

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Чиграй Иван Александрович

**МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК
ПОДТРИБЫ VLARTINA (COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE)**

1.5.14. Энтомология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Кирейчук Александр Георгиевич

Санкт-Петербург

2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
1 КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОДТРИБЫ VLAPTINA.....	11
1.1 История изучения имаго	11
1.2 Краткая история изучения преимагинальных стадий подтрибы <i>Blaptina</i>	21
2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	23
2.1 Коллекционные материалы и полевые исследования	23
2.2 Методы сбора и обработки материала	23
3 МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК И СТРУКТУРНЫЕ ТРАНСФОРМАЦИИ В ПОДТРИБЕ VLAPTINA	25
3.1 Строение имаго.....	25
3.1.1 Форма тела	25
3.1.2 Голова и ее придатки	26
3.1.3 Грудной отдел и придатки	33
3.1.3.1 Проторакс	33
3.1.3.2 Птероторакс	36
3.1.3.2.1 Мезоторакс	36
3.1.3.2.2 Метаторакс.....	40
3.1.3.3 Ноги.....	42
3.1.4 Брюшной отдел.....	47
3.1.4.1 Абдоминальные вентриты.....	47
3.1.4.2 Брюшные защитные железы	49
3.1.4.3 Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самца	50
3.1.4.3.1 Основные структуры.....	50
3.1.4.3.1.1 Внутренний брюшной сегмент самца VIII	51
3.1.4.3.1.2 Гастральная спикула.....	52
3.1.4.3.1.3 Эдеагус.....	55
3.1.4.3.1.4 Фаллобаза	56
3.1.4.3.1.5 Парамеры	56
3.1.4.4 Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самки.....	59
3.1.4.4.1 Яйцеклад	60
3.1.4.4.2 Половые протоки самки.....	66
3.1.5 Окраска, скульптура и опушение покровов	72
3.1.6 Половой диморфизм и изменчивость	73
3.2 Преимагинальные стадии	74
3.2.1 Строение личинок.....	74
3.2.2 Строение куколок	78
4 КЛАССИФИКАЦИЯ ПОДТРИБЫ VLAPTINA.....	80

4.1 Положение трибы Blaptini в системе семейства Tenebrionidae	80
4.2 Положение и состав подтрибы Blaptina	85
4.3 Положение и состав таксонов <i>Blaps</i> и <i>Lithoblaps</i>	87
4.4 Положение некоторых подродовых таксонов А. Бауэра (Bauer, 1921)	90
4.5 Положение и состав таксонов <i>Ablapsis</i> , <i>Protoblaps</i> , <i>Genoblaps</i> и <i>Prosoblapsia</i>	91
4.6 Положение и состав таксонов <i>Caenoblaps</i> и <i>Dila</i>	93
4.7 Родовой состав подтрибы Blaptina	95
4.8 Диагнозы подтрибы Blaptina и входящих в нее родов	95
4.8.1 Диагноз подтрибы Blaptina	95
4.8.2 Морфологическая обособленность подтрибы Blaptina	96
4.8.3 Диагноз рода <i>Blaps</i>	97
4.8.4 Диагноз рода <i>Coelocnemodes</i>	98
4.8.5 Диагноз рода <i>Dila</i>	98
4.8.6 Диагноз рода <i>Dilablaps</i>	99
4.8.7 Диагноз рода <i>Hoplitoblaps</i>	100
4.8.8 Диагноз рода <i>Lithoblaps</i>	100
4.8.9 Диагноз рода <i>Medvedevia</i>	101
4.8.10 Диагноз рода <i>Medvedevoblaps</i>	101
4.8.11 Диагноз рода <i>Nalepa</i>	102
4.8.12 Диагноз рода <i>Thaiboblaps</i>	102
4.8.13 Диагноз рода <i>Thaumatooblaps</i>	103
4.9 Обособленность таксонов родового ранга в подтрибе Blaptina	103
5 БИОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОДТРИБЫ BLAPTINA	105
5.1. Биотопическая приуроченность и биология	105
5.2 Общее распространение подтрибы Blaptina	107
5.3 Географическое распространение родов	108
5.4 Фауна подтрибы Blaptina различных биогеографических регионов	109
5.5 Особенности распространения подродов рода <i>Blaps</i> и рода <i>Lithoblaps</i>	111
5.6 Эндемизм	111
5.7 Общие выводы по распространению подтрибы Blaptina	112
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	114
ВЫВОДЫ	116
СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	117
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	120
Приложение 1. Определительные таблицы таксонов подтрибы Blaptina	144
Приложение 1.1 Определительная таблица родов подтрибы Blaptina	144

Приложение 1.2 Определительная таблица видов подтрибы <i>Blaptina</i> Восточной Европы и России по самцам	145
Приложение 1.3 Определительная таблица видов подтрибы <i>Blaptina</i> Восточной Европы и России по самкам	148
Приложение 2. Систематический список жуков-чернотелок подтрибы <i>Blaptina</i>	151
Приложение 3. Изображения представителей подтрибы <i>Blaptina</i>	171

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности темы исследования. Подтриба *Blaptina* Leach, 1815 относится к обширному семейству жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptini) и насчитывает в мировой фауне более 340 видов, принадлежащих к 11 родам. Ареал подтрибы охватывает Палеарктику от Атлантического до Тихого океана, некоторые виды заходят в Афротропическое и Индо-Малайское царства. Ряд видов был непреднамеренно интродуцирован в Северную Америку и Австралию. В Палеарктике подтриба представлена 10 родами, в Афротропическом и Индо-Малайском царствах отмечено по одному роду. В Палеарктике *Blaptina* – одна из самых распространенных групп чернотелок.

Жуки подтрибы *Blaptina* нелетающие и в основном сравнительно крупные. Многие из них имеют узкий ареал, поэтому группа является удобной для фауногенетических и филогеографических реконструкций. Виды подтрибы часто используются в качестве модельных объектов в экологических исследованиях, в частности при изучении адаптаций для жизни в экстремальных условиях засушливых и аридных территорий (Cloudsley-Thompson, 1965). Некоторые представители подтрибы – вредители преимущественно пропашных сельскохозяйственных культур.

Группа исследуется с XVIII века, поэтому о ней накоплено достаточно много сведений. Однако ее классификация долгое время оставалась весьма противоречивой. Основанием для описания отдельных видов являлись (и остаются до настоящего времени) преимущественно форма тела и признаки полового диморфизма. Изменчивость указанных признаков породила большое количество синонимов и неясных видов, а внешнее сходство, характерное для многих представителей подтрибы, окончательно запутало и без того ее проблемную классификацию. Современные определители строятся почти исключительно на признаках наружного строения, которые часто не позволяют надежно диагностировать виды.

Таким образом, актуальность исследования обусловлена недостаточной изученностью наружного и внутреннего строения представителей подтрибы *Blaptina* и противоречивостью классификации группы.

Цель и задачи работы. Цель исследования – разработать надежно обоснованную систему подтрибы *Blaptina* на основании сравнительно-морфологического анализа признаков имаго и личинок.

В связи с данной целью были поставлены следующие задачи:

1. Провести сравнительно-морфологический анализ наружного и внутреннего строения имаго и личинок, определить наиболее важные для построения классификации диагностические признаки таксонов и выявить направления их основных трансформаций.
2. Изучить строение и морфофункциональное значение различных структур половых аппаратов самцов и самок.
3. Осуществить ревизию надвидовых таксонов подтрибы и составить их систематический список в объеме мировой фауны.
4. Составить определительные таблицы для надвидовых таксонов подтрибы *Blaptina*, а также для видов Восточной Европы и России.

Научная новизна. Разработана надежно обоснованная непротиворечивая классификация подтрибы *Blaptina*. Описаны новый род и 11 новых для науки видов, восстановлена самостоятельность одного рода и двух видов, один таксон понижен до подрода, предложены новые комбинации для 105 видов и подвидов, синонимизированы одна подтриба, пять родов, два подрода и семь видов, предложены типовые виды для ряда таксонов родовой группы, обозначены лектотипы для трех видов; разработаны определительные таблицы для родов подтрибы и видов рода *Blaps* Fabricius, 1775 Восточной Европы, России, Кавказа, Закавказья, Западного, Центрального и Южного Казахстана, а также представителей рода *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 Кавказа, Турции и сопредельных территорий Ирана; составлены каталог таксонов трибы *Blaptini* Палеарктики и систематический список таксонов подтрибы *Blaptina* мировой фауны.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования вносят существенный вклад в познание крупной группы жуков-чернотелок подтрибы *Blaptina*, их морфологических особенностей, родственных отношений, систематики и распространения. Результаты работы можно использовать в учебных курсах лекций и на практических занятиях по зоологии беспозвоночных, энтомологии, экологии животных, биогеографии, в палеогеографических и фауногенетических реконструкциях.

Положения, выносимые на защиту:

1. Сравнительно-морфологический анализ наружного и внутреннего строения имаго и наружного строения личинок представителей подтрибы Blaptina как основа для проведения существенных изменений в таксономии группы и исправления многочисленных номенклатурных ошибок.
2. Предлагаемая новая система подтрибы Blaptina включает 11 родов: *Blaps*, *Coelocnemodes*, *Dila*, *Dilablaps*, *Hoplitoblaps*, *Lithoblaps*, *Medvedevia*, *Medvedevoblaps*, *Nalepa*, *Thaioblaps* и *Thaumatoblaps*. В составе рода *Blaps* выделяются 4 подрода: *Ablapsis*, *Arenoblaps*, *Blaps* s. str. и *Dineria*.

Личный вклад автора. В основу диссертации положены самостоятельно изученные соискателем материалы из коллекций 8 научных учреждений, а также материалы, собранные им в течение 10 лет в Предкавказье, на Кавказе, на Ближнем Востоке и в Средней Азии. Постановка задач, полевые исследования, анализ данных и выводы сделаны соискателем лично. Публикации по теме диссертации подготовлены соискателем самостоятельно или при его существенном участии (вклад в опубликованные в соавторстве работы составляет не менее 50 %).

Степень достоверности исследования. Материалы диссертации изложены в 19 публикациях, из них – 11 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, включая 9 статей в журналах, индексируемых международными базами данных научного цитирования Scopus и Web of Science Core Collection. Достоверность опубликованных работ была подтверждена независимыми рецензентами, ведущими специалистами по жукам-чернотелкам. Достоверность материала подтверждается его хранением в научных учреждениях, изображениями типовых экземпляров и их этикеток в публикациях. Помимо собственных исследований, автором проанализированы данные из 247 литературных источников.

Апробация результатов. Основные положения работы были представлены и обсуждались на ряде конференций: «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (Грозный, 4–5 ноября 2016 г., Махачкала, 4–7 ноября 2017 г.), на XV Съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.), на отчетной научной сессии ЗИН РАН (15–17 апреля 2019 г.), на семинаре, посвященном памяти Глеба Сергеевича Медведева (октябрь 2019), на пятом (5th International Tenebrionoidea Symposium, March 5–6, 2018, Prague, Czech Republic) и шестом (International

Tenebrionoidea Virtual Symposium VI, May 21–22, 2021) международных симпозиумах по жукам-чернотелкам.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и трех приложений. Основная часть работы изложена на 143 страницах, содержит 64 рисунка и 3 таблицы. Список литературы включает 247 источников, из которых 76 на русском языке. Приложения изложены на 31 странице и содержат 3 определительные таблицы (Приложение 1), систематический список таксонов подтрибы *Vlartina* (Приложение 2) и 4 рисунка (Приложение 3).

Благодарности и финансовая поддержка. Неоценимую и всестороннюю помощь при проведении исследований и написании диссертации автор получал от научного руководителя А.Г. Кирейчука (Зоологический институт РАН). Кроме того, диссертанту неизменно оказывал помощь ценными советами и консультациями М.В. Набоженко (Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН).

Автор выражает благодарность всем коллегам, передавшим свои сборы на изучение: И.В. Шохину (Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону), Д.Г. Касаткину (Ростовский филиал ФГУ «ВНИИКР», Ростов-на-Дону), Е.Н. Терскову (Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону), Н.Ю. Снеговой (Баку), М.Ю. Калашяну (Институт зоологии, Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН Армении, Ереван), А.М. Шаповалову (Институт Зоологии РК, Алматы), а также коллегам, предоставившим свои материалы или материалы из различных научных учреждений: В.Ю. Савицкому (Зоологический музей МГУ, Москва), Р.А. Хряпину (Москва, Россия), С.Э. Чернышеву (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), А.Г. Ковалю (ВИЗР, Санкт-Петербург – Пушкин), С.О. Какунину (Краснодар), Е. Шпрехер-Юберзакс (E. Sprecher-Uebersax, Naturhistorisches Museum, Basel), О. Мерклу (O. Merkl, Hungarian Natural History Museum, Budapest), Х. Шильхаммеру (H. Schilhammer, Naturhistorisches Museum, Vienna), С. Бечвару (S. Bečvář, Prague) и Б. Кескину (B. Keskin, Ege University, Bornova-Izmir).

Особая благодарность выражается сотрудникам лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН: М.Г. Волковичу, Б.М. Катаеву, Б.А. Коротяеву, С.Ю. Синёву, С.А. Белокобыльскому, О.Г. Овчинниковой, А.Г. Мосейко, А.В. Фролову, Л.А. Ахметовой и С.В. Андреевой за ценные советы и всестороннее

содействие при подготовке данной работы, а также коллегам из зарубежных музеев: Л. Пурчарту (L. Purchart), Mendel University, Brno) и Л. Секерке (L. Sekerka, Národní Museum, Prague) за помощь в изучении материала по подтрибе *Blaptina* в Национальном музее в Праге, А. Грабант и Д. Селю (A. Grabant, G. Szél, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest) за помощь в работе с коллекцией чернотелок в Музее естественной истории в Будапеште.

Автор благодарен Д.Г. Касаткину (Ростовский филиал ФГУ «ВНИИКР», Ростов-на-Дону) и В.Ю. Шматко (Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону) за помощь в оформлении фотографий жуков для ряда статей, К.В. Двадненко (Ростов-на-Дону) за выполнение сканирующей электронной микроскопии, Д.А. Мельникову (лаборатория герпетологии Зоологического института РАН, Санкт-Петербург), выполнившему компьютерную томографию, Олафу Егеру (Olaf Jaeger, Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden, Dresden) и О. Мерклу (O. Merkl, Hungarian Natural History Museum, Budapest) за предоставленные фотографии.

Автор благодарен К. Нтацопулосу и А. Пападопуло (K. Ntatsopoulos, A. Papadopoulou, Department of Biological Sciences, University of Cyprus, Nicosia), которые выполнили молекулярный анализ и филогенетическую реконструкцию северокавказских видов рода *Blaps* из видовой группы *lethifera*, Э. Мэтьюсу (E. Matthews, South Australian Museum, Adelaide) и Р. Аальбу (R. Aalbu, California Academy of Sciences, San Francisco) за редакцию английского языка в некоторых статьях, Г.М. Абдурахманову (Дагестанский государственный университет, Махачкала) за неоценимую помощь в организации ряда экспедиций.

Сердечную благодарность автор выражает С.В. Набоженко (Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону) за полезные рекомендации при подготовке автореферата диссертации и помощь в полевых и лабораторных исследованиях, а также О.А. Кладковой (Алкор Био, Санкт-Петербург) за помощь при подготовке данной работы.

Некоторые этапы исследования были поддержаны следующими грантами РФФИ:

№ 18-04-00243-А (2018–2020 гг.) – «Изменение структуры отряда жуков (Coleoptera) в мезозойскую и кайнозойскую эры»;

№ 19-54-25001 Кипр_а (2019–2021 гг.) – «Взаимосвязи жуков и лишайников как фактор эволюционной диверсификации жесткокрылых-лихенофагов и использование их для индикации средиземноморских экосистем».

1 КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОДТРИБЫ BLAPTINA

1.1 История изучения имаго

Жуки-чернотелки подтрибы *Blaptina* исследуются с конца XVIII века. Изучением представителей подтрибы занимались многие исследователи, начиная с К. Линнея, И. Фабрициуса и П.С. Палласа. К сожалению, в настоящей диссертации нет возможности сделать подробный исторический очерк, поэтому будут рассмотрены только наиболее важные работы и исследователи, внесшие значительный вклад в изучение подтрибы, что нисколько не умаляет заслуг неупомянутых авторов.

Большинство работ, опубликованных до второй половины XIX века, содержит в основном описания новых таксонов. Первое описание представителя подтрибы *Blaptina* принадлежит знаменитому шведскому натуралисту К. Линнею (*Linnaeus*, 1758), который в своей «Системе природы» описал широко распространенный вид *Tenebrio mortifagus* *Linnaeus*, 1758, который сейчас входит в состав рода *Blaps*. В дальнейшем, тринадцатом переиздании этого основополагающего сочинения, Линней (*Linnaeus*, 1767) описал еще два вида из рода *Tenebrio* *Linnaeus*, 1758: *Tenebrio gigas* *Linnaeus*, 1767 и *Tenebrio gages* *Linnaeus*, 1767, которые сегодня относятся к роду *Lithoblaps* *Motschulsky*, 1860.

Датский энтомолог И. Фабрициус (*J.C. Fabricius*, 1775) предложил род *Blaps*, куда поместил несколько видов, ныне принадлежащих родам *Blaps* и *Lithoblaps*.

Важнейшие сведения по чернотелкам Кавказа и Средней Азии, были опубликованы в четырех томах «*Entomographia Imperii Rossici*» Г.И. Фишером фон Вальдгеймом (*Fischer von Waldheim*, 1820, 1821), который описал ряд видов подтрибы *Blaptina* с современной территории Казахстана и Крыма.

Значительный вклад в познание рассматриваемой подтрибы и семейства чернотелок в целом внес А. Солье (*A.J.J. Solier*, 1834, 1836, 1848), который в период с 1834 по 1848 год опубликовал таксономические обзоры с полной библиографией и описаниями всех известных в то время чернотелок.

В 1829 г. Академией наук в Санкт-Петербурге была организована большая естественнонаучная экспедиция на Кавказ, в которой из зоологов участвовал «первый российский 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 (*Ménétriés*, 1832), в том числе и ряд видов подтрибы *Blaptina*, принадлежащих

сегодня родам *Blaps* и *Lithoblaps*: *Blaps scabriuscula* Ménériés, 1832 (= *verrucosa* Adams, 1817), *B. subalpina* Ménériés, 1832, *B. deplanata* Ménériés, 1832, *Lithoblaps taeniolata* Ménériés, 1832, и *L. ominosa* Ménériés, 1832, при этом последние три вида указаны Менетрие как синантропные.

В 1839–1841 гг. зоолог Казанского университета М. Леман организовал экспедицию на юго-восток европейской части России (Оренбургская губерния, Башкирия) и в Среднюю Азию (Туркменистан, Бухара). Энтомологические сборы этой экспедиции были обработаны Менетрие, который существенно дополнил сведения о чернотелках этих территорий (Ménériés, 1848).

Б. Зубковым была предпринята экспедиция в Закаспийскую область и Туран (современные Казахстан и Туркменистан), по результатам которой с 1829 по 1833 год было описано несколько новых видов подтрибы *Blaptina* (Zoubkoff, 1829, 1833).

В 30-х гг. XIX века были изданы обзорные труды по европейским жесткокрылым (в том числе и по Tenebrionidae), основанные на исследованиях Г. Брюлле (Brullé, 1832), работавшего в составе французского военного экспедиционного корпуса. Брюлле описал ряд видов подтрибы *Blaptina*, большая часть названий которых в последствии была синонимизирована.

Следующей крупной сводкой по фауне чернотелок был труд Ф. Фальдермана (Faldermann, 1836, 1837), который описал несколько видов подтрибы *Blaptina* по сборам энтомологов Э. Менетрие и Г. Фишера фон Вальдгейма, а также ботаника М. Скovichа.

В 1845–1851 гг. вышла 20-томная серия «Die Käfer Europas» под редакцией Г. Кюстера (H. Küster, 1845, 1846, 1850a, 1850b, 1851). В этой работе были приведены все известные к тому времени европейские виды жуков-чернотелок (включая европейскую часть Российской империи) с литературными ссылками, часто со сравнительными диагнозами и распространением видов.

Естествоиспытатель и исследователь Алтая Ф. Геблер (Gebler, 1825, 1832, 1841, 1847) описал ряд видов трибы *Blaptini*, ныне входящих в состав родов *Blaps* и *Dila*, большая часть этих видов все еще валидные.

Несколько видов подтрибы *Blaptina* описано французским путешественником и энтомологом Ф. Лапортом (Laporte, 1840). Часть предложенных им названий впоследствии была синонимизирована, однако большая часть описанных им видов в

настоящее время относится к родам *Blaps* и *Lithoblaps*, а положение двух видов (*Blaps lineata* Laporte, 1840 и *Blaps planicollis* Laporte, 1840) все еще остается неопределенным.

Немецкий энтомолог В. Эрихсон (Erichson, 1841) описал несколько видов, ныне принадлежащих к роду *Lithoblaps*, большая часть из них остается валидной.

Постепенное накопление коллекционных материалов, а также появление публикаций по фаунам различных территорий Западной Палеарктики способствовало увеличению числа таксономических описаний и ревизий, основная масса которых пришлась на вторую половину XIX и первую половину XX веков. Значительный вклад в это внесли энтомологи-любители во главе с О. Штаудингером и Э. Рейттером, которые организовывали экспедиции или покупали материал из ранее неизученных регионов. Среди выдающихся колеоптерологов второй половины XIX – начала XX века, исследовавших чернотелок Палеарктики и внесших значительный вклад в изучение подтрибы *Blaptina*, необходимо отметить Э. Аллара (E. Allard), Э. Рейттера (E. Reitter), Г. Зайдлица (G. Seidlitz), А. Бауэра (A. Bauer) и А.П. Семенова-Тян-Шанского.

А.Ж. Солье (Solier, 1848) выделил несколько групп видов в роде *Blaps*. Эта система была представлена в виде определительной таблицы и строилась на признаках формы тела имаго и на наличии или отсутствии полового диморфизма.

Французский энтомолог Л. Рейш в соавторстве с археологом Ф. Сольси (Reiche, Saulcy, 1857) описал несколько видов *Blaps* с территории Передней Азии, однако, большая часть предложенных ими видовых названий в дальнейшем была синонимизирована.

В. Мочульский (Motschulsky, 1860) разделил род *Blaps* на 13 родов, многие из которых предложены им как новые. Эти роды распределены им в две группы: первая группа включала роды с видами без медиальной волосяной щеточки вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2 (*Gebleria* Motschulsky, 1846, *Prosodes* Eschscholtz, 1829, *Dila*, *Leptomorpha* Faldermann, 1835, *Dineria* Motschulsky, 1860, *Blapisa* Motschulsky, 1860, *Uroblaps* Motschulsky, 1860, *Blapimorpha* Motschulsky, 1860), а виды второй группы родов имели медиальную волосяную щеточку вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2 (*Platyblaps* Motschulsky, 1860, *Agroblaps* Motschulsky, 1860, *Blaps*, *Lithoblaps*, *Rhizoblaps* Motschulsky, 1860). Роды этих двух групп были разделены в основном по форме тела. В настоящее время только *Prosodes*, *Gebleria* (подрод рода *Prosodes*), *Dila*, *Blaps* и *Dineria* (подрод рода *Blaps*) являются валидными названиями

таксонов родовой группы, тогда как другие считаются младшими синонимами *Blaps* (Löbl et al. 2008, Nabozhenko, Chigray 2020, Bouchard et al. 2021).

Французский энтомолог Л. Фермер (Fairmaire, 1888) предложил род *Hoplitoblaps* Fairmaire, 1888, статус которого, однако, на сегодняшний день считается спорным. Также им описано множество видов с территории Китая и из Кашмира (Fairmaire, 1866, 1875, 1886, 1887, 1888, 1891), принадлежащих в принятой здесь классификации к родам *Blaps*, *Lithoblaps* и *Coelocnemodes* Bates, 1879. В это же время были опубликованы работы других авторов: Ф. Бауди (F. Baudi di Selve, 1874, 1875), в которых был описан ряд новых видов *Blaps*, около половины названий которых в последствии были синонимизированы; Э.Э. Баллиона (E.E. Ballion, 1878, 1888); Ф. Бейтса (F. Bates, 1879), выделившего род *Coelocnemodes* и описавшего несколько видов рода *Blaps* из Средней Азии и Китая, при этом все описанные им таксоны остаются валидными и в настоящее время.

Одними из наиболее значимых работ для классификации подтрибы Blaptina конца XIX века следует считать фундаментальные публикации французского энтомолога Э. Аллара (Allard, 1880, 1881a, 1881b, 1882). Он включил в установленную У. Личем (Leach, 1815) трибу Blapsides шесть родов из Восточного полушария (*Tagona* Fischer von Waldheim, 1820, *Gnaptor* Brullé, 1832, *Blaps*, *Prosodes*, *Dila* и *Leptomorpha*) и два из Западного (*Eleodes* Eschscholtz, 1829 и *Nycterinus* Eschscholtz, 1829). Кроме того, Аллар (1880) реорганизовал состав рода *Blaps*: понизил ранг некоторых родовых таксонов, предложенных Мочульским, до подродов в этом роде, дополнительно предложил в нем еще один подрод *Leptocolena* Allard, 1880 и разделил род *Blaps* на два отдела («première» и «deuxième») по признакам строения подкоготковой пластины вершинного тарзомера.

Позже был опубликован объемный труд Г. Зайдлица (Seidlitz, 1893), в котором сделан критический обзор предыдущих классификаций рода *Blaps*, при этом автором за основу была принята система Аллара, внутри отделов которой Зайдлиц выделил группы видов. В составе первого отдела были выделены 11 групп видов, в составе второго – 17.

Немецкий энтомолог Краатц (Kraatz, 1881, 1882, 1883, 1885, 1888) описал ряд видов Blaptina из Средней Азии (Казахстан, Узбекистан, Киргизия) и Китая, однако около половины предложенных им названий в дальнейшем были синонимизированы.

Большой вклад в познание подтрибы Blaptina внес Э. Рейттер (Reitter, 1887, 1893a, 1893b, 1900, 1909a, 1909b), первоначально предложивший таксон *Ablapsis* Reitter, 1887 в

качестве подрода в роде *Blaps*, но позднее повысивший его до родового ранга (Reitter, 1893a). Также им была впервые опубликована ревизия рода *Dila* (Reitter, 1900).

Ю. Кёниг (König, 1906) установил отдельный род (*Caenoblaps* König, 1906) для анатолийско-кавказского вида *Caenoblaps difformis* König, 1906. В дальнейшем состав этого рода был пополнен другими видами (A. Schuster, 1914, 1920, 1928; Медведев, Абдурахманов, 1984), но в итоге родовое название *Caenoblaps* было сведено в синонимы к *Dila* (Chigray et al., 2019).

Особого внимания заслуживает публикация А. Бауэра (Bauer, 1921), в которой род *Blaps* разделен на два подрода: подрод *Blaps sensu stricto*, соответствовавший отделу I Аллара, и подрод *Protoblaps* Bauer, 1921, соответствовавший отделу II Аллара. В каждый из этих подродов Бауэр включил несколько групп видов («Artengruppen» или «inferioren Untergattung»). Позже Г. Кольбе (Kolbe, 1928) признал эту систему и добавил в нее ряд других видовых групп. Многие (но не все) видовые группы и так называемые подроды второго порядка («inferioren Untergattung») из указанных публикаций Бауэра и Кольбе официально пригодны согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (2004). Более подробно данный вопрос обсуждается в таксономическом разделе диссертации.

В это же время были опубликованы работы английского энтомолога К. Блэра (Blair, 1913, 1922, 1923), в которых описаны несколько видов *Blaps* и *Dila* из Китая и Пакистана.

Из отечественных ученых в период с 1931 по 1950 г. в Закавказье и Средней Азии работал специалист по жукам-чернотелкам А.В. Богачёв (1934, 1938, 1939, 1947, 1948, 1952, 1959; Semenov-Tian-Shanskij, Bogatchev, 1936). Его деятельность была сосредоточена большей частью на территории Азербайджана, где он собрал богатую коллекцию чернотелок (в настоящее время хранится в Зоологическом музее МГУ, Зоологическом институте РАН и Институте зоологии НАН Азербайджана). Особое значение имеет работа Богачёва (1939), в которой он указал, что остатки некоторых представителей подтрибы *Blaptina* нередко находили в плейстоценовых кировых пластах. Так как ископаемые находки представителей этой подтрибы в пределах бывшего СССР весьма малочисленны, то подобные исследования имеют значительный интерес и дают новые материалы к истории формирования современной фауны.

А.П. Семенов-Тян-Шанский в соавторстве с А.В. Богачёвым (Semenov, Bogatchev, 1936, 1940) описал большое количество видов подтрибы *Blaptina* из родов *Blaps*,

Lithoblaps и *Dila*, а для вида *Blaps jakovlevi* Semenov & Bogatchev, 1936 авторами был предложен отдельный подрод *Nanoblaps* Semenov & Bogatchev, 1936, название которого впоследствии было синонимизировано с подродом *Blaps*.

Знаменательным событием для изучения подтрибы *Blaptina* стала публикация каталогов по чернотелкам Г. Гебина (Gebien, 1911, 1937), в которых собрана вся доступная к тому времени библиография по этой группе.

Из описательных работ сороковых годов стоит отметить работы немецкого энтомолога К. Коха (Koch, 1944, 1945), описавшего ряд новых видов из родов *Lithoblaps* и *Blaps*.

Во второй половине XX века произошел пересмотр ранее выполненных таксономических ревизий блаптин. Одной из главных особенностей новых ревизий стало широкое применение генитального аппарата насекомых в качестве значимого, а порой и решающего органа для таксономической дискриминации видов и надвидовых группировок. Этот период сопровождался масштабными экспедициями советских и восточноевропейских энтомологов на Ближний Восток, в Среднюю Азию и Монголию, а также французскими и испанскими экспедициями в североафриканские страны. Результаты этих экспедиций публиковались в многочисленных таксономических ревизиях и фаунистических работах. Этот период связан с исследованиями крупнейших тенебрионидологов: З. Касаба (Z. Kaszab), Г.С. Медведева, А.В. Богачёва, Н.Г. Скопина.

З. Касаб, изучавший чернотелок и нарывников мировой фауны, опубликовал ряд фаунистических и таксономических работ по подтрибе *Blaptina*, в которых им описано большое количество новых видов (Kaszab, 1959a, 1959b, 1960, 1968, 1970, 1974), в основном из труднодоступных районов Афганистана, а также в соавторстве с Г.С. Медведевым (Kaszab, Medvedev, 1984) был предложен новый род *Thaumatooblaps* Kaszab, G.S. Medvedev, 1984. При этом в таксономии подтрибы *Blaptina* Касаб первым начал использовать признаки строения гениталий самцов.

Фауну чернотелок Средней Азии можно считать наиболее изученной благодаря советским экспедициям середины XX века. В это время продолжали выходить работы А.В. Богачёва (1934, 1938, 1939, 1947, 1948, 1952, 1958, 1959, 1965, 1976; Богачёв, Медведев, 1974), который провел детальные исследования фауны не только трибы *Blaptini*, но и видов триб *Pimeliini* Latreille, 1802 и *Tentyriini* Eschscholtz, 1831 Средней Азии, Ирана и Закавказья. Только в подтрибе *Blaptina* им одним или с соавторами был

предложен новый род *Dilablaps* Bogatchev, 1976 и описаны более тридцати видов из родов *Blaps*, *Lithoblaps* и *Dila* (причем 30 видов остаются валидными в принятой здесь классификации). На основе богатого материала Богачёв исследовал состав известных к тому времени родов чернотелок Средней Азии и высказал некоторые предположения об их центрах разнообразия и происхождения. Ряд его суждений по поводу этих центров оказался ошибочным или был существенно откорректирован последующими исследованиями, но в целом работы Богачёва поддержали гипотезу А.П. Семенова-Тян-Шанского и О.Л. Крыжановского о том, что Средняя Азия была одним из центров формирования крупнейших палеарктических родов Tenebrionidae.

Н.Г. Скопин опубликовал ряд подробных ревизий западнопалеарктических (особенно среднеазиатских) чернотелок (Скопин, 1960, 1961, 1964, 1968). На основании изучения личинок трибы *Blaptini* Н.Г. Скопин (1960) восстановил род *Lithoblaps*, полностью соответствующий отделу I Аллара. Он также показал, что личинки первого и второго отделов существенно отличаются от остальных *Blaps* и даже от других родов подтрибы *Blaptina*. Однако мнение Скопина не нашло поддержки среди специалистов по чернотелкам. В частности, Г.С. Медведев (2001) указывал, что по основным морфологическим признакам род *Blaps* не может быть разделен на два отдельных рода. Следует справедливо отметить, что несмотря на использование небольшого числа морфологических признаков, а также изучение строения только половых систем самцов (а не обоих полов), Скопин создал систему, которая в значительной мере совпадает с классификацией подтрибы *Blaptina*, принимаемой в этой работе.

После обработки алтайских сборов Д. Бермана, О. Келейникова (1970) описала новый вид *Blaps altaica* Kelejnikova, 1970, название которого впоследствии было синонимизировано с *B. tenuicornis* Gebler, 1847. Однако, положение этого вида в системе подтрибы *Blaptina* спорно, так как ряд признаков указывает на то, что он, возможно, является представителем рода *Dila*.

Особого внимания заслуживает работа У. Чинкеля и Дж. Дойена (Tschinkel, Doyen, 1980), в которой были показаны особенности и различия в строении половых протоков самок различных групп чернотелок, в том числе трибы *Blaptini*. Дальнейшими исследованиями подтверждена таксономическая важность данных структур.

Множество работ по чернотелкам подтрибы *Blaptina* было опубликовано Г.С. Медведевым (1959, 1965, 1977, 1984, 1989, 1990, 1992а, 1992б, 1995, 1996, 1997, 1998,

1999, 2000, 2001, 2003а, 2003б, 2004, 2007; Медведев, Абдурахманов, 1984; Медведев, Непесова, 1985; Medvedev, Merkl, 2002, 2005), который считал, что состав некоторых родов трибы Blaptini нуждается в ревизии, так как они включают много смешанных групп. Медведев описал ряд новых видов *Blaps* и значительно пересмотрел системы трибы Blaptini в целом, всех подтриб в ее составе, в том числе и подтрибы Blaptina. В частности, *Blaps hiemalis* Semenov & Bogatchev, 1940 был выделен в отдельный подрод *Arenoblaps* G.S. Medvedev, 1999, а таксон *Ablapsis* Медведев считал необходимым включить в род *Blaps* в качестве подрода и добавить в его состав некоторые виды из подрода *Prosoblapsia* Skopin & Kaszab, 1978. Также Медведевым предложен род *Protoblaps* G.S. Medvedev, 1998, название которого было в дальнейшем заменено на *Medvedevoblaps* Bouchard & Bousquet, 2021 для устранения омонимии с *Protoblaps* Bauer, 1921.

Особенности экологии, развития и распространения многих видов подтрибы Blaptina отражены в публикациях Н. Г. Самедова (1963), О.Л. Крыжановского и М.Э. Тер-Минасян (1958) и М. Я. Джамбазишвили (1979; 1983; 1986; 2000).

Обширный материал, накопленный в течение XX века, и более полная изученность многих территорий и групп Tenebrionidae и других жесткокрылых создали предпосылки для фауногенетических реконструкций с использованием представителей подтрибы Blaptina в качестве одной из основных групп для анализа географических связей. Наиболее известные труды второй половины XX века касаются генезиса фауны чернотелок Средней Азии, Кавказа, Западного и Восточного Средиземноморья. Положительной чертой отечественных работ является обобщение палеоботанических, ботанико-географических и зоогеографических данных, важных для реконструкции фауногенеза. О.Л. Крыжановский (1965), на основе большого материала (в том числе и материала по подтрибе Blaptina), хранящегося в Зоологическом институте РАН, обосновал самобытность и древность фауны Средней Азии. Он рассматривал эту территорию одним из центров видового многообразия чернотелок, при этом, по его мнению, формирование псаммофильной тенебрионидофауны проходило в восточной части Средней Азии и в Афганистане, что подтверждается обитанием на этих территориях наиболее архаичных представителей подтрибы Blaptina.

В дальнейшем Г.М. Абдурахманов (Абдурахманов, 1998, 2009; Абдурахманов, Медведев, 1994; Абдурахманов, Исмаилов, А.Л. Лобанов, 1995; Абдурахманов,

Абдулмуслимова, 2002; Абдурахманов, Набоженко, 2009, 2011, 2014; Абдурахманов и др., 2012), используя некоторых представителей подтрибы *Blaptina*, выявил некоторую общность происхождения эндемичных фаун чернотелок востока Большого Кавказа и Ирана, а также проанализировал географические и исторические связи между чернотелками Кавказского перешейка и остальных регионов Западной Палеарктики.

Х. Феррер (J. Ferrer) опубликовал несколько работ по роду *Blaps*. Им была составлена определительная таблица для видов *Blaps* Швеции и предложена синонимия нескольких видовых названий (J. Ferrer, J. Picka, 1990); в работе по чернотелкам Турции он описал новый вид *Blaps jeannei* Ferrer & Soldati, 1999, обозначил лектотипы для нескольких видов и обсудил родственные связи турецких видов из родов *Blaps* и *Dila* (Ferrer, L. Soldati, 1999). Особого внимания заслуживает работа Феррера и Х. Фернандеса о *Blaps mortisaga* Linnaeus, 1758, в которой подробно рассмотрена история изучения этого вида, его морфологическая изменчивость, распространение и возможные пути интродукции в разные районы Западной Европы (Ferrer, J.C.M. Fernández, 2008).

Некоторые сведения по распространению турецких видов рода *Blaps* приводятся в работе С. Тезкана с соавторами (S. Tezcan et al., 2004).

Монография Л.С. Черней (2005), посвященная чернотелкам фауны Украины, содержит результаты тщательных исследований строения имагинальной и преимагинальных стадий некоторых видов подтрибы *Blaptina*, а также сведения по их распространению, трофическим связям и хозяйственному значению.

В недавно опубликованном каталоге чернотелок Палеарктики (Löbl et al., 2008) содержится список таксонов подтрибы *Blaptina* с синонимами и данные по распространению видов, также в нем предложены новые синонимы и обозначены типовые виды для ряда таксонов (*Agroblaps*, *Blapimorpha*, *Blapisa*, *Leptocolena*, *Platyblaps*, *Rhizoblaps*, *Uroblaps*).

Один из наиболее полных обзоров видов подтрибы *Blaptina* Кавказа приведен в работах Г.М. Абдурахманова и М.В. Набоженко (Абдурахманов, Набоженко, 2011; Абдурахманов, Набоженко и др., 2016). В ходе их выполнения было изучено множество типовых экземпляров, обозначен ряд лектотипов, установлены новые синонимы, для каждого вида приведена полная библиография и синонимия, а также составлены определительные таблицы родов и видов.

Заслуживают особого внимания публикации с «филогенетическими моделями» подтрибы *Blaptina*. Ф. Кондамин с соавторами (Condamine et al., 2011), используя морфологические признаки, построили кладограмму для средиземноморских видов из первого отдела Аллара, которая в общих чертах совпадает с «филогенетической» моделью, созданной на основе сравнения результатов молекулярных секвенирований (Kergoat et al., 2014a), в которой род *Blaps* разделен на 2 клады: *Blaps sensu stricto* + «Mediterranean *Blaps*» (в настоящее время – род *Lithoblaps*). Позже те же авторы создали комбинированные модели, объединяющие как структурные признаки, так и молекулярные. В этих моделях род *Blaps* также распадается на две ветви: *Blaps sensu stricto* + *Lithoblaps* (Condamine et al., 2013), либо триба *Blaptini* распадается на две крупные ветви: *Blaps sensu stricto* + [((*Gnaptorina*) + (*Prosodes*) + *Gnaptor*) + («Mediterranean *Blaps*»)] (Soldati et al., 2017).

Среди работ конца прошлого и начала текущего столетия необходимо отметить публикации китайских исследователей. Г. Жень с соавторами (Ren, Luo, 1995; Ren, Wang, 2001; Ren, Li, 2001) описали ряд видов рода *Blaps* и второй известный вид рода *Thaumatoblaps* из Китая. Позже Жень (Ren et al., 2016) выделил подтрибу *Dilina* Ren, 2016 для родов *Coelocnemodes*, *Dila* и *Hoplitoblaps* на основании наличия зубцов на передних бедрах и отсутствии волосяного пятна вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2 у самцов, однако результаты их оригинальной филогенетической модели для трибы *Blaptini* по 30 признакам наружного строения показали, что перечисленные роды не могут быть выделены в отдельную подтрибу, а должны оставаться в составе подтрибы *Blaptina*. Таким образом, авторы противоречат сами себе. Кроме того, вторая филогенетическая модель трибы *Blaptini* на основе строения защитных брюшных желез, представленная в этой же работе, показывает совершенно иные результаты для родов трибы *Blaptini*, чем первая, что связано с некорректным использованием кладистического метода (недостаточное число признаков для построения кладограммы). В дальнейшем эти же исследователи признали необоснованность выделения подтрибы *Dilina* (Li et al., 2023); также ими была опубликована ревизия рода *Nalepa* Reitter, 1887 с описанием нескольких новых видов этого рода (Li et al., 2022).

П. Бушар с соавторами (Bouchard et al., 2021) добавил в состав подтрибы *Blaptina* четыре рода (*Caraboblaps* Bauer, 1921, *Periblaps* Bauer, 1921, *Protoblaps* Bauer, 1921 и *Holoblaps* Bauer, 1921), ранее предложенные А. Бауэром (Bauer, 1921) в качестве видовых

групп в роде *Blaps*, предложили замещающее название *Medvedevoblaps* Bouchard et Bousquet, 2021 вместо преоккупированного *Protoblaps* G.S. Medvedev, 1998 и синонимизировали родовое название *Prosoblapsia* Skopin et Kaszab, 1978. В результате этих изменений число родов в подтрибе *Blaptina* достигло 15.

