребет)

michajlovi Nabozhenko, 2001: 512: Таджикистан

montanatolicus Nabozhenko et Keskin, 2014: 245: Турция (Хаккяри)

nadari Reitter, 1902: 215 (*Helops*): Киргизия (Алайский хребет)

pangazensis G. S. Medvedev, 1987: 105: Таджикистан (Пангазский хребет)

pilosus G. S. Medvedev, 1987: 120: Казахстан

protzenkoi Skopin, 1964: 389: Киргизия

pyriformis G. S. Medvedev, 1987: 110: Казахстан (Угамский хребет)

schawalleri Nabozhenko, 2008: 295: Узбекистан (Чаткал)

sergei G. S. Medvedev, 1987: 112: Казахстан (Угамский хребет)

skopini G. S. Medvedev, 1987: 113: Казахстан (Karatau Khrebet)

- spiridion* Reitter, 1922: 121: Киргизия, Казахстан
stephanus Reitter, 1922: 121: Киргизия (Ош)
tar G. S. Medvedev, 1987: 118: Узбекистан (Ферганский хребет)
tiro Reitter, 1902: 215 (*Helops*): Киргизия, Узбекистан
ugamicus Skopin, 1966: 325: Казахстан (Угамский хребет)
vanensis Nabozhenko et Grimm, in litt.: Турция (Ван)
zarudnyi G. S. Medvedev, 1987: 114: Киргизия (Чаткал)
zolotarewi Reitter, 1902: 190 (*Helops*): Узбекистан (Ташкент)

Helopini(?) incertae sedis

- Helops capillatus* Allard, 1894: 259: Бразилия
Helops seminitens Fairmaire, 1897: 226: Китай (Цзянси)
Helops spinicollis J. Thompson, 1858: 91 (*Archives entomologiques*): Габон