В последние годы автором диссертации, в ряде случаев совместно с соавторами, опубликован ряд работ по подтрибе *Blaptina* (Чиграй и др., 2015a; Чиграй и др., 2015b; Chigray, Nabozhenko, 2016; Chigray et al., 2016; Nabozhenko et al., 2016; Чиграй и др., 2017; Чиграй, 2017; Chigray et al., 2018; Чиграй, 2019; Chigray, 2019; Chigray et al., 2019; Nabozhenko et al., 2019; Chigray, Ivanov, 2020; Chigray, 2020; Nabozhenko, Chigray 2020a, b; Chigray, 2021; Nabozhenko et al., 2022; Chigray, Kirejtshuk, 2023). В указанных публикациях были описаны новый род и 11 новых для науки видов, восстановлена самостоятельность одного рода и двух видов, один таксон понижен до подрода, предложены новые комбинации для 105 видов и подвидов, синонимизированы одна подтриба, пять родов, два подрода и семь видов, предложены типовые виды для ряда таксонов родовой группы, обозначены лектотипы для трех видов; разработаны определительные таблицы для родов подтрибы и видов рода *Blaps* Fabricius, 1775 Восточной Европы (Приложение 1), России, Кавказа, Закавказья, Западного, Центрального и Южного Казахстана, а также представителей рода *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 Кавказа, Турции и сопредельных территорий Ирана; составлены каталог таксонов трибы *Blaptini* Палеарктики и систематический список таксонов подтрибы *Blaptina* мировой фауны (Приложение 2).

1.2 Краткая история изучения преимагинальных стадий подтрибы *Blaptina*

Большинство исследователей подтрибы *Blaptina* изучало преимущественно взрослых жуков. По этой причине все еще остаются невыясненными многие вопросы, касающиеся морфологии, анатомии и биологии преимагинальных стадий.

Первые упоминания о личинках подтрибы *Blaptina* относятся к середине XIX в. Д. Вествудом (Westwood, 1839) было опубликовано изображение личинки *Blaps mortisaga*, которую Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1893) позже определил, как личинку *Blaps mucronata* Latreille, 1804. В своем труде Зайдлиц частично затронул строение преимагинальных стадий видов подтрибы *Blaptina*, составив определительную таблицу по личинкам нескольких видов рода *Blaps*. Более подробное описание и изображение личинки

подтрибы приводятся в работе Э. Пэрри (Perris, 1852), где автор дал изображение личинки *Blaps lethifera* Marsham, 1802 с некоторыми деталями строения головы и ног. В указанной публикации Пэрри акцентировал внимание на особенностях экологии личинки, а приведенное им ее описание неполное.

Первые детальные изображения и описания личинок и куколок видов подтрибы *Blaptina* опубликованы Д.А. Оглоблиным и А.Н. Колобовой (1927), исследовавшими чернотелок-вредителей сельского хозяйства. В лабораторных условиях они вырастили и впоследствии описали личинок *Blaps lethifera* и *Blaps halophila* Fischer von Waldheim, 1820. Авторами также составлена определительная таблица для некоторых видов чернотелок по личинкам.

Морфологию и экологию личинок чернотелок подробно изучал Н.Г. Скопин (1960), описавший несколько личинок из различных родов подтрибы *Blaptina*. В пределах этой подтрибы им выделены четыре морфоэкологические группы личинок (см. раздел 3.2.1 – «Строение личинок»).

Детальные описания некоторых личинок *Blaptini* приводятся в работах С.И. Келейниковой с соавторами (Келейникова, 1963, 1969; Бызова, Келейникова, 1964) и Л.С. Черней (Черней и др., 2004; Черней, 2005), в последней указанной публикации также описана куколка *Blaps lethifera*.

Кроме вышеуказанных авторов, личинок представителей подтрибы *Blaptina* изучали китайские исследователи: ими описаны личинки нескольких видов из рода *Blaps* (Yu et al., 1993, 1996, 1999; Yu, Zang, 2004; Zang et al., 2005), описания и изображения которых в указанных публикациях очень схематичные и мало отличаются друг от друга. Сравнительно полные описания и качественные фотографии личинок из родов *Nalepa* и *Dila* были приведены в публикациях С. Ли (Li et al., 2022, 2023).

Некоторые сведения по биологии и экологии преимагинальных стадий *Blaps nefrauensis nefrauensis* Seidlitz, 1893 опубликованы Р. Амари с соавторами (Amari et al., 2022).

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Коллекционные материалы и полевые исследования

В основу работы положены, помимо результатов оригинальных сборов и исследований автора, обширные коллекционные материалы следующих учреждений (кураторы коллекций указаны в скобках):

1. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия (И.А. Чиграй),
2. Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия (Н.Б. Никитский),
3. Институт зоологии, Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН Армении, Ереван, Армения (М.Ю. Калашян),
4. Magyar Természettudományi Múzeum, Будапешт, Венгрия (Ottó Merkl, Győző Szél),
5. Naturhistorisches Museum Wien, Вена, Австрия (Harald Schillhammer),
6. Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Париж, Франция (Antoine Mantilleri),
7. Národní Museum, Прага, Чехия (Jiří Hájek, Lukáš Sekerka),
8. Частный музей Станислава Бечвара, Прага, Чехия (Stanislav Bečvář).

В течение 10 лет автором были проведены экспедиционные исследования на территории Предкавказья, Кавказа и Закавказья (Россия: Ростовская область, Краснодарский и Ставропольский края, Адыгея, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия – Алания, Дагестан; Абхазия; Азербайджан), на Ближнем Востоке (Турция, Кипр) и в Средней Азии (Узбекистан, Таджикистан).

Дополнительно был использован материал, собранный Д.Г. Касаткиным (Ростовский филиал ФГБУ «ВНИИКР», Ростов-на-Дону) и И.В. Шохиним (Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону) в многочисленных экспедициях на Кавказе и в Иране, а также в Ливане (Д.Г. Касаткин) и Турции (И.В. Шохин).

2.2 Методы сбора и обработки материала

Жуков собирали следующими методами:

1. Ручной сбор на поверхности почвы, под камнями и в норах млекопитающих,
2. Ловушками Барбера.

Всего было изучено более 7000 экземпляров имаго, в том числе более 450 типовых, более 40 экземпляров личинок и куколок, изготовлено более 600 препаратов гениталий самцов и самок, а также препаратов половых протоков самок.

Монтирование гениталий и половых протоков осуществлялась следующим образом: жуки помещались в горячую воду, генитальный аппарат и протоки извлекались с помощью тонкого пинцета, кипятились несколько секунд в насыщенном растворе едкого калия (КОН), а затем наклеивались на картонную плашку или помещались в пробирку (0.5–1.5 мл) с глицерином. После изучения все препараты подкалывались к экземпляру.

Рисунки и фотографии, вошедшие в диссертацию, выполнены автором.

Фотографии для многих публикаций частично сделаны Д.Г. Касаткиным (Ростовский филиал ФГБУ «ВНИИКР», Ростов-на-Дону), В.Ю. Шматко (Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону) и А.М. Шаповаловым (Институт Зоологии РК, Алматы, Казахстан).

Сканирующая электронная микроскопия выполнена К.В. Двадненко в аналитической лаборатории Южного научного центра РАН (Ростов-на-Дону) с помощью микроскопа SEM EVO-40 XVP (LEO 143OVP) после золото-палладиевого напыления.

Компьютерная томография выполнена Д.А. Мельниковым (лаборатория герпетологии ЗИН РАН, Санкт-Петербург) в Центре коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН с помощью микротомографа высокого разрешения NeoScan N80.

В процессе камеральной обработки материала использовались бинокулярные микроскопы МБС-10, а также Leica MZ 16.0 в Народном музее (Прага), в Венгерском музее естественной истории (Будапешт) и в Зоологическом институте РАН.

Фотографии и рисунки обрабатывались в Adobe Photoshop CC 2017 и Corel Draw X6.

3 МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК И СТРУКТУРНЫЕ ТРАНСФОРМАЦИИ В ПОДТРИБЕ BLAPTINA

3.1 Строение имаго

3.1.1 Форма тела

Форма тела представителей подтрибы Blaptina довольно разнообразна. Большинство видов имеет удлинённо-овальное, умеренно выпуклое тело, реже тело сильно выпуклое, округлое, или стройное, удлинённое, или уплощённое дорсо-вентрально (некоторые пещерные виды). Форма тела зависит от среды обитания, а также от степени выраженности субэлитрального пространства между надкрыльями и брюшком. Особенности формы тела (Рисунок 1) в той или иной мере отражают основные направления специализации и могут использоваться для филогенетических построений с учетом возможных параллельных трансформаций.

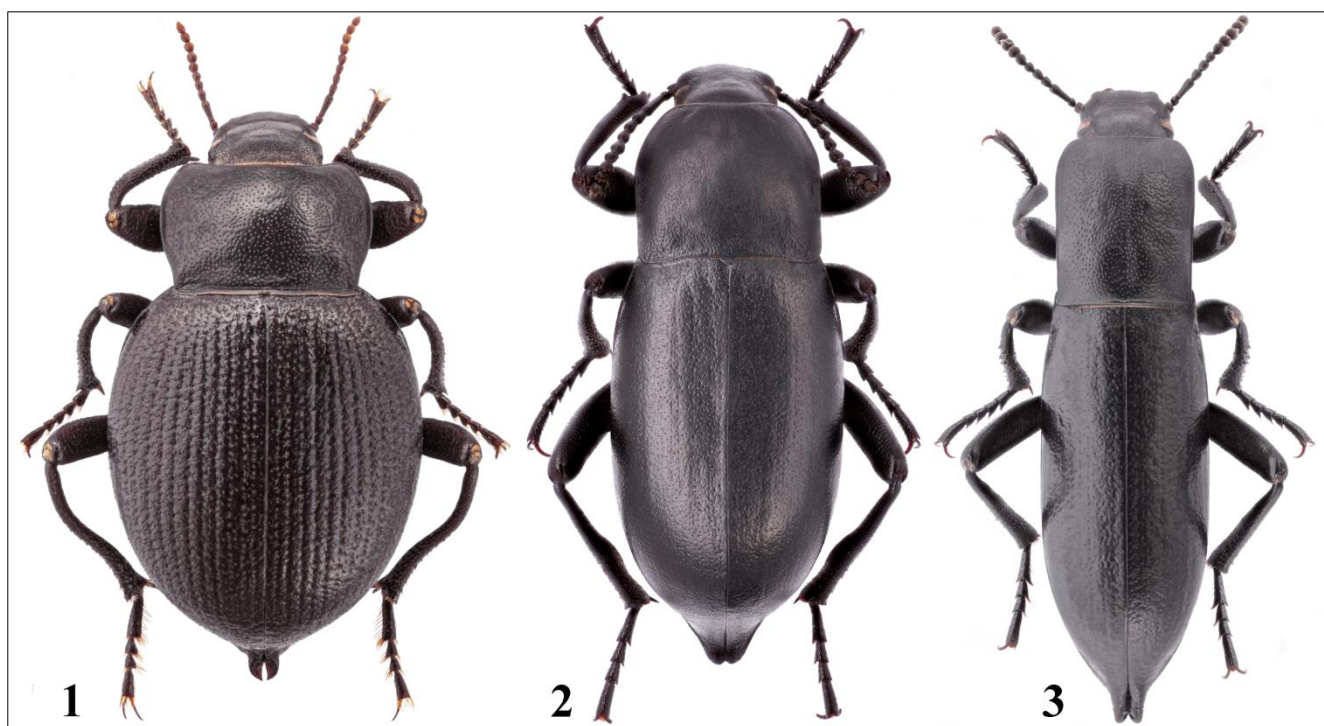


Рисунок 1 – Форма тела в подтрибе Blaptina: 1 – широкое, выпуклое тело (*Blaps (Arenoblaps) hiemalis*), 2 – удлинённо-овальное, умеренно выпуклое тело (*Blaps (Dineria) halophila*), 3 – удлинённое, стройное тело (*Thaumatoblaps marikovskiji*).

Размеры тела варьируют от 15 до 46 мм, однако преобладают формы среднего размера 22–29 мм. Виды с небольшими размерами тела немногочисленны и встречаются среди представителей рода *Blaps* (*B. hiemalis*, *B. jakovlevi*). Максимальными размерами обладают представители рода *Lithoblaps*.

3.1.2 Голова и ее придатки

Голова гипогнатная, втянута в проторакс до висков.

Эпикраниум. Передний край головы слабо дуговидно выемчатый, у середины часто прямой. Для передней части эпикраниума характерно четкое поперечное углубление, представляющее собой вогнутость кутикулы или глубокую складку, которая выглядит дорсально как шов, на внутренней стороне эпикраниума представленный четким гребнем (остатками «шва»). Р. Кроусон (Crowson, 1981), ссылаясь на Ф. Стикни (Stickney, 1923), называет эту поперечную борозду фронто-клипеальным швом и указывал, что у личинок этот «шов» является выраженным «просвечиванием» внутреннего гребня между мандибулами, что, возможно, обусловлено его вторичным повторным развитием («secondary redevelopment»). В этом случае переднюю часть головы между верхней губой и лбом можно условно называть «клипеусом», однако в настоящей работе используется термин «эпистома».

Щеки выпуклые, выступающие. Сильное развитие щечных лопастей связано с длинными антеннами. Виски выпуклые, покрыты короткими светлыми волосками. Глаза бобовидной формы, узкие, вертикальные, умеренно выпуклые. Нижняя сторона эпикраниума с поперечными морщинами, густо покрыта мелкими зернами с короткими светлыми волосками. Гула редуцирована, «треугольная», со сглаженной или четкой морщинистостью, покрыта короткими светлыми волосками. Гулярные швы нередко частично выраженные, сходятся к ментуму и расходятся к основанию головы. Наибольшая ширина головы обычно на уровне границы глаз и висков.

Внутренний скелет головы чернотелок ранее рассматривался только в нескольких работах. Ф. Стикни (Stickney, 1923) сравнивал представителей подсемейств Alleculinae, Lagriinae и Tenebrioninae с представителями других семейств Coleoptera и не обнаружил значительных отличий даже между различными семействами надсемейства Tenebrionoidea. В настоящее время строение внутреннего скелета головы из-за слабой изученности не используется в систематике как подтрибы Blaptina, так и для чернотелок в целом, хотя некоторые исследователи (Doyen, Tschinkel, 1982) делали попытки найти в нем отражение родственных отношений. Тенториум у чернотелок подтрибы Blaptina представляет собой пару широко расположенных пластинок (базитенториум) с тонкой перемычкой – корпотенториумом (Рисунок 2).

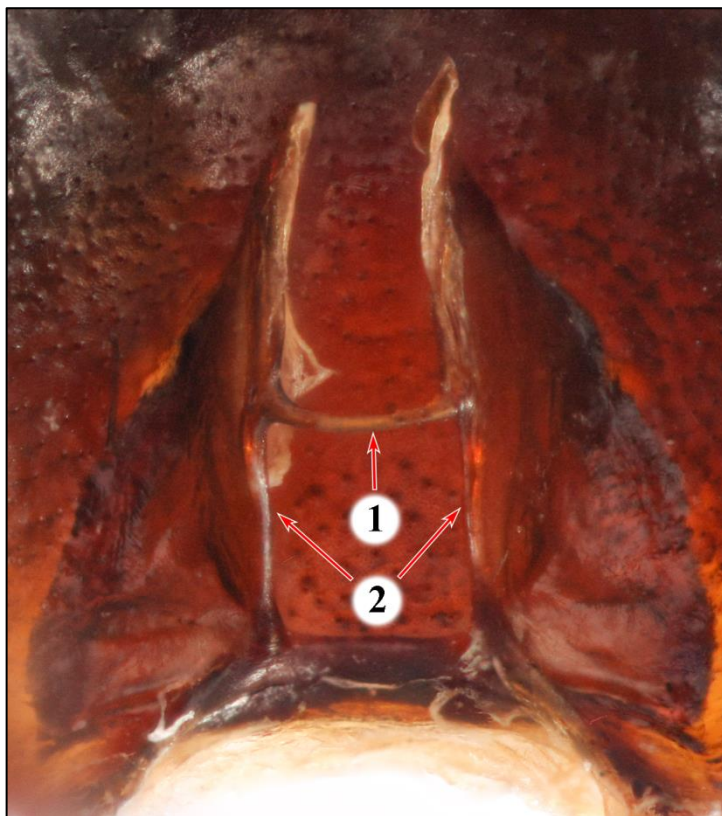


Рисунок 2 – Строение тенториума *Lithoblaps taeniolata*: 1 – корпотенториум (тенториальный мостик), 2 – пластины базитенториума.

Строение антенн часто используется при диагностике представителей подтрибы *Blaptina*. Результаты сравнительного изучения антенн показывают, что различным таксонам подтрибы свойственны сходные преобразования этого органа. Антенны 11-члениковые, у самцов почти всегда длиннее, чем у самок. Вершинные антенномеры большинства представителей часто достигают основания переднеспинки или заходят за нее, однако, закапывание или проникновение в почву по узким ходам обуславливают соответствующее укорочение антенн. Например, короткие антенны имеют псаммофильные виды *Blaps hiemalis* и *Blaps parvicollis* Zubkov, 1829, а также обитающий в норах мокриц *Thaumatooblaps marikovskiji* Kaszab & G.S. Medvedev, 1984. Скапус резко расширяется от основания к вершине, вздутый, шире, чем педицел; педицел – самый короткий антенномер, его длина обычно равна ширине; антенномер 3 самый длинный; антенномеры 4–6 продольные, обычно одинаковой формы. Антенномер 7 продольный, в той или иной мере отличается от предшествующих и значительно – от последующих по форме и размерам, в его форме прослеживается тенденция к укрупнению (длина обычно равна длине антенномеров 4–6, но он часто заметно шире). При этом антенномер 7 по ширине может лишь незначительно уступать антенномеру 8, но чаще они одной ширины

или антенномер 7 несколько шире антенномера 8. По мнению Г.С. Медведева (2001), различная степень преобразования антенномера 7 у самцов и самок связана с тем, что у самцов развита феромонная железа, открывающаяся у основания внутреннего стернита VIII, на секрет которой должны реагировать самки. Форма антенномеров 8–10 шаровидная, что в большинстве случаев резко отличает их от остальных антенномеров, имеющих продольную форму (Рисунки 3, 4). Однако, у разных таксонов даже в пределах одного рода форма вершинных антенномеров может существенно отличаться: от удлиненной до удлиненно-овальной и шаровидной. Например, у *Blaps chinensis* Faldermann, 1835 антенномеры 8–10 удлиненные, у *Blaps allardiana allardiana* Reitter, 1889, *Blaps compressipes* Reitter, 1887, *Blaps helopioides* Seidlitz, 1893 – удлиненно овальные, у *Blaps lucidula* G.S. Medvedev, 1998, *Blaps socia* Seidlitz, 1893, *Blaps holconota* Fischer von Waldheim, 1844, *Lithoblaps pruinosa* (Eversmann, 1833), *Nalepa cylindracea*, *Coelocnemodes aspericollis* Fairmaire, 1886 форма антенномеров 8–10 почти шаровидная или шаровидная. При этом, преобразование цилиндрической формы антенномеров в шаровидные сначала, по-видимому, затрагивало антенномеры 9 и 10, а затем – 8-й. Например, у *Dila baeckmanni* (Schuster, 1928) и *Medvedevoblaps kashkarovi* (G.S. Medvedev, 1998) антенномеры 8-10 грушевидные, при этом антенномеры 9 и 10 короче 8-го, у *Dilablaps paradoxa* Bogatchev, 1976 антенномеры 9 и 10 удлиненно-овальные, а антенномер 8 – еще грушевидный. Антенномер 11 всегда удлиненный, конусовидной формы.

Таким образом, ведущей тенденцией трансформации антенн является преобразование цилиндрических вершинных антенномеров в шаровидные и превращение антенномера 7 в их опорную структуру.

Антенномеры 1–7 большинства представителей подтрибы Blaptina покрыты умеренно длинными прилегающими трихоидными сенсиллами с острыми вершинами. Основными для выполнения сенсорной функции являются вершинные антенномеры (8–11), густо покрытые сенсиллами двух типов: 1) длинными и редкими хетоидными 2) короткими и густыми трихоидными, более густыми в апикальной половине члеников. У видов рода *Coelocnemodes* крупные трихоидные сенсиллы на 3–7 антенномерах не прилегают к поверхности.

Ротовой аппарат грызущий, с умеренно развитыми, но сильными мандибулами. Он характеризуется слабой замкнутостью мембранозной предротовой полости – ментум не

заполняет всей горловой вырезки и не прикрывает снизу основание максилл (кардо и стипеса) (Рисунок 5). Только у *Medvedevia glebi* ментум широкий, закрывает часть кардо и стипеса, а также основания лабиальных пальпомеров (Рисунок 9).



Рисунок 3 – Антенны представителей подтрибы Blaptina: 1 – *Blaps (Blaps) mortisaga*, 2 – *B. (Ablapsis) allardiana allardiana*, 3 – *B. (Dineria) halophila*, 4 – *B. (Arenoblaps) hiemalis*, 5 – *Lithoblaps gigas*, 6 – *Dila laevicollis*, 7 – *Dilablaps paradoxa*.



Рисунок 4 – Антенны представителей подтрибы Blaptina: 1 – *Medvedevoblaps kashkarovi*, 2 – *Thaumatoblaps marikovskiji*, 3 – *Coelocnemodes tibialis*, 4 – *Nalepa cylindracea*, 5 – *Thaiblaps punneeae*, 6 – *Blaps (Ablapsis) compressipes*.

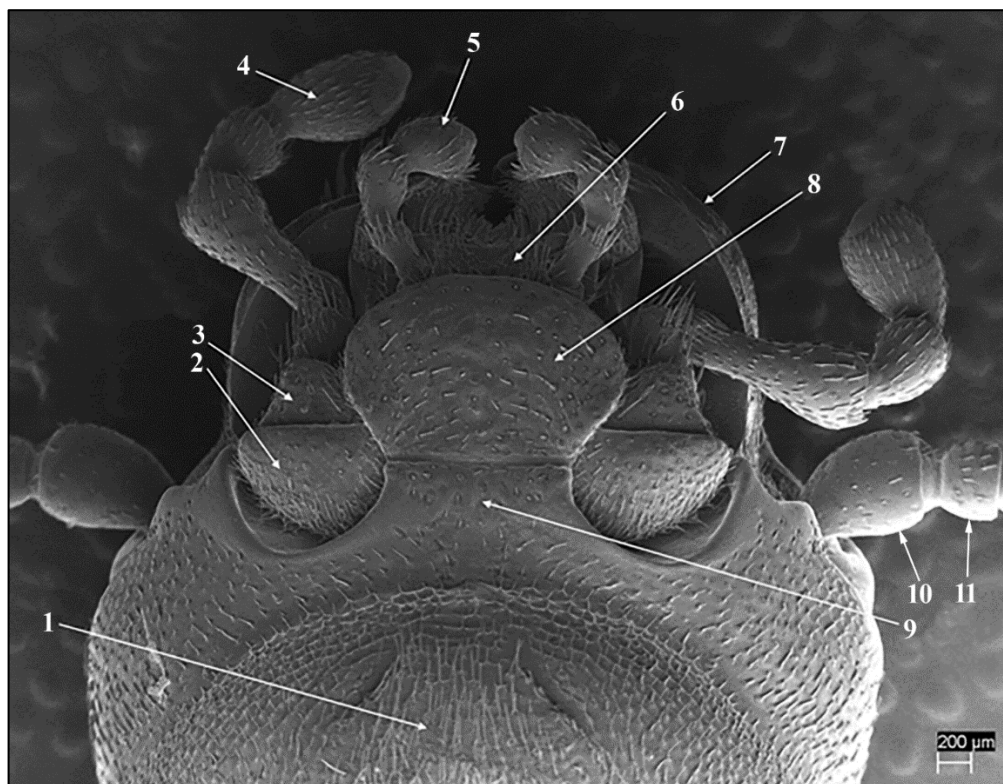


Рисунок 5 – Нижняя сторона головы *Blaps lethifera*: 1 – гула, 2 – кардо, 3 – стипес, 4 – максиллярные пальпомеры, 5 – лабиальные пальпомеры, 6 – прементум, 7 – мандибула, 8 – ментум, 9 – субментум, 10 – скапус, 11 – педицел.

Лабрум поперечный, присоединяется к нижней поверхности переднего края головы посредством соединительной мембраны, в вершинной части покрыт длинными торчащими волосками. Соединительная мембрана между передним краем эпикраниума и лабрумом скрыта и прикрепляется к внутреннему переднему краю эпифаринкса (Медведев 1959, 1960).

Мандибулы трехгранные, грани образуются резцовой, верхней наружной и нижней наружной сторонами (Рисунок 6). На вершине мандибулы образуют два зубца: вершинный и предвершинный. Резцовый край у середины с крупным зубцом. На внутренней стороне мандибул хорошо развит молярный выступ, или мола. Внутренняя поверхность молярного выступа несет несколько крупных бороздок, которые образуют терку. Между молярным выступом и задним краем резцовой области расположена вырезка (диастема), занятая мембранозным образованием – простекой, которая покрыта очень короткими и тонкими («волосовидными») выростами. Нижняя поверхность мандибул с четкой мышцелковой бороздкой, которая идет от мышцелка к резцовой области. Внутренняя поверхность резцовой области с теркой, образованной умеренно грубыми бороздками, более тонкими, чем на молярном выступе.

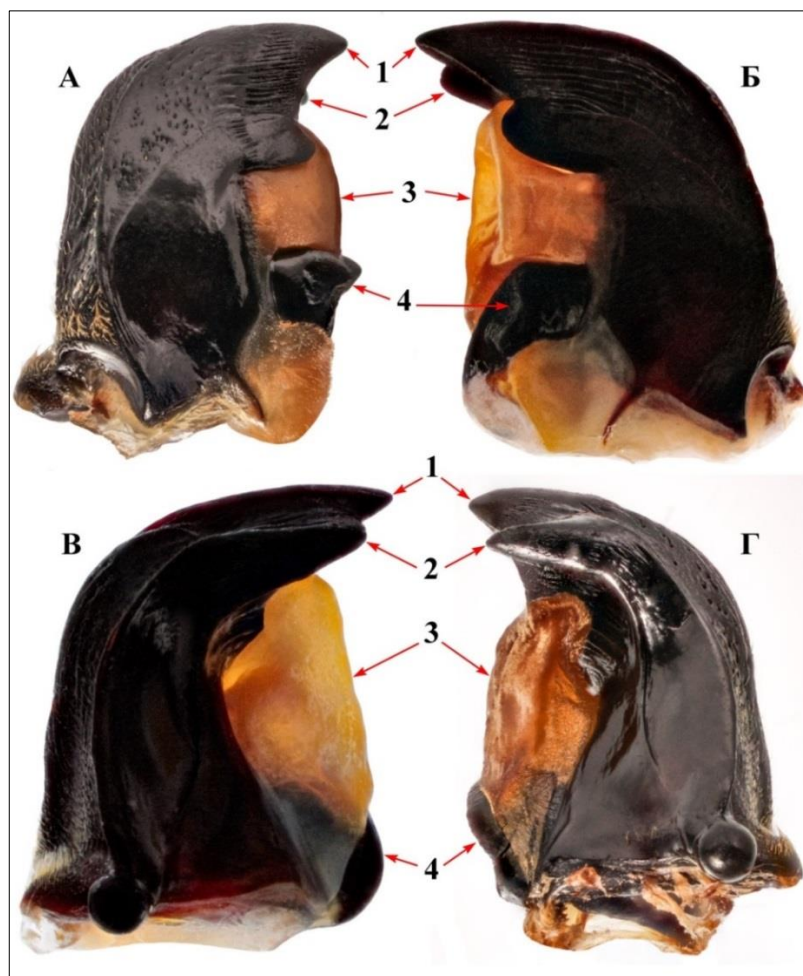


Рисунок 6 – Мандибулы *Lithoblaps taeniolata*: А – левая сверху, Б – правая сверху, В – правая снизу, Г – левая снизу; 1 – вершинный зубец, 2 – предвершинный зубец, 3 – простека, 4 – молярный выступ (мола).

Максиллы состоят из кардо с базальным отростком, стипеса, лацинии, галеи, пальпигера и 4-членикового щупика (Рисунок 7). Лациния на вершине с двумя зубцами. Галея расчленена на субгалею, базигалею и собственно галею. Пальпомер 2 сильно удлинённый, апикальный пальпомер всегда топоровидный.

Лабium состоит из ментума, прементума и лабиальных пальпомеров (Рисунок 8). В основании ментума расположен субментум, который полностью слит с головной капсулой. К нему прикреплен ментум обычно квадратной или гексагональной формы, иногда его передние боковые углы загнуты внутрь. Ментум соединяется с прементумом с помощью мембраны, которая не видна снаружи. Прементум несет пальпомеры и сравнительно небольшую мембранозную лигулу, густо покрытую щетинками вдоль переднего края. Прементум покрыт умеренно редкими длинными волосками. Лабиальные пальпомеры трехчлениковые, второй и третий пальпомеры расширяются к вершине,

вершинный пальпомер топоровидный, его вершина у внутреннего края несет длинные щетинки.

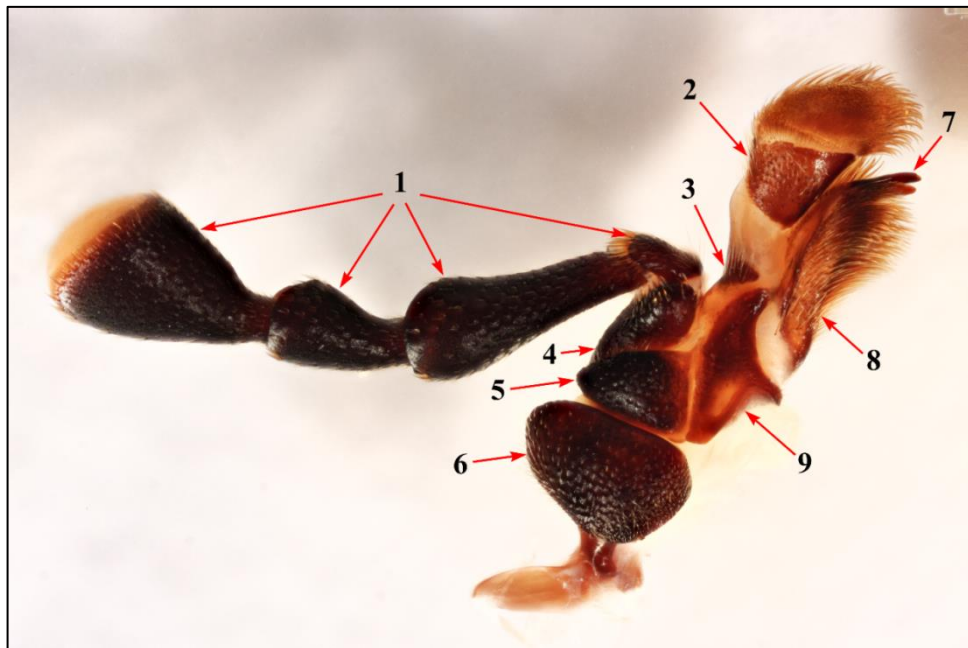


Рисунок 7 – Максиллы *Lithoblaps taeniolata*: 1 – максиллярные пальпомеры, 2 – галей, 3 – базигалей, 4 – пальпигер, 5 – стипес, 6 – кардо, 7 – зубцы лацинии, 8 – лациния, 9 – субгалей.

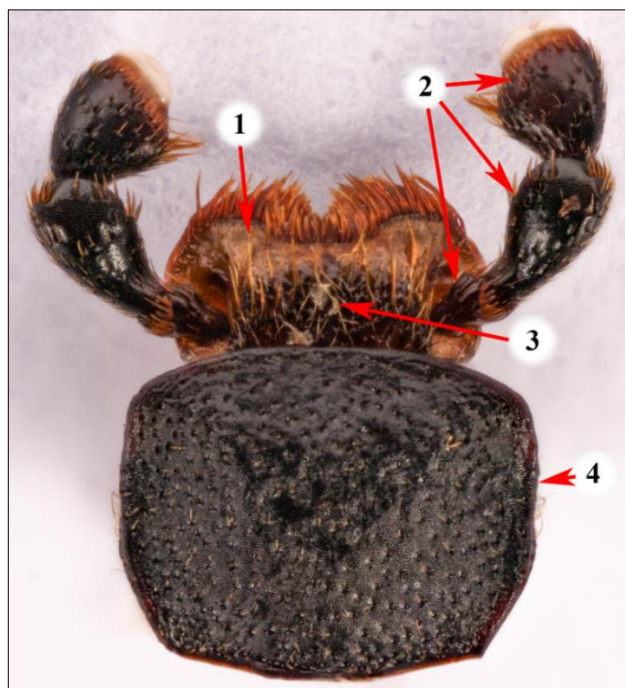


Рисунок 8 – Лабиум *Lithoblaps taeniolata*: 1 – лигула, 2 – лабиальные пальпомеры, 3 – прементум, 4 – ментум.

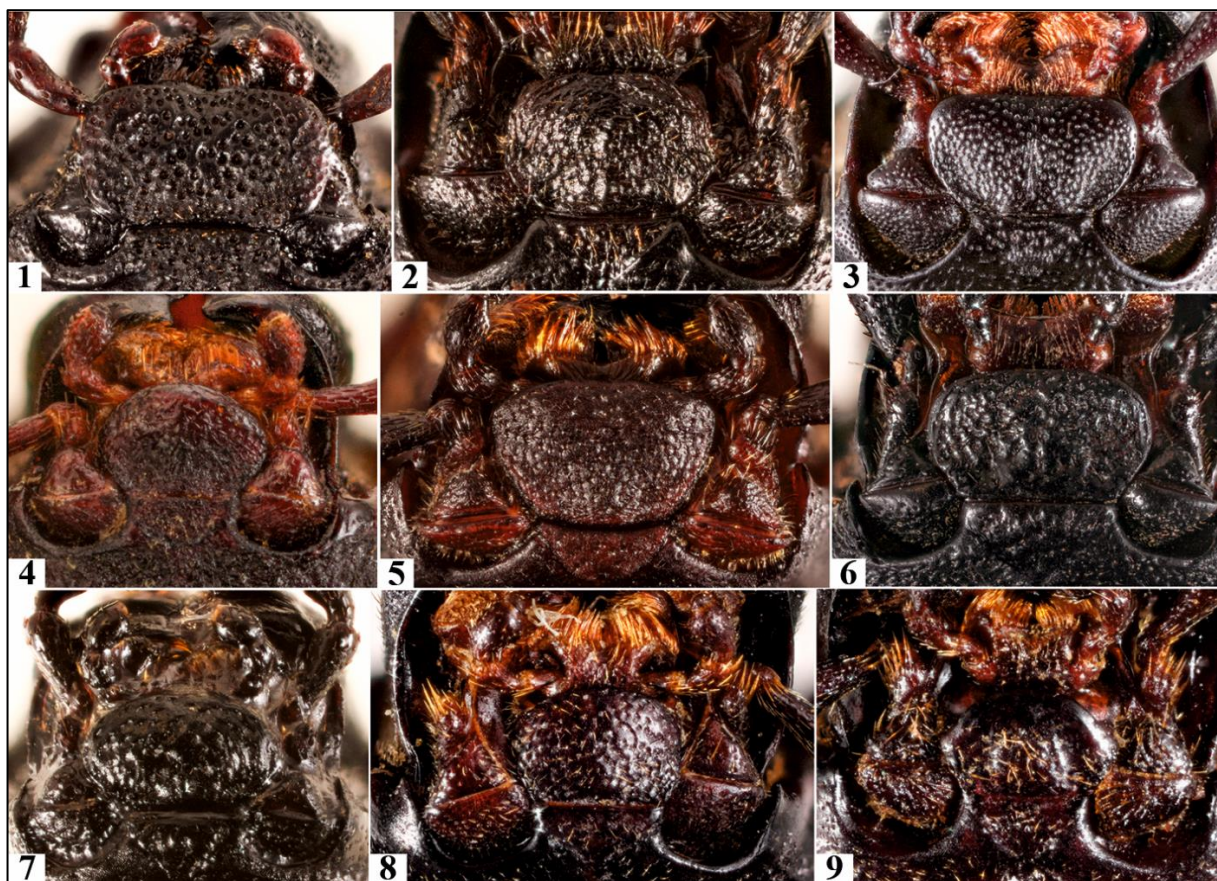


Рисунок 9 – Ментумы представителей подтрибы Blaptina: 1 – *Medvedevia glebi*, 2 – *Blaps mortisaga*, 3 – *Dila laeicollis*, 4 – *Medvedevoblaps kashkarovi*, 5 – *Dilablaps paradoxa*, 6 – *Coelocnemodes aspericollis*, 7 – *Thaumatoblaps marikovskiji*, 8 – *Ablapsis compressipes*; 9 – *Nalepa cylindracea*.

3.1.3 Грудной отдел и придатки

3.1.3.1 Проторакс

Переднеспинка поперечная. Наибольшая ширина переднеспинки у середины, или у середины ближе к переднему краю. Передний край слабо вогнут по всей ширине, боковые края широко и слабо закругленные по всей длине, иногда слабо выемчатые или прямые у задних, реже – у передних углов. Диск переднеспинки умеренно выпуклый. Для многих видов характерно уплощение (отогнутость) боковых сторон диска вдоль краев, расширяющееся у задних углов (Рисунок 10).

Края переднеспинки всегда окаймлены (кроме *Medvedevia glebi*, у которого окаймление переднеспинки отсутствует), окаймление середины переднего края и середины основания может быть не выражено. Передние углы тупые, задние углы прямые или тупоугольные. Пунктировка переднеспинки разнообразна: обычно тонкая, реже – грубая, густая, умеренно густая или редкая.

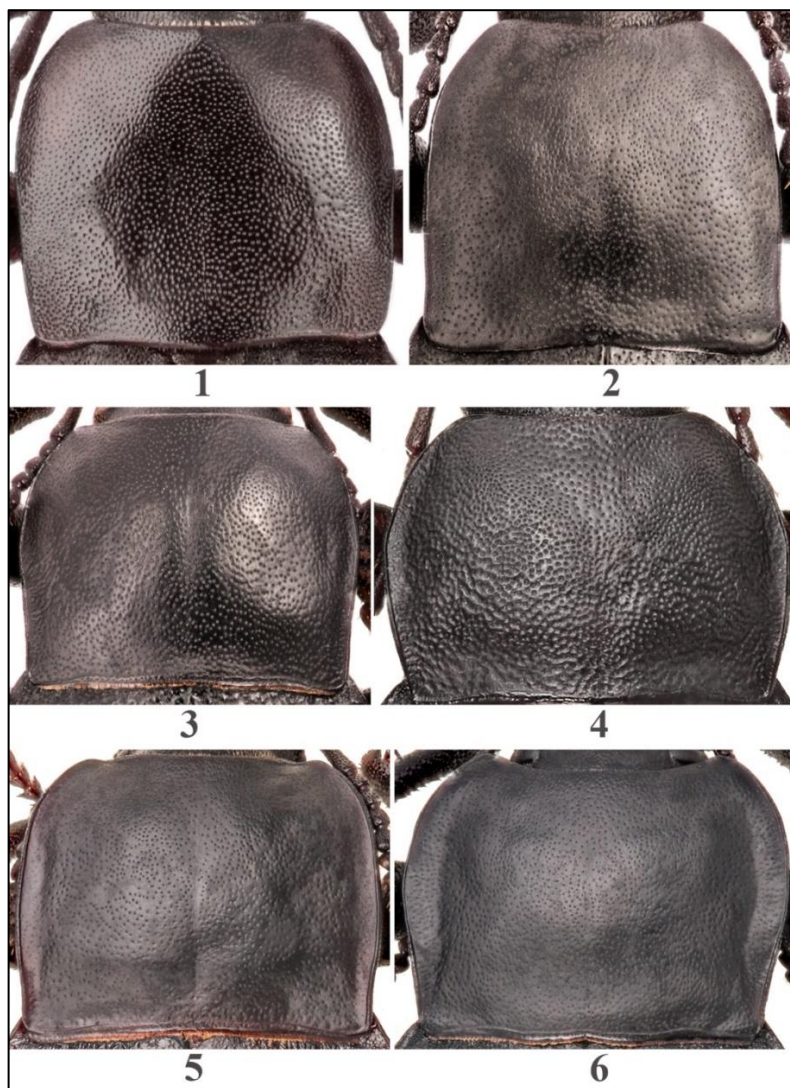


Рисунок 10 – Различные степени уплощения боковых сторон переднеспинки у видов подрода *Blaps*:

1 – *B. tenuicornis*, 2 – *B. oblonga*, 3 – *B. femoralis*, 4 – *B. caraboides caraboides*, 5 – *B. transversalis*, 6 – *B. holconota*, 1, 2 – стороны не уплощены, 3 – слабое уплощение (узкая отогнутость), 4, 5 – обычное уплощение (отогнутость), 6 – сильное уплощение (широкая отогнутость).

Прогипомеры слабо выпуклые, морщинистые, часто с мелкими редкими зернами, боковые наружные стороны прогипомер иногда уплощенные (отогнутые).

Прококсальные впадины сзади замкнутые (Matthews, Bouchard, 2008) (Рисунок 11).

Простернум слабо выпуклый, морщинистый, покрыт рашпелевидной пунктировкой или мелкими зернами. Простернальный отросток желобовидно вдавлен посередине, иногда с выступающим зубцом ближе к мезовентриту.

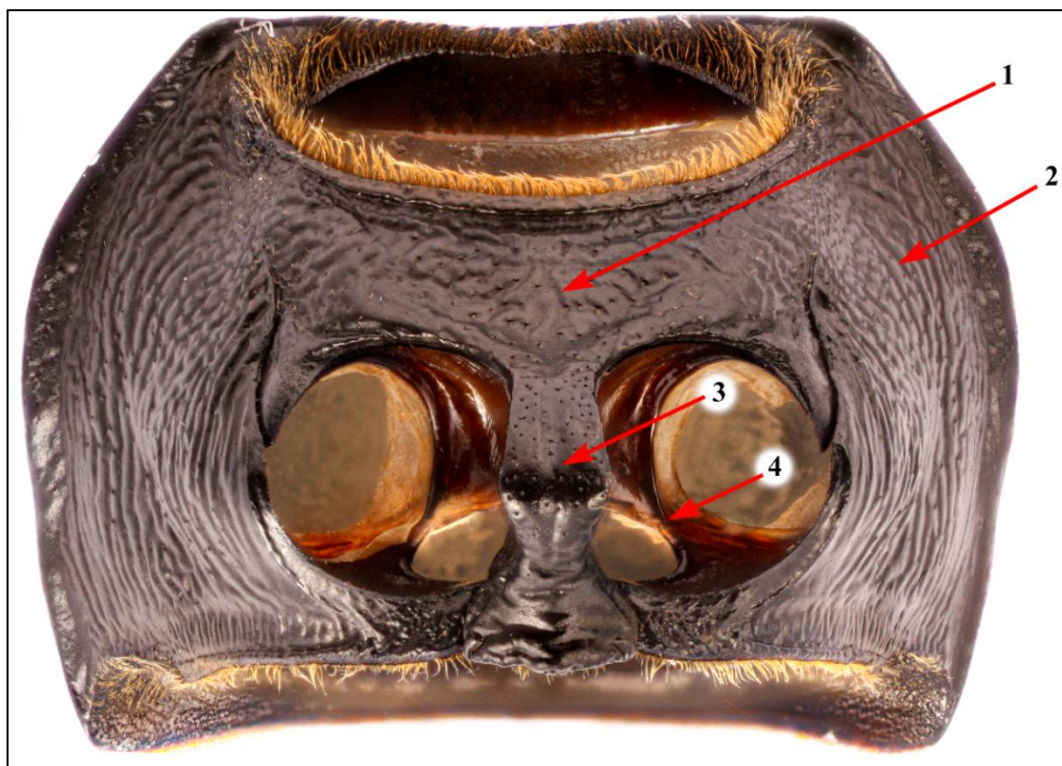


Рисунок 11 – Проторакс вентрально (*Lithoblaps taeniolata*): 1 – простернум, 2 – прогипомера, 3 – простернальный отросток, 4 – внутренняя перегородка прококссы.

Внутренний скелет проторакса. В основании базальной половины проторакса расположена профурка с двумя нижними выростами, соединяющимися с внутренними стенками проторакса, и двумя верхними выростами (Рисунок 12). Внутренние части проплевр состоят из верхней и нижней мембранозных частей, соединенных мощным столбовидным вертикальным апофизом (Рисунок 13). Между апофизом и внутренней стенкой прогипомеры находится зазор.



Рисунок 12 – Верхние выросты профурки (*Lithoblaps gigas*).



Рисунок 13 – Продольный разрез проторакса, внутренняя часть проплекры (*Lithoblaps gigas*).

3.1.3.2 Птероторакс

3.1.3.2.1 Мезоторакс

Мезонотум узкий, поперечный, покрыт мелкими зернами с короткими светлыми волосками (Рисунок 14). Скутеллярный щит или щиток практически всегда хорошо заметен.

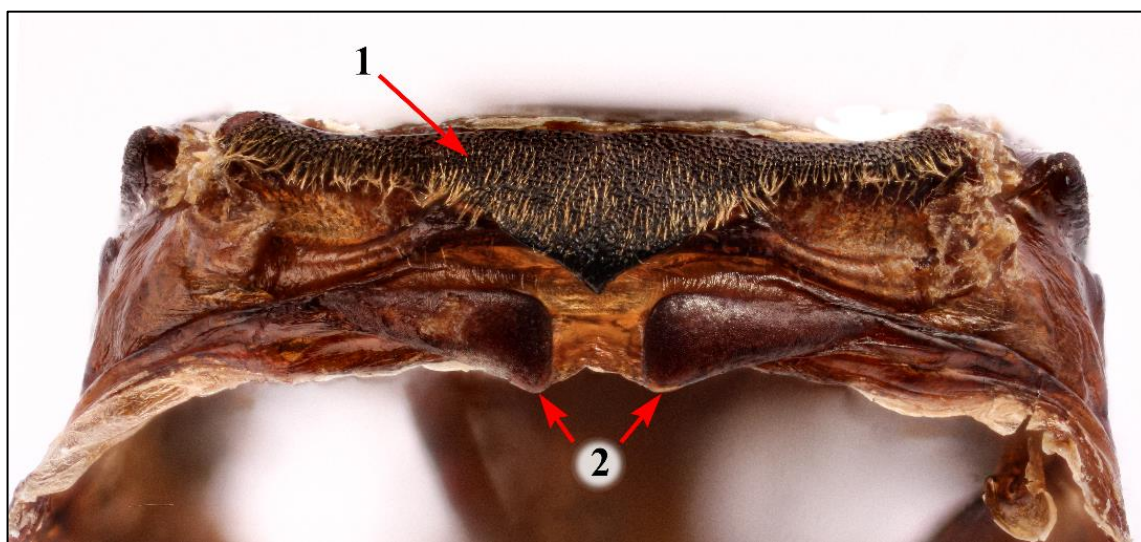


Рисунок 14 – Птеронотум (*Lithoblaps gigas*): 1 – мезонотум, 2 – метанотум.

Мезэпистерны треугольные, широкие, вдоль прогипомер мелкозернистые, с короткими светлыми волосками, остальная их поверхность покрыта обычной или рашпилевидной пунктировкой (Рисунок 15 – 2).

Мезэпимеры поперечные, их открытая часть (не скрытая надкрыльями) ромбовидная; мезэпимеры покрыты рашпилевидной или обычной пунктировкой (Рисунок 15 – 4).

Мезококсовые впадины открытые (Doyen, 1974; Matthews, Bouchard, 2008), т.е. снаружи между мезовентритом и метавентритом имеется щель, закрытая мезэпимероном и мезотрохантин. Поскольку открытые тазиковые впадины характерны для древнейших чернотелок (Nabozhenko et al., 2015; Chang et al., 2016), строение средних тазиковых впадин в подтрибе *Blaptina* можно, по-видимому, считать достаточно архаичным.

Мезовентрит слабопоперечный, его часть, прилегающая к протораксу, покрыта мелкими зернами и мелкими светлыми волосками (Рисунок 15 – 1); образующая мезококсовые впадины часть морщинистая, покрыта обычной или рашпилевидной пунктировкой. Отросток мезовентрита между средними тазиками всегда с выраженным V-образным вдавлением, на вершине широко выемчатый.

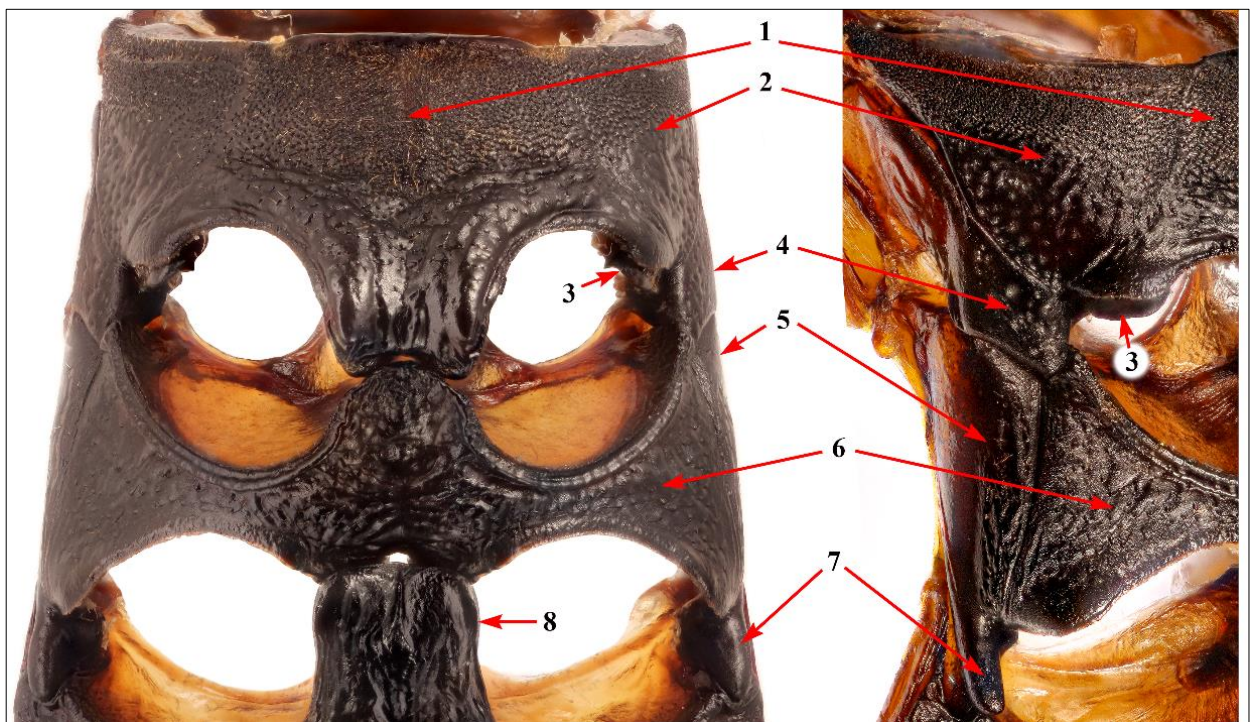


Рисунок 15 – Птероторакс вентрально и латерально (*Lithoblaps taeniolata*): 1 – мезовентрит, 2 – мезэпистерна, 3 – трохантин, 4 – мезэпимера, 5 – метэпистерна, 6 – метавентрит, 7 – метэпимера, 8 – межтазиковый отросток абдоминального вентрита 1.

Внутренний скелет мезоторакса. Мезофурка состоит из двух ветвей (мезапофизов), слитых в базальной части с мезококсами и отходящих от их основания (Рисунок 19).

Мезапофизы в передней половине свободные, ламины на их вершинах широкие, хорошо заметные.

Надкрылья удлинённые, вдоль шва в базальной половине уплощенные или слабо выпуклые. Сочленение надкрылий очень плотное, что необходимо для предотвращения транспирации влаги. Плечевые углы надкрылий хорошо выражены, плотно прилегают к протораксу. Вершины надкрылий часто оттянуты в виде длинного отростка (мукро), размеры и форма которого достаточно разнообразны (Рисунок 16).

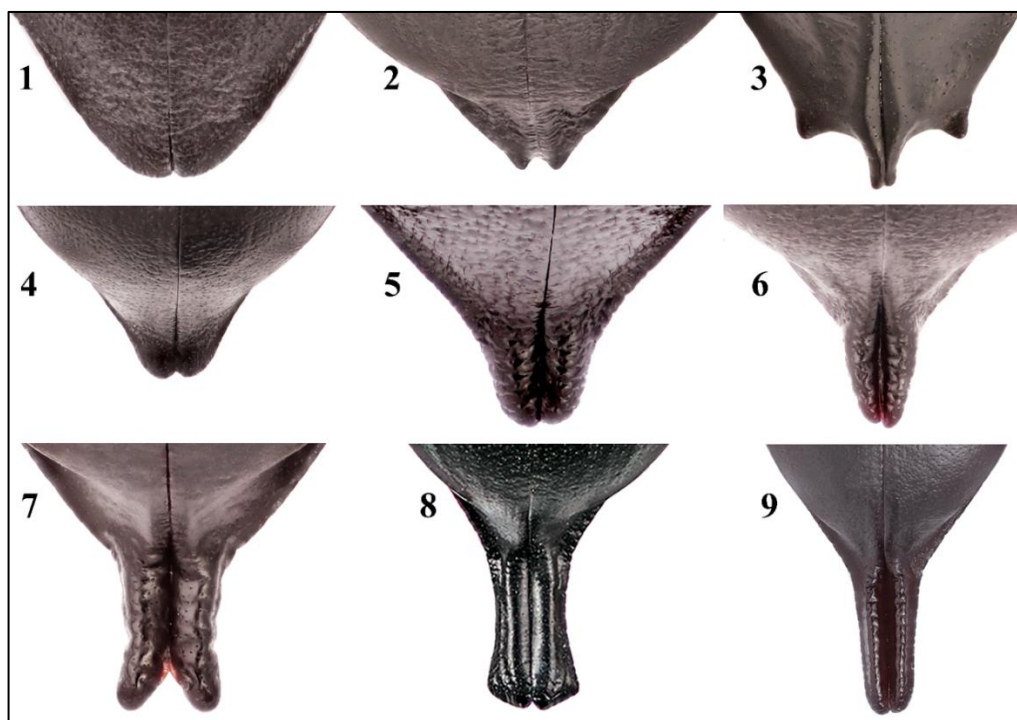


Рисунок 16 – Мукро представителей подтрибы Blaptini: 1 – *Blaps tenuicornis*, 2 – *Lithoblaps pruinosa*, 3 – *L. tridentata*, 4 – *Blaps halophila*, 5 – *B. variolosa*, 6 – *B. parvicollis*, 7 – *Lithoblaps gigas*, 8 – *L. faustii*, 9 – *Blaps mortisaga*.

Скульптура надкрылий. Точечные ряды на наружной поверхности надкрылий обычно не выражены, однако на внутренней стороне надкрылий явственно различимы 9 точечных рядов. Пунктировка надкрылий представлена обычными или рашпилевидными точками, вдоль переднеспинки надкрылья покрыты мелкими зернами с короткими светлыми волосками; характер морщинистости надкрылий от сильно выраженных поперечных или продольных морщин до их полного отсутствия.

Между надкрыльями и брюшком находится составное субэлитральное пространство (Kirejtshuk et al., 2014) (Рисунки 17, 18), которое предназначено удерживать определенный объем воздуха, ограничивая его обмен с наружной атмосферой, что

позволяет регулировать влажность находящегося в дыхательной системе воздуха и температуру тела.



Рисунок 17 – Строение субэлитральной полости (*Blaps parvicollis*): 1-3 – дорсальные разрезы, 4 – сагиттальный разрез.

В формировании субэлитрального пространства участвуют не только надкрылья и склериты брюшка, но и уплощенная складка основания переднеспинки и складки по краям щитка. Уплощенные края указанных склеритов, продольные утолщения в виде рантов в комбинации с желобками по шовным краям надкрылий (Fiogi, 1972) и фиксирующие механизмы, составленные из эпиплевр надкрылий и боковых краев брюшка (Kasar, Crowson, 1975), обеспечивают регулируемое обособление пространства под надкрыльями. Эта составная структура является апоморфией отряда жуков в целом (Kirejtshuk et al., 2014; Кирейчук, Нель, 2016) и может рассматриваться преадаптацией для существования групп жуков в различных средах. Способность сохранять воздух под надкрыльями у предков жуков давала им возможность переживать временные погружения в водную или сильно увлажненную среду и обеспечивала им конкурентные преимущества в условиях гелофильных палеозойских лесов (Kirejtshuk et al, 2014). В

дальнейшем сохранение этого структурного образования определяло преадаптацию для перехода потомков в водную среду обитания, а также для выживания в засушливых условиях, что проявилось при освоении различными группами жуков, в том числе чернотелками, аридных ландшафтов.

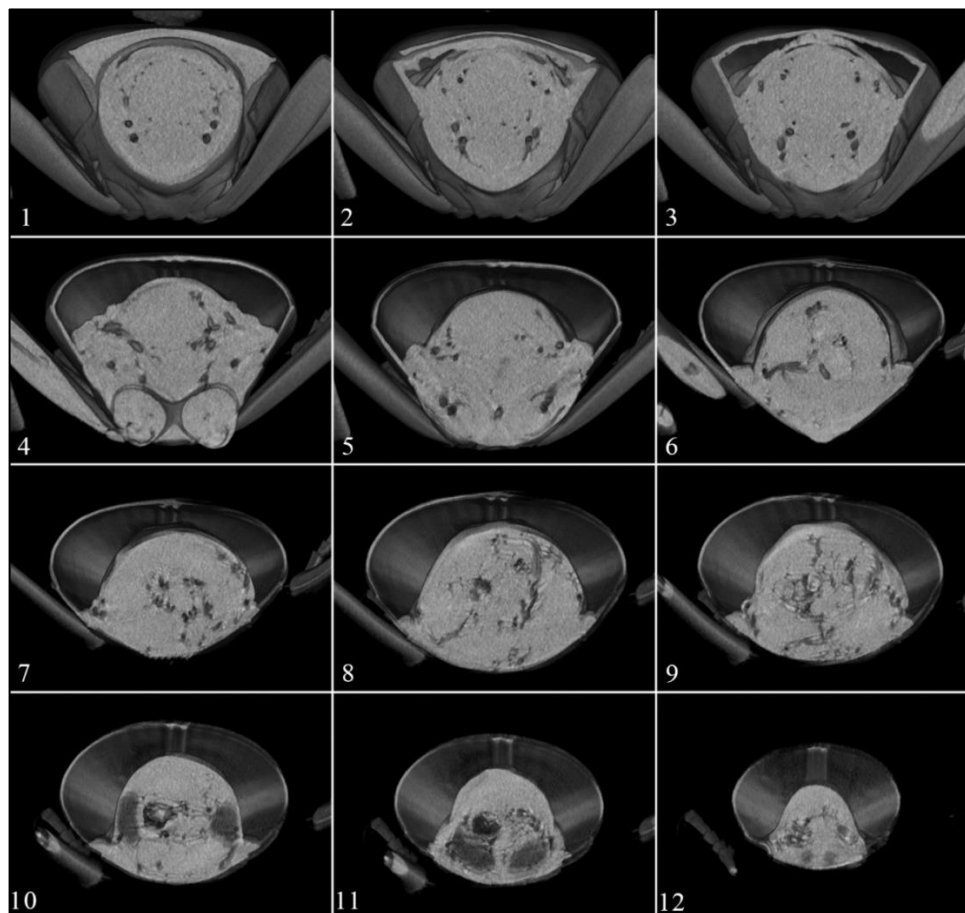


Рисунок 18 – Субэлитральное пространство (*Blaps parvicollis*), поперечные разрезы на уровне:
 1 – переднего края мезовентрита, 2 – апикальной трети мезовентрита, 3 – середины мезовентрита,
 4 – границы мезо- и метавентрита, 5 – границы метавентрита и абдоминального вентрита 1,
 6 – середины абдоминального вентрита 1, 7 – границы абдоминальных вентритов 1 и 2,
 8 – середины абдоминального вентрита 2, 9 – границы абдоминальных вентритов 2 и 3,
 10 – середины абдоминального вентрита 3, 11 – границы абдоминальных вентритов 3 и 4,
 12 – границы абдоминальных вентритов 4 и 5.

3.1.3.2.2 Метаторакс

Метанотум представлен двумя поперечными слабо сросшимися на вершине склеритами, расположенными между метэпистернами и щитком (Рисунки 14, 15).

Метэпистерны удлиненные, треугольные, покрыты обычными или рашпилевидными точками пунктировки. Метэпимеры сильно редуцированы,

представлены небольшими склеритами, полностью слившимися с метэпистернами и закрывающими метакоксовые впадины снаружи.

Метавентрит поперечный, покрыт морщинами и обычными или рашпилевидными точками пунктировки. Метастернальный отросток между мезококсами широко закругленный на вершине.

Задние (метаторакальные) крылья отсутствуют.

Внутренний скелет метаторакса. Метэндостернит. Строение метэндостернита играет большую роль в высшей классификации Tenebrionidae (Matthews et al., 2010). На уровне триб придается большое значение наличию или отсутствию ламины – пластинки на ветвях метэндостернита для расширения площади прикрепления мускулатуры (Matthews, Bouchard, 2008). Метэндостернит подтрибы Blaptina состоит из вдавленной посередине основной части (ствола), которая прикрепляется к базальному краю метаторакса, и двух длинных боковых апофизов, направленных в стороны и немного вверх (Рисунок 19). Ламина на вершинах апофизов хорошо выражена.



Рисунок 19 – Внутренний скелет птероторакса (*Lithoblaps gigas*): 1 – мезофурка, 2 – метафурка, 3 – метэндостернит.

3.1.3.3 Ноги

Ноги ходильные, умеренно длинные. У пещерных видов ноги, при сопоставимой длине тела, заметно длиннее, чем у видов, обитающих на открытых пространствах.

Про- и мезококсы шаровидной формы, матакоксы поперечно-овальные. Прококсы сильно выпуклые, мезококсы умеренно выпуклые, матакоксы слабовыпуклые. Все коксы покрыты прилегающими короткими светлыми волосками.

Трохантеры (вертлуги) треугольные.

Бедра неподвижно соединены с трохантерами. Сгибательная сторона бедер отграничена от остальной поверхности рубчиком. У представителей некоторых родов (*Dila*, *Coelocnemodes*, *Dilablaps*) бедра как самцов, так и самок несут один или два острых зубца или зубцевидных выступа, чаще расположенных на передних бедрах, реже – на средних и задних (Рисунок 20).

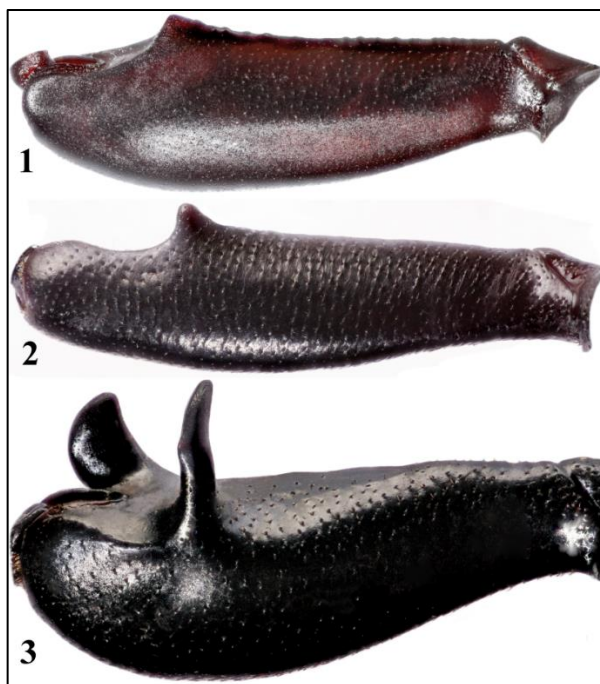


Рисунок 20 – Передние бедра с зубцами: 1 – *Dila laevicollis*, 2 – *D. difformis*,
3 – *Coelocnemodes tibialis*.

Самцы представителей родов *Lithoblaps* и *Medvedevoblaps* имеют на краях сгибательной стороны задних и средних бедер ряды мелких зубцевидных структур, образованных крупными зернами пунктировки (Рисунок 21 – 1, 11, рисунок 22 – 1, 11). Передние и средние бедра *Thaumatoblaps* очень короткие и утолщенные, что, очевидно, связано с обитанием в норах мокриц (Рисунок 21 – 8).

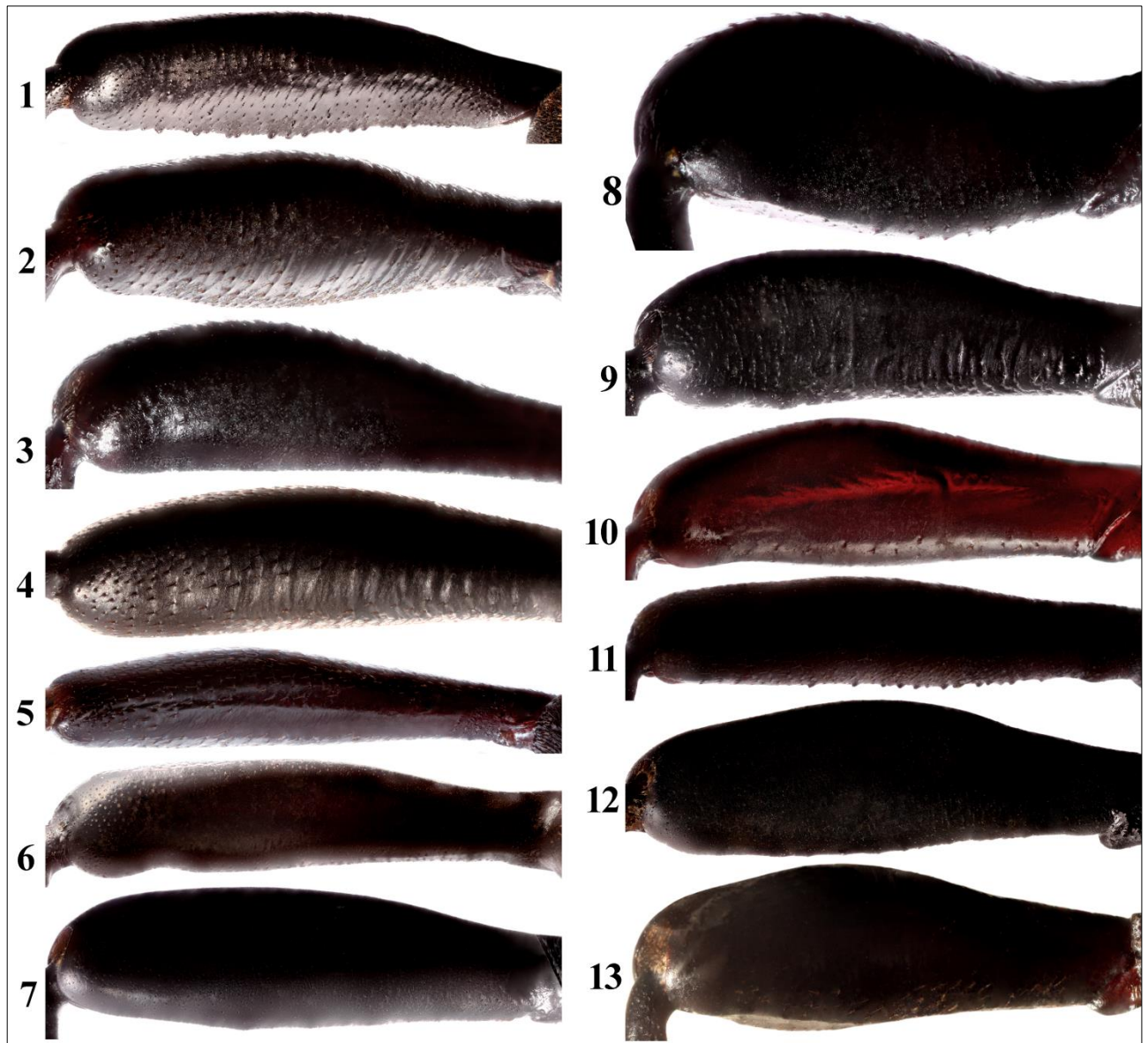


Рисунок 21 – Средние бедра представителей подтрибы Blaptina: 1 – *Lithoblaps gigas*, 2 – *Blaps* (*Blaps*) *mortisaga*, 3 – *B. (Arenoblaps) hiemalis*, 4 – *B. (Dineria) halophila*, 5 – *B. (Ablapsis) allardiana allardiana*, 6 – *Thaioblaps punneeae*, 7 – *Dila laevicollis*, 8 – *Thaumatoblaps marikovskiji*, 9 – *Coelocnemodes tibialis*, 10 – *Nalepa cylindracea*, 11 – *Medvedevoblaps kashkarovi*, 12 – *Dilablaps paradoxa*, 13 – *Blaps (Ablapsis) compressipes*.

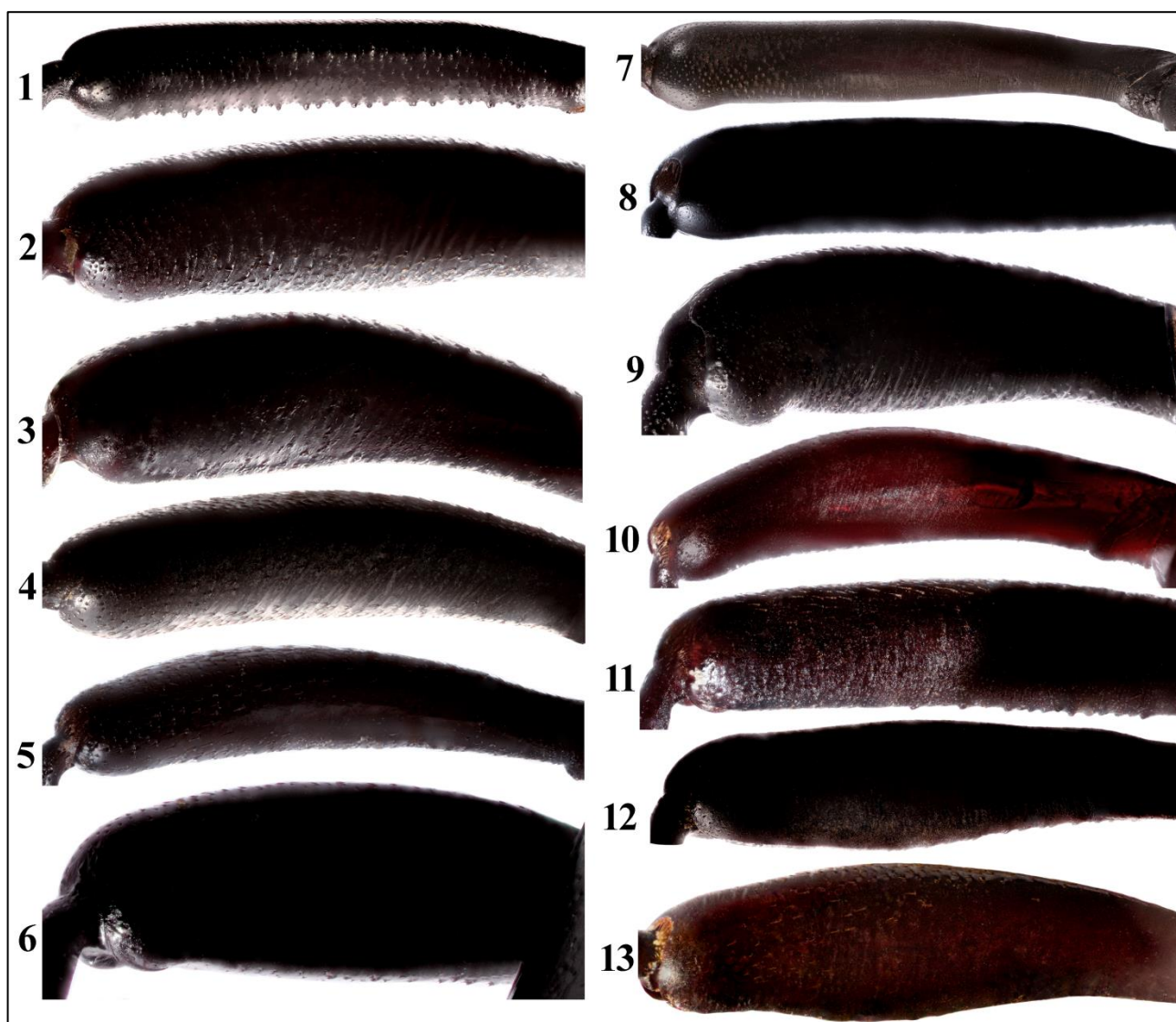


Рисунок 22 – Задние бедра представителей подтрибы Blaptina: 1 – *Lithoblaps gigas*, 2 – *B. (Blaps) mortisaga*, 3 – *B. (Arenoblaps) hiemalis*, 4 – *B. (Dineria) halophila*, 5 – *B. (Ablapsis) allardiana allardiana*, 6 – *Thaumatoblaps marikovskiji*, 7 – *Thaioblaps punneeae*, 8 – *Dila laevicollis*, 9 – *Coelocnemodes tibialis*, 10 – *Nalepa cylindracea*, 11 – *Medvedevoblaps kashkarovi*, 12 – *Dilablaps paradoxa*, 13 – *Blaps (Ablapsis) compressipes*.

Голени постепенно расширяются к вершине, их вершинный край покрыт короткими щетинками. Передние голени слабо изогнутые, их внутренняя сторона покрыта крупными рашпилевидными выростами и мелкими шипиками. Несколько видов *Blaps* (например, *Blaps tibialis* Reiche & Saulcy, 1857 и др.), а также самцы представителей *Dilablaps* имеют у основания внутренней стороны передних голеней хорошо заметную вырезку. Самцы некоторых видов из родов *Dila* и *Coelocnemodes* у вершины внутренней стороны передних голеней имеют небольшое волосяное пятно.

Средние голени слабо изогнуты, их апикальная половина покрыта крупными выростами и мелкими шипиками, размеры которых крупнее на наружной стороне голени.

Задние голени слабо изогнуты дорсо-вентрально, при этом они могут быть изогнуты дуговидно вовнутрь или S-образно (*Dilablaps*) (Рисунок 23). У самцов некоторых видов рода *Blaps* задние голени резко расширяются от середины к вершине (*Blaps parvicollis quadricollis* Ballion, 1878) или несут килевидное утолщение у середины (*B. halophila*).



Рисунок 23 – Задние голени представителей подтрибы Blaptina: 1 – *Lithoblaps pruinosa*, 2 – *Blaps mortisaga*, 3 – *Lithoblaps gigas*, 4 – *Blaps oblonga*, 5 – *B. halophila*, 6 – *B. parvicollis quadricollis*, 7 – *Dilablaps paradoxa*, 8 – *Coelocnemodes tibialis*, 9 – *Blaps hiemalis*.

Вершина голеней несет две шпоры примерно равной длины, только у *Thaumatoablaps* передние голени несут одну крупную наружную шпору. Можно предположить, что *Thaumatoablaps marikovskiji* использует ноги для закапывания, поскольку для других представителей трибы Blaptini, которые закапываются в почву (например, *Gnaptor spinimanus* Pallas, 1781 и *Tagona macrophthalma* Fischer von Waldheim, 1820), также характерна одна крупная шпора. В ряде случаев форма и размеры шпор могут играть существенную роль при диагностике видов (Рисунки 24, 25).

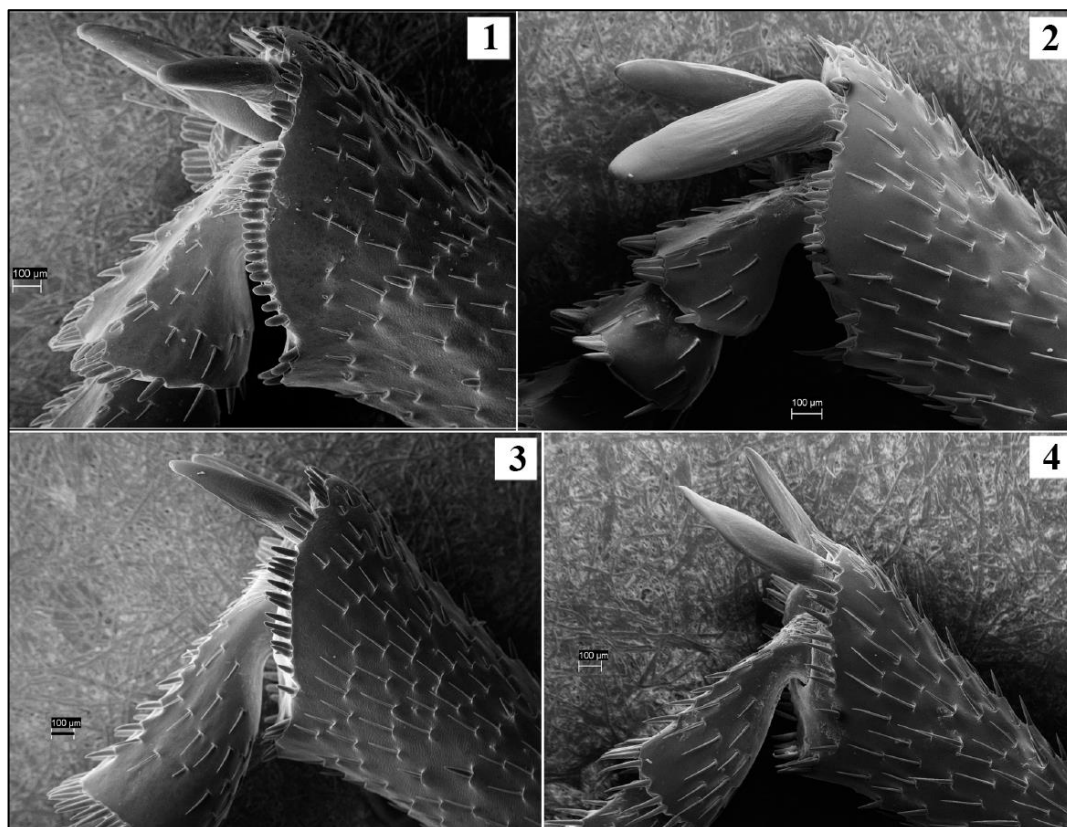


Рисунок 24 – Различная форма шпор у схожих внешне видов подтрибы Blaptina: 1, 3 – *Blaps caspica*, 2, 4 – *B. parvicollis*.



Рисунок 25 – Различная форма шпор у схожих внешне видов подтрибы Blaptina: 1, 2 – *Blaps deplanata*, 3, 4 – *B. holconota*, 1, 3 – шпоры на средних голеньях, 2, 4 – шпоры на задних голеньях.

Тарзусы не сжаты с боков, округлые в поперечном сечении. Некоторые тарзомеры удлиненные: протарзомер 1, мезотарзомеры 1 и 5, метатарзомеры 1 и 4. Вершинный и подошвенный края лапок несут ряд коротких жестких щетинок. Щетинки на краях у *Blaps hiemalis* из подрода *Arenoblaps* очень длинные (Рисунок 26), что, по-видимому, является адаптацией для передвижения по песку. Самцы некоторых видов родов *Blaps* и *Dila* имеют сплошные волосяные щеточки на протарзомерах 1 и 2. У самцов *Medvedevoblaps* подошвенная поверхность протарзомеров 1–3 полностью покрыта волосками, а

подошвенная поверхность базального мезотарзомера покрыта такими же волосками в апикальной половине.

Подкоготковая пластина у представителей большинства родов широко закругленная или прямая на вершине, но у видов рода *Lithoblaps* она узко закругленная или острая, что является особенностью этой группы (Рисунок 27).



Рисунок 26 – Метатарзус *Blaps (Arenoblaps) hiemalis*.



Рисунок 27 – Подкоготковые пластины представителей подтрибы Blaptina: 1 – *Lithoblaps gigas*, 2 – *Blaps mortisaga*, 3 – *B. allardiana*, 4 – *B. halophila*, 5 – *B. hiemalis*, 6 – *Dilablaps paradoxa*, 7 – *Medvedevoblaps kashkarovi*, 8 – *Coelocnemodes tibialis*, 9 – *Thaumatooblaps marikovskiji*.

3.1.4 Брюшной отдел

3.1.4.1 Абдоминальные вентриты

Видимая снизу часть абдомена состоит из пяти вентритов (Matthews, Bouchard, 2008) (Рисунок 28), из которых 1-й по происхождению является дериватом сросшихся

медиальных частей исходных стернитов I–III. Отросток вентрита 1 квадратный, реже – поперечно прямоугольный (род *Medvedevia*).

Абдомен с хорошо выраженными межсегментными мембранами между 3–4 и 4–5 вентритами, что коррелирует с наличием брюшных защитных желез (Doyen, 1972; Watt, 1974; Медведев, 1977; Doyen, Lawrence, 1979; Doyen, Tschinkel, 1982; Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010).

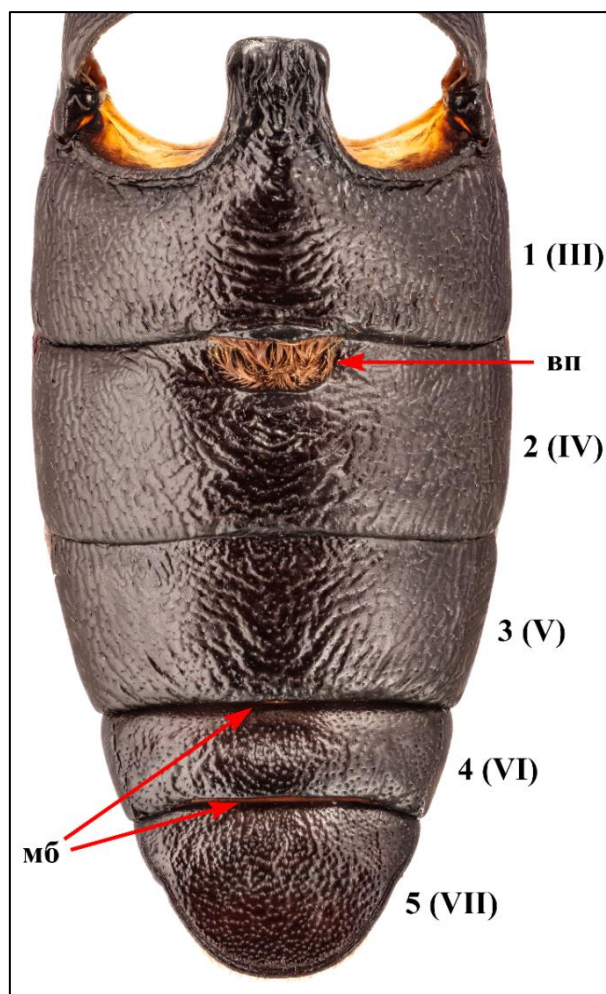


Рисунок 28 – Абдоминальные вентриты (*Blaps mortisaga*): вп – волосяное пятно, мб – межсегментные мембраны, 1 (III) – 5 (VII) – абдоминальные вентриты.

Самцы *Thaumatoblaps* и большинства видов родов *Lithoblaps* и *Blaps* имеют медиальное волосяное пятно вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. На внутренней стороне вентритов «след» этого пятна в виде невысокого поперечно-овального вздутия виден только на вентрите 2. Форма пятна и количество «волосков» различны: от нескольких десятков разреженных волосков до нескольких сотен, образующих четкое «пятно» (Рисунок 29).



Рисунок 29 – Волосяная щетка вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2 у самцов рода *Blaps*: 1 – *B. motschulskiana*, 2 – *B. tsharynensis tsharynensis*, 3 – *B. skopini*.

Для самцов ряда видов *Blaps* и *Lithoblaps* (*B. deplanata*, *L. ominosa* и др.) характерно наличие медиального бугорка на вентрите 1, который располагается или ближе к межтазиковому отростку, или к волосяному пятну. У разных видов форма бугорка может быть широко выпуклой, острой, поперечной или двойной.

Вентриты 1–3 обычно с хорошо заметными морщинами, морщинистость вентритов 4 и 5 менее выражена или отсутствует. Вентриты 1–3 покрыты рашпилевидной пунктировкой, пунктировка вентритов 4–5 обычная. Вентрит 5 (анальный вентрит или гипопигидий) может быть окаймлен или не окаймлен на вершине, иногда у самцов его апикальный край густо покрыт длинными волосками (*Lithoblaps pruinosa*).

3.1.4.2 Брюшные защитные железы

Брюшные защитные железы в подтрибе *Blaptina*, согласно У. Чинкелю и Дж. Дойену (Tschinkel, Doyen, 1980), относятся к типу «*tenebrio*», при этом авторы, на основании очень крупного размера резервуаров, выделили их в обособленную группу – «*Blaptini glands*».

Защитные железы у чернотелок подтрибы *Blaptina* представляют собой крупные гладкие мешковидные структуры с коническими вершинами, достигающие уровня середины абдоминального вентрита 1; железы соединены между собой базальной перемычкой (Рисунок 30). Согласно указанным выше авторам, эти железы сочетают в себе как архаичные, так и продвинутые черты строения и функционирования: размеры резервуаров крупные (продвинутый), вершины резервуаров конические (по-видимому, исходные), стенки резервуаров без гофрированной скульптуры, имеют более или менее гладкую структуру (по-видимому, архаичные). Секрет желез выделяется у основания абдоминального вентрита 5.

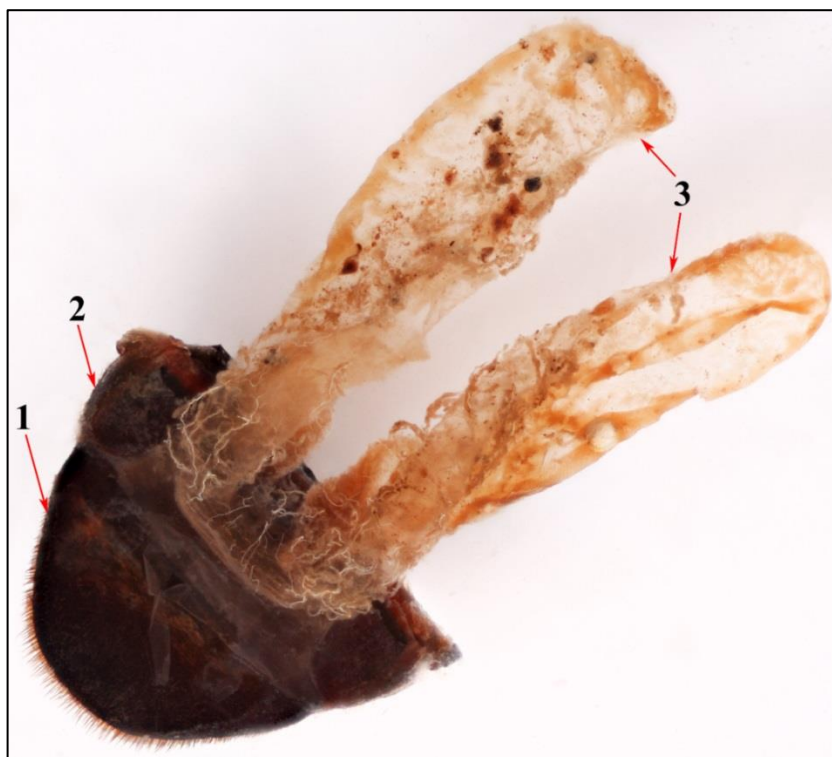


Рисунок 30 – Брюшные защитные железы (*Blaps halophila*): 1 – абдоминальный вентрит 5, 2 – абдоминальный вентрит 4, 3 – брюшные защитные железы.

Брюшные защитные железы у представителей *Blaptina* имеют достаточно однообразное строение, поэтому их используют только в классификации высших таксонов чернотелок.

3.1.4.3 Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самца

3.1.4.3.1 Основные структуры

Вершинные сегменты брюшка самцов в подтрибе *Blaptina* представлены генитальной капсулой, включающей трансформированные склериты брюшных сегментов VIII и IX и генитальный аппарат, или эдеагус. Склериты генитальной капсулы (Kirejtshuk, 1999; Lawrence, Kirejtshuk, 2019) втянуты внутрь брюшка и направляют выдвижение эдеагуса наружу. Эдеагус состоит из склеритов, телескопически вложенных в генитальную капсулу: непарной фаллобазы и причлененных парных парамер, образующих чехол, в который помещен ствол пениса.

Генитальный аппарат самцов *Blaptina* впервые использован для различения видов и надвидовых таксонов З. Касабом (Kaszab, 1960), и с тех пор его структуры стали важным основанием для классификационных построений. В настоящей работе для обозначения

структур генитального аппарата приняты обозначения склеритов эдеагуса, предложенные Э. Мэтьюсом с соавторами (Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010), в которой, однако, фаллобаза часто называется базальной частью («basal piece»), а парамеры – апикальной частью («apical piece»).

3.1.4.3.1.1 Внутренний брюшной сегмент самца VIII

Сегмент VIII состоит из слабо склеротизованной поперечной пластинки (производной стернита VIII) с двувыемчатым проксимальным и слабо выемчатым дистальным краем, а также из слабо склеротизованного тергита, который имеет вид поперечной пластинки с закругленным наружным краем. Строение деривата стернита VIII имеет таксономическое значение и часто используется в диагностических целях для различения видов (Рисунки 31, 32), дериват тергита VIII у видов *Blaptina* слабо изменчив и не используется для диагностики и классификации.

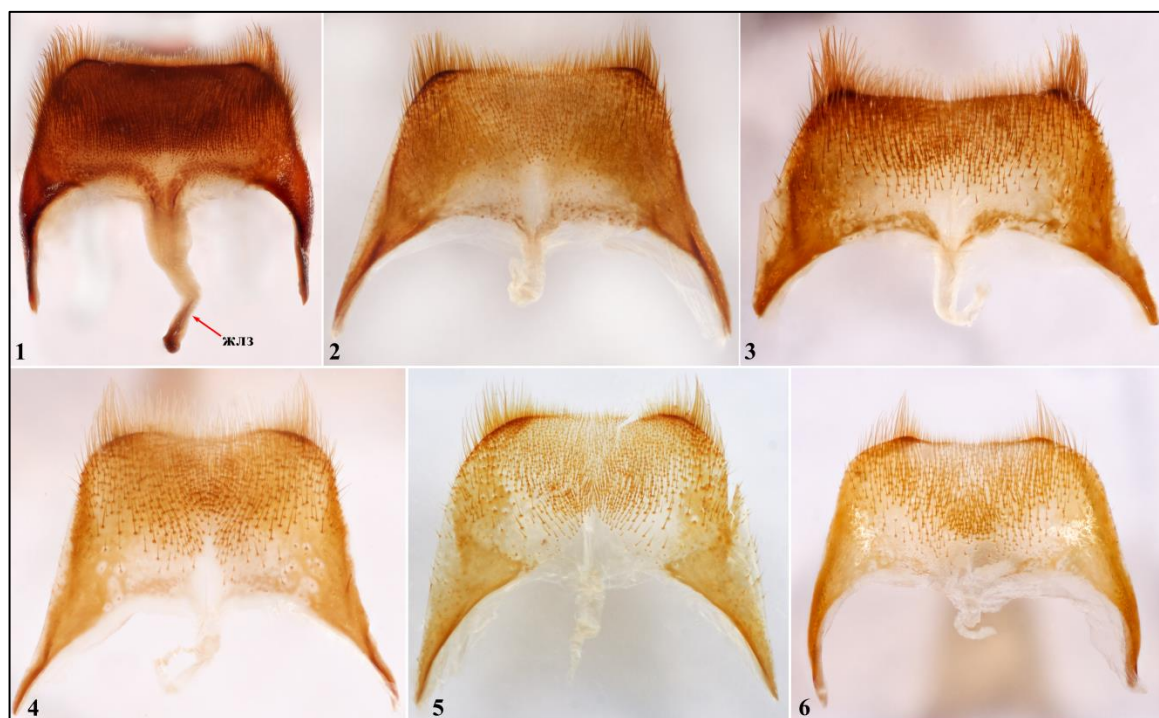


Рисунок 31 – Стернит VIII самцов подтрибы *Blaptina*: 1 – *Lithoblaps ominosa*, 2 – *Blaps caucasica*, 3 – *B. abbreviata indagator*, 4 – *B. pudica*, 5 – *B. abbreviata abbreviata*, 6 – *B. petra*, жлз – железа

Апикальная половина стернита VIII покрыта длинными волосками, при этом у различных видов длина волосков, плотность и рисунок покрытия могут существенно отличаться (Рисунки 31, 32). У базального края стернита VIII находится железа, длина и степень развития которой могут различаться даже у близких видов (Рисунки 31, 32).

Функциональное значение железы состоит в выделении половых аттрактантов (Медведев, 2001).

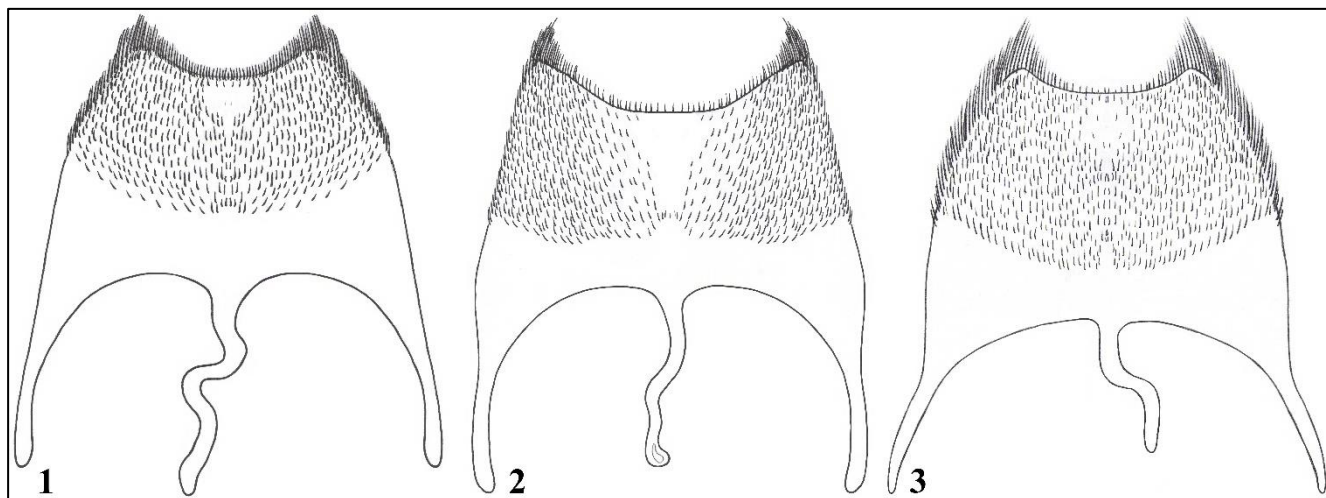


Рисунок 32 – Стернит VIII самцов рода *Dila*: 1 – *D. difformis*, 2 – *D. nitida*, 3 – *D. crenatopunctata*.

3.1.4.3.1.2 Гастральная спикула

Гастральная спикула в подтрибе *Blaptina* представляет собой V-образную структуру, состоящую из двух стержневидных склеритов, проксимальные части которых срастаются друг с другом, а дистальные представлены двумя лопастями (Рисунок 33). Стержневидные склериты соединены друг с другом двумя мембранами, нижняя из которых направляется к заднему краю стернита VII, а верхняя образует дно мембранозного вместилища эдеагуса. Лопasti гастральной спикулы отделены от ее стержневидных склеритов хорошо выраженными швами. Гомологизация лопастей, по-видимому, еще нуждается в обосновании, но они могут быть дериватами плевритов IX (по крайней мере частично), а не только стернита IX (Kirejtshuk, 2000; Deuve, 2001). Дистальные части лопастей гастральной спикулы иногда несут несколько длинных щетинок (Рисунок 33).

Гастральная спикула тесно связана с копулятивным аппаратом и выполняет роль фиксатора и направляющей структуры для эдеагуса при его инвагинированном положении и во время копуляции.

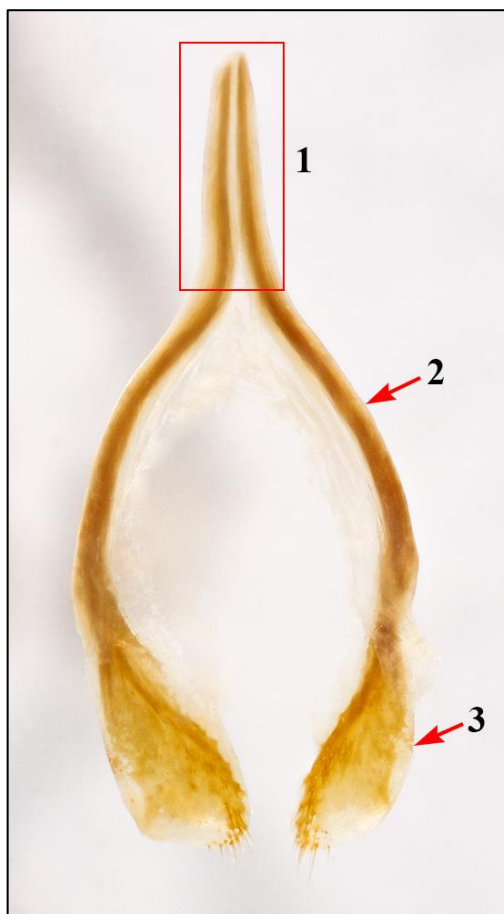


Рисунок 33 – Строение гастральной спикулы *Blaps abbreviata abbreviata*: 1 – общий ствол, 2 – стержневидный склерит, 3 – лопасть.

Строение гастральной спикулы весьма разнообразно среди представителей подтрибы *Blaptina* (Рисунок 34). Считается, что в исходном строении спикула имеет сближенные, но не сросшиеся проксимальные концы стержневидных склеритов, а ее лопасти слабо склеротизованы и расположены в одной плоскости со стержневидными склеритами. Обособленное друг от друга расположение стержневидных склеритов отмечается у многих чернотелок трибы *Blaptini* и, вероятно, является плезиоморфией для этого таксона (такое состояние гастральной спикулы прослеживается у различных архаичных групп кукуйiformных жуков (Kirejtshuk, 2000)). В дальнейшем происходило срастание проксимальных частей (обычно со следами шва между ними) стержневидных склеритов с образованием общего ствола и усиление их S-образной изогнутости в латеральной проекции, что давало увеличение площади контакта лопастей с эдеагусом. Стержневидные склериты могут быть прямыми или искривленными, а степень их объединения в общий ствол различна. Склериты могут лишь соприкасаться вершинами, также они могут быть сильно сближенными, располагаясь на значительном протяжении

параллельно (но не срастаться), а могут полностью сливаться, образуя общий ствол различной длины. Начальный процесс образования общего ствола (слияния) обнаружен у *Lithoblaps pruinosa*, *Blaps himalaica* Blair, 1923 и *B. helopioides*; выраженный общий ствол гастральной спикулы характерен для *Blaps tenuicornis*, *Blaps felix* Waterhouse, 1889, *B. socia*, *B. allardiana*, *B. compressipes*, *Blaps berezowskii* G.S. Medvedev, 1998 и *B. chinensis*, а длинный общий ствол характерен для *Nalepa cylindracea* и *Medvedevoblaps kashkarovi*.



Рисунок 34 – Гастральные спикулы видов подтрибы Blaptina: 1 – *Blaps abbreviata abbreviata*, 2 – *B. pudika*, 3 – *B. kovali*, 4 – *B. deplanata*, 5 – *B. abbreviata indagator*, 6 – *B. menetriesiana*, 7 – *Dila kuntzeni*, 8 – *Lithoblaps ominosa*, 9 – *Blaps petra*, 10 – *B. meander*.

Модификации лопастей гастральной спикулы также выражается в усилении их склеротизации и увеличении их размера за счет удлинения и расширения. В результате лопасти, по-видимому, эффективнее функционируют при движении эдеагуса. Форма лопастей разнообразна: от удлинненно овальной до округлой и треугольной. В подтрибе Blaptina большим разнообразием строения гастральной спикулы отличается род *Blaps*. Производные тергита IX сильно редуцированы до вида маленькой пластинки между лопастями спикулы.

3.1.4.3.1.3 Эдеагус

Эдеагус у чернотелок подтрибы *Blartina* неинвертированный, т.е. фаллобаза и парамеры располагаются дорсально, а пенис – вентрально (Рисунок 35), что характерно для большинства чернотелок тенебриоидной линии, в то время как у чернотелок пимелоидной линии эдеагус инвертированный, т.е. перевернут на 180° вокруг своей оси.

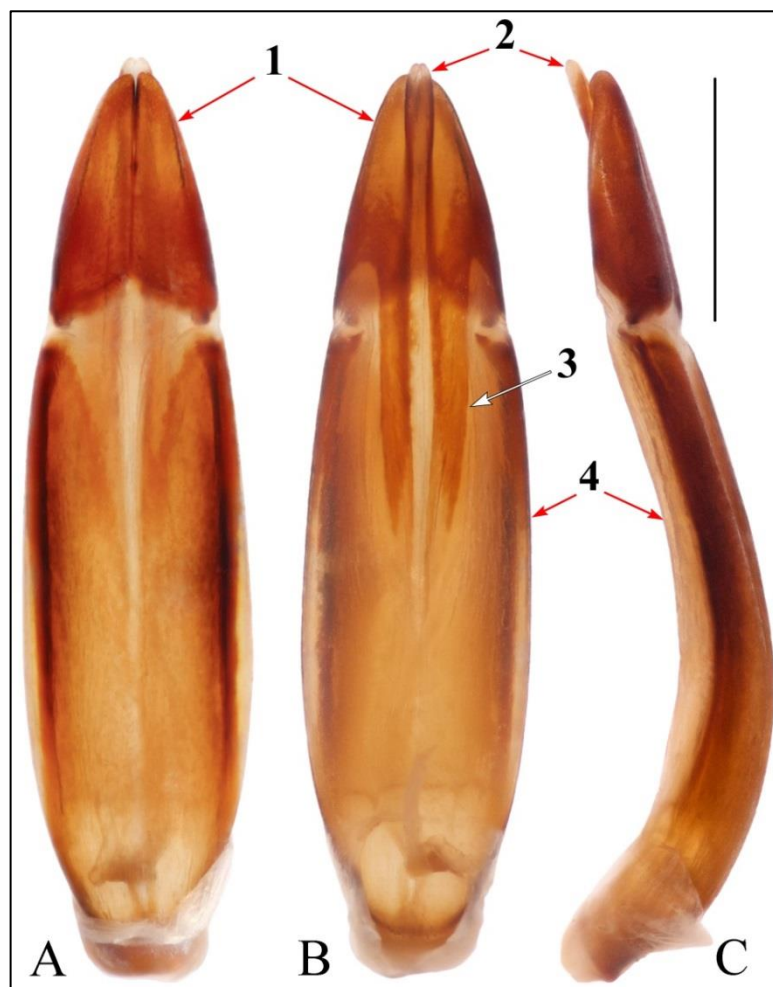


Рисунок 35 – Эдеагус (*Blaps caucasica*): 1 – парамеры (апикальная часть), 2 – пенис, 3 – алы, 4 – фаллобаза (базальная часть), А – вид сверху, В – вид снизу, С – вид сбоку.

Близкий к исходному типу строения эдеагуса для подтрибы *Blartina*, по-видимому, может характеризоваться следующими признаками: фаллобаза в латеральной проекции слабо изогнута, парамеры в дорсальной и латеральной проекциях равномерно сужаются к вершине, имеют тупую вершину и четко выраженный по всей длине срединный шов, а отверстие для выдвижения пениса, образованное вогнутыми внутренними сторонами парамер, расположено у их вершины. Основные направления преобразований фаллобазы и парамер рассматриваются ниже.

3.1.4.3.1.4 Фаллобаза

Фаллобаза у видов подтрибы *Blaptina* всегда значительно крупнее парамер и пениса, а ее общее строение достаточно однотипно у представителей разных родов.

При копуляции происходит выдвижение эдеагуса из генитальной капсулы, и парамеры, вследствие С-образной изогнутости базальной части, совершают поворот к вершинному отверстию яйцеклада самки. Фаллобаза может быть С-образно изогнута по всей длине или резко изогнута у основания либо ближе к парамерам, а степень изогнутости у разных видов подтрибы *Blaptina* может существенно отличаться. Относительно прямая фаллобаза характерна для таких видов, как *Blaps chinensis*, *B. helopioides* и *Lithoblaps pruinosa*, едва изогнутая – представителям рода *Nalepa* и некоторым видам рода *Dila*, более явно изогнутая – *Dilablaps paradoxa*, *Medvedevoblaps kashkarovi*, сильно изогнутая – *Blaps felix* и видам из подрода *Ablapsis* (род *Blaps*).



Рисунок 36 – Различная степень изогнутости фаллобазы: 1 – *Blaps pudica*; 2 – *B. kovali*; 3 – *B. caucasica*; 4 – *B. compressipes*; 5 – *Dila kuntzeni*.

3.1.4.3.1.5 Парамеры

Форма и размеры парамер в подтрибе *Blaptina* достаточно разнообразны. Кондамин с соавторами (Condamine et al., 2011) у видов, которые в настоящей работе рассматриваются в составе рода *Lithoblaps*, выделили 3 типа строения парамер:

- закрытые с заостренной вершиной (при этом пенис почти полностью скрыт парамерами) (Рисунок 37 – К, L);
- открытые с плоскими субпараллельными в базальных двух третях сторонами (при этом апикальная половина пениса не скрыта парамерами) (Рисунок 33 – М);
- открытые с закругленными сторонами перед вершиной и с резким сужением в базальной половине (при этом апикальная половина пениса не скрыта парамерами) (Рисунок 37 – N);

Такое деление следует признать не вполне удачным, поскольку некоторых представителей рода *Lithoblaps* (и других родов подтрибы *Blaptina*) по строению парамер едва ли можно отнести к какой-либо из приведенных групп.

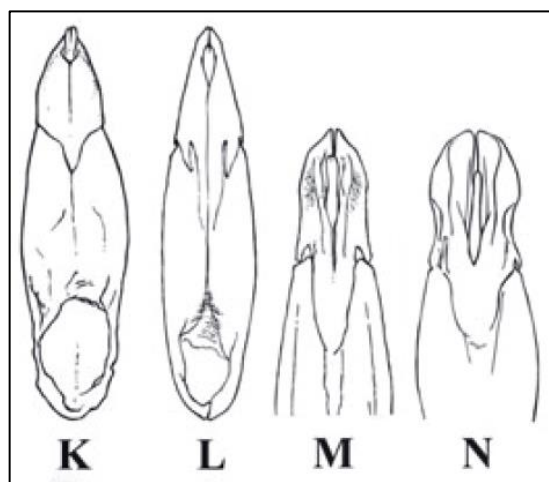


Рисунок 37 – Различные типы строения парамер представителей рода *Lithoblaps* (рисунки Л. Солдати (L. Soldati) (Condamine et al., 2011)).

У большинства видов архаичные черты строения парамер и эдеагуса в целом в той или иной степени сочетаются с продвинутыми. Например, у *Coelocnemodes aspericollis* фаллобаза слабо изогнута, парамеры прямые, а образованное парамерами отверстие для выдвижения пениса расположено на их тупой вершине (архаичные признаки), однако срединный шов между парамерами очень короткий (продвинутый признак).

Модификации исходного типа строения парамер могут происходить в различных направлениях (Рисунки 38, 39). Парамеры могут быть сжаты дорсо-вентрально (у видов подрода *Ablapsis*) или латерально (*Blaps granulipennis* Skopin, 1966); в дорсальной проекции они бывают прямыми или почти прямыми (*Blaps variolosa* Faldermann, 1835, *Blaps reflexa* Gebler, 1832, *Blaps maeander* Kraatz, 1885 и *Lithoblaps turcomanorum* (Seidlitz, 1893)), в различной степени выемчатыми: сильно (*Lithoblaps faustii faustii* (Seidlitz, 1893)), умеренно (*Blaps allardiana*) или слабо (*Blaps kovali* Abdurakhmanov & Nabozhenko, 2011),

закругленными: сильно (*Lithoblaps taeniolata*), умеренно (*Lithoblaps persica* (Seidlitz, 1893)) или слабо (*Blaps granulata* Gebler, 1825); с продольными вдавлениями на боковых сторонах (*Blaps caucasica* и *B. deplanata*).

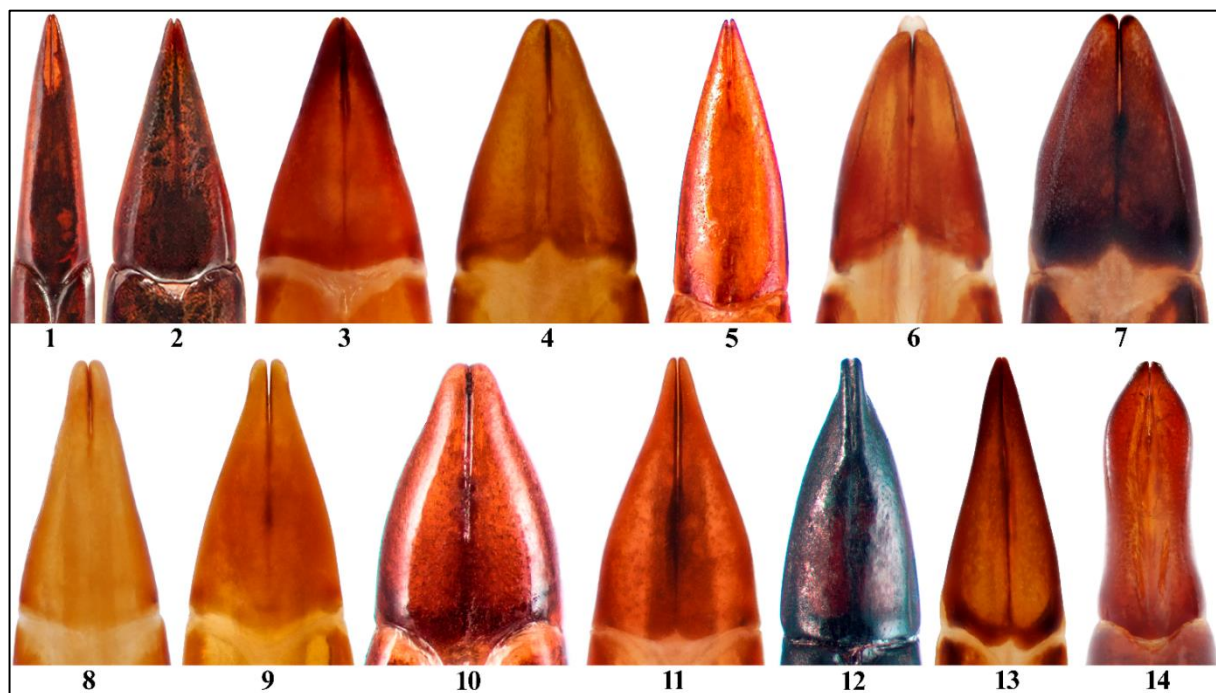


Рисунок 38 – Парамеры представителей рода *Blaps*, вид сверху: 1 – *B. variolosa*; 2 – *B. reflexa*; 3 – *B. abbreviata abbreviata*; 4 – *B. lethifera lethifera*; 5 – *B. granulata granulata*; 6 – *B. caucasica*; 7 – *B. deplanata*; 8 – *B. halophila*; 9 – *B. petra*; 10 – *B. pterosticha*; 11 – *B. kovali*; 12 – *B. granulipennis*; 13 – *B. maeander*; 14 – *B. allardiana*.

Самое большое разнообразие строения парамер наблюдается у видов рода *Lithoblaps* (Рисунок 39). У представителей рода *Blaps*, несмотря на разнообразие деталей строения парамер, их общее строение и форма остаются однотипными, за исключением видов подрода *Ablapsis*, у которых парамеры небольшие относительно фаллобазы, с желобовидно вдавленной у середины дорсальной стороной, при этом парамеры сильно изогнуты (Рисунок 40). В указанном подроде изогнутость парамер наиболее выражена у *Blaps compressipes* и *B. allardiana*, а наименее – у *B. lucidula* и *B. socia*.

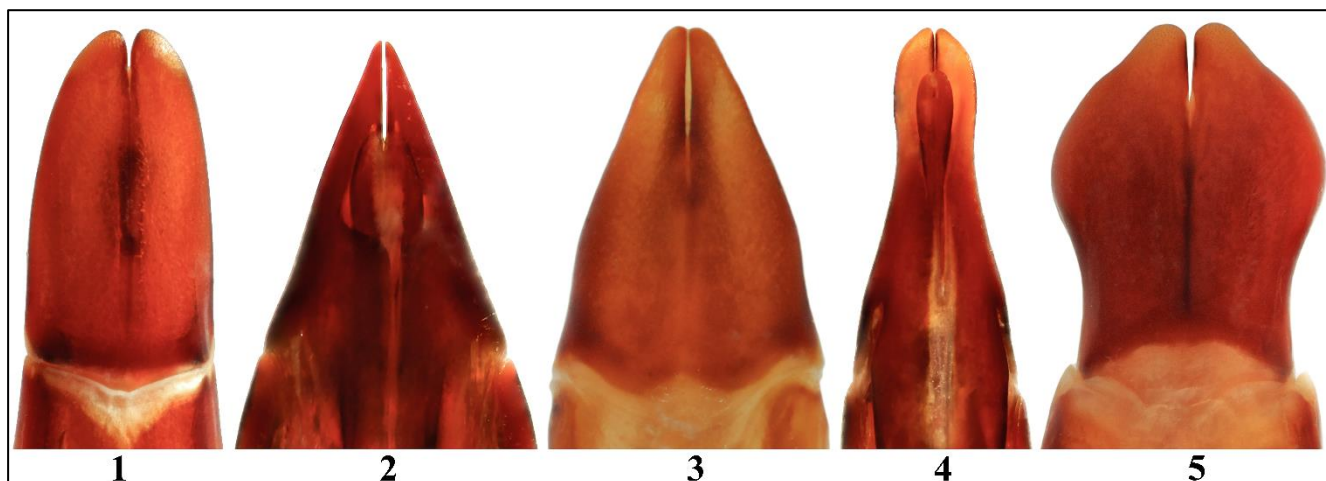


Рисунок 39 – Парамеры представителей рода *Lithoblaps*: 1 – *L. persica*; 2 – *L. turcomanorum*; 3 – *L. pruinosa*; 4 – *L. faustii faustii*; 5 – *L. taeniolata*.



Рисунок 40 – Парамеры *Blaps (Ablapsis) allardiana*: 1 – сверху; 2 – снизу; 3 – сбоку.

3.1.4.4 Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самки

Генитальный аппарат самок видов подтрибы *Blartina* представлен телескопически вложенными друг в друга видоизмененными брюшными сегментами и состоит из производных тергита VIII (полукруглая пластинка из двух парных склеритов), стернита VIII (поперечная пластинка с боковыми узкими выростами), вентральной спикеры (изогнутого длинного стержня, прикрепляющегося к проксимальному краю деривата стернита VIII) и яйцевода (частично включающего производные склериты сегмента IX). Дорсально яйцевод покрывается длинным пластинчатым проктигером, прикрывающим анальное отверстие.

Даже в пределах одного рода длина ствола вентральной спикулы у различных видов может несколько отличаться (Рисунок 41), при этом наблюдается корреляция длины вентральной спикулы и длины яйцеклада. Отличия также наблюдаются и в хетотаксии данных структур (Рисунок 41).

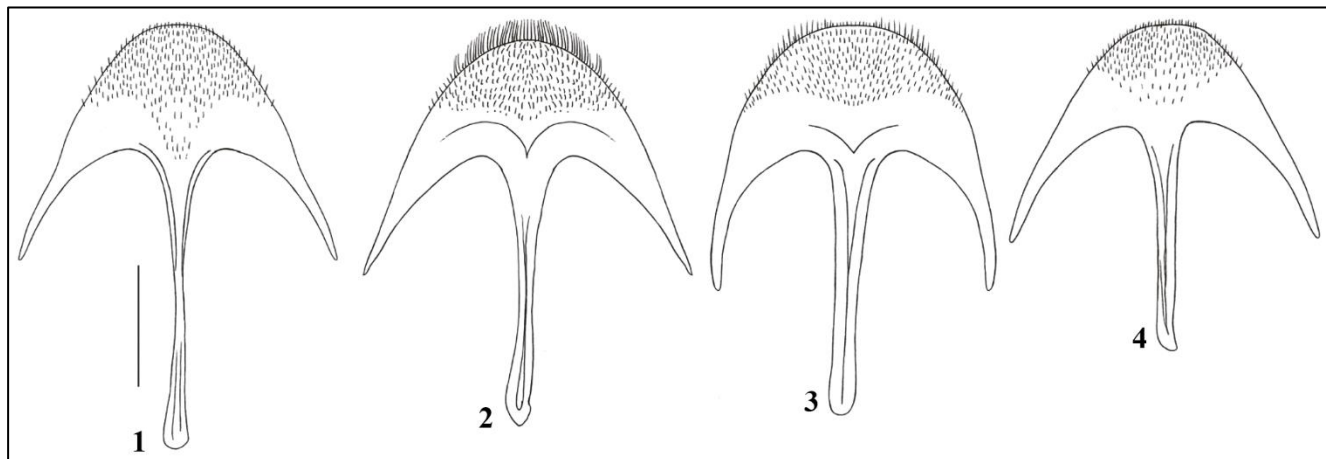


Рисунок 41 – Вентральные спикулы представителей рода *Dila*: 1 – *D. hakkarica*, 2 – *D. kulzeri*, 3 – *D. svetlanae*, 4 – *D. baeckmanni*.

3.1.4.4.1 Яйцеклад

Признаки яйцекладов важны для диагностики видов и, в некоторой степени, для построения системы подтрибы *Blaptina*. Яйцеклад разделен на парапрокт и коксит, состоящий из четырех парных долей (Рисунок 42). Доли коксита срастаются друг с другом, при этом швы видны только на вентральной и латеральных сторонах, а швы между первой и второй парой снаружи не всегда видны; доли 2 и 3 слитые. Парные доли соединены складчатой мембраной (вульвой), которая может растягиваться при расширении коксита. Парапрокт представляет собой пару расположенных паралатерально склеритов, их края снабжены узкими сильно склеротизованными утолщениями (бакулями), увеличивающими жесткость яйцеклада. Основание первой пары долей коксита также снабжено бакулями. Вершинные лопасти яйцеклада сильно или умеренно склеротизованные, стили отсутствуют. Проксимальная часть яйцеклада у большинства представителей подтрибы *Blaptina* обычно короткая, реже удлиненная (*Nalepa cylindracea*).

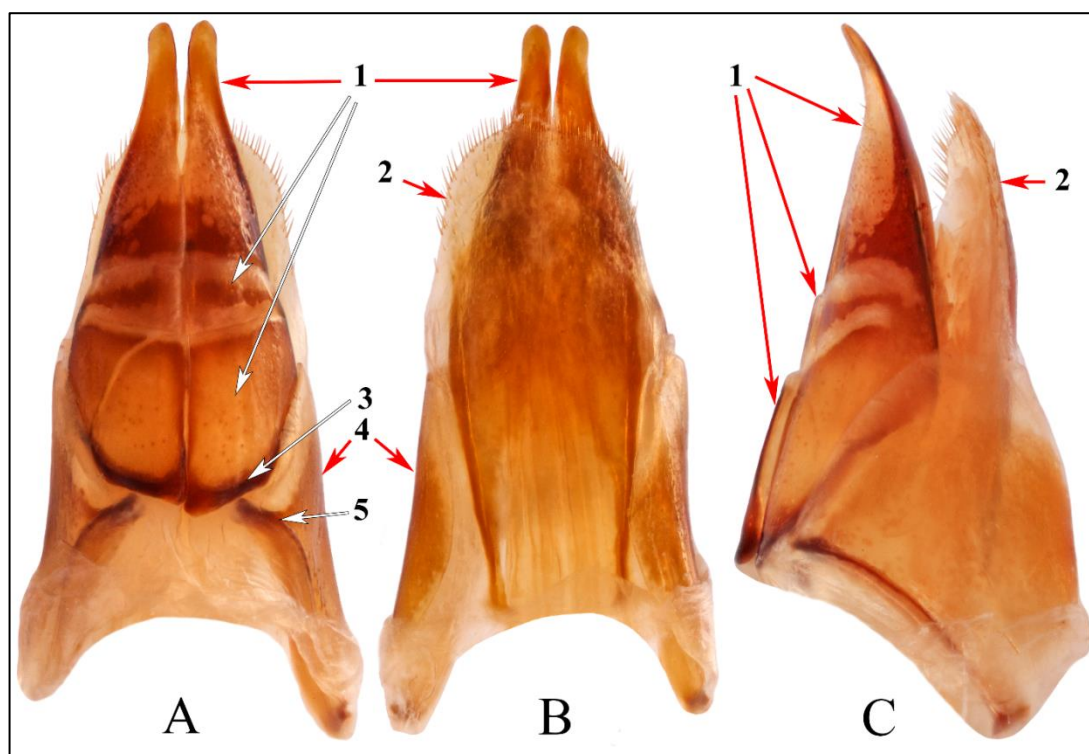


Рисунок 42 – Яйцеклад *Blaps abbreviata*: 1 – доли коксита, 2 – проктигер, 3 – бакули первой доли коксита, 4 – парапрокты, 5 – бакули парапрокта, А – снизу, В – сверху, С – сбоку.

Форма и длина вершинных лопастей может быть различной. Вероятно, исходное строение яйцеклада у видов *Blaptina* характеризовалось короткими лопастями и наличием на них гоностилей. В дальнейшем шло удлинение лопастей и редукция стилей. У ряда видов эти лопасти короткие (*Blaps pudica* Ballion, 1888 и др.), у других – сильно удлиненные (*Medvedevia glebi*). Вершинные лопасти яйцеклада некоторых видов (например, *Blaps halophila* и *B. parvicollis*) дополнены внутренними выростами, вероятно, увеличивающими роющую способность яйцеклада.

Медведев (2001) указывал, что яйцеклад у видов подтрибы *Blaptina*, в отличие от чернотелок подтрибы *Prosodina*, не является собственно роющим органом, но используется для откладки яиц в рыхлый субстрат, трещины и пустоты в почве, с чем, возможно, связана некоторая удлиненность его кокситов, их клиновидная форма и умеренно склеротизованные покровы. Однако, такая интерпретация функционального значения яйцекладов подходит не для всех видов подтрибы *Blaptina*. Например, яйцеклад *Medvedevia glebi* явно приспособлен для рытья, поскольку имеет очень длинные вершинные кокситы.

Автором диссертации (Чиграй, 2017) было выделено четыре морфотипа яйцекладов для кавказских видов из родов *Blaps* и *Lithoblaps*, причем каждый морфотип

обнаруживает корреляции с особенностями субстрата, в который самки откладывают яйца: 1-й морфотип – для сыпучего мелкодисперсного кремниевого субстрата (*Blaps araxicola* Seidlitz, 1893) (Рисунок 43), 2-й морфотип – для крупнодисперсного карбонатного субстрата (*Blaps parvicollis*) (Рисунок 44), 3-й морфотип – для мягкого субстрата, состоящего из растительных остатков (*Blaps mortisaga*, *B. lethifera*, *B. deplanata*, *B. pudica* и *Lithoblaps taeniolata*) (Рисунок 45), 4-й морфотип – для плотной дерновинной почвы (*Blaps halophila*, *Lithoblaps ominosa* и *L. pruinosa*) (Рисунок 46). Яйцеклады рода *Dila* схожи с таковыми рода *Blaps* и относятся к третьему из вышеуказанных типов, при этом виды *Dila* хорошо отличаются друг от друга характером хетотаксии вершинных лопастей.

Виды подтрибы *Vlartina* в некоторых случаях могут диагностироваться не только по форме яйцекладов, но и по характеру хетотаксии кокситов, т.к. у различных видов из родов *Blaps*, *Lithoblaps* и *Dila* расположение щетинок и их длина могут существенно отличаться.

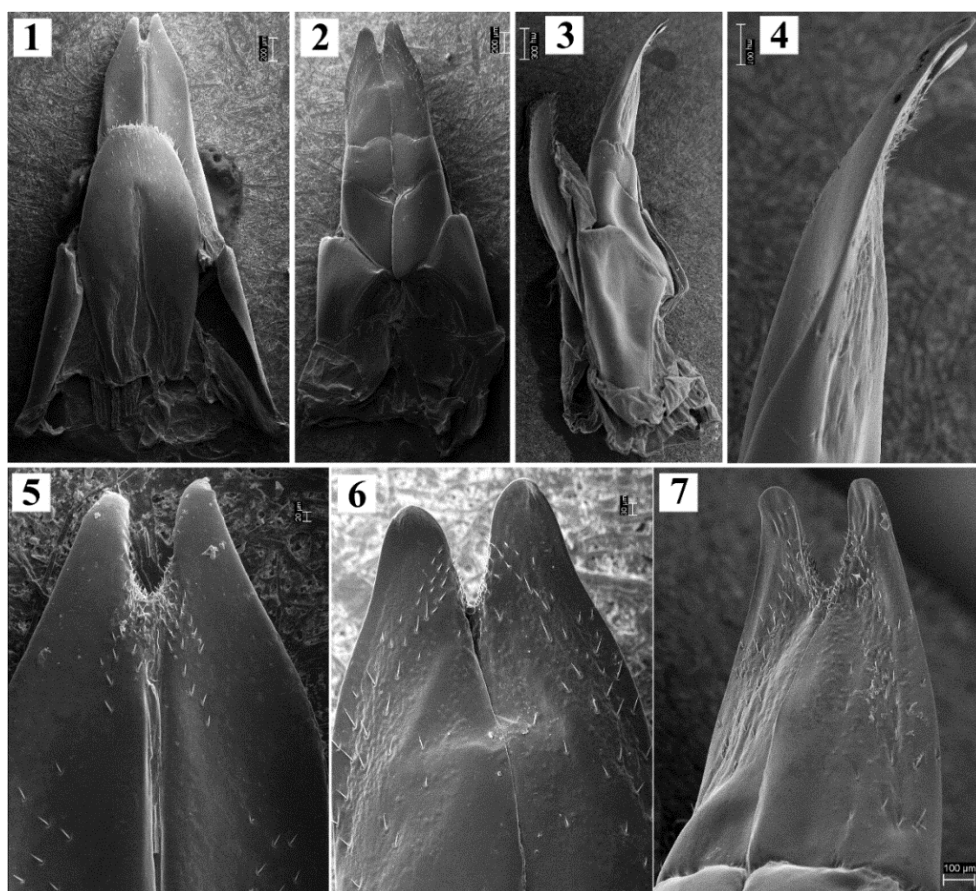


Рисунок 43 – Яйцеклад *Blaps araxicola* (1-й морфотип): 1 – дорсально, 2 – вентрально, 3 – латерально, 4 – 4-я пара кокситов дорсально, 5 – то же, вентрально, 6 – то же, латерально, 7 – то же, латеро-вентрально.

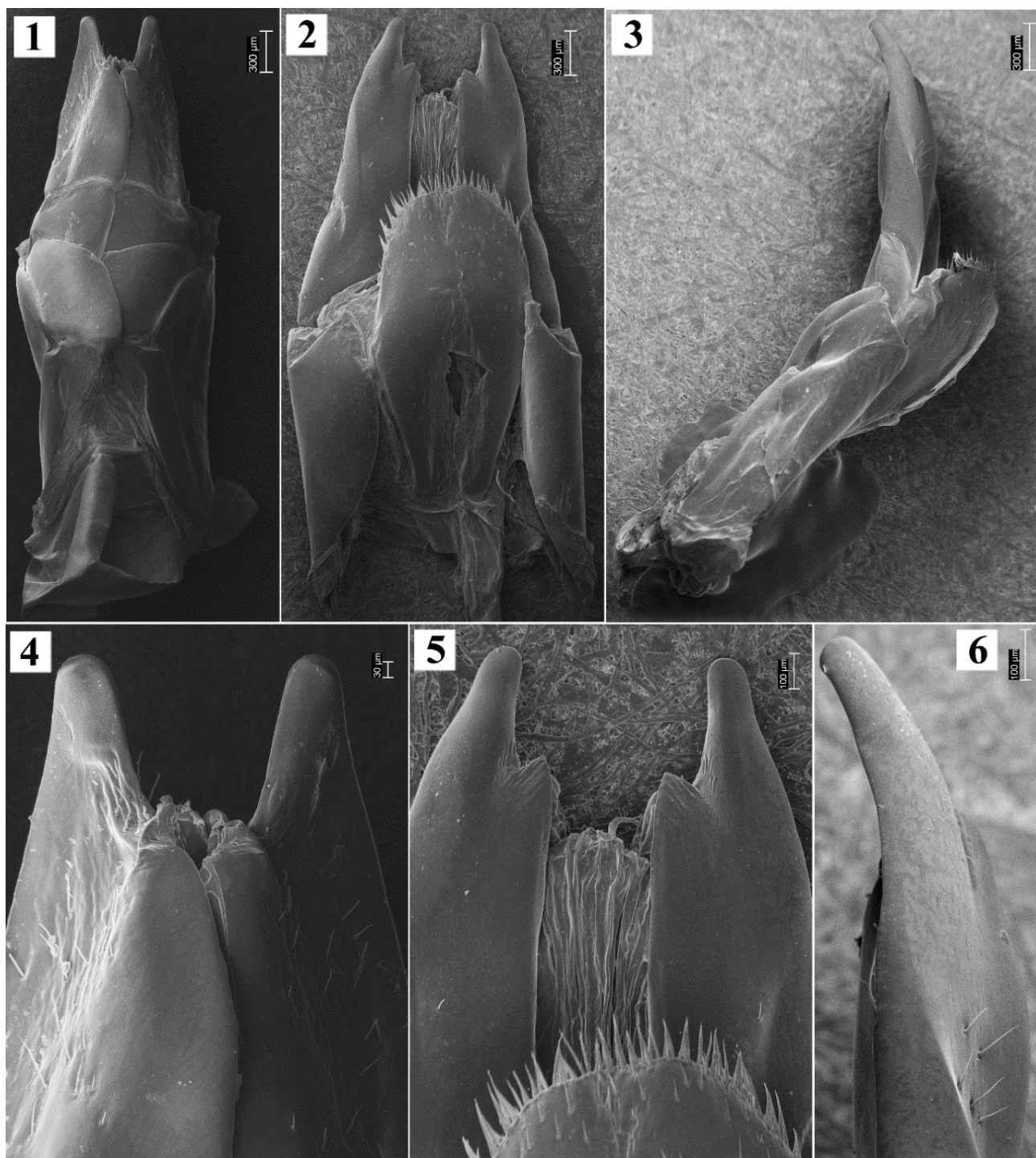


Рисунок 44 – Яйцеклад *Blaps parvicollis* (2-й морфотип): 1 – дорсально, 2 – вентрально, 3 – латерально, 4 – 4-я пара кокситов дорсально, 5 – то же, вентрально, 6 – то же, латерально.

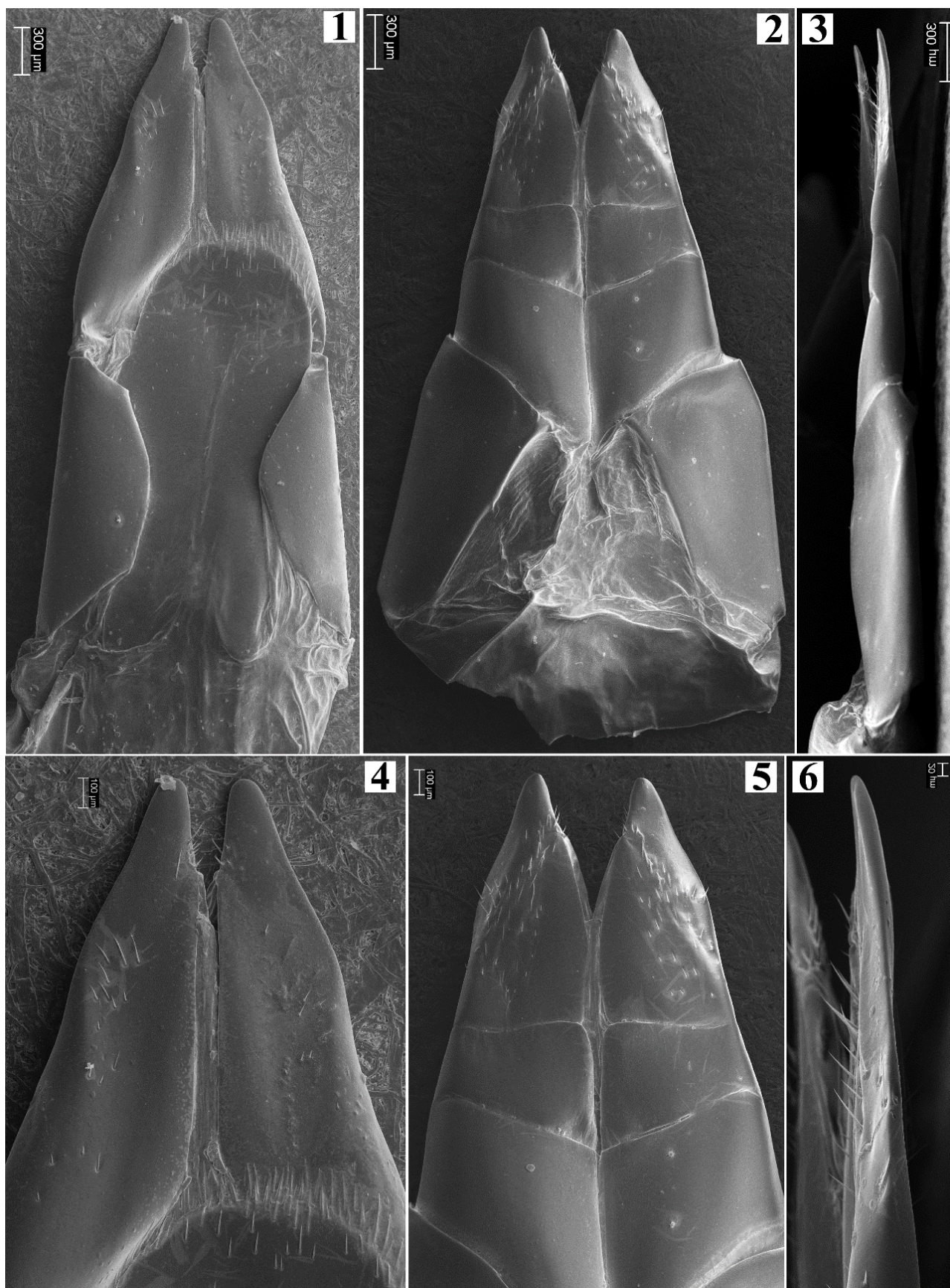


Рисунок 45 – Яйцеклад *Blaps lethifera* (Иран: провинция Гилян) (3-й морфотип): 1 – дорсально, 2 –
 вентрально, 3 – латерально, 4 – 4-я пара кокситов дорсально, 5 – то же, вентрально,
 6 – то же, латерально.

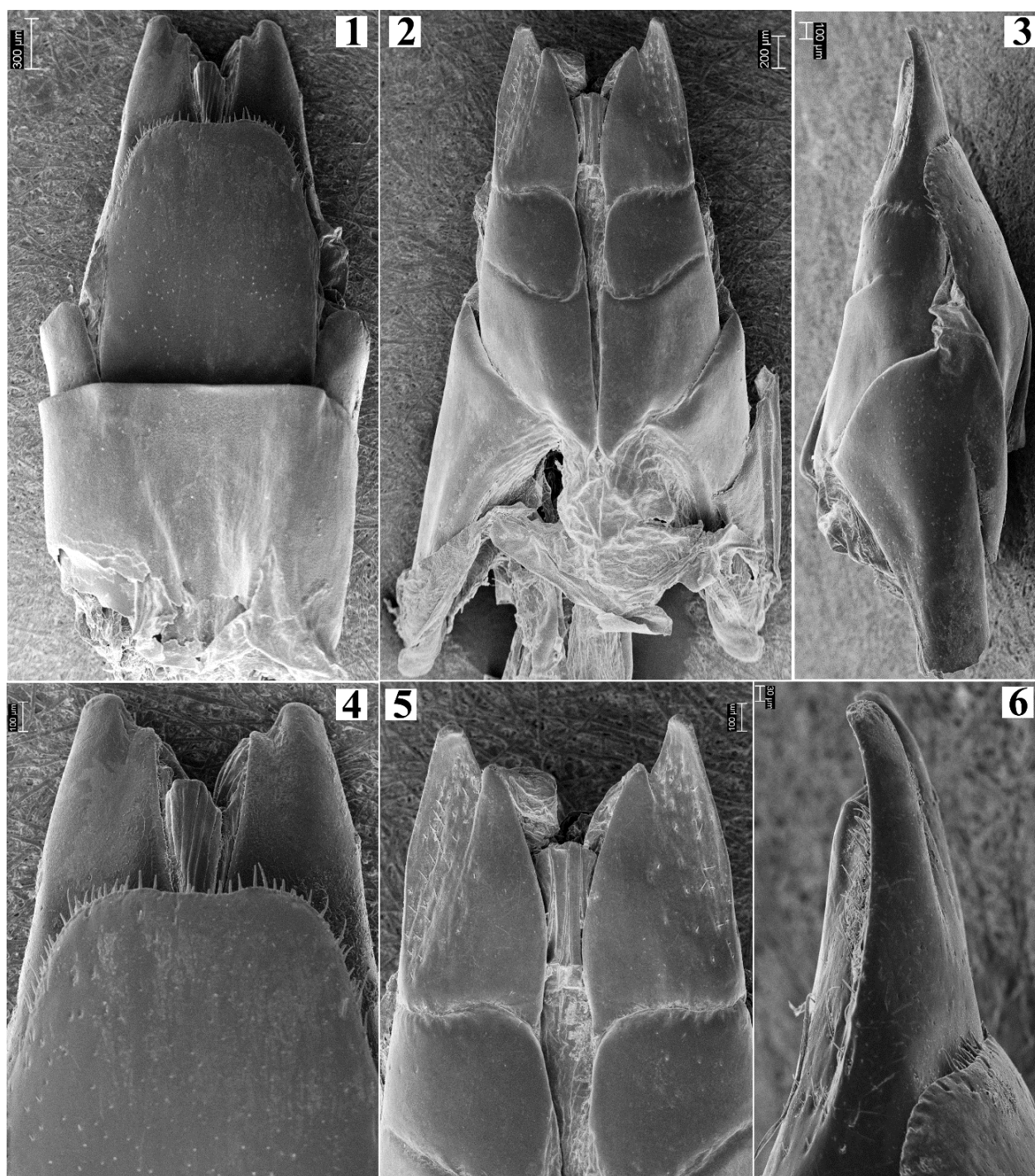


Рисунок 46 – Яйцеклад *Blaps halophila* (4-й морфотип): 1 – дорсально, 2 – вентрально, 3 – латерально, 4 – 4-я пара кокситов дорсально, 5 – то же, вентрально, 6 – то же, латерально.

Таким образом, вероятно, основные структурные трансформации яйцекладов видов *Blaptina* проходили в направлении преобразования яйцеклада в более или менее роющий орган, что выражено в удлинении кокситов, появлении на вершинных лопастях дополнительных усиливающих структур и редукции гоностилей.

3.1.4.4.2 Половые протоки самки

В настоящей диссертации для обозначения структур половых протоков используется терминология, предложенная В.Р. Чинкелем и Дж. Т. Дойеном (Tschinkel, Doyen, 1980). Половые протоки самок подтрибы *Blaptina* состоят из вагины с яйцеводом, сперматеки и дистальной железы. Сперматека состоит из основного (базального) протока, двух ответвлений (или одного раздваивающегося), которые принято называть резервуарами, и клапана железы (Рисунок 47). В некоторых работах (Медведев, 1999, 2001) указывается на редкое наличие третьего резервуара (у *Blaps jakovlevi*), однако указание третьего резервуара именно у этого вида ошибочно. Небольшой третий резервуар обнаружен нами у *Coelocnemodes tibialis* Ren, 2016 и *Thaioblaps punneae* Masumoto, 1989. Основание железы имеет вид прямой или изогнутой трубки, расширяющейся от места соединения с клапаном.

Эктодермальные по происхождению вагина и сперматека более или менее склеротизованы.

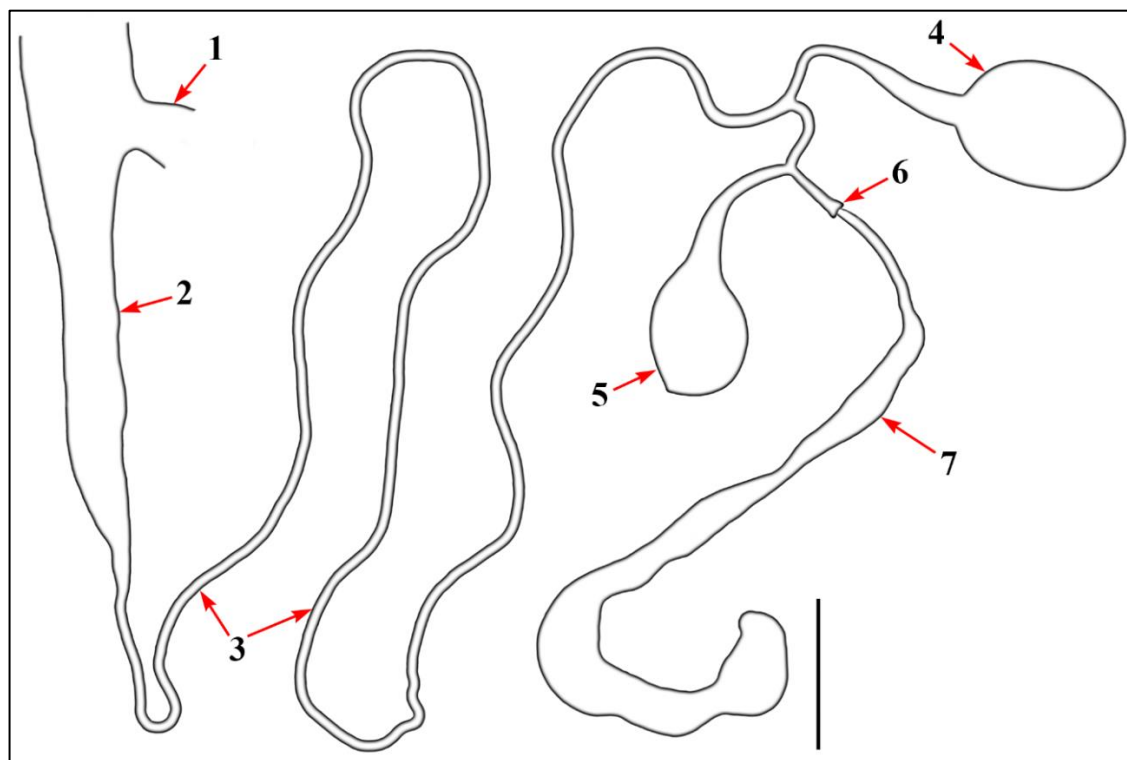


Рисунок 47 – Половые протоки самки *Blaps deplanata*: 1 – яйцевод, 2 – вагина, 3 – основной (базальный) проток сперматеки, 4 – первый резервуар сперматеки, 5 – второй резервуар сперматеки, 6 – клапан, 7 – дистальная железа.

Существуют различные мнения о функции структур половых путей самок. Исследования Чинкеля и Дойена (Tschinkel, Doyen, 1980) основывались на определении

того, какие части половых протоков самок могут быть связаны с выполнением железистой функции, а какие нет. По их мнению, Уатт (Watt, 1974) ошибочно истолковывал сперматеку как железу, а железу, напротив, как сперматеку. В настоящее время принято считать, что сперматека необходима для хранения спермы, и чем больше ее объем, тем большее количество спермы в ней помещается. Увеличение объема сперматеки может достигаться удлинением и/или расширением резервуаров. Функции железы сперматеки не выяснены. Б.Н. Шванвич (1949) полагал, что эта железа служит для «разжижения» спермы при дальнейшем оплодотворении. Возможно, что ее секрет необходим для сохранения спермы до оплодотворения.

До недавнего времени считалось, что сперматека видов подтрибы *Blaptina* является производной копулятивной сумки (Tschinkel, Doyen, 1980). Однако, как было показано Медведевым (2001), сперматеку следует считать производным переднего выступа вагины. Сперматека является важной частью половой системы самок, с которой связано, по-видимому, дальнейшее обособление железы от вагины путем развития между ними нежелезистого протока. Причем для начальных этапов развития сперматеки, вероятно, были характерны небольшая длина и значительная ширина базального протока, а также сближенное расположение оснований трубковидных резервуаров и железы. Строение сперматеки, близкое к исходному, встречается в различных группах как подтрибы *Blaptina*, так и трибы *Blaptini* в целом, что позволяет предполагать независимость путей преобразования сперматеки в различных ветвях трибы.

Длина базального протока относительно длины тела и форма резервуаров более или менее устойчивы внутри одного вида, но существенно отличаются в границах видовых групп подтрибы. У ряда видов основной проток сперматеки очень короткий и составляет десятые доли от длины тела жука (*Lithoblaps pruinosa* и *Blaps mortisaga*), у некоторых видов основной проток сперматеки значительно превышает длину тела (*Blaps oblonga* Kraatz, 1883), при этом у различных видов можно обнаружить все промежуточные варианты.

Форма резервуаров сперматеки также варьирует от трубковидной, до веретеновидной или булавовидной. Первый (ближайший к вагине) и второй резервуары могут быть сходной или различной формы, при этом первый резервуар всегда крупнее второго.

В пределах родов и даже отдельных видов подтрибы (особенно в родах *Blaps* и *Lithoblaps*) наблюдается значительная изменчивость формы половых протоков. Для кавказских представителей родов *Blaps* и *Lithoblaps* автором выделено пять различных морфотипов половых протоков (Чиграй, 2017б):

– 1-й морфотип характеризуется сравнительно длинным базальным протоком сперматеки и сближенными основаниями резервуаров, оба из которых сближены с железой (*Blaps parvicollis*) (Рисунок 48). При этом было показано, что половые протоки *B. parvicollis* довольно изменчивы – их резервуары могут быть как сближены, так и находиться на некотором расстоянии друг от друга;

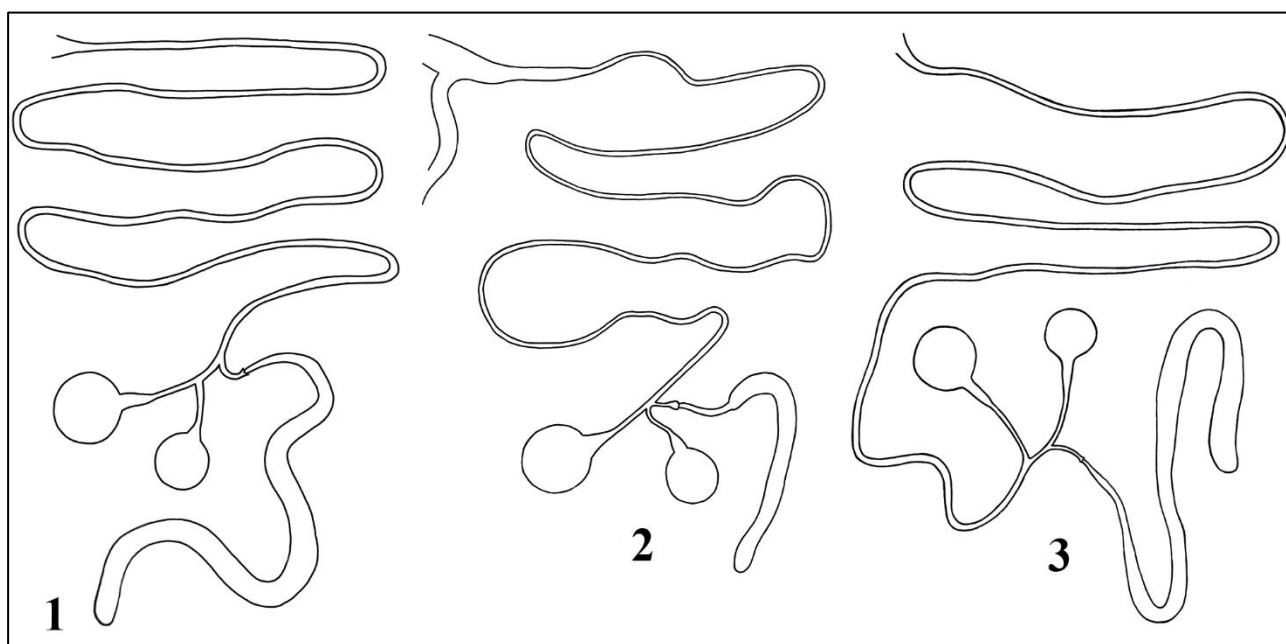


Рисунок 48 – Половые протоки *Blaps parvicollis parvicollis*: 1 – резервуары образуют общий проток (1-й морфотип), 2 – резервуары сближены, но не образуют общий проток, 3 – резервуары отдалены друг от друга.

– 2-й морфотип характеризуется отдаленными друг от друга резервуарами, очень коротким базальным протоком сперматеки и очень длинной железой (*Lithoblaps pruinosa*) (Рисунок 49);

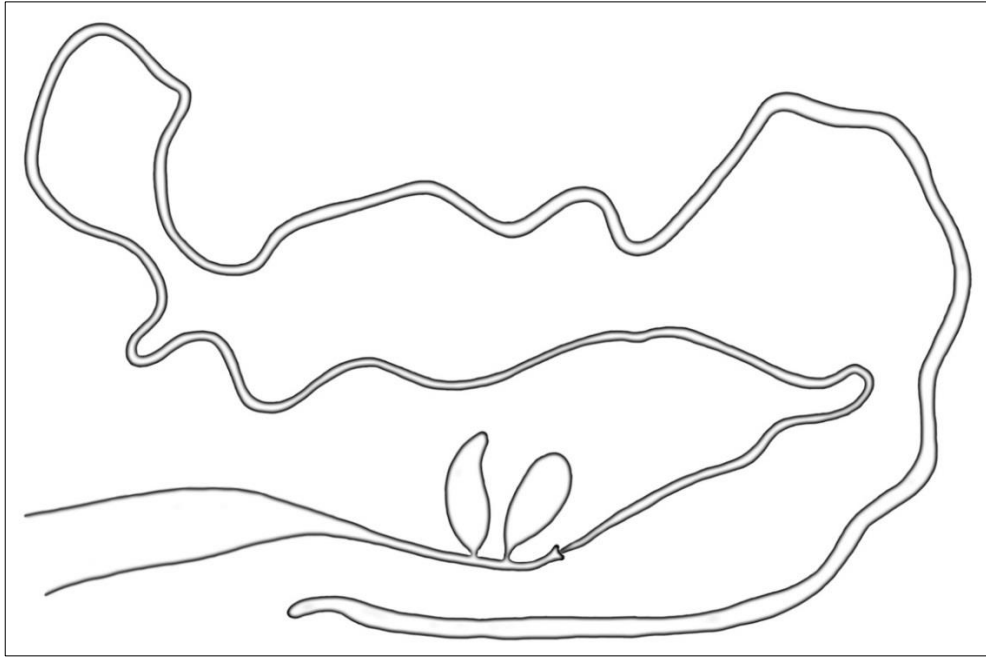


Рисунок 49 – Половые протоки *Lithoblaps pruinosa* (2-й морфотип).

– 3-й морфотип характеризуется более длинным базальным протоком сперматеки, и такой же по длине железой. Резервуары тонкие, первый существенно длиннее второго (*Blaps araxicola*, *B. kovali* и *B. mortisaga*) (Рисунок 50);

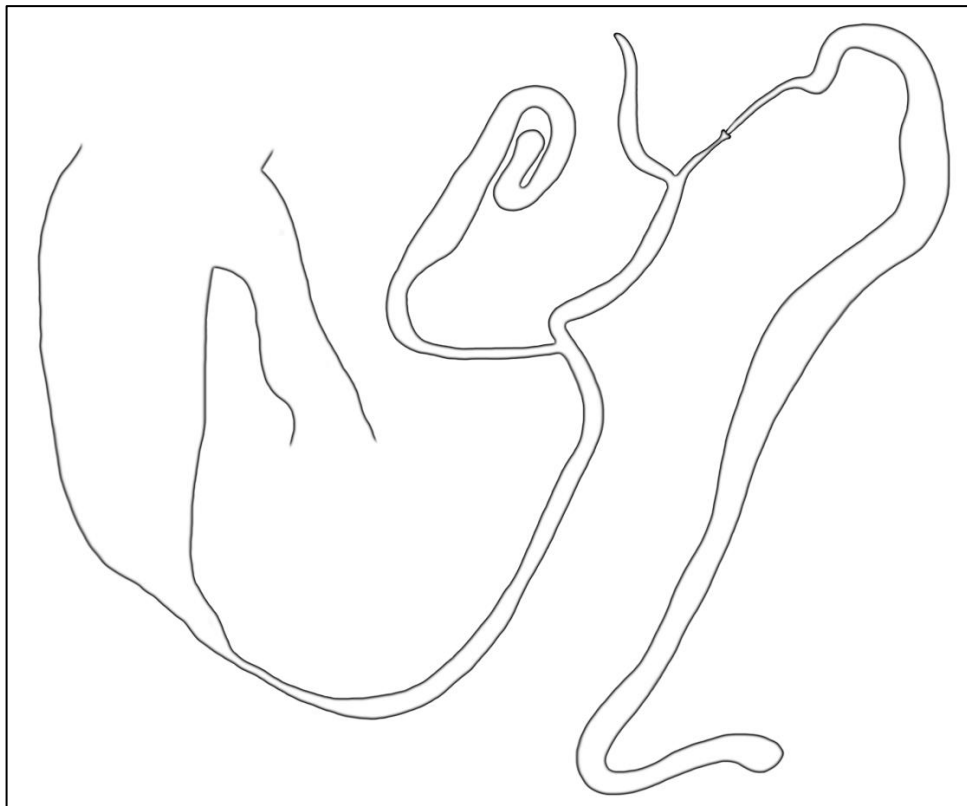


Рисунок 50 – Половые протоки *Blaps kovali* (3-й морфотип).

– 4-й морфотип характеризуется очень длинным базальным протоком сперматеки и достаточно длинной железой. Резервуары тонкие и длинные, практически равные по длине, расположены далеко друг от друга (*Blaps halophila*, *Lithoblaps taeniolata* и *L. ominosa*) (Рисунок 51);

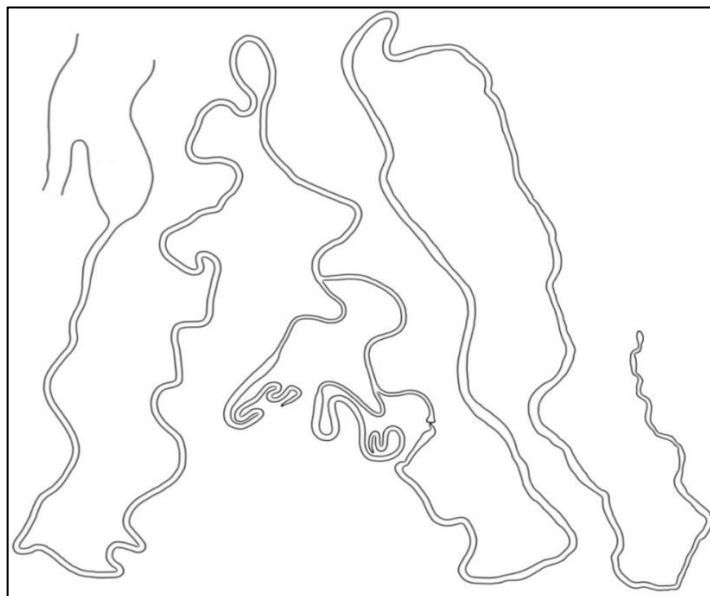


Рисунок 51 – Половые протоки *Lithoblaps ominosa* (4-й морфотип).

– 5-й морфотип характеризуется длинным базальным протоком сперматеки, и относительно короткой железой. Резервуары сперматеки булавовидные, первый резервуар обычно несколько крупнее второго или они одинакового размера (*Blaps deplanata*, *B. pudica*, *B. verrucosa* и *B. lethifera*) (Рисунок 52).

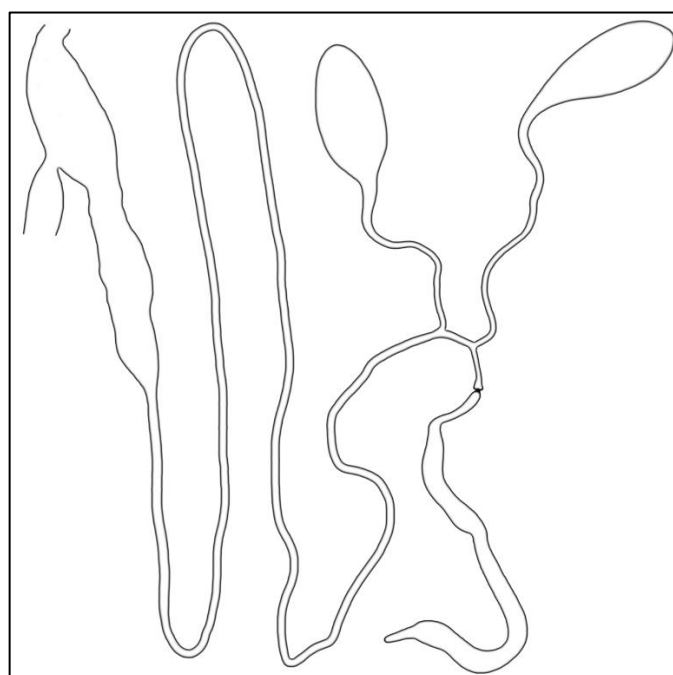


Рисунок 52 – Половые протоки *Blaps pudica* (5-й морфотип).

Представители рода *Dila* также различаются между собой по строению сперматек, а именно строением резервуаров (Chigray et al., 2019) (Рисунок 53). Базальный проток сперматеки у видов рода *Dila* очень короткий, железа длинная, а резервуары могут образовывать общий проток (*D. baeckmanni*, *Dila svetlanae* I. Chigray, Nabozhenko, Abdurakhmanov & Keskin, 2019) или находиться на некотором удалении друг от друга (*Dila nitida* (Schuster, 1920), *Dila hakkarica* I. Chigray, Nabozhenko, Abdurakhmanov & Keskin, 2019). Стоит отметить, что базальный проток у самок *Dila laevicollis* (Gebler, 1841) очень длинный в отличие от протоков остальных видов этого рода (Медведев, 2001).

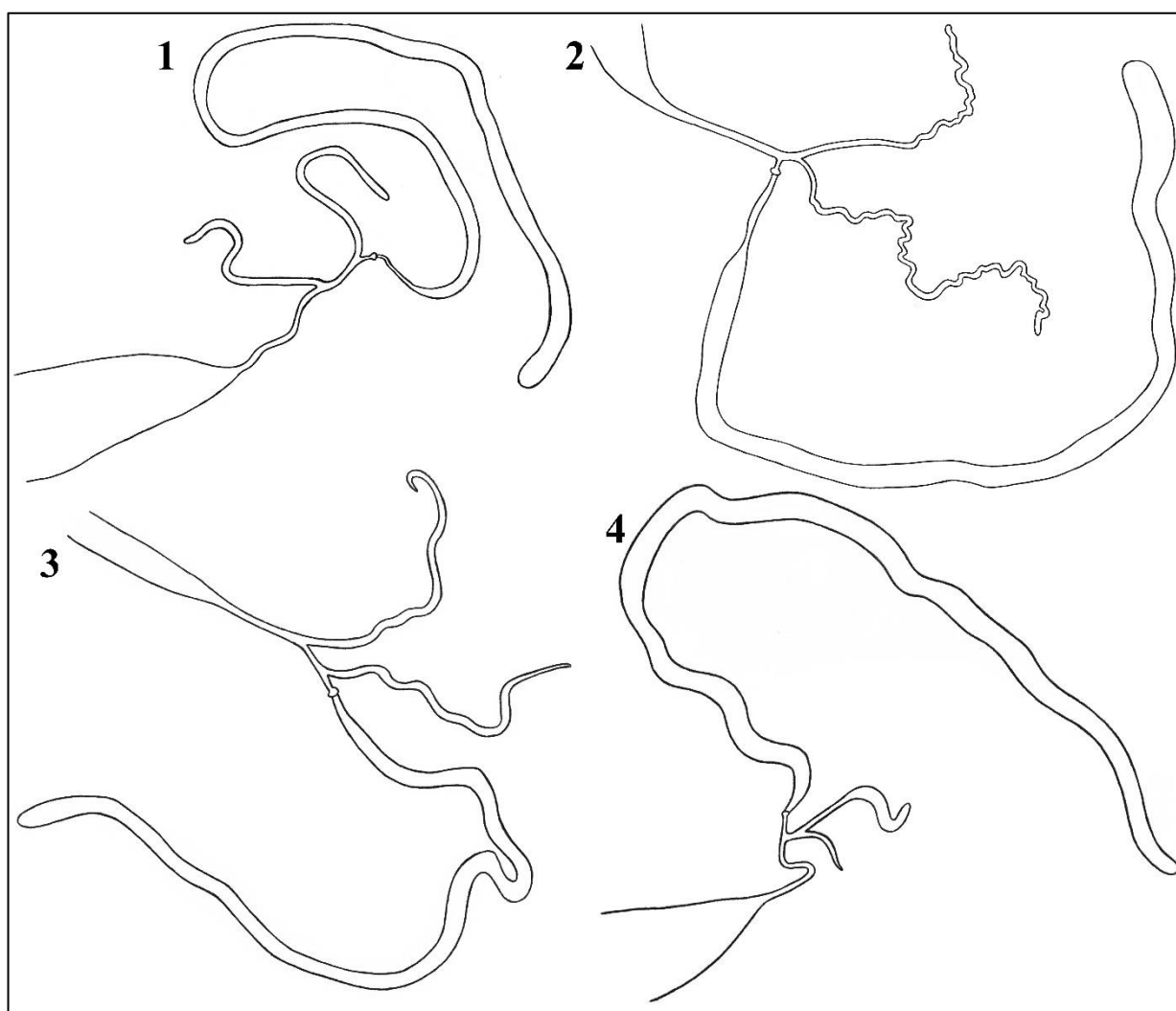


Рисунок 53 – Половые протоки представителей рода *Dila*: 1 – *D. nitida*, 2 – *D. baeckmanni*, 3 – *D. hakkarica*, 4 – *D. svetlanae*.

Таким образом, основные тенденции изменения половых протоков самок видов подтрибы *Vlartina* проявляются в удлинении основного протока сперматеки, изменении формы резервуаров, увеличении их объема и обособлении друг относительно друга.

3.1.5 Окраска, скульптура и опушение покровов

Для представителей подтрибы *Blaptina* характерна темная окраска, черная или темно-коричневая. Окраска и блеск покровов тела при диагностике таксонов и в систематике группы не используется.

Микроскульптура образована поверхностными слоями кутикулы и представлена полигональной текстурой от треугольной до гексагональной формы со сглаженными углами (Рисунок 54).

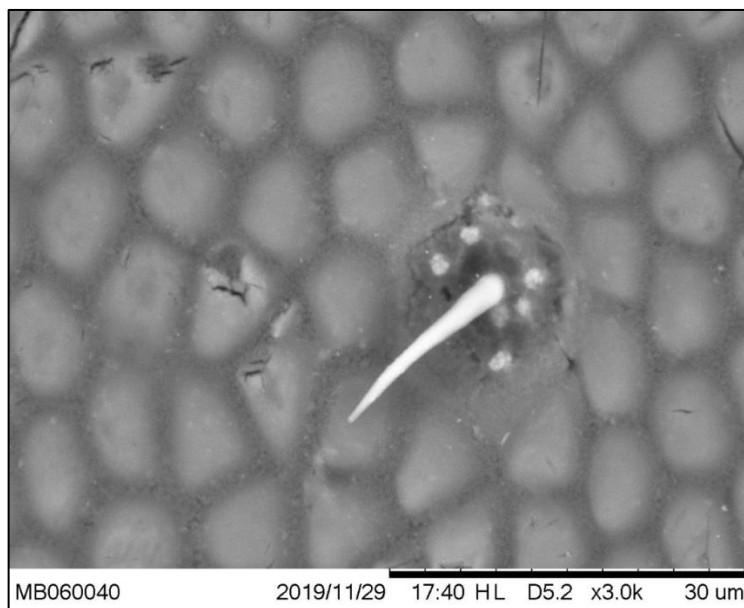


Рисунок 54 – Микроскульптура переднеспинки *Lithoblaps ominosa*.

Макроскульптура представлена щетинконосными (сенсильными) ямками (пунктировкой), зернами и морщинами, которые в значительной степени варьируют у разных видов и поэтому часто используются в диагностике. Пунктировка в основном представлена ямками различной ширины с щетинкой, часто обычная пунктировка преобразуется в ямки рашпилевидной формы.

Морщинистые поверхности с разной степенью выраженности представлены на всех отделах тела. На голове морщинистость выражена на ее нижней стороне. В грудном отделе морщинами разной степени глубины всегда покрыты прогипомеры, передне-, средне- и заднегрудь, у большинства видов также надкрылья, морщинистость которых может быть от почти незаметной до грубой. Характер морщинистости надкрылий может быть как диффузный, так и упорядоченный, при этом морщины бывают как поперечные, так и продольные (Рисунок 55). В брюшном отделе морщинами покрыты вентриты 1–3, часто – боковые стороны вентритов 4–5.

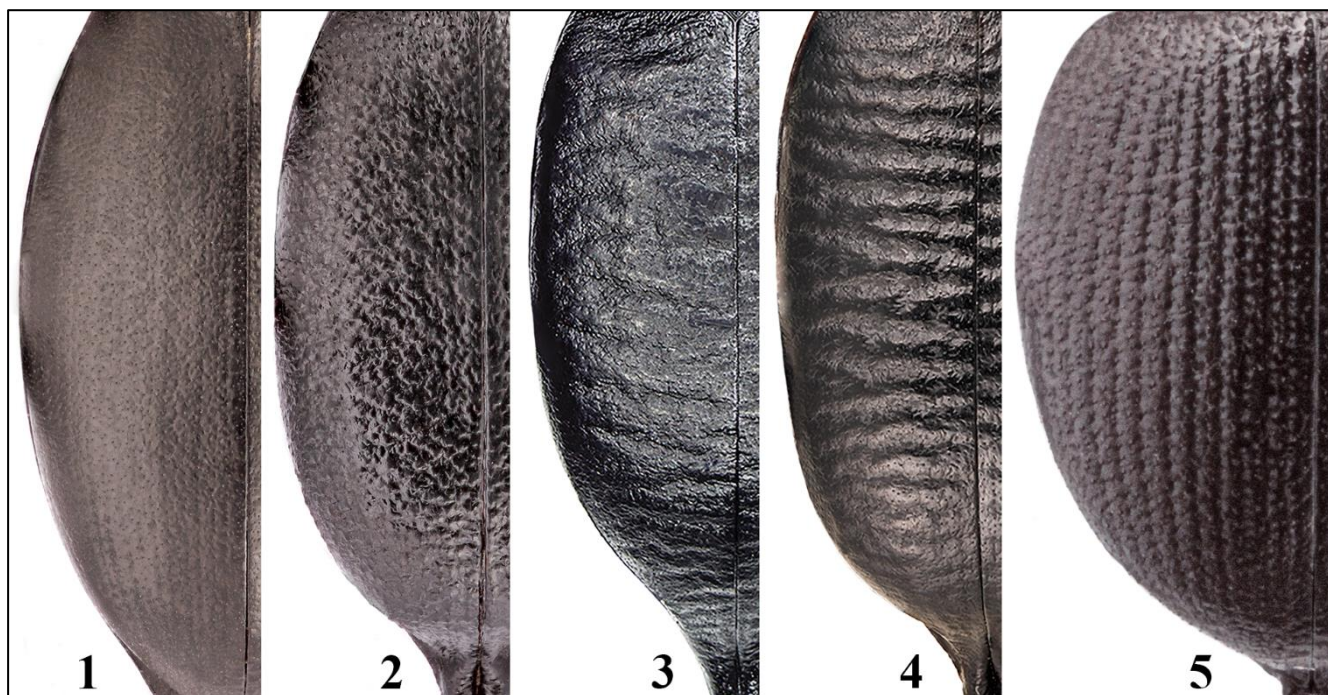


Рисунок 55 – Характер морщинистости надкрылий в подтрибе Blaptina: 1 – едва заметная морщинистость (*Lithoblaps ominosa*), 2 – умеренная морщинистость (*Blaps verrucosa*), 3 – грубая беспорядочная морщинистость (*B. ballioni*), 4 – грубая поперечная морщинистость (*B. transversalis*), 5 – тонкая продольная морщинистость (*B. hiemalis*).

Опушение. Выраженность опушения определяется длиной щетинок и их плотностью (расстоянием между щетинками). Большая часть тела взрослых жуков в подтрибе Blaptina выглядит голой, т.е. щетинки короткие и не видны невооруженным глазом. Длинные щетинки (заметные невооруженному глазу) покрывают антенномеры, грудные стерниты, ноги и абдоминальные вентриты. Некоторые части тела могут иметь значительное (плотное) опушение: виски, нижняя поверхность головы, у ряда видов – абдоминальный вентрит 5.

3.1.6 Половой диморфизм и изменчивость

Половой диморфизм хорошо выражен у большинства видов подтрибы Blaptina и всегда учитывается при построении определительных таблиц и в диагностике видов. Основные признаки полового диморфизма проявляются в форме тела (самцы обычно стройнее, самки – шире и коренастее), строении антенн, ног, абдоминальных вентритов и вершин надкрылий.

При равной длине тела антенны самцов, как правило, длиннее, чем у самок.

У многих видов родов *Blaps*, *Dila*, *Coelocnemodes* и *Dilablaps* самцы отличаются от самок строением ног. Самцы родов *Dila* и *Coelocnemodes* часто имеют более крупные зубцы на передних бедрах. Задние голени самцов некоторых видов рода *Blaps* искривлены или с резким расширением у вершины, при этом голени самок этих видов прямые и равномерно расширяются к вершине. Самцы ряда видов родов *Dila* и *Blaps* имеют сплошные волосяные щеточки на первом (реже – и на втором) про- и мезотарзомерах, у самок эти щеточки всегда отсутствуют.

Абдоминальные вентриты самцов при рассмотрении сбоку обычно немного «вогнуты» вовнутрь и не образуют прямую линию, как у самок. У многих самцов родов *Blaps*, *Lithoblaps* и *Thaumatoblaps* есть медиальное волосяное пятно вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2, а также медиальный бугорок на абдоминальном вентрите 1.

Мукро самцов у представителей родов *Blaps* и *Lithoblaps* чаще всего длиннее, мукро самок значительно короче.

Изменчивость. Географическая и внутривидовая изменчивость в подтрибе *Blaptina* нередко хорошо выражена, что на ранних этапах изучения группы привело к повторным описаниям уже известных широко распространенных видов и ошибкам в классификации. Например, *Blaps lethifera* в разное время был описан 29 раз с предложением разных видовых названий.

Изменчивости подвержены как общие размеры тела, так и пропорции отдельных его частей, форма пронотума и надкрылий, скульптура и пунктировка тела. Даже считающиеся стабильными признаки, такие, как форма парамер, гастральной спикеры и половых протоков самок, могут быть изменчивы, что было показано в ряде публикаций (Ferrer, Fernández, 2008; Chigray, Ivanov, 2020).

3.2 Преимагинальные стадии

3.2.1 Строение личинок

Личинка. Тело удлиненное, параллельностороннее, в последних трех брюшных сегментах немного сужающееся к вершине брюшка (Рисунок 56). В поперечном разрезе тело сильно выпуклое сверху и незначительно – снизу. Окраска тела от светло-желтой до светло-коричневой, обычно с более или менее затемненными «поясками» вдоль заднего края сегментов. Покровы блестящие, в тонких неправильных поперечных морщинах и

редких точках, сильно склеротизованные, как и у других ксерофильных почвообитающих личинок чернотелок (триба Scaurini, а также опатроидные и пимелоидные чернотелки).

Эпикраниум поперечный (его длина вдвое меньше ширины), немного уже переднегруди и незначительно втянут в нее. Скульптура эпикраниума часто выражена отчетливее, чем на остальной поверхности тела. Глазки отсутствуют или слабо развиты в виде глубоко залегающих пигментных пятен за основаниями антенн, редко они хорошо развиты (Скопин, 1960). Генальная поверхность эпикраниума по всей длине с длинными щетинками, иногда распространяющимися и на дорсальную поверхность. Эпистома поперечная, трапецевидная, с двумя парами щетинок. Антенны трехчлениковые, умеренно длинные, третий антенномер короткий и тонкий, в виде небольшого придатка, несущего апикальную щетинку. Лабрум слабо выпуклый, с широко закругленными передними углами и выемчатым передним краем. У середины лабрума расположен поперечный ряд из 4–12 щетинок; дистальная часть лабрума по краям несет группу из 3–25 щетинок; передний край лабрума несет 1–4 пары мелких щетинок. Мандибулы асимметричные, левая крупнее правой. Вершины мандибул спереди двузубчатые, нижний зубец короче верхнего. Внутренние края мандибул с короткой вырезкой в основании резцовой части, с небольшим зубцом перед ней, жевательные лопасти сильно развиты. Мандибулы несут одну пару щетинок у середины и 1–6 щетинок у основания. Дистальный членик максилл не разделен на лопасти, их жевательная поверхность узкая. Максиллярные щупики трехчлениковые, короткие. Субментум с поперечным рядом щетинок в расширенной части, ментум с немногочисленными щетинками в базальной половине, прементум с одной парой щетинок на диске и с одной парой у вершины язычка. Внутренняя поверхность прементума покрыта щетинками, иногда щетинки очень мелкие и тогда поверхность кажется голой. Лабиальные щупики короткие, двухчлениковые.

Тергиты груди и брюшка с продольной срединной полосой и двумя рядами из нескольких (4–6) длинных щетинок вдоль оснований и у середины. Латеральные и вентральные стороны грудных сегментов с длинными негустыми щетинками. Все три пары ног почти одинаковые по длине, покрыты редкими щетинками. Хетотаксия ног может отличаться у разных видов. Передние ноги всегда массивнее средних и задних. Тазики покрыты многочисленными щетинками, более редкими на наружной стороне. Вертлуг с 4–5 короткими шипами у вершины внутренней стороны, расположенными в ряд, такой же ряд из 3–4 шипов и ряда щетинок имеется на внутренней стороне бедра.

Наружная сторона бедра с многочисленными редкими щетинками. Голень с редкими щетинками на наружной стороне и рядом длинных утолщенных щетинок, расположенных в ряд, на внутренней. В основании коготка на внутренней стороне расположены одна щетинка и один шип. Средние и задние ноги значительно тоньше передних, при этом их общее строение и хетотаксия сходны с таковыми передних ног, однако они менее сжаты, короткие толстые шипики на вертлугах и голенях отсутствуют и на их месте расположены утолщенные щетинки.

Брюшные тергиты I–VIII несут по четыре щетинки вдоль заднего и переднего краёв. Задние края тергитов в продольных морщинах. Брюшной стернит I с множеством щетинок вдоль базального края и 1–4 щетинками у вершинных углов, стерниты II–VII несут по одной щетинке у базальных углов и по 3–4 – у передних, стернит VIII несет по одной щетинке у базальных углов и ряд из 4–6 щетинок вдоль переднего края. Плейриты несут по две щетинки. Дыхальца поперечно-овальные, равномерно уменьшающиеся к последней паре.

Брюшной сегмент IX поперечный, различной формы (треугольный, грушевидный, конический), его апикальная часть более или менее загнута кверху и вытянута в терминальный отросток различной степени выраженности. Тергит IX уплощенный, у середины с поперечным рядом из четырех щетинок, его боковые края в апикальной половине несут множество шипиков, расположенных в ряд или беспорядочно. Стернит 9 покрыт множеством мелких щетинок, лопасти подталкивателя в таких же щетинках.

Н.Г. Скопин (1960) выделил четыре морфоэкологические группы личинок, которые в значительной степени соответствуют группировкам взрослых форм:

1. Наиболее примитивные личинки видов рода *Blaps* из групп 9–17 Зайдлица (отдел II Аллара), например, *Blaps caraboides* Allard, 1882, *B. granulata turcomana* Fischer von Waldheim, 1843, *B. transversimulcata* Ballion, 1878 и др. Личинки этих видов приспособлены к рыхлому субстрату, содержащему разлагающуюся древесину (в дуплах деревьев, почве на месте старых пней и т.д.). Характерные особенности строения таких личинок: сегмент брюшка IX треугольный; внешний край тергита брюшка IX с одним рядом коротких шипиков, а его вершина без длинного шиповидного отростка.



Рисунок 56 – Личинка *Blaps halophila*, общий вид: 1 – дорсально, 2 – вентрально, 3 – латерально.

2. Личинки *Blaps* из групп 1–8 Зайдлица (отдел II Аллара), обитающие в более плотных, несыпучих почвах: *Blaps lethifera*, *Blaps evanida* Seidlitz, 1893, *Blaps transversalis* Fischer von Waldheim, 1844, *Blaps pterosticha* Fischer von Waldheim, 1844, *Blaps tenuicauda* Seidlitz, 1893, *Blaps acuminata* Fischer von Waldheim, 1820, *Blaps gibba* Laporte, 1840, *B. holconota* и др. Их характерные особенности строения: верхняя губа с 6–8 короткими щетинками, расположенными в поперечную линию, и двумя симметричными боковыми группами из 5–6 щетинок перед этой линией; шипики на вентральной стороне верхней губы слабо развиты; брюшной сегмент IX округлый; наружный край брюшного тергита IX с одним рядом коротких шипиков, а его вершина с длинным шиповидным отростком и парными шипами. Некоторые виды имеют переходные признаки строения брюшного сегмента IX между первой и второй группами (*Blaps inflexa* Zubkov, 1833, *B. halophila* и *B. mucronata*).

3. Псаммобионтные личинки рода *Lithoblaps* (отдел I Аллара): *L. pruinosa*, *Lithoblaps pinguis* (Allard, 1881), *L. gigas*, *Lithoblaps lusitanica* (Herbst, 1799), *Lithoblaps plana* (Solier, 1848) и др. Характерные особенности строения этих личинок: верхняя губа с двумя поперечными рядами длинных щетинок на дорсальной стороне, причем задний ряд имеет 10–12 длинных щетинок; сегмент брюшка IX треугольный; наружный край брюшного тергита IX с 2–3 линиями из нескольких шипов; вершина брюшного тергита IX без длинного шиповидного отростка.

4. Личинки рода *Dila*, схожие по строению с личинками первой группы (см. выше), но отличающиеся от них меньшими размерами тела и слабо заметными волосками на внутренней поверхности прементума.

3.2.2 Строение куколок

Куколки известны только для нескольких видов подтрибы Blaptina: *Blaps halophila* (Оглоблин, Колобова, 1927), *B. lethifera* (Черней, 2005), *Blaps abbreviata* Ménétriés, 1836 (выведена автором диссертации), *Lithoblaps nefrauensis nefrauensis* (Amari et al., 2022), при этом описана только куколка *Blaps lethifera*. По причине слабой изученности строение куколок не применяется в классификации Blaptina.

Тело куколки блестящее, светлое (Рисунок 57), покрыто множеством коротких щетинок. Наибольшая ширина тела на уровне переднеспинки.



Рисунок 57 – Куколка *Blaps halophila*, общий вид: 1 – вентрально, 2 – дорсально, 3 – латерально.

Голова подогнута на вентральную сторону, сверху не видна. Передний край эпистомы двухвыемчатый, боковые стороны эпистомы прямые. Щеки слабо закругленные. Лабрум с неглубокой выемкой посередине переднего края. Антенны сравнительно длинные, антенномер 11 доходит до брюшного сегмента 1.

Пронотум сильно поперечный, формой сходен с пронотумом имаго. Мезоторакс поперечный, от его боковых сторон отходят зачатки надкрылий, зачатки крыльев крепятся к боковым сторонам метаторакса.

Брюшные тергиты 1–7 с крупными латеральными лопастевидными выростами, несущими на наружной стороне мелкие зубчики, выполняющими защитную функцию (Steiner, 1995; Bouchard, Steiner, 2004). Наружные углы этих выростов вытянуты в крупные шипы. Урогомфы сильно склеротизованы у вершин, покрыты густыми светлыми волосками, несколько расходятся в стороны.

4 КЛАССИФИКАЦИЯ ПОДТРИБЫ BLAPTINI

4.1 Положение трибы Blaptini в системе семейства Tenebrionidae

Триба Blaptini относится к тенебриоидному комплексу чернотелок, для которого характерны следующие особенности строения: ментум не заполняет всю горловую вырезку и основания максилл (*cardo* и *stipes*) лежат открыто; межсегментные мембраны между абдоминальными вентритами 3–5 открыты; брюшные защитные железы хорошо развитые; эдеагус неинвертированный (т.е. базальная и апикальная части в нем расположены дорсально, а пенис – вентрально); прококсальные впадины закрыты внутри и снаружи, мезококсы открыты снаружи (между трохантином и метавентритом, прикрывающим мезококсы снаружи, расположена щель). Для личинок трибы Blaptini характерно то, что расположение щетинок на верхней поверхности мандибул не ограничено только латеральной выпуклостью, как это наблюдается у личинок чернотелок тентириоидного комплекса, а занимает более обширную зону.

Триба Blaptini была установлена У. Личем (Leach, 1815), а ее состав и положение в семействе Tenebrionidae обсуждались множеством авторов. П. Латрей (Latreille, 1817) поместил в эту трибу, помимо рода *Blaps*, ряд неродственных родов *Asida* Latreille, 1802, *Misolampus* Latreille, 1807, *Pedinus* Latreille, 1796. А. Солье (Solier, 1834, 1836) считал, что роды *Asida* и *Pedinus* являются представителями отдельных триб Asidini Fleming, 1821 и Pedinini Eschscholtz, 1829, но при этом он также поместил в трибу Blaptini ряд неродственных родов. В дальнейшем Ж. Лакордер (Lacordaire, 1859) ограничил состав трибы Blaptini девятью родами из различных зоогеографических царств: палеарктическими – *Blaps*, *Dila*, *Leptomorpha*, *Prosodes*, *Tagona*, *Gnaptor*, неарктическими – *Eleodes*, *Embaphion* Say, 1824 и неотропическими – *Nycterinus* Eschscholtz, 1829, а Аллар (Allard, 1890) дополнил этот список палеарктическим родом *Coelocnemodes*.

Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1893) обобщил сведения о составе трибы Blaptini. Он также включал в нее, кроме палеарктических родов *Blaps*, *Dila*, *Coelocnemodes*, *Itagonia* Reitter, 1887, *Gnaptorina* Reitter, 1887, *Asidoblaps* Fairmaire, 1886, *Prosodes*, *Tagona* и *Gnaptor* североамериканские роды *Embaphion*, *Eleodes*, *Trogloderus* J.L. LeConte, 1879, чилийский *Nyctirinus* и южноафриканский *Gonopus* Latreille, 1828. Также Зайдлиц полагал, что палеарктические таксоны *Nalepa* и *Ablapsis* относятся к роду *Prosodes*.

Г. Гебин (Gebien, 1911, 1937) включил в состав трибы Blaptini только палеарктические роды, при этом он считал палеарктический род *Remipedella* Semenov,

1907 близким к трибе Blaptini, но относящимся к отдельной трибе. Гебин сблизил трибу Blaptini с неарктической трибой Eleodini (ныне – триба Amphidorini LeConte, 1862), около 200 видов которой населяют западную и центральную части Северной Америки от крайнего юга Канады на севере до Мексики на юге.

Близкое родство триб Platyscelidini Lacordaire, 1859 и Blaptini допускал З. Касаб (Kaszab, 1940) на основании сходства в строении эпистомы и эпиплевр.

Н. Г. Скопин (1960), после изучения личинок некоторых видов рода *Eleodes* из Калифорнии, сомневался в целесообразности выделения трибы Eleodini, но считал оправданным включение этой группы в трибу Blaptini в качестве подтрибы. Скопин рассматривал виды трибы Eleodini «дериватом блапоидного корня на американском континенте».

С. И. Келейникова (1963) на основании строения личинок объединяла трибы Blaptini, Platyscelidini, Pedinini Eschscholtz, 1829 и Opatrini Brullé, 1832 в одно подсемейство Opatrinae, при этом личинок Blaptini и Platyscelidini, с одной стороны, и личинок Pimeliini Latreille, 1802 и Platyopini Fischer von Waldheim, 1820, с другой, она относил к различным личиночным типам.

А. В. Богачёв (1965) считал, что в родственном отношении триба Blaptini близка к трибам Opatrini и Platyscelidini, а также, по строению взрослых жуков и личинок, к трибе Eleodini. По его мнению, родственные формы из трибы Blaptini, могли проникнуть в Северную Америку и дать начало американским группам Eleodini.

Г. С. Медведев (1960, 1968, 1977, 2001) противопоставлял трибу Blaptini другим трибам чернотелок тентириоидного комплекса (в современной интерпретации – пимелиоидной ветви семейства Tenebrionidae: Pimeliini, Platyopini, Asidini, Leptodini Lacordaire, 1859, Stenosini Schaum, 1859, Erodiini Billberg, 1820, Epitragini Blanchard, 1845, Tentyriini, Adesmiini Lacordaire, 1859 и др.), у которых основания пучков фронтальных мышц гипофаринкса расположены латеральнее пучков фронтальных мышц эпифаринкса. Последняя особенность отмечена и у некоторых чернотелок тенебриоидного комплекса (*Tenebrio molitor* (Linnaeus, 1758), *Diaperis boleti* (Linnaeus, 1758) и *Alphitophagus bifasciatus* (Say, 1824)) (Медведев, 2001). Также Медведев (1960, 1977) указывал, что по строению ротового аппарата трибы Opatrini, Pedinini, Platyscelidini, Blaptini и Eleodini имеют ряд общих черт (например, основания максилл (кардо и стипес) не прикрыты полностью ментумом), однако по строению мышц ротового аппарата триба Blaptini

хорошо отличаются от Eleodini, что рассматривалось им в качестве аргумента для предположения «полной самостоятельности этих групп». Таким образом, Медведевым (1977, 2001) было показано, что трибу Eleodini следует рассматривать эндемичной для Непарктического царства, а большое сходство триб Blaptini и Eleodini следует связывать не только с общим происхождением обеих триб от опатроидных предков, но и обитанием их современных представителей, как и их предков, в сходных условиях.

При этом триба Eleodini, по-видимому, сохраняет как плезиоморфии признаки опатроидных чернотелок в менее измененном виде, а именно: архаичное строение одиночных сенсилл на антеннах (простая структура чувствительных конусов) (Медведев, 1977), сходное с чернотелками лагриоидной ветви; внутренний край эпиплевр надкрылий не имеет утолщенного рубчика; подкоготковая мембрана несет две крепкие щетинки; лопасти яйцеклада снабжены стиллями; субментальная мышца прементума непарная (веерообразная); основания пучков фронтальной мышцы гипофаринкса «расщепляют» пучки фронтальной мышцы эпифаринкса (Медведев, 1960). Медведев (2001) также указывал, что параметры у видов трибы Eleodini несут по дополнительному вентральному отростку, что не свойственно видам трибы Blaptini.

По мнению Медведева (1977), триба Blaptini наиболее близкородственна к опатроидным чернотелкам, которые представляют собой обширный комплекс триб, возможно, находясь в сестринских отношениях с трибой Platyscelidini. У представителей этих двух триб на антенномерах отсутствуют многоконусные сенсиллы, что отличает их от других групп тенебриоидного комплекса. Эта особенность сенсилл антенн характерна и для чернотелок из триб Eleodini, Toxicini и Helopini, которые, как и Blaptini, относятся к тенебриоидному комплексу. Родство трибы Blaptini с опатроидными чернотелками и трибой Platyscelidini подтверждается также строением их ротового аппарата (Медведев, 1960, 2001).

Целый ряд особенностей наружного и внутреннего строения чернотелок трибы Blaptini позволяет рассматривать их как обособленную ветвь семейства Tenebrionidae (Медведев, 2001). От ближайших родственных групп – опатроидных чернотелок и трибы Platyscelidini – триба Blaptini отличается следующим комплексом признаков: подкоготковая мембрана последних члеников лапок без двух щетинок; лопасти яйцеклада (четвертая доля кокситов) без стилей или пучка сенсилл (остатков редуцированных стилей); внутренний край эпиплевр надкрылий образует утолщенный рубчик;

мезэпистерны примыкают на значительном протяжении к внутреннему краю эпиплевр надкрылий и не отделены от них мезэпимерами; субментальная мышца прементума парная; пучки фронтальной мышцы гипофаринкса прикреплены к эпикраниуму внутри от фронтальной мышцы эпифаринкса (Медведев, 1960, 2001).

При оценке родственных отношений триб *Blaptini* и *Platyscelidini* следует учитывать то, что по большинству важнейших характеристик *Platyscelidini* сходны с опатроидными чернотелками (Медведев, 2001; Егоров, 2009). Следует отметить значительное сходство строения эдеагуса у *Blaptini* и *Platyscelidini*, которое определилось, по-видимому, общими тенденциями в преобразовании этого органа и утратой их предками способности к полету и сопутствующим усилением соединения надкрылий по шву. При этом, несмотря на сходство в строении эдеагуса в трибах *Blaptini* и *Platyscelidini*, эти группы отличаются в строении половых путей самок. Медведев (2001) указывал на то, что триба *Blaptini* характеризуется хорошо развитой сперматекой с двумя резервуарами, а непарный яйцевод у ее видов впадает в вагину в ее средней части или у переднего конца, а в трибе *Platyscelidini* место впадения непарного яйцевода в вагину сдвинуто назад к половому отверстию, железа отходит от переднего конца вагины, образуя клапан почти на ее (вагины) поверхности, а собственно сперматека отсутствует. Однако, такое строение половых протоков известно только для рода *Platyscelis* Latreille, 1818, в то время как у большинства других родов трибы *Platyscelidini* сперматека имеется, но общее строение половых протоков отличается от таковых у *Blaptini*: сперматека либо не имеет дополнительных резервуаров, либо имеет только один резервуар (*Microplatyscelis* Kaszab, 1940), при этом проток сперматеки у *Platyscelidini* короткий (Егоров, 2009).

Таким образом, трибы *Blaptini* и *Platyscelidini*, связанные по происхождению с опатроидными чернотелками, существенно разошлись в развитии структур внутреннего и наружного строения. Общие тенденции в развитии полового аппарата самцов, а также то, что обе трибы, по-видимому, формировались в горных районах юга палеарктической Азии, может объясняться тем, что предки этих триб филогенетически разошлись позже, чем с трибой *Eleodini* (Медведев, 2001).

Весьма сходное с трибой *Blaptini* строение генитального аппарата самцов и яйцеклада известно в трибе *Scaurini* (подсемейство *Tenebrioninae*). Яйцеклад последних (в частности, *Scaurus* Fabricius, 1775) несет широкие склеротизованные лопасти

(преобразованная 4-я доля кокситов), стили редуцированы, однако сохраняются сенсиллы в ямках, оставшиеся от стилей (Nabozhenko et al., 2018). Род *Scaurus* включает виды со сравнительно ксероморфным обликом, что прослеживается, в частности, в том, что их мезококсальные впадины замкнуты снаружи мезо- и метавентритами, а мезотрохантин редуцирован. Кроме того, представители Scaurini обладают очень просто устроенными половыми протоками самки (Nabozhenko et al., 2018): их сперматека тонкая и короткая, без резервуаров, железа впадает в сперматеку у основания последней, клапан железы отсутствует, а копулятивная сумка развита.

Недавно полученные данные по чернотелкам, изученным с использованием анализа результатов секвенирования нуклеотидов (Kergoat et al., 2014b), отчасти совпадают с представлениями о родственных отношениях в этом семействе, предложенными после изучения наружного и внутреннего строения. В проведенном указанными авторами анализе использовались и виды трибы Blaptini (12 видов *Lithoblaps* из Западного Средиземноморья и 1 вид *Blaps* из Европы). Однако, авторы получили, по-видимому, некорректную модель вследствие ограниченности материала, использованного для исследований. Так, почти исключительно палеарктическая триба Blaptini оказалась в одном кластере с палеарктическими и австралийскими представителями чернотелок, а также тропическим подсемейством Stenochiinae: (Pedinini + Heleini + Titaenini) + ((Tenebrionini+Blaptini) + Stenochiinae-Cnodalonini).

По представлениям М. Каминьского с соавторами (Kamiński et al., 2021), трибу Blaptini следует сближать с трибами Amphidorini LeConte, 1862 (= Eleodini), Dendarini Mulsant & Rey, 1854, Pedinini, Platynotini, Platyscelidini и Opatrini. Комплекс перечисленных триб на основании молекулярных данных и строения имаго и личинок включен указанными авторами в подсемейство Blaptinae, которое может диагностироваться по следующим структурным особенностям: имаго – антенны лишены сложных (звездчатых) сенсиллярных комплексов («antennae lacking compound/stellate sensoria»); прококсальные впадины закрыты снаружи и изнутри; мембрана между абдоминальными вентритами 3–5 видна; парные брюшные защитные железы хорошо развиты и удлинены; личинки – ноги увеличенные (вследствие приспособления к рытью), а брюшной тергит IX без урогомф. Монофилия подсемейства, предложенная в вышеуказанной публикации, получила подтверждения и дальнейшими исследованиями (Wei, Shi, 2023).

4.2 Положение и состав подтрибы *Blaptina*

Подтриба *Blaptina* является крупнейшей по числу видов в трибе *Blaptini* и включает более 340 видов и подвидов (Nabozhenko, Chigray, 2020, Chigray, Kirejtshuk, 2023).

Первое разделение трибы *Blaptini* на подтрибы предложено Н.Г. Скопиным (1960), который на основании особенностей строения изученных им личинок выделил в ней подтрибы *Blaptina* и *Prosodina*. В подтрибу *Blaptina* Скопин включил роды *Blaps*, *Lithoblaps* и *Dila*, а в подтрибу *Prosodina* – роды *Prosodes*, *Gnaptor* и *Tagona*.

Г.С. Медведев (2000) выделил пять родовых групп *Blaptini* по признакам строения имаго и личинок и составил определительную таблицу для 22 родов трибы. В дальнейшем Медведев (2001, 2007) усовершенствовал систему трибы и выделил в ней пять подтриб: *Blaptina*, *Prosodina*, *Gnaptorinina*, *Gnaptorina* и *Remipedellina*. В подтрибу *Blaptina* Медведев включил сначала восемь родов (Медведев, 2001): *Blaps*, *Nalepa*, *Coelocnemodes*, *Caenoblaps*, *Dilablaps*, *Dila*, *Protoblaps* и *Thaumatoblaps*, а затем девять (Медведев, 2007): вышеперечисленные и *Hoplitoblaps*; в подтрибу *Prosodina* были отнесены два рода: *Prosodes* и *Tagona*; в состав подтрибы *Gnaptorina* – род *Gnaptor*; в подтрибу *Remipedellina* – род *Remipedella*; в состав подтрибы *Gnaptorinina* были включены 11 родов. При этом таксоны *Thaioblaps* и *Neoblaps* Ren & Li, 2001 в указанных работах Медведева не упоминались.

В каталоге жесткокрылых Палеарктики (Löbl et al., 2008) подтриба *Blaptina* представлена 11 родами (*Blaps*, *Nalepa*, *Coelocnemodes*, *Caenoblaps*, *Dilablaps*, *Dila*, *Protoblaps*, *Thaumatoblaps*, *Ablapsis*, *Neoblaps* и *Hoplitoblaps*).

Г. Жень с соавторами (Ren et al., 2016) синонимизировал родовое название *Neoblaps* с *Coelocnemodes*, а для родов *Dila*, *Coelocnemodes* и *Hoplitoblaps* предложил подтрибу *Dilina* на основании наличия у видов одного или двух зубцов на передних бедрах и отсутствии у самцов волосяной щеточки вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Позже сходство подтриб *Dilina* и *Blaptina* обсуждалось автором диссертации с соавторами (Chigray, 2019; Chigray et al., 2019), и название *Dilina* было синонимизировано с *Blaptina* на основании следующих аргументов:

1. В упомянутой монографии китайские виды трибы *Blaptini* были проанализированы на основе 30 признаков (Ren et al., 2016: Fig. 13) и разделены на три «ветви», соответствующие подтрибам *Prosodina*, *Blaptina* и *Gnaptorinina*. При этом, как видно из предложенной в этой публикации кладограммы, роды *Coelocnemodes*, *Dila* и

Hoplitoblaps не могут быть выделены в отдельную трибу, а должны быть оставлены в составе подтрибы *Blaptina*. Также в этой кладограмме род *Thaumatooblaps* сближается не с родом *Blaps*, а с родами *Coelocnemodes*, *Dila* и *Hoplitoblaps*, несмотря на наличие у самцов *Thaumatooblaps* щетки волосков на абдоминальных вентритах; таксон *Ablapsis* (ныне подрод в роде *Blaps*) значительно удален в кладограмме от рода *Blaps*, что едва ли соответствует действительности. Кроме того, вторая кладограмма для трибы *Blaptini*, предложенная в этой же работе и построенная на основании признаков строения защитных брюшных желез, показывает совершенно иные ветвления для родов трибы *Blaptini*, чем первая: подтриба *Gnaptorinina* представлена как полифилетический таксон, а род *Thaumatooblaps* сильно удален в кладограмме как от рода *Dila*, так и от рода *Blaps*, тогда как *Thaumatooblaps* и *Blaps* определенно близкородственны. Очевидно, такие результаты связаны с методологически некорректным использованием кладистического метода (недостаточное число признаков, взятых для построения данной кладограммы).

2. Единственный представитель рода *Hoplitoblaps*, *H. Fallaciosa*, остался не изученным авторами вышеуказанной монографии (Ren et al., 2016) (по личному сообщению первого автора), а для матрицы, подготовленной для дальнейшего получения кладограммы, и для определительной таблицы использовались признаки, взятые из первоописания этого вида, что позволяет допускать некорректные интерпретации состояний некоторых признаков.

3. Строение гениталий самцов и самок, а также половых протоков самок у видов подтрибы *Dilina* обнаруживает сходство с таковыми у некоторых представителей подтрибы *Blaptina* (виды из родов *Blaps* и *Thaiooblaps*). Например, для видов рода *Coelocnemodes* (*Dilina*) характерной особенностью строения половых протоков самок является наличие трех резервуаров, что также встречается у *Thaiooblaps* (*Blaptina*), но не у видов рода *Dila* (*Dilina*). При этом протоки некоторых *Dila* схожи с протоками некоторых видов *Blaps*.

4. На близкое родство родов *Blaps* и *Dila* указывает и сходство в строении их личинок. Н.Г. Скопин (1960) указал, что личинки рода *Dila* строением и хетотаксией верхней губы и брюшного сегмента IX наиболее сходны с личинками рода *Blaps* из 9–17-й групп Зайдлица (II отдел Аллара).

С преждевременностью выделения подтрибы *Dilina* согласились и китайские исследователи (Li et al., 2023), указавшие, что «монофилия подтрибы *Dilina* не подтверждается имеющимися филогенетическими данными».

Таким образом, к выходу второго (последнего) издания каталога жесткокрылых Палеарктики подтриба *Blaptina* включала 11 родов: 10 палеарктических и афротропических (*Ablapsis*, *Blaps*, *Nalepa*, *Coelocnemodes*, *Dilablaps*, *Dila*, *Protoblaps*, *Thaumatoblaps*, *Hoplitoblaps* и *Medvedevia*) и один индо-малайский род (*Thaioblaps*) (Nabozhenko, Chigray, 2020).

П. Бушар с соавторами (Bouchard et al., 2021) включил в подтрибу *Blaptina* дополнительно еще четыре родовых таксона (*Caraboblaps* Bauer, 1921, *Periblaps* Bauer, 1921, *Protoblaps* Bauer, 1921 и *Holoblaps* Bauer, 1921) и предложил замещающее название для родового названия *Protoblaps* G.S. Medvedev, 1998 (non Bauer, 1921) – *Medvedevoblaps* Bouchard et Bousquet, 2021. В результате общее количество родов в подтрибе *Blaptina* возросло до 15. Также указанными авторами название подрода *Prosoblapsia* (род *Blaps*) было синонимизировано с *Genoblaps* Bauer, 1921.

Недавно автором диссертации предложена новая классификация подтрибы *Blaptina* (Chigray, Kirejtshuk, 2023), включающая 11 родов: *Blaps*, *Coelocnemodes*, *Dila*, *Dilablaps*, *Hoplitoblaps*, *Lithoblaps*, *Medvedevia*, *Medvedevoblaps*, *Nalepa*, *Thaioblaps* и *Thaumatoblaps*. В составе рода *Blaps* выделяется четыре подрода: *Ablapsis*, *Arenoblaps*, *Blaps* и *Dineria*. В последней работе удалось разрешить значительную часть таксономических противоречий, хотя возможны дальнейшие изменения этой классификации после ревизий некоторых видов и групп видов родов *Blaps* и *Lithoblaps*. Обоснование новой классификации приводится ниже.

4.3 Положение и состав таксонов *Blaps* и *Lithoblaps*

Род *Blaps* Fabricius, 1775 является крупнейшим в трибе *Blaptini* и включает, согласно принятой здесь интерпретации (Chigray, Kirejtshuk, 2023), более 200 палеарктических видов, относимых к четырем под родам (*Blaps sensu stricto*, *Arenoblaps* G.S. Medvedev, 1999, *Dineria* Motschulsky, 1860 и *Ablapsis* Reitter, 1887).

Э. Аллар (Allard, 1880, 1881a, 1881b, 1882) включил в трибу «*Blapsides*» шесть родов из Восточного полушария (*Tagona*, *Gnaptor*, *Blaps*, *Prosodes*, *Dila* и *Leptomorpha*) и два из Западного (*Eleodes* и *Nycterinus*). Также Аллар (Allard, 1881a) ревизовал состав рода

Blaps: понизил ранг некоторых родовых таксонов Мочульского (*Uroblaps*, *Lithoblaps*, *Rhizoblaps*, *Blapisa*, *Platyblaps*, *Blapimorpha*, *Dineria* и *Agroblaps*) до подродов рода *Blaps*, выделил в составе последнего новый подрод (*Leptocolena*) и разделил *Blaps* на два отдела («première» и «deuxième») по строению подкоготковой пластинки. У видов первого отдела подкоготковая пластинка острая на вершине, у второго – широко закругленная или прямая.

Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1893) внес изменения в систему Аллара и выделил несколько групп в каждом из двух предложенных последним автором отделов: 11 групп в первом отделе и 17 групп во втором. Отделы, выделенные Алларом, как показали дальнейшие исследования, в определенной мере отражают родственные отношения, в то время как группы, предложенные Зайдлицем внутри каждого из отделов Аллара, в основном объединяют виды, которые часто не обнаруживают явного родства.

В системе А. Бауэра (Bauer, 1921) род *Blaps* разделен на два подрода («Untergattungen»): продвинутый («höchstentwickelten») подрод *Blaps*, соответствующий отделу I Аллара, и более архаичный («untere Stufe») подрод *Protoblaps*, соответствующий отделу II Аллара. В каждый из этих подродов Бауэр включил несколько групп видов («Artengruppen» или «inferioren Untergattung») со следующими названиями: *Periblaps*, *Notoblaps* и *Holoblaps* в подрод *Blaps sensu* Bauer и *Leptomorpha*, *Genoblaps*, *Blapidurus* Bauer, 1921, *Mesoblaps* Bauer, 1921 и т.д. в подрод *Protoblaps sensu* Bauer. Г. Кольбе (Kolbe, 1928) признал систему рода *Blaps*, предложенную Бауэром и добавил в ее состав еще несколько видовых групп с названиями, напоминающими названия родовой группы (т.е. написанные с прописной буквы: *Opisthoblaps* Kolbe, 1928, *Tracheloblaps* Kolbe, 1928, *Sceloblaps* Kolbe, 1928). Некоторые подродовые названия, выделенные Кольбе (Kolbe, 1928), в дальнейшем были синонимизированы (Nabozhenko, Chigray, 2020). Но названия некоторых видовых групп («Artengruppen») и «подродов второго порядка, или низших подродов» («inferioren Untergattung») из работ Бауэра (Bauer, 1921) и Кольбе (Kolbe, 1928) пригодны согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (МКЗН, 2004). Они не подпадают под понятие «совокупность видов», подразумевающее написание названия со строчной буквы (статья 6.2), и вследствие этого соответствуют статье 6.1 МКЗН, в которой указано, что подроды должны иметь отдельные названия и начинаться с прописной буквы.

Н.Г. Скопин (1960) на основании изучения личинок трибы *Blaptini* восстановил род *Lithoblaps*, полностью соответствующий отделу I Аллара. Скопин показал, что личинки этой группы существенно отличаются от остальных *Blaps* и даже от других родов подтрибы *Blaptina*. Однако мнение Скопина не нашло поддержки среди коллег: А.В. Богачёв (1965) и Г.С. Медведев (2001) интерпретировали *Lithoblaps* как подрод в составе рода *Blaps*. При этом Медведев сделал некоторые рекомендации авторам раздела по трибе *Blaptini* в первой редакции вышеуказанного каталога жесткокрылых Палеарктики (Löbl et al., 2008) и предложил оставить только четыре подрода в составе *Blaps*: номинативный, *Arenoblaps*, *Dineria* и *Prosoblapsia*. В следующем издании этого каталога подродовой состав рода *Blaps* остался неизменным (Nabozhenko, Chigray, 2020).

Филогенетическая (кладогенетическая) модель для подтрибы *Blaptina*, построенная на основе морфологических признаков в основном средиземноморских представителей рода *Blaps* (Condamine et al., 2011), в общих чертах совпадает с «филогенетической» моделью, полученной на основе генетических маркеров (Kergoat et al., 2014a), в которой род *Blaps* разделен на две клады: *Blaps sensu stricto* + «Mediterranean *Blaps*» («Mediterranean *Blaps*» = отдел Аллара I = *Lithoblaps*). В моделях, построенных на основании матриц, включающих как морфологические признаки, так и молекулярные маркеры, род *Blaps* также распадается на две монофилетичные ветви: *Blaps sensu stricto* + «Mediterranean *Blaps*» (Condamine et al., 2013), либо триба *Blaptini* распадается на две крупные ветви: *Blaps sensu stricto* + [((*Gnaptorina*) + (*Prosodes*) + *Gnaptor*) + («Mediterranean *Blaps*»)] (Soldati et al., 2017).

О.Л. Крыжановский (1965) на основе фауногенетических реконструкций фауны Средней Азии предположил, что формирование трибы *Blaptini* произошло в палеогене, а дальнейшая ее дифференциация протекала в неогене. Ф. Кондамин с соавторами (Condamine et al., 2013) в своей «филогенетической» модели для средиземноморских групп рода *Blaps* показал раннее обособление ветви *Blaps sensu stricto* и ветви «Mediterranean *Blaps*», допуская появление обеих ветвей не позднее раннего олигоцена.

Таким образом, анализ структурных и молекулярных признаков видов подтрибы *Blaptina* выявил, что таксон *Lithoblaps* отчетливо и сопоставимо обособлен от всех остальных родовых таксонов подтрибы, в том числе и рода *Blaps*, включающего подроды *Blaps*, *Arenoblaps*, *Dineria* и *Ablapsis*, поэтому в последней интерпретации классификации подтрибы (Chigray, Kirejtshuk, 2023) было предложено рассматривать *Lithoblaps* и *Blaps* в

качестве самостоятельных родов, отличающихся друг от друга следующими особенностями строения:

Blaps. Имаго. Вершинные антенномеры (8–11) длинные, их общая длина больше длины антенномеров 6–7 в 1.4–2.5 раза. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца гладкие. Подкоготковая пластина на вершине прямая или широко закругленная, прямоугольной или трапецевидной формы. Личинка. Наружная поверхность лабрума с поперечным рядом из 6–8 коротких щетинок и впереди от него с двумя симметричными боковыми группами по 5–6 щетинок. Наружный край брюшного тергита IX с одним рядом коротких шипиков. Вершина брюшного тергита IX с длинным шиповидным выростом и парными шипиками.

Lithoblaps. Имаго. Вершинные антенномеры (8–11) короткие, их общая длина равна длине антенномеров 6–7 или больше ее в 1.1–1.2 раза. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца зубчатые. Подкоготковая пластина на вершине острая или узко закругленная, треугольной или копьевидной формы. Личинка. Наружная поверхность лабрума с поперечной группой из 10–12 щетинок и спереди от нее с рядом из 17–24 длинных щетинок. Наружный край брюшного тергита IX с 2–3 рядами многочисленных шипиков. Вершина брюшного тергита IX без длинного шиповидного выроста.

4.4 Положение некоторых подродовых таксонов А. Бауэра (Bauer, 1921)

Caraboblaps Bauer, 1921. П. Бушар с соавторами (Bouchard et al., 2021) отметил, что этот таксон описан до 1931 г. и является валидным согласно статье 12.1 МКЗН. Впоследствии ни один вид дополнительно не был включен в этот подрод. А. Бауэр (Bauer, 1921) включил в состав *Caraboblaps* виды рода *Blaps* с полностью видимыми сверху боковыми краями надкрылий, тонкими антеннами, четким мукро и отсутствием у самцов волосистой щеточки вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Также упоминается, что виды этой группы распространены в «Туркестане, Бухаре и Астрабаде» (Bauer, 1921). Поскольку вид *Blaps scabiosa* соответствует диагнозу *Caraboblaps* (Nabozhenko et al., 2019), он был обозначен типовым видом таксона (Chigray, Kirejtshuk, 2023). В результате была предложена синонимия названий *Blaps* Fabricius, 1775 и *Caraboblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

С таксоном *Periblaps* Bauer, 1921 была та же номенклатурная проблема, что и с *Caraboblaps* (Bouchard et al., 2021). Бауэр (Bauer, 1921) включил эту «Artengruppen» в подрод *Blaps* sensu Bauer, который здесь интерпретируется как самостоятельный род *Lithoblaps*. Он отметил, что в состав *Periblaps* входят восемь видов из Месопотамии, Аравии, Египта, Нубии и Алжира. Бауэр упомянул лишь один четкий диагностический признак для *Periblaps*: сравнительно короткий мукро надкрылий. Поэтому в качестве типового вида *Periblaps* был обозначен *Blaps nitens* Laporte, 1840 (= *Lithoblaps nitens*) из Алжира и Туниса, имеющий короткий мукро. Вследствие этого обозначения предложена синонимия названий *Lithoblaps* Motschulsky, 1860 и *Periblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

Таксон *Holoblaps* Bauer, 1921 оказался в такой же номенклатурной ситуации, что *Periblaps* и *Caraboblaps* (Bouchard et al., 2021). Бауэр (Bauer, 1921) включил эту «Artengruppen» в подрод *Blaps* sensu Bauer и отметил, что в состав *Holoblaps* вошли виды из «Бухары, Туркмении, Туркестана и Баку». Бауэр указал только один более или менее отчетливый диагностический признак для *Holoblaps*: очень длинный мукро. Этим признаком обладают многие виды из Средней Азии, но поскольку из Баку известен только один вид с очень длинным мукро – *Blaps ominosa* (= *Lithoblaps ominosa*), то он был обозначен типовым для *Holoblaps*, и в соответствии с этим обозначением была предложена синонимия названий *Lithoblaps* Motschulsky 1860 и *Holoblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

4.5 Положение и состав таксонов *Ablapsis*, *Protoblaps*, *Genoblaps* и *Prosoblapsia*

Ablapsis Reitter, 1887. Различные мнения существовали по поводу положения в системе подтрибы Blaptina таксона *Ablapsis* Reitter, 1887. Э. Рейттер (Reitter, 1887) описал его в качестве подрода рода *Blaps*, но позже придал ему родовой статус (Reitter, 1893). Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1893) полагал, что *Ablapsis* следует включить в род *Prosodes*. Г.С. Медведев (2000, 2001) указывал (без номенклатурных актов), что *Ablapsis* следует включить в состав рода *Blaps* в ранге подрода и поместить в его состав ряд видов из подрода *Prosoblapsia* Skopin et Kaszab, 1978.

В публикации по китайским видам подтрибы Blaptina (Li et al., 2023) *Ablapsis compressipes* в кладограмме находится в составе рода *Blaps*, причем рядом с *Blaps brevis*

Ren & Wang, 2001 и *Blaps apicecostata* Blair, 1922, т.е. с видами, относимыми к подроду *Prosoblapsia*.

Типовой вид таксона *Ablapsis* действительно очень похож на представителей подрода *Blaps sensu stricto* формой тела и хетотаксией антенномеров, формой переднеспинки, строением бедер, шпор, щеточек на нижней стороне протарзомеров, формой подкоготковой пластины и строением сперматеки. Однако строение эдеагуса у *Ablapsis compressipes* отличается от такового у видов подрода *Blaps sensu stricto*: параметры меньшего размера относительно фаллобазы, полностью разделены швом и изогнуты на дорсальную сторону (Рисунок 58). Такая форма эдеагуса характерна для видов подрода *Prosoblapsia*, в том числе для типового вида последнего (*Leptocolena allardiana* Reitter, 1889). Таким образом, подтверждается мнение Г.С. Медведева: таксон *Ablapsis* следует рассматривать в ранге подрода в роде *Blaps* (Chigray, Kirejtshuk, 2023).



Рисунок 58 – Эдеагусы представителей рода *Blaps* из подрода *Ablapsis*: 1–3 – *B. (A.) compressipes*, 4–6 – *B. (A.) allardiana allardiana*, 7 – *B. (A.) berezowskii*, 8–9 – *B. (A.) tentyrioides (=socio)*, 1, 4, 8 – дорсально, 2, 5 – вентрально, 3, 6, 7, 9 – латерально.

Protoblaps Bauer, 1921. Бауэр в предложенном им подроде *Protoblaps* (род *Blaps*) выделял 17 видовых групп, в основном без указания входящих в них видов. Поскольку семь видов явно отнесены автором в этот подрод (*Blaps prolongata* Fairmaire, 1887, *Blaps glabrata* Seidlitz, 1893, *Blaps emoda* Allard, 1881, *Blaps crassicornis* Fairmaire, 1891, *Blaps*

rugulipennis Fairmaire, 1891, *B. chinensis* и *B. tentyrioides*), то один из них, *B. tentyrioides*, обозначен типовым видом подрода *Protoblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

Genoblaps Bauer, 1921. Видовая группа *Genoblaps* предложена Бауэром (Bauer, 1921), для которой Бушар с соавторами (Bouchard et al., 2021) в качестве типового вида обозначил *Blaps tentyrioides* Seidlitz, 1893 (= *Blaps socia* Seidlitz, 1893). Таким образом, таксоны *Protoblaps* Bauer, 1921 и *Genoblaps*, Bauer, 1921 были синонимизированы как имеющие один и тот же типовой вид (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

Prosoblapsia Skopin et Kaszab, 1978. Подрод *Prosoblapsia* предложен Н.Г. Скопиным и З. Касабом (Skopin, Kaszab, 1978) с указанием в его диагнозе 4 признаков для самцов и 12 признаков для обоих полов. Однако некоторые из этих признаков присутствуют у одних видов *Prosoblapsia*, но отсутствуют у других (например, сплошные щеточки волосков на протарзомерах), а некоторые признаки не уникальны для *Prosoblapsia* (широко закругленная подкоготковая пластина). Наиболее четкими диагностическими признаками *Prosoblapsia* являются загнутые вверх и полностью разделенные швом параметры, схожие с параметрами *Ablapsis*. В итоге на основании всего вышеизложенного была предложена следующая синонимия: *Ablapsis* Reitter, 1887 = *Protoblaps* Bauer, 1921 = *Genoblaps* Bauer, 1921 = *Prosoblapsia* Skopin et Kaszab, 1978 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

4.6 Положение и состав таксонов *Caenoblaps* и *Dila*

Род *Caenoblaps* König, 1906 ранее включал пять видов, распространенных в Восточной Анатолии, в Закавказье (Западная Грузия), на Северном Кавказе (Дагестан) и в Северном Иране (Эльбурс). Этот род выделен Ю. Кёнигом (König, 1906) для анатолийско-кавказского вида *Caenoblaps difformis*. А. Шустер (Schuster, 1920, 1928) ревизовал его, добавив три новых вида и составив определительную таблицу для входящих в него видов. Позднее Г.С. Медведев и Г.М. Абдурахманов (1984) описали *Dila daghestanica* G.S. Medvedev et Abdurachmanov, 1984, однако это название в дальнейшем было синонимизировано с *Caenoblaps baeckmanni* (Абдурахманов, Медведев, 1994). Обзор кавказских видов рода *Caenoblaps* опубликован Г.М. Абдурахмановым и М.В. Набоженко (2011).

Род *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 ранее включал 15 видов, распространенных в горных районах Юго-Восточной Турции, Ирака, Ирана и Центральной Азии (Тянь-

Шань, Памиро-Алай, Западные Гималаи и Тибет) (Löbl et al., 2008; Ren et al., 2016). Последняя ревизия рода, включавшего в то время семь видов, была сделана Э. Рейттером (Reitter, 1900). Позже было описано еще несколько видов из Ирана (Reitter, 1909; Schuster, 1914), с Западных Гималаев (Blair, 1913), из Средней Азии (Семенов, Богачёв, 1940), Афганистана (Kaszab, 1960, 1970) и Китая (Ren, Li, 2001; Ren et al., 2016; Li et al., 2023). Некоторые фаунистические данные по иранским видам рода *Dila* были опубликованы В. Кюнельтом (Kühnelt, 1957) и Р. Гриммом (Grimm, 2015), а по биологии и распространению типового вида рода *Dila laevicollis* – Н.Г. Скопиным (1961, 1968).

Г.С. Медведев (2000, 2001) объединил в одну «родовую группу» роды *Caenoblaps*, *Dila*, *Coelocnemodes* и *Dilablaps* на основании наличия у видов перечисленных родов одного или двух зубцов на внутренней стороне передних бедер. Однако монотипичный род *Hoplitoblaps* с одним зубцом на переднем бедре его типового вида (Ren, Li, 2001; Medvedev, 2007) не был включен в эту «родовую группу». Роды *Coelocnemodes* и *Dilablaps* имеют четкие признаки, которые можно признать диагностическими и хорошо отличающими эти таксоны от *Dila*: у видов рода *Coelocnemodes* сенсиллы на антенномерах утолщенные, самцы имеют два зубца на внутренней стороне передних бедер, а у единственного вида рода *Dilablaps* – *D. paradoxa* – длинный мукро и сильно изогнутые S-образно задние голени. Роды *Coelocnemodes* и *Dilablaps* также отличаются от *Dila* строением гениталий самцов и самок и строением половых протоков последних.

Вместе с тем существенных различий между *Caenoblaps* и *Dila* не удалось обнаружить. По мнению Г.С. Медведева и О. Меркла (Медведев, 2000; Medvedev, Merkl, 2002), представители рода *Caenoblaps* отличаются от видов рода *Dila* более широким телом, уплощенными (отогнутыми) боковыми сторонами переднеспинки, надкрыльями без продольных борозд и строением антенномера 7, который такой же ширины или только немного шире (у *Caenoblaps*) или значительно шире (у *Dila*), чем антенномер 8. Однако изменчивость этих признаков не позволяет считать эти таксоны достаточно обособленными родами. Так, *Caenoblaps baeckmanni* и *C. kulzeri* Schuster, 1928 не имеют уплощенных (отогнутых) боковых сторон переднеспинки. Первый вид обладает узким телом (в результате чего появилось синонимичное название этого вида – *Dila daghestanica* (Медведев, Абдурахманов, 1984)), а таксон *Dila transversecordata* Reitter, 1899 из Турции не отличается формой тела от других «широкотелых» видов *Caenoblaps*. Кроме того, только у некоторых азиатских видов рода *Dila* антенномер 7 отчетливо шире 8-го.

Строение гениталий самцов и самок, а также половых протоков самок *Caenoblaps* и *Dila* сходно (Медведев, 2001; Chigray et al., 2019), и оба рода несколько отличаются от других близких родов строением этих структур. Это стало причиной синонимизации названий *Dila* и *Caenoblaps* (Chigray et al., 2019).

4.7 Родовой состав подтрибы *Blaptina*

В соответствии с предложенной системой подтрибы *Blaptina* ее родовой и подродовой состав приведен ниже (Таблица 1).

Таблица 1 – Родовой состав подтрибы *Blaptina*

Подтриба	Род	Подрод
Blaptina	<i>Blaps</i>	<i>Ablapsis</i>
		<i>Arenoblaps</i>
		<i>Blaps</i>
		<i>Dineria</i>
	<i>Coelocnemodes</i>	
	<i>Dila</i>	
	<i>Dilablaps</i>	
	<i>Hoplitoblaps</i>	
	<i>Lithoblaps</i>	
	<i>Medvedevia</i>	
	<i>Medvedevoblaps</i>	
	<i>Nalepa</i>	
	<i>Thaiblaps</i>	
	<i>Thaumatooblaps</i>	

4.8 Диагнозы подтрибы *Blaptina* и входящих в нее родов

4.8.1 Диагноз подтрибы *Blaptina*

Имаго. Антенны вершинами явственно заходят за передний край переднеспинки. Антенномер 7 часто шире 8-го. Внутренняя поверхность бедер самца может нести один или два зубца или тупоугольных выступа, чаще расположенных на передних бедрах, реже – на средних и задних. Мезо- и метатарзомеры не уплощены с боков. Подкоготковая пластинка на вершине может быть широко закругленной или острой. Вершинный скат

надкрылий в средней части гладкий, без острых бугорков. Вершина надкрылий часто вытянута в виде хвостовидного отростка (mucro). Эпиплевры надкрылий отделены от остальной их части четким острым кантом. Брюшко самца часто с щеткой волосков вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Базальная часть эдеагуса не образует боковых вершинных лопастей. Вершинные лопасти яйцеклада (кокситы) относительно длинные, их длина в 1.5–2.3 раза превышает ширину. Лопасты яйцеклада покрыты слабозаметными щетинками, выглядят почти голыми.

Личинки. Фронтальные швы простые (не раздвоенные на передних концах). Задний край темени без щетинистого гребня. Наружная поверхность верхней губы с линейным расположением щетинок.

4.8.2 Морфологическая обособленность подтрибы *Blaptina*

Триба *Blaptini* включает пять подтриб: *Blaptina* Latreille, 1817, *Prosodina* Skopin, 1960, *Gnaptorina* G.S. Medvedev, 2001, *Gnaptorinina* G.S. Medvedev, 2001 и *Remipedellina* Semenov, 1906, при этом подтриба *Blaptina* отличается от остальных подтриб рядом четких признаков:

От подтрибы *Prosodina*:

- мезо- и метатарзомеры *Prosodina* сжаты с боков, а мезо- и метатарзомеры *Blaptina* не сжаты с боков;
- базальная часть эдеагуса *Prosodina* часто несёт вершинные боковые лопасти, базальная часть эдеагуса *Blaptina* всегда без вершинных боковых лопастей;
- парапрокты и лопасти яйцеклада *Prosodina* удлинённые, парапрокты и лопасти яйцеклада *Blaptina* чаще умеренно длинные.

От подтрибы *Gnaptorina*:

- метатарзомеры *Gnaptorina* сжаты с боков, метатарзомеры *Blaptina* не сжаты с боков;
- передние голени самок *Gnaptorina* с одной крупной шпорой, передние голени самок *Blaptina* с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по размеру.

От подтрибы *Remipedellina*:

- тело у видов *Remipedellina* небольшое, длина 6–9 мм, тело *Blaptina* крупнее, длина самых мелких представителей от 11 мм;
- мезо- и метатарзомеры *Remipedellina* уплощены с боков, мезо- и метатарзомеры *Blaptina* не сжаты с боков;

- вершинный скат надкрылий *Remipedellina* с двумя бугорками у середины, вершинный скат надкрылий *Blaptina* гладкий;
- эпиплевры надкрылий *Remipedellina* гладкие, их наружный край сглажен, наружный край эпиплевр надкрылий *Blaptina* с острым кантом;
- антенны *Remipedellina* короткие, вершинами едва достигают переднего края переднеспинки, антенны *Blaptina* длиннее, вершинами явственно заходят за передний край переднеспинки, достигая ее середины, основания или основания надкрылий.

От подтрибы *Gnaptorinina*:

- тело у видов подтрибы *Blaptina* крупнее (от 11–15 до 46 мм), а у видов подтрибы *Gnaptorinina* значительно меньше (размеры самых крупных представителей *Gnaptorinina* не превышают самых маленьких представителей *Blaptina*);
- вершинная часть яйцеклада (кокситы) *Blaptina* относительно длинная, ее длина в 1.5–2.3 раза превышает ширину, вершинная часть яйцеклада (кокситы) *Gnaptorinina* короткая, ее длина в 1.1–1.4 раза превышает ширину;
- лопасти яйцеклада *Blaptina* покрыты короткими слабозаметными щетинками, обычно выглядят голыми, лопасти яйцеклада у *Gnaptorinina* густо покрыты хорошо заметными щетинками.

4.8.3 Диагноз рода *Blaps*

Вершинные антенномеры (8–11) длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 1.4–2.5. Сенсиллы на вершинных антенномерах не утолщенные. Седьмой антенномер часто шире шестого. Антенны от коротких (антенномер 11 не достигает середины переднеспинки) до очень длинных (антенномер 9 достигает основания переднеспинки). Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка поперечная или квадратная, все ее края окаймлены. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 узкие (расстояние между средними тазиками в 1.3–2.1 раза меньше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками в 1.8–2.2 раза меньше их поперечного диаметра). Мукро часто присутствует, обычно длиннее у самцов. Брюшко самца часто несет волосяное пятно вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2, иногда пятно отсутствует. Верхний и нижний края сгибаемой поверхности передних бедер без зубцов, иногда зубец может быть выражен (*Blaps femoralis* Fischer von Waldheim, 1844)

или присутствует небольшой киль. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца гладкие. Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине. Вентральная сторона протарзомеров самца без волосяной щеточки или с небольшой щеточкой на базальной половине протарзомеров 1–2 и мезотарзомера 1. Подкоготковая пластина прямая или широко закругленная на вершине, прямоугольной или трапецевидной формы. Половые протоки с двумя резервуарами.

4.8.4 Диагноз рода *Coelocnemodes*

Вершинные антенномеры (8–11) длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 1.85 раз. Сенсиллы на вершинных антенномерах утолщенные. Седьмой антенномер незначительно шире шестого. Антенны умеренно длинные, антенномер 11 заходит за середину переднеспинки, но не достигает ее основания. Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка поперечная или квадратная, все ее края окаймлены. Межтазиковый отросток мезовентрита узкий (расстояние между средними тазиками в 1.9 раза меньше их поперечного диаметра), межтазиковый отросток брюшного вентрита 1 умеренно широкий (расстояние между задними тазиками в 1.2 раза меньше их поперечного диаметра). Мукро короткий, слабо обособленный от остальной части надкрылий. Брюшко самца без волосяного пятна вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Верхний и нижний края сгибаемой поверхности передних бедер самца с двумя крупными зубцами, у самок только один некрупный зубец на верхнем крае. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца гладкие. Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине. Нижняя сторона протарзомеров самца без волосяной щеточки или с небольшой щеточкой на базальной половине протарзомеров 1–2 и мезотарзомера 1. Подкоготковая пластина прямая или широко закругленная на вершине, прямоугольной или трапецевидной формы. Половые протоки с тремя резервуарами.

4.8.5 Диагноз рода *Dila*

Вершинные антенномеры (8–11) умеренно длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 1.3 раза. Сенсиллы на вершинных антенномерах не

утолщенные. Седьмой антенномер равен по размеру шестому или незначительно его крупнее. Антенны длинные (антенномер 11 достигает базальной четверти переднеспинки, но не заходит за нее) или очень длинные (антенномер 10 заходит за основание переднеспинки). Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка поперечная или квадратная, все ее края окаймлены. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 узкие (расстояние между средними тазиками в 1.65–1.85 раза меньше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками в 2 раза меньше их поперечного диаметра). Мукро чаще отсутствует, если выражен, то короткий, слабо обособлен от остальной части надкрылий). Брюшко самца без волосяного пятна вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Верхний край сгибающей поверхности передних бедер самцов и самок практически всегда с острым зубцом или крупным килем. Края сгибающей стороны средних и задних бедер самца гладкие. Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине. Нижняя сторона протарзомеров самца без волосяной щеточки или с небольшой щеточкой на базальной половине протарзомеров 1–2 и мезотарзомера 1. Подкоготковая пластина прямая или широко закругленная на вершине, прямоугольной или трапецевидной формы. Половые протоки с двумя резервуарами.

4.8.6 Диагноз рода *Dilablaps*

Вершинные антенномеры (8–11) умеренно длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 1.3 раза. Сенсиллы на вершинных антенномерах не утолщенные. Седьмой антенномер лишь незначительно шире шестого. Антенны длинные, антенномер 11 почти достигает основания переднеспинки. Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка поперечная, все ее края окаймлены. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 узкие (расстояние между средними тазиками в 2 раза меньше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками в 2.1 раза меньше их поперечного диаметра). Мукро хорошо выражен. Брюшко самца без волосяного пятна вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Верхний край сгибающей поверхности передних бедер самцов и самок с крупным острым зубцом. Края сгибающей стороны средних и задних бедер самца гладкие. Передние голени на

вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине. Нижняя сторона протарзомера 1 у самца с волосяной щеточкой у основания. Подкоготковая пластина прямая или широко закругленная на вершине, прямоугольной или трапецевидной формы. Половые протоки с двумя резервуарами.

4.8.7 Диагноз рода *Hoplitoblaps*

Составлен по первоописанию (Fairmaire, 1888). Тело овально-продолговатое, выпуклое, от темно-коричневого до черного. Пунктировка головы густая. Антенны не достигают основания переднегруди, антенномер 10 поперечный, антенномер 11 – грушевидный. Переднеспинка квадратная, слабо выпуклая, вдоль основания слабо уплощенная (отогнутая), ее боковые края параллельносторонние. Пунктировка переднеспинки мелкая, густая. Наибольшая ширина надкрылий у середины, надкрылья широко закругленные на вершине, покрыты зернами и морщинами. Боковой край надкрылий дорсально не виден у середины. Передние бедра самца с зубцом. Длина тела 17 мм. Формой тела и пунктировкой схож с *Blaps rugosa*.

4.8.8 Диагноз рода *Lithoblaps*

Вершинные антенномеры (8–11) короткие, их общая длина равна таковой антенномеров 6–7 или больше ее в 1.1–1.2 раза. Сенсиллы на вершинных антенномерах не утолщенные. Седьмой антенномер незначительно шире шестого. Антенны от умеренно длинных (антенномер 11 достигает базальной трети переднеспинки) до длинных (антенномер 10 заходит за основание переднеспинки). Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка поперечная, все ее края окаймлены. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 узкие (расстояние между средними тазиками в 1.6–1.9 раза меньше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками в 1.8–1.95 раза меньше их поперечного диаметра). Мукро часто хорошо выражен, реже – отсутствует или выражен в виде двух обособленных заостренных выростов. Брюшко самца часто с волосяным пятном вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2, иногда пятно отсутствует. Края сгибаемой стороны передних бедер без зубцов, угловидных выступов или крупных килей. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца зубчатые. Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от

друга по длине. Нижняя сторона протарзомеров самца без волосяной щеточки. Подкоготковая пластина острая или узко закругленная на вершине, треугольной или копьевидной формы. Половые протоки с двумя резервуарами.

4.8.9 Диагноз рода *Medvedevia*

Вершинные антенномеры (8–11) умеренно длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 1.35 раза. Сенсиллы на вершинных антенномерах не утолщенные. Седьмой антенномер немного длиннее шестого, но не шире его. Антенны очень длинные (антенномер 7 достигает основания переднеспинки, но не заходит за нее). Ментум крупный, закрывает основание лабиальных щупиков, а также часть кардо и стипеса. Переднеспинка поперечная, все ее края не окаймлены. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 широкие (расстояние между средними тазиками в 1.1 раза больше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками почти равно диаметру самих тазиков). Мукро выражен, короткий, четкий. Брюшко без волосяного пятна вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Верхний и нижний края сгибаемой стороны передних бедер без зубцов или угловидных выступов. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца гладкие. Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине. Нижняя сторона протарзомеров самца без волосяной щеточки. Подкоготковая пластина широко закругленная на вершине. Половые протоки с двумя резервуарами.

4.8.10 Диагноз рода *Medvedevoblaps*

Вершинные антенномеры (8–11) умеренно длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 1.2 раза. Сенсиллы на вершинных антенномерах не утолщенные. Седьмой антенномер немного длиннее шестого, но не шире его. Антенны очень длинные, седьмой антенномер наполовину заходит за основание переднеспинки. Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка поперечная, тонко окаймленная. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 узкие (расстояние между средними тазиками в 1.5 раза меньше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками в 1.7 раза меньше их поперечного диаметра). Мукро не выражен. Брюшко без волосяного пятна вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Верхний и нижний края

сгибательной стороны передних бедер без зубцов или угловидных выступов. Края сгибательной стороны средних и задних бедер самца с некрупными «зубцами». Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине. У самца нижняя поверхность протарзомеров 1–3 в апикальной половине и мезотарзомера 1 в апикальной трети с густой волосяной щеточкой. Подкоготковая пластина широко закругленная на вершине. Половые протоки с двумя резервуарами.

4.8.11 Диагноз рода *Nalepa*

Вершинные антенномеры (8–11) длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 1.7 раз. Сенсиллы на вершинных антенномерах не утолщенные. Седьмой антенномер незначительно крупнее шестого. Антенны умеренно длинные, антенномер 11 достигает базальной четверти переднеспинки, но не достигает основания. Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка поперечная, тонко окаймленная. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 узкие (расстояние между средними тазиками в 2.2 раза меньше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками в 1.8 раза меньше их поперечного диаметра). Мукро не выражен. Брюшко самца без волосяного пятна вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Верхний и нижний края сгибательной стороны передних бедер без зубцов или угловидных выступов. Края сгибательной стороны средних и задних бедер самца гладкие. Передние голени на вершине с двумя шпорами, внутренняя шпора значительно крупнее наружной. У самцов нижняя сторона протарзомеров 1–2 и мезотарзомера 1 с небольшой густой волосяной щеточкой. Подкоготковая пластина широко закругленная на вершине. Половые протоки с двумя резервуарами.

4.8.12 Диагноз рода *Thaioblaps*

Вершинные антенномеры (8–11) умеренно длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 1.22 раза. Сенсиллы на вершинных антенномерах не утолщенные. Седьмой антенномер формой и размерами почти не отличается от шестого. Антенны умеренно длинные, антенномер 11 достигает основания переднеспинки, но не заходит за него. Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка поперечная, окаймленная. Межтазиковые отростки

мезовентрита и брюшного вентрита 1 узкие (расстояние между средними тазиками в 1.8 раза меньше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками в 1.4 раза меньше их поперечного диаметра). Брюшко самца без волосяного пятна вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Верхний край сгибаемой стороны передних бедер с крупным зубцом. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца гладкие. Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине. У самцов нижняя сторона тарзомеров без волосяной щеточки. Подкоготковая пластина широко закругленная на вершине. Половые протоки с тремя резервуарами.

4.8.13 Диагноз рода *Thaumatoblaps*

Вершинные антенномеры (8–11) длинные, их общая длина больше таковой антенномеров 6–7 в 2.2 раза. Сенсиллы на вершинных антенномерах не утолщенные. Седьмой антенномер значительно крупнее шестого. Антенны короткие, антенномер 11 едва достигает середины переднеспинки. Ментум не закрывает основание лабиальных щупиков, кардо и стипес полностью открыты. Переднеспинка продольная, прямоугольная, тонко окаймленная. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 узкие (расстояние между средними тазиками в 1.5 раза меньше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками в 1.8 раза меньше их поперечного диаметра). Брюшко самца с волосяным пятном вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Верхний и нижний края сгибаемой стороны передних бедер без зубцов или угловидных выступов. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца гладкие. Передние голени на вершине с одной крупной шпорой. У самцов нижняя сторона тарзомеров без волосяной щеточки. Подкоготковая пластина широко закругленная на вершине. Половые протоки с двумя резервуарами.

4.9 Обособленность таксонов родового ранга в подтрибе *Blaptina*

Blaps. Мукро часто хорошо выражен. Брюшко самца часто с волосяным пятном вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2.

Coelocnemes. Сенсиллы на вершинных антенномерах утолщенные. Верхний и нижний края сгибаемой поверхности передних бедер самца с двумя крупными

зубцами, у самок только один некрупный зубец на верхнем крае. Половые протоки с тремя резервуарами.

Dila. Верхний край сгибательной поверхности передних бедер самцов и самок практически всегда с острым зубцом или крупным килем.

Dilablaps. Верхний край сгибательной поверхности передних бедер самцов и самок с крупным острым зубцом.

Hoplitoblaps. Передние бедра самца с зубцом. Надкрылья покрыты зернами и морщинами.

Lithoblaps. Вершинные антенномеры (8–11) короткие, их общая длина равна таковой антенномеров 6–7 или больше в ее в 1.1–1.2 раза. Края сгибательной стороны средних и задних бедер самца зубчатые. Подкоготковая пластина острая или узко закругленная на вершине, треугольной или копьевидной формы.

Medvedevia. Антенны очень длинные (антенномер 7 достигает основания переднеспинки, но не заходит за нее). Ментум крупный, закрывает основание лабиальных щупиков, а также часть кардо и стипеса. Переднеспинка поперечная, все ее края не окаймлены. Межтазиковые отростки мезовентрита и брюшного вентрита 1 широкие (расстояние между средними тазиками в 1.1 раза больше их поперечного диаметра, расстояние между задними тазиками почти равно диаметру самих тазиков).

Medvedevoblaps. У самца нижняя поверхность протарзомеров 1–3 в апикальной половине и мезотарзомера 1 в апикальной трети с густой волосистой щеточкой.

Nalepa. Передние голени на вершине с двумя шпорами, внутренняя шпора значительно крупнее наружной.

Thaioblaps. Половые протоки с тремя резервуарами.

Thaumatoblaps. Антенны короткие, антенномер 11 едва достигает середины переднеспинки. Переднеспинка продольная, прямоугольная. Передние голени на вершине с одной крупной шпорой.

5 БИОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОДТРИБЫ BLAPTINA

Большая часть опубликованных работ, посвященных подтрибе *Blaptina*, в основном затрагивает вопросы морфологии, таксономии и фаунистики. В ряде статей обсуждаются экологические особенности, характерные представителям подтрибы, но лишь частично (Оглоблин, Колобова, 1927; Медведев, 2001; Черней, 2005). Специальных публикаций, посвященных биологии и экологии видов подтрибы, в настоящее время практически нет. В данной главе сделана попытка обобщить информацию по биологии, экологии и распространению представителей подтрибы *Blaptina* и дополнить ее своими наблюдениями.

5.1. Биотопическая приуроченность и биология

Экологические группы в подтрибе *Blaptina* по отношению к влажности и ландшафтам. По отношению к влажности среды обитания чернотелок трибы *Blaptina* можно разделить на три основные группы: мезофилы, ксерофилы и мезоксерофилы.

К первой группе относятся лесные виды (некоторые виды рода *Dila*), по-видимому, являющиеся наиболее архаичными представителями подтрибы. Для взрослых жуков этой группы характерно наиболее генерализованное строение тела и многих органов, в том числе генитальных аппаратов самцов и самок, что, скорее всего, свидетельствует о том, что предки *Blaptini* были лесными видами. К мезоксерофилам относятся виды, обитающие в местах с неустойчивой влажностью, например в условиях альпийской и субальпийской зон. К этой группе относятся некоторые виды рода *Dila*, *Blaps variolaris* и пр.

Большинство представителей подтрибы является ксерофилами, т.е. жуки населяют аридные и субаридные ландшафты (полупустыни, пустыни, степи, горные степи и ксерофитные редколесья), поэтому у них наиболее выражены структурные адаптации к обитанию в аридном климате. Несмотря на ксерофильность *Blaptina*, группа сохранила ряд признаков, которые говорят о невозможности обитания в экстрааридных условиях (как виды триб *Pimeliini*, *Tentyriini* и др.), например, хорошо развитые мембранозные образования в ротовом аппарате и между брюшными вентритами 3–5 (Медведев, 1959).

Суточная активность и жизненные формы. Большинство взрослых жуков подтрибы *Blaptina* ведет сумеречный и ночной образ жизни, что позволяет им избегать дневных высоких температур и таким образом приспособливаться к обитанию в аридном

климате. Даже у «дневных» видов (например, *Blaps parvicollis*) суточная активность приходится на раннее утро.

В качестве дневного укрытия виды подтрибы *Blaptina* используют норы других животных (ботрофилы) (*Blaps verrucosa*, *Lithoblaps pruinosa*), пещеры и трещины в каменистом субстрате (троглофилы) (*Lithoblaps ominosa*, *L. taeniolata* и *Blaps mortisaga*), некоторые виды находят укрытия у корней деревьев (*Dila difformis*) или закапываются в песок (псаммофилы). Некоторые ботро- и троглофилы ведут синантропный образ жизни, поселяясь в подвалах и развалинах человеческих жилищ (*Blaps mortisaga*, *B. caucasica*).

Трофические связи. Трибу *Blaptini* в целом можно разделить на две трофические группы: широкие (неспециализированные) фитофаги (герби- и дендрофаги) и широкие фитосапрофаги (герби-, дендро- и детритофаги). При этом как герби-, так и дендрофаги являются, вероятно, филлофагами (потребителями листьев).

Как по литературным данным, так и по нашим наблюдениям, чернотелки подтрибы *Blaptina* являются фитосапрофагами. Весной, когда начинается активная вегетация растений, взрослые жуки питаются зелеными частями растений и накапливают необходимые питательные вещества. Когда же растительность засыхает, они переходят на питание сухими частями растений, иногда – остатками мертвых животных (в основном членистоногих). Такой способ питания позволяет существенно увеличить продолжительность жизни имаго, которая может достигать нескольких лет. Например, некоторые виды рода *Blaps* живут до девяти лет (Оглоблин, Колобова, 1927).

Размножение. Самки видов подтрибы *Blaptina* откладывают яйца в почву. Если почва недостаточно влажная, жуки зарываются в нее и откладывают яйца на глубине с приемлемой влажностью, например, *Blaps lethifera* может зарываться для откладки яиц на глубину до 20 см. Перезимовавшие самки видов рода *Blaps* начинают откладывать яйца через 2–3 недели после выхода, тогда как молодые самки, вышедшие из куколки, – несколько позже. За одно лето самка может отложить до 300 яиц (Оглоблин, Колобова, 1927).

Экология личинок и куколок. Личинки подтрибы *Blaptina* чаще встречаются в жилых и нежилых норах, в приземных дуплах, у корней, в рыхлом субстрате, насыщенном органикой. Пищей им служат подземные мягкие части растений, растительные остатки, гнилая древесина. Без пищи крупные личинки могут прожить 2–3

недели. Личинки хорошо переносят сухость почвы, при этом не перенося высокую влажность (Оглоблин, Колобова, 1927).

Продолжительность развития личинки до окукливания у видов рода *Blaps* обычно составляет один или два года. За несколько месяцев до окукливания личинки практически перестают питаться. Последние несколько дней до окукливания они находятся неподвижно в предварительно подготовленной подземной камере. Стадия куколки длится около двух недель.

5.2 Общее распространение подтрибы *Blaptina*

В диссертации принято деление суши на семь основных биогеографических царств: Палеарктическое, Индо-Малайское, Афротропическое, Неарктическое, Неотропическое, Австралийское и Антарктическое. Для Палеарктики используется деление, предложенное А.Ф. Емельяновым (1974, 2018).

Ареал подтрибы *Blaptina* включает первые три из вышеуказанных регионов (Рисунок 63). Наибольшее число видов встречается в Палеарктике, от атлантического побережья Европы до Японии и Тайваня. Северная граница ареала подтрибы проходит через Ирландию, Шотландию, юг Скандинавского полуострова, южную Финляндию до Санкт-Петербурга, затем поворачивает на юго-восток к Москве и далее до Самары, огибает с юга Уральские горы. В Сибири представители подтрибы распространены на севере до Омска, Томска, Красноярска и Канска. В Забайкалье они проникают до северо-восточного побережья Байкала. В Монголии виды *Blaptina* распространены почти до крайнего востока (Медведев, 1990), в Китае – до районов, расположенных к северу от Пекина. В Японии, на островах Хонсю, Сикоку и Кюсю, а также на Тайване обитает *Blaps japonensis*, представленный и в фауне континентального Китая (Медведев, 2001).

В Северной Африке виды подтрибы *Blaptina* распространены на юг до южной границы Сахары и севера Сомали, а в Передней Азии на юге достигают Йемена, Омана, южных пределов Ирана, Пакистана и Афганистана. В Южной Азии ареал подтрибы включает Гималаи, Тибет, север Таиланда.

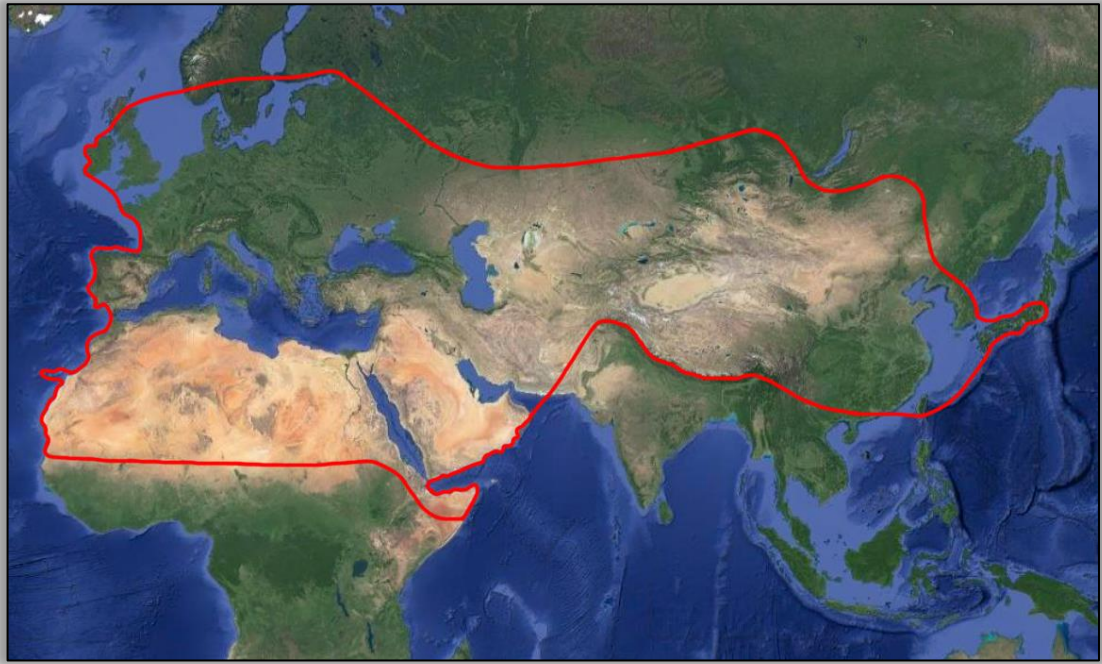


Рисунок 63 – Ареал подтрибы *Blaptina*.

5.3 Географическое распространение родов

Blaps. Ареал многочисленных видов этого рода почти полностью совпадает с ареалом подтрибы. Большая часть видов обитает в восточной части ареала подтрибы.

Coelocnemodes. Несколько видов этого рода обитает в провинции Юньнань в Юго-Западном Китае, один вид указан для Пакистана.

Dila. Представители этого рода обитают в Турции, России (Дагестан), Грузии, Иране, Туркменистане, Казахстане, Кыргызстане, Таджикистане, Узбекистане, Афганистане, Пакистане и Китае (Тибетский автономный округ и Синьцзянь)

Dilablaps. Единственный представитель рода обитает в Таджикистане.

Hoplitoblaps. Единственный представитель рода обитает в провинция Юньнань в Юго-Западном Китае.

Lithoblaps. Ареал рода в основном совпадает с ареалом подтрибы, однако большая часть видов рода обитает в западной половине ареала подтрибы на восток до Восточного Ирана и Таджикистана.

Medvedevia. Единственный представитель рода обитает в Восточном Афганистане.

Medvedevoblaps. Единственный представитель рода обитает в провинции Сычуань в Юго-Западном Китае.

Nalepa. Несколько видов этого небольшого рода обитает в провинциях Сычуань, Ганьсу и в Тибетском автономном округе Китая.

Thaioblaps. Единственный представитель рода обитает в Северном Таиланде.

Thaumatooblaps. Два представителя этого рода обитают в Юго-Восточном Казахстане и на северо-западе Китая (Синьцзян).

5.4 Фауна подтрибы *Blaptina* различных биогеографических регионов

При анализе ареалов таксоны с неясным систематическим положением не учитывались.

Палеарктическое царство. В Палеарктике подтриба *Blaptina* представлена 10 родами (*Blaps*, *Coelocnemodes*, *Dila*, *Dilablaps*, *Hoplitoblaps*, *Lithoblaps*, *Medvedevia*, *Medvedevoblaps*, *Nalepa*, *Thaumatooblaps*), включающими 334 вида и подвида (Таблица 2). Большая их часть распространена в Сетийской пустынной области, меньшая – в Гесперийской, Европейской, Скифской и Стенопейской областях. Небольшое количество видов обитает в Евросибирской и Ортрийской областях. В Циркумполярной области представители подтрибы *Blaptina* отсутствуют (Таблица 3).

Афротропическое царство. В Афротропиках подтриба *Blaptina* представлена 10 видами из родов *Lithoblaps* и *Blaps*. При этом род *Lithoblaps* (8 видов) обитает на юге Аравийского полуострова и в Африке, а *Blaps* (2 вида) – только на Аравийском полуострове.

Индо-Малайское царство наиболее бедно по числу видов подтрибы *Blaptina* – в нем известны два вида из родов *Blaps* и *Lithoblaps* (наличие обоих видов – спорно) и один из рода *Thaioblaps*.

Таблица 2 – Обилие таксонов подтрибы *Blaptina* в различных биогеографических царствах (ПЛА – Палеарктическое, АФТ – Афротропическое, ИНД-М – Индо-Малайское).

Роды	Общее число видов и подвидов	ПЛА	АФТ	ИНД-М
<i>Blaps</i>	206	202	3	<i>rhynchoptera?</i>
<i>Coelocnemodes</i>	5	5	–	–
<i>Dila</i>	23	23	–	–
<i>Dilablaps</i>	1	1	–	–
<i>Hoplitoblaps</i>	1	1	–	–
<i>Lithoblaps</i>	100	91	8	<i>orientalis?</i>
<i>Medvedevia</i>	1	1	–	–
<i>Medvedevoblaps</i>	1	1	–	–
<i>Nalepa</i>	7	7	–	–
<i>Thaioblaps</i>	1	–	–	1
<i>Thaumatoblaps</i>	2	2	–	–
Итого	348	334	11	3

Таблица 3 – Особенности географического распространения родов подтрибы *Blaptina* в различных биогеографических областях Палеарктики.

Роды	Гесперийская	Сетийская	Ортрийская	Стенопейская	Скифская	Евросибирская	Европейская	Циркумполярная
<i>Blaps</i>	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Coelocnemodes</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Dila</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Dilablaps</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Hoplitoblaps</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Lithoblaps</i>	+	+	?	-	-	-	+	-
<i>Medvedevia</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Medvedevoblaps</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Nalepa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Thaumatoblaps</i>	-	+	-	-	-	-	-	-

5.5 Особенности распространения подродов рода *Blaps* и рода *Lithoblaps*

Подрод *Ablapsis*. Полностью палеарктическая группа, ее большая часть (13 видов) характерна для Сетийской области, шесть видов имеют сетийско-ортрийский ареал и один – евросибирско-скифский.

Подрод *Arenoblaps*. Единственный представитель подрода, *Blaps hiemalis*, известен из Приаральской подпровинции Сетийской области.

Подрод *Blaps*. Три вида из подрода *Blaps* обитают в Афротропическом царстве и один вид – в Индо-Малайском. Остальные 202 вида и подвида распространены в Палеарктике, при этом 109 из них характерны только для Сетийской области, 12 имеют ортрийско-сетийский ареал, 12 – гесперийский, 6 – гесперийско-сетийский, 5 – скифско-сетийский. Такие области, как Евросибирская, Европейская, Стенопейская, Ортрийская, Скифская, а также переходные между ними, характеризуются небольшим количеством видов подтрибы Blaptina.

Подрод *Dineria*. Широко распространенный типовой вид этого подрода – *Blaps halophila* обитает в нескольких областях: Гесперийской, Европейской, Скифской и Сетийской (между 40-й и 50-й параллелью от Восточной Европы до Западного Казахстана). Второй представитель подрода, *Blaps lar* (Bogatchev, 1947), встречается в Сетийской области и имеет северотуркестано-ферганский тип ареала.

Род *Lithoblaps*. Четыре вида этого рода обитают в Афротропическом царстве, для еще четырех характерен афро-палеарктический ареал. Остальные виды обитают в Палеарктике, при этом девять видов имеют гесперийский ареал, 51 вид – гесперийско-сетийский, 25 видов обитают в Сетийской области. Для нескольких видов характерен европейско-гесперийский или европейско-сетийский ареал.

5.6 Эндемизм

В настоящей работе отнесение видов к эндемикам осуществлялось на основе изучения коллекционных материалов, частично – на основе литературных данных о распространении, содержащихся в каталогах (Löbl et al., 2008, Nabozhenko, Chigray, 2020), частично – на основе информации из первоописаний таксонов, в ряде случаев – из собственных полевых исследований автора. Некоторые виды считаются предположительными эндемиками по причине недостаточной изученности географического распространения. При отнесении к потенциальным эндемикам

оценивались имеющиеся сведения о распространении, вероятность их неполноты, а также учитывались возможности расширения ареала того или иного вида. Так, *Blaps menetriesiana* Bogatchev, 1948 рассматривается как предположительный эндемик Апшеронского полуострова, *Blaps glazunovi* Semenov & Bogatchev, 1936 – эндемик горной системы Эльбурс, *Lithoblaps ferganica* (Bogatchev, 1959) – эндемик долины р. Араван в Ферганской долине и т.д.

Количество эндемиков среди видов подтрибы Blaptina значительно: на 348 видов и подвигов приходится 194 эндемика (около 55%) (Рисунок 64). При этом в роде *Blaps* – 100 эндемиков из 206 видов, в *Lithoblaps* – 57 из 100, в *Dila* – 18 из 24 видов, а в небольших по количеству видов родах (*Coelocnemodes*, *Nalepa* *Dilablaps*, *Hoplitoblaps*, *Medvedevia*, *Medvedevoblaps*, *Thaioblaps* и *Thaumatoblaps*) все виды являются эндемичными.

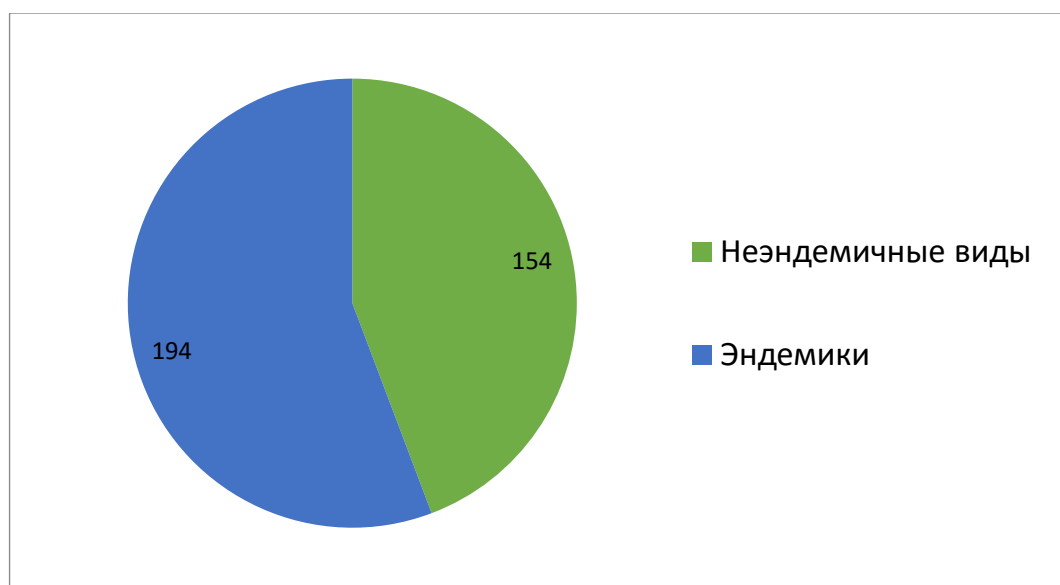


Рисунок 64 – Соотношение возможных эндемичных и неэндемичных видов в подтрибе Blaptina.

5.7 Общие выводы по распространению подтрибы Blaptina

Большая часть таксонов подтрибы (около 96%) обитает в Палеарктике, некоторые (около 4%) встречаются в Афротропическом и Индо-Малайском царствах. В Палеарктике большая часть таксонов имеет сетийский или гесперийско-сетийский ареалы.

Значительное таксономическое разнообразие таксонов как видового, так и родового рангов наблюдается в горных и пустынных районах Средней Азии и Китая, меньшее – на Ближнем и Среднем Востоке, в европейской части России и Европе. При этом, видовое разнообразие рода *Lithoblaps* значительно больше в западной половине

ареала подтрибы *Blaptina* (Северная Африка и Южная Европа), а видовое разнообразие рода *Blaps* – в восточной половине ареала подтрибы.

Исторические реконструкции для фауногенеза подтрибы *Blaptina* еще не сделаны, но учитывая идеи, выдвинутые О.Л. Крыжановским (1965) и Ф. Кондамином с соавторами (Condamine et al., 2013) (см. выше 4.3 «Обзор систематических представлений о таксонах *Blaps* и *Lithoblaps*»), и принимая во внимание данные о современном распространении подтрибы *Blaptina*, можно предложить предварительную и очень общую гипотезу фауногенеза подтрибы. Появление этой группы и все этапы ее филогенеза, по-видимому, проходили на территориях вокруг Тетиса в течение кайнозоя. Ф. Кондамин с соавторами (Condamine et al., 2013) допускает возможность возникновения подтрибы до раннего олигоцена, хотя в контексте общего фауногенеза наземной биоты это должно было произойти, скорее всего, в эоцене, если не в палеоцене. Все этапы филогенеза подтрибы сопряжены с геологическими и климатическими изменениями, происходившими на обширной территории, которая традиционно понимается как Древнее Средиземье. Особенно важные факторы филогенеза подтрибы, по-видимому, следует определять процессами орогенеза и общей аридизацией (усилением континентальности) этой огромной территории. В диверсификации подтрибы *Blaptina* должна прослеживаться, в частности, динамика формирования горных систем, связанных со Средиземноморьем, пустынных и горных областей Ближнего и Среднего Востока, а также Средней и Центральной Азии. Эта гипотеза будет развиваться в ходе дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Чернотелки подтрибы *Blaptina* исследуется с XVIII века, поэтому о группе накоплено достаточно много сведений. Однако, на ранних этапах исследований основанием для описания видов являлись преимущественно форма тела и признаки полового диморфизма, поэтому классификация подтрибы долгое время оставалась противоречивой. Таким образом, актуальность исследования обусловлена недостаточной изученностью наружного и внутреннего строения представителей подтрибы *Blaptina* и противоречивостью классификации группы.

После детального сравнительно-морфологического изучения различных органов имаго и личинок выявлены признаки, имеющие важное значение для диагностики и классификации. У взрослых жуков наибольшее значение имеют признаки строения антенн, ментума, переднеспинки, ног (бедер, голеней и подкоготковых пластин), мукро, волосистой щетки вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2, а также признаки строения гениталий самцов (фаллобаза и парамеры) и самок (яйцеклады), половых протоков самок, а у личинок – детали строения головы и брюшного сегмента IX.

Анализ морфологических и молекулярных признаков видов подтрибы *Blaptina* показал, что таксон *Lithoblaps* отчетливо и сопоставимо обособлен от всех остальных таксонов подтрибы, имеющих ранг рода. Поэтому предложено считать таксоны *Lithoblaps* и *Blaps*, самостоятельными родами.

Существенных различий в наружном строении между представителями родов *Caenoblaps* и *Dila* обнаружить не удалось. Строение гениталий самцов и самок, а также половых протоков самок видов, включенных в эти таксоны, сходно. Поэтому была предложена синонимия названий *Dila* и *Caenoblaps*. Название *Dilina* было синонимизировано с *Blaptina* ввиду отсутствия надежного хиатуса между группами, для которых предложены эти названия.

Для таксонов *Caraboblaps*, *Periblaps*, *Holoblaps* и *Protoblaps*, предложенных А. Бауэром (Bauer, 1921) обозначены типовые виды, что позволило установить следующие синонимы: *Blaps* Fabricius, 1775 = *Caraboblaps* Bauer, 1921, *Lithoblaps* Motschulsky, 1860 = *Periblaps* Bauer, 1921, *Lithoblaps* Motschulsky 1860 = *Holoblaps* Bauer, 1921, *Protoblaps* Bauer, 1921 = *Genoblaps*, Bauer, 1921.

Наиболее значимыми диагностическими признаками подрода *Prosoblapsia* sensu Skorin et Kaszab считаются загнутые вверх и полностью разделенные швом парамеры,

обнаруживающие значительное сходство с параметрами видов, из подрода *Ablapsis*. Это позволяет рассматривать таксон *Ablapsis* в ранге подрода в роде *Blaps* и установить следующую синонимию: *Ablapsis* Reitter, 1887 = *Protoblaps* Bauer, 1921 = *Genoblaps* Bauer, 1921 = *Prosoblapsia* Skopin et Kaszab, 1978.

В результате всех указанных таксономических изменений в подтрибу *Blaptina* включены 11 родов и более 340 видов. Разработаны определительные таблицы для родов подтрибы *Blaptina* и видов рода *Blaps* Восточной Европы, России, Кавказа, Западного, Центрального и Южного Казахстана, а также определительные таблицы для видов рода *Dila* Кавказа, Турции и сопредельных территорий Ирана. Составлен систематический список видов мировой фауны подтрибы *Blaptina*, включающий более 340 видов и подвидов.

Дальнейшие исследования чернотелок подтрибы *Blaptina* должны способствовать подготовке ревизии родов *Blaps* и *Lithoblaps*, разработке их подродовой структуры, а также выяснению филогенетических отношений между видами, включенными в эти роды.

ВЫВОДЫ

1. На основе анализа признаков наружного и внутреннего строения имаго и личинок выявлены основные трансформации морфологических структур представителей подтрибы *Blaptina*, затрагивающие у имаго строение антенн, ментума, переднеспинки, бедер, голеней, подкоготковых пластин, мукро, волосяной щетки вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2, а также гениталий самцов (фаллобаза и парамеры) и самок (яйцеклады), половых протоков самок, а у личинок – строение головы и брюшного сегмента IX.

2. Изучение строения и морфофункциональности различных структур половых аппаратов самцов и самок показало, что для диагностики и построения классификации большое значение у самцов имеет строение парамер и гастральной спикеры, у самок – строение яйцеклада и половых протоков. Для кавказских представителей родов *Blaps* и *Lithoblaps* выделены пять морфотипов половых протоков и четыре морфотипа яйцекладов. Строение яйцекладов в некоторой степени обнаруживает корреляции с особенностями субстрата, в который самки откладывают яйца.

3. На основе сравнительно-морфологического анализа выполнена таксономическая ревизия надвидовых таксонов подтрибы *Blaptina*. В результате один род (*Medvedevia*) описан как новый; таксон *Lithoblaps* восстановлен в ранге рода; таксон *Ablapsis*, имеющий различные трактовки в прежних классификациях, рассматривается в ранге подрода рода *Blaps*; предложена следующая синонимия: название *Caraboblaps* принимается младшим синонимом *Blaps*, названия *Periblaps* и *Holoblaps* – младшими синонимами *Lithoblaps*, названия *Protoblaps*, *Genoblaps* и *Prosoblapsia* – младшими синонимами *Ablapsis*, название *Caenoblaps* – младшим синонимом *Dila*, а название *Dilina* – младшим синонимом *Blaptina*. В подтрибу *Blaptina* включены 11 родов: *Blaps*, *Lithoblaps*, *Dila*, *Coelocnemodes*, *Dilablaps*, *Hoplitoblaps*, *Medvedevia*, *Nalepa*, *Medvedevoblaps*, *Thaumatoblaps* и *Thaioblaps*. В составе рода *Blaps* выделяются четыре подрода: *Ablapsis*, *Arenoblaps*, *Blaps* и *Dineria*. Составлен систематический список видов мировой фауны подтрибы *Blaptina*, включающий более 340 видов и подвидов, из которых 11 описаны автором диссертации как новые для науки.

4. Использование признаков как наружного, так и внутреннего строения представителей подтрибы *Blaptina* позволило разработать новые оригинальные определительные таблицы для надвидовых таксонов подтрибы, а также для видов из России и Восточной Европы. Впервые составлены определительные таблицы как для самцов, так и для самок.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Чиграй, И.А. Новый вид рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) из Западной Турции / И.А. Чиграй, М.В. Набоженко, Б. Кескин // Вестник Южного научного центра. – 2015а. – Т. 11, вып. 2. – С. 63–65.
2. Чиграй, И.А. Морфологическое разнообразие и распространение *Blaps scabriuscula* Ménétriés, 1832 (Coleoptera: Tenebrionidae) / И.А. Чиграй, Г.М. Абдурахманов, М.В. Набоженко, В.Ю. Шматко // Юг России: экология, развитие. – 2015б. – Т. 10, вып. 4. – С. 59–68.
3. Chigray, I.A. On *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Western Kazakhstan with description of a new species from Tyuleniy Archipelago (Caspian Sea) / I.A. Chigray, G.M. Abdurakhmanov, M.V. Nabozhenko, A.M. Shapovalov // Zootaxa. – 2016. – Vol. 4173, No 1. – P. 1–17.
4. Chigray, I.A. To the knowledge of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran and Transcaucasia / I.A. Chigray, M.V. Nabozhenko // Annales Zoologici. – 2016. – Vol. 66, No 2. – P. 267–275.
5. Nabozhenko, M.V. Little known darkling beetle *Blaps scabiosa* Baudi di Selve, 1874 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptini): taxonomy, morphology, and distribution / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray, R. Poggi, L. Soldati // Entomological Review. – 2019. – Vol. 99, No 7. – P. 1035–1041.
6. Chigray, I.A. A new genus and species of darkling beetles of the tribe Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Afghanistan and taxonomic changes in the tribe / I.A. Chigray // Entomological Review. – 2019. – Vol. 99, No 7. – P. 914–923.
7. Chigray, I.A. A new species of darkling beetles of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkmenistan and Iran. / I.A. Chigray // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2020. – Т. 16, вып. 2. – С. 311–318.
8. Chigray, I.A. A review of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae) of Central and South Kazakhstan with description of two new species / I.A. Chigray, A.V. Ivanov // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2020. – Vol. 66, No 2. – P. 111–162.
9. Chigray, I.A. A systematic review of the genus *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 (= *Caenoblaps* König, 1906, syn.n.) (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Caucasus, Turkey

- and boundary territories of Iran / I.A. Chigray, M.V. Nabozhenko, G.M. Abdurakhmanov, B. Keskin // *Insect Systematics & Evolution*. – 2019. – Vol. 51, No 4. – P. 1–30.
10. Nabozhenko, M.V. A key to Russian and Eastern European species of *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptinae) with the description of a new species from the North Caucasus supported by morphological and molecular data / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray, K. Ntatsopoulos, A. Papadopoulou // *Zootaxa*. – 2022. – Vol. 5116, No 2. – P. 267–291.
 11. Chigray, I. A. The supraspecific structure of the subtribe Blaptina Leach, 1815 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptinae) / I.A. Chigray, A.G. Kirejtshuk // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2023. – Vol. 69, No 3. – P. 213–245.

В прочих изданиях:

12. Nabozhenko, M.V. Additions to the catalogue of darkling beetles of the Caucasus / M.V. Nabozhenko, G.M. Abdurakhmanov, I.A. Chigray // Материалы XVIII Международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России». Часть 2 (4–5 ноября 2016 г., Грозный). – Грозный: Академия наук Чеченской Республики, 2016. С. 291–292.
13. Чиграй, И.А. Строение и таксономическое значение яйцекладов и половых протоков видов рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) / И.А. Чиграй // Материалы XV Съезда Русского энтомологического общества (31 июля – 7 августа 2017 г., Новосибирск). – Новосибирск: Гарамонд, 2017. С. 535–536.
14. Чиграй, И.А. К познанию рода *Caenoblaps* König, 1906 (Coleoptera, Tenebrionidae) / И.А. Чиграй, Г.М. Абдурахманов, М.В. Набоженко, Б. Кескин // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России. Материалы XIX Международной научной конференции с элементами научной школы молодых ученых (4–7 ноября 2017 г., Махачкала). Махачкала: ИПЭ РД, 2017. С. 529–530.
15. Chigray, I.A. Taxonomic significance of the ovipositor and female genital tubes in the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Caucasus / I.A. Chigray, M.V. Nabozhenko, G.M. Abdurakhmanov // 5th International Tenebrionoidea Symposium (March 5–6, 2018, Prague, Czech Republic), Book of Abstracts: 2018. P. 25.
16. Чиграй, И.А. Об обособленности родов *Blaps* и *Lithoblaps* (Coleoptera, Tenebrionidae) / И.А. Чиграй // Отчётная научная сессия ЗИН РАН по итогам работ

- 2018 г. Тезисы докладов (15–17 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН: 2019. С. 44–46.
17. Nabozhenko, M.V. Tenebrionidae: Blaptini. New Nomenclatural and Taxonomic Acts, and Comments / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray // Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 5. Tenebrionoidea. – Leiden: Brill, 2020a. – P. 24–26.
 18. Nabozhenko, M.V. Tribe Blaptini Leach, 1815 / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray // Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 5. Tenebrionoidea. – Leiden: Brill, 2020b. – P. 268–296.
 19. Chigray, I.A. Problems of the subgeneric structure of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) / I.A. Chigray // International Tenebrionoidea Virtual Symposium VI (May 21–22, 2021), Book of Abstracts: 2021. P. 25.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов, Г. М. *Caenoblaps baeckmanni* / Г. М. Абдурахманов // Абдурахманов, Г. М. Красная книга Дагестана. – Махачкала: Дагпресс, 1998. – С. 53.
- Абдурахманов, Г. М. *Caenoblaps baeckmanni* / Г. М. Абдурахманов // Абдурахманов, Г. М. Красная книга Дагестана. – Махачкала: Дагпресс, 2009. – С. 211.
- Абдурахманов, Г. М. Каталог жуков-чернотелок Кавказа / Г. М. Абдурахманов, Г. С. Медведев. – Махачкала: Издательство Дагестанского государственного педагогического института, 1994. – 212 с.
- Абдурахманов, Г. М. Новый подход к проблеме объективного зоогеографического районирования / Г. М. Абдурахманов, Ш. И. Исмаилов, А. Л. Лобанов. – Махачкала: Издательство Дагестанского государственного педагогического института, 1995. – 325 с.
- Абдурахманов, Г. М. Состав, морфо-экологическая структура и зоогеографические особенности населения жуков-чернотелок Кавказа / Г. М. Абдурахманов, К. М. Абдулмуслимова // Russian Entomological Journal. – 2002. – Т. 11, вып. 1. – С. 41–48.
- 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. К вопросу о возрасте островов Северного Каспия и их биоты / Г. М. Абдурахманов, А. А. Теймуров, А. Г. Абдурахманов, З. И. Солтанмурадова, С. А. Гусейнова // Юг России: экология, развитие. – 2012. – № 1. – С. 32–36.
- Абдурахманов, Г. М. Новые данные по составу, особенностям географического распространения и вероятным путям формирования фауны жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) прикаспийских и островных каспийских экосистем. Сообщение 1 / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко // Юг России: экология, развитие. – 2014. – № 3. – С. 44–81.

- 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. – 35–89.
- Арнольди, Л. В. Общий обзор жуков области среднего и нижнего течения р. Урала, их экологическое распределение и хозяйственное значение / Л. В. Арнольди // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 11. – Л.: Наука, 1952. – С. 44–65.
- Арнольди, Л. В. Чернотелки / Л. В. Арнольди, Г. С. Медведев // Биоконплексные исследования в Казахстане. – 1969. – Т. 1. – С. 398–408.
- 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. Обзор видов сем. Tenebrionidae Кавказа и сопредельных стран / А. В. Богачёв // Бюллетень государственного музея Грузии. – 1938. Т. 9. – С. 118–127.
- Богачёв, А. В. Фауна бинагадинских кировых пластов Coleoptera / А. В. Богачёв // Известия Азербайджанского отделения Закавказского филиала АН СССР. – 1939. – вып. 1-2. – С. 135–141.
- Богачёв, А. В. К систематике трибы Blaptini (Tenebrionidae, Coleoptera). / А. В. Богачёв // Доклады АН АзССР. – 1947. – Т. 11, вып. 1. – С. 513–516.
- Богачёв, А. В. Фауна Бинагадинских Кировых пластов. Жуки – Coleoptera / А. В. Богачёв // Труды естественно-исторического музея Академии Наук Азербайджанской ССР. – 1948. – Вып. 1–2. – С. 137–160.
- Богачёв, А. В. Новые чернотелки (Tenebrionidae) из СССР и сопредельных стран / А. В. Богачёв // Энтомологическое обозрение. – 1952. – Т. 32, вып. 1. – С. 284–286.
- Богачёв, А. В. Синантропные чернотелки (Tenebrionidae) Крыма, Кавказа и Средней Азии / А. В. Богачёв // IV съезд Всесоюзного энтомологического общества. М.–Л.: АН СССР, 1959. – Ч.1. – С. 251–252.
- Богачёв, А. В. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae) Средней Азии и Казахстана / А. В. Богачёв // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – Душанбе: АН таджикской ССР, 1965. – 38 с.
- Богачёв, А. В. Жуки-чернотелки / А. В. Богачёв // Крыжановский О. Л., Тер-Минасян М. Е. Жесткокрылые – Coleoptera. Животный мир СССР. Т. 5. Горные области

- европейской части СССР. Кавказ. – М.; Л.: Издательство АН СССР, 1958. – С. 384–431.
- Богачёв, А. В. Новый вид жуков-чернотелок рода *Blaps* Fabr. (Coleoptera, Tenebrionidae) из Туркмении // А. В. Богачёв, Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53, вып. 3. – С. 645–646.
- Бызова, Ю. Б. Семейство Tenebrionidae – чернотелки. Определитель обитающих в почве личинок насекомых / Ю. Б. Бызова, С. И. Келейникова. – Москва: Наука, 1964. – С. 463–496.
- Джамбазишвили, М. Я. Вертикально-зональное распределение жуков чернотелок (Coleoptera) Восточной Грузии / М. Я. Джамбазишвили // Труды IV научной конференции молодых сотрудников и специалистов. Тбилиси: Мицниереба, 1979. – С. 11–16.
- Джамбазишвили, М. Я. Вертикально-зональное распределение жуков чернотелок Лагодехского заповедника / М. Я. Джамбазишвили // Фауна и экология беспозвоночных животных Грузии. Тбилиси: Мицниереба, 1983. – С. 96–103.
- Джамбазишвили, М. Я. Жуки-чернотелки Сванетии / М. Я. Джамбазишвили // I Закавказская конференция по энтомологии. Тезисы докладов (Ереван, 17–19 ноября 1986 г.) – Ереван: АН АрмССР, 1986 – С. 73–74.
- Джамбазишвили, М. Я. Каталог жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Грузии / М. Я. Джамбазишвили // Труды Института зоологии АН Грузии. – 2000. – Т. 20. – С. 185–193.
- Егоров, Л. В. Чернотелки трибы Platyscelidini (Coleoptera, Tenebrionidae) мировой фауны: морфология, зоогеография, система / Л. В. Егоров // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Вып. 61 (1). – СПб.: ЗИН РАН, 2009. – 122 с.
- Иванов, А. В. Новые данные по фауне жесткокрылых семейств Histeridae, Tenebrionidae и надсемейства Scarabaeoidea Устьюртского заповедника в Казахстане. Евразийский энтомологический журнал. – 2012. – Т. 11, вып. 3. – С. 223–235.
- Келейникова, С. И. О личиночных типах чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Палеарктики. Энтомологическое обозрение / С. И. Келейникова // Энтомологическое обозрение. – 1963. – Т. 42, вып. 3. – С. 539–549.

- Келейникова, С. И. Почвенные личинки жуков-чернотелок (Tenebrionidae) фауны СССР / С. И. Келейникова // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – Ленинград, 1969. – 17 с.
- Келейникова, С. И. Новый вид рода *Blaps* (Coleoptera, Tenebrionidae) с Алтая / С. И. Келейникова // Черепанов, А. И. Новые и малоизвестные виды сибирской фауны. 3. Институт биологии, Сибирское отделение Академии наук СССР. – Новосибирск: Наука, 1970. – С. 27–29.
- Кирейчук, А. Г. Происхождение отряда жуков и значение палеонтологической летописи для филогенетических реконструкций / А. Г. Кирейчук, А. Нель // Евразийский энтомологический журнал. – 2016. – Т. 15 (прил. 1). – 66–73.
- Козьминых, В. О. Сведения о фауне жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Оренбургской области / В. О. Козьминых // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – 2015. – № 1 (13). – 16–42.
- 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. Жесткокрылые – Coleoptera / О. Л. Крыжановский, М. Е. Тер-Минасян // Животный мир СССР. Т. 5. Горные области европейской части СССР. М. – Л.: АН СССР, 1958. – С. 384–421.
- Леонтьев, О. К. О происхождении некоторых островов северной части Каспийского моря / О. К. Леонтьев // Труды океанографической комиссии АН СССР. – 1957. – Т. 2. – С. 147–158.
- 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. 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. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae). Подсем. Opatrinae. трибы Platynotini, Dendarini, Pedinini, Disconomini, Pachypterini, Opatrini (часть) и Heterotarsini / Г. С.

- Медведев // Фауна СССР. Новая серия, № 97. Жесткокрылые. Л.: Наука, 1968. – Т. 19, вып. 2. – С. 73–78.
- 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. Определитель жуков-чернотелок Туркменистана. / Г. С. Медведев, М.Г. Непесова. – Ашхабад: Ылым, 1985. – 180 с.
- Медведев, Г. С. Новый вид жуков-чернотелок рода *Remipedella* Sem. и положение трибы Remipedellini (Coleoptera, Tenebrionidae) в системе / Г. С. Медведев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 208. – Л.: Наука, 1989. – С. 90–97.
- Медведев, Г. С. Определитель жуков-чернотелок Монголии / Г. С. Медведев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 220. – Л.: Наука, 1990. – 251 с.
- Медведев, Г. С. Tenebrionidae – чернотелки / Г. С. Медведев // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. СПб.: Наука, 1992. – Т. 3. – С. 621–659.
- Медведев, Г. С. Новые чернотелки рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae) из Средней Азии. I. Подроды *Prosodes* s. str., *Mesoprosodes* subgen. n., *Peltarium* F.-W. и *Uroprosodes* Rtt. / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1995. – Т. 74, вып. 4. – С. 811–854.
- Медведев, Г. С. Новые чернотелки рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae) из Средней Азии. II. Подроды *Meropersina* Rtt., *Dilopersina* Rtt., *Iranosodes* subgen. n., *Prosodura* Rtt., *Megaprosodes* Rtt. и *Prosodella* Rtt. / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1996. – Т. 75, вып. 3. – С. 596–638.
- Медведев, Г. С. Новые чернотелки рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae) из Средней Азии. III. Подроды *Prosodinia* Rtt., *Diprosodes* Rtt. и *Ferganoprosodes* subgen. n. / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1997. – Т. 76, вып. 3. – С. 563–605.
- Медведев, Г. С. К познанию жуков-чернотелок трибы Blaptini восточной части Тибетского нагорья / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1998. – Т. 77, вып. 1. – С. 171–208.

- Медведев, Г. С. Система жуков-чернотелок рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae). I. Подроды *Oliprosodes* Rtt. и *Prosodinia* Rtt. / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 1999. – Т. 78, вып. 4. – С. 849–886.
- Медведев, Г. С. Роды жуков-чернотелок трибы Blaptini (Coleoptera, Tenebrionidae) / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Т. 79, вып. 3. – С. 643–663.
- 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. Система жуков-чернотелок рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae). II. Подрод *Prosodinia* Rtt. (дополнение) / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 2003а. – Т. 82, вып. 2. – С. 362–415.
- Медведев, Г. С. Система жуков-чернотелок рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae). III. Подрод *Indoprosodes* subgen. n. / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 2003б. – Т. 82, вып. 3. – С. 690–697.
- 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. К систематике и морфологии жуков-чернотелок трибы Blaptini (Coleoptera, Tenebrionidae) / Г. С. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 2007. – Т. 86, вып. 1. – С. 132–170.
- Медведев, Г. С. Новый вид жуков-чернотелок рода *Dila* (Coleoptera, Tenebrionidae) из Дагестана / Г. С. Медведев, Г. М. Абдурахманов // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 63, вып. 2. – С. 291–293.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое = International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition / Принят Международным союзом биологических наук.: Пер. с англ. и фр. И. М. Кержнера. — Изд. 2-е. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. — 224 с.
- Мордкович, В. Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири / В. Г. Мордкович. – Новосибирск: Наука, 1977. – 110 с.
- Оглоблин, Д. А. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae) и их личинки, вредящие полеводству / Д. А. Оглоблин, А. Н. Колобова // Труды Полтавской сельскохозяйственной опытной станции. – 1927. – № 61. – 1–60.

- Самедов, Н. Г. Фауна и биология жуков, вредящих сельскохозяйственным культурам в Азербайджане / Н. Г. Самедов // – Баку: АН АзССР, 1963. – 384 с.
- Семенов-Тянь-Шанский, А. П. Характерные прибавки к фауне СССР по отряду жесткокрылых (Coleoptera). I / А. П. Семенов-Тянь-Шанский, А. В. Богачёв // Бюллетень Московского общества испытателей природы. – 1940. – Т. 49, вып. 3–4. – С. 201–209.
- Скопин, Н. Г. Материалы по морфологии и экологии личинок трибы *Blaptini* (Coleoptera, Tenebrionidae) / Н. Г. Скопин // Труды Института зоологии АН КазССР. – 1960. – Т. 11. – С. 36–71.
- Скопин, Н. Г. Материалы по фауне и экологии жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) южного Казахстана / Н. Г. Скопин // Труды научно-исследовательского института защиты растений Казахской академии сельскохозяйственных наук. – 1961. – Т. 6. – 172–208.
- 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.
- Черней, Л. С. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae). / Л. С. Черней // Фауна Украины. Т. 19. Жесткокрылые. Вып. 10. – Киев: Наукова думка, 2005. – 431 с.
- Черней, Л. С. Особенности морфологии личинок жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны Украины / Л. С. Черней, А. А. Белов, А. В. Прохоров, Б. Н. Васько // Вестник зоологии. – 2004. – Т. 38, № 4. – С. 47–58
- Чиграй, И. А. Об обособленности родов *Blaps* и *Lithoblaps* (Coleoptera, Tenebrionidae). / И. А. Чиграй // Отчётная научная сессия ЗИН РАН по итогам работ 2018 г. Тезисы докладов (15–17 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН: 2019. С. 44–46.
- Чиграй, И. А. Новый вид рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) из Западной Турции / И. А. Чиграй, М. В. Набоженко, Б. Кескин // Вестник Южного Научного Центра. – 2015а. – Т. 11, вып. 2. – С. 63–65.

- Чиграй, И. А. Морфологическое разнообразие и распространение *Blaps scabriuscula* Ménétriés, 1832 (Coleoptera: Tenebrionidae) / И. А. Чиграй, Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, В. Ю. Шматко // Юг России: экология, развитие. – 2015б. – Т. 10, вып. 4. – С. 59–68.
- Чиграй, И. А. Строение и таксономическое значение яйцекладов и половых протоков видов рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) / И. А. Чиграй // Материалы XV Съезда Русского энтомологического общества (г. Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.). – Новосибирск: изд-во Гарамонд, 2017. – С. 535–536.
- Чиграй, И.А. К познанию рода *Caenoblaps* König, 1906 (Coleoptera, Tenebrionidae) / И. А. Чиграй, Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, Б. Кескин // 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. 529–530.
- Шаповалов, А. М. Интересные находки жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) в Оренбургской области / А. М. Шаповалов, В. Е. Григорьев, В. А. Немков, А. В. Русаков, Е. П. Казаков // Труды Оренбургского отделения РЭО. Оренбург: Оренбургское отделение Русского Энтомологического Общества, 2011. – Вып. 1–С. 39–48.
- Шванвич, Б. Н. Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомых / Б. Н. Шванвич. – М.-Л.: Советская наука, 1949. – 899 с.
- Abdurakhmanov, G. M. Biodiversity of Island Ecosystems of the Northern and Middle Caspian and a new outlook at the islands age and the Caspian Sea level regime / G. M. Abdurakhmanov, A. A. Teymurov, A. A. Gadzhiyev // Advances in Systems Science and Application. – 2015. – Т. 15, № 4. – 329–345.
- Allard, E. Essai de classification des Blapsides de l'ancien monde. 1^{re} partie / E. Allard // Annales de la Société Entomologique de France. – 1880. – Ser. 5, T. 10. – P. 269–320.
- Allard, E. Essai de classification des Blapsides de l'ancien monde. 2^e partie / E. Allard // Annales de la Société Entomologique de France – 1881a. – Ser. 6, T. 1. – P. 131–180.

- Allard, E. Essai de classification des Blapsides de l'ancien monde. 3^e partie / E. Allard // Annales de la Société Entomologique de France – 1881b. – Ser. 6, T. 1. – P. 493–526.
- Allard, E. Essai de classification des Blapsides de l'ancien monde. 4^e et dernière partie / E. Allard // Annales de la Société Entomologique de France. – 1882. – Ser. 6, T. 1. – P. 77–140.
- Amari, R. Notes on the biological development of the darkling beetle *Blaps nefrauensis nefrauensis* Seidlitz, 1893 (Coleoptera: Tenebrionidae) / R. Amari, M. Gammoudi, H. Tlili, M. Ben Ali, A. Hedfi, B. Albogami, M. Almalki, M. S. Allagui, M. S. Achouri // Brazilian Journal of Biology. – 2022. – Vol. 69, № 3. – P. 1–10.
- Ballion, E. E. Verzeichniss der im Kreise von Kuldsha gesammelten Käfer / E. E. Ballion // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1878. – Vol. 53. – P. 253–389.
- Ballion, E. E. Kurze Notizen ueber einige russische *Blaps*-Arten. II. Artickel / E. E. Ballion // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou (N. S.). – 1888a. – Vol. 2. – P. 269–276.
- Ballion, E. E. Kurze Notizen ueber einige russische *Blaps*-Arten. III. Artickel / E. E. Ballion // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou (N. S.). – 1888b. – Vol. 2. – P. 694–704.
- Bates, F. Characters of the new genera and species of Heteromera collected by Dr. Stoliczka during the Forsyth Expedition to Kashgar in 1873–74 / F. Bates // Cistula Entomologica. – 1879 [1875–1882]. – Vol. 2. – P. 467–484.
- Baudi di Selve, F. Catalogo dei Tenebrioniti della fauna europea e circummediterranea del Museo Civico di Genova / F. Baudi di Selve // Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova. – 1874. – Vol. 6. – P. 89–115.
- Baudi di Selve, F. Europaeae et circummediterraneae faunae Tenebrionidum specierum, quae Comes Dejean in suo Catalogo, editio 3^a consignavit, ex ejusdem collection in R. Taurinensi Musaeo asservata, cum auctorum hodiernae determinatione collation / F. Baudi di Selve // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1875. – Bd. 19. – P. 17–119.
- Bauer, A. Die geographische Verbreitung der Tenebrioniden Europas / A. Bauer // Archiv für Naturgeschichte (Abteilung A). – 1921. – Vol. 87, № 3. – P. 207–247.
- Blair, K.G. Some new species of Indian Tenebrionidae. / K.G. Blair // The Annals and Magazine of Natural His-tory. – 1913. – Vol. 8, № 12. – P. 56–58.

- Blair, K. G. Coleoptera of the Mt. Everest Expedition, 1921. / K. G. Blair // The Annals and Magazine of Natural History (9). – 1922. – Vol. 9. – P. 558–562.
- Blair, K. G. Coleoptera of the Second Mt. Everest Expedition, 1922. Part ii. Heteromera / K. G. Blair // The Annals and Magazine of Natural History (9). – 1923. – Vol. 11. – P. 278–285.
- 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.
- Bouchard, P. Review of genus-group names in the family Tenebrionidae (Insecta, Coleoptera). / P. Bouchard, Y. Bousquet, R.L. Aalbu, M.A. Alonso-Zarazag, O. Merkl, A.E. Davies // ZooKeys. – 2021. – Vol. 1050. – P. 1–633.
- Brullé, G. A. I Ve Classe. 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.
- Castro Tovar, A. Una nueva especie de *Blaps* Fabricius, 1775 del sureste de España (Coleoptera, Tenebrionidae). / A. Castro Tovar // Archivos Entomológicos. – 2014. – Vol. 12. – P. 237–243.
- 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. Nabozhenko, H. Y. Pu, L. Xu, S. H. Jia, T. R. Li // Cretaceous Research. – 2016. Vol. 57. – P. 289–293.
- Chigray, I. A. A new genus and species of darkling beetles of the tribe Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Afghanistan and taxonomic changes in the tribe / I. A. Chigray // Entomological Review. – 2019. – Vol. 99, № 7. – P. 914–923.
- Chigray, I. A. A new species of darkling beetles of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkmenistan and Iran / I. A. Chigray // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2020. – Т. 16, вып. 2. – С. 311–318.
- Chigray, I. A. Problems of the subgeneric structure of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) / I. A. Chigray // International Tenebrionoidea Virtual Symposium VI (May 21–22, 2021). – Book of abstracts, 2021. – P. 25.

- Chigray, I. A. To the knowledge of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran and Transcaucasia / I. A. Chigray, M. V. Nabozhenko // *Annales zoologici*. – 2016. – Vol. 66, № 2. – P. 267–275.
- Chigray, I. A. On *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Western Kazakhstan with the description of a new species from Tyuleniy Archipelago (Caspian Sea) / I. A. Chigray, G. M. Abdurakhmanov, M. V. Nabozhenko, A. M. Shapovalov // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 41, № 1. – P. 1–17.
- Chigray, I. A. Taxonomic significance of the ovipositor and female genital tubes in the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Caucasus / I. A. Chigray, M. V. Nabozhenko, G. M. Abdurakhmanov // 5th International Tenebrionoidea Symposium (March 5-6th 2018 Prague, Czech Republic). – Prague: National Museum Prague, 2018. – P. 19.
- Chigray, I. A. A review of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae) of Central and South Kazakhstan with description of two new species / I. A. Chigray, A. V. Ivanov // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2020. – Vol. 66, № 2. – P. 111–162.
- Chigray, I. A. A review of the genus *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 (= *Caenoblaps* König, 1906, syn. n.) (Coleoptera, Tenebrionidae) of the Caucasus, Turkey and adjacent territories of Iran. *Insect Systematics & Evolution* / I. A. Chigray, M. V. Nabozhenko, G. M. Abdurakhmanov, B. Keskin // *Insect Systematics & Evolution*. – 2019. – Vol. 51, No 4. – P. 1–30.
- Chigray, I. A. The supraspecific structure of the subtribe Blaptina Leach, 1815 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptinae) / I. A. Chigray, A. G. Kirejtshuk // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2023. – Vol. 69, № 3. – P. 213–245.
- Cloudsley-Thompson, J. L. On the function of the sub-elytral cavity in desert Tenebrionidae (Col.) / J. L. Cloudsley-Thompson // *Entomological monthly Magazine*. – 1965. – Vol. 100. – P. 148–151.
- Condamine, F. L. New insights on systematics and phylogenetics of Mediterranean *Blaps* species (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptini), assessed through morphology and dense taxon sampling / F. L. Condamine, L. Soldati, J.-Y. Rasplus, G. J. Kergoat // *Systematic Entomology*. – 2011. – Vol. 36. – P. 340–361.
- Condamine, F. L. Diversification patterns and process of wingless endemic insects in the Mediterranean Basin: historical biogeography of the genus *Blaps* (Coleoptera:

- Tenebrionidae) / F. L. Condamine, L. Soldati, A.-L. Clamens, J.-Y. Rasplus, G. J. Kergoat // *Journal of Biogeography*. – 2013. – Vol. 40. – P. 1899–1913.
- Crowson, R. A. The biology of Coleoptera / R. A. Crowson. – London: Academic press, 1981. xii + 802 p.
- Deuve, T. The epipleural field in hexapods / T. Deuve // *Annales de la Société entomologique de France (NS)*. – 2001. Vol. 37, № 1. – P. 195–231.
- 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. 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. Phenetic and cladistic relationships among tenebrionid beetles (Coleoptera) / J. T. Doyen, W. R. Tschinkel // *Systematic Entomology*. – 1982. – Vol. 7. – 127–183.
- Erichson, W. F. Über die Insecten von Algier mit besonderer Rücksicht auf ihre geographische Verbreitung / W. F. Erichson // Wagner, M. F. Reisen in der Regentschaft Algier 1836, 1837 und 1838 nebst einem naturhistorischen Anhang und einem Kupferatlas. – Dritter Band. Leipzig: L. Voss, 1841. – P. 140–194.
- Fabricius, J. C. Systema entomologicae, systemis insectorum classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus / J. C. Fabricius. – Flensburgi et Lipsiae: Libraria Kortii, 1775. – [32] + 832 pp.
- Fairmaire, L. Notice sur les coléoptères récoltés par M.J. Lédérer sur le Bosz-Dagh (Asie Mineure) / L. Fairmaire // *Annales de la Société Entomologique de France (ser. 4)*. – 1866. – Vol. 6. – P. 249–280.
- Fairmaire, L. Coléoptères de la Tunisie récoltés par M.r Abdul Kerim / L. Fairmaire // *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*. – 1875. – Vol. 7. – P. 475–540.
- Fairmaire, L. Descriptions de coléoptères de l'intérieure de la Chine / L. Fairmaire // *Annales de la Société Entomologique de France (ser. 6)*. – 1886. – Vol. 6. – P. 303–356.
- Fairmaire, L. Coléoptères de l'intérieur de la Chine / L. Fairmaire // *Annales de la Société Entomologique de Belgique*. – 1887. – Vol. 31. – P. 87–136.
- Fairmaire, L. Coléoptères de l'intérieur de la Chine / L. Fairmaire // *Annales de la Société Entomologique de Belgique*. – 1888. – Vol. 32. – P. 7–46.

- Fairmaire, L. Descriptions de coléoptères des Montagnes de Kashmir / L. Fairmaire // Comptes-Rendus des Séances de la Société Entomologique de Belgique 1891. – 1891. – lxxxviii–ciii.
- Faldermann, F. Bereicherung zur Käfer-Kunde des Russischen Reiches / F. Faldermann // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1836. – T. 9. – P. 351–398, 3 pls.
- Faldermann, F. 1837: Fauna entomologica trans-caucasica. Pars II. Coleoptera trans-caucasica / F. Faldermann // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1837. – T. 5. – P. 1–433, 15 pls.
- Ferrer, J. The *Blaps* species of Sweden, with review of the *B. lethifera* group (Coleoptera, Tenebrionidae) / J. Ferrer, J. Picka // Entomologisk Tidskrift. – 1990. – Vol. 111. – P. 25–32.
- Ferrer, J. Contribution à l'étude des Tenebrionidae de Turquie (Insecta, Coleoptera) / J. Ferrer, L. Soldati // Entomofauna. – 1999. – Vol. 20. – P. 53–92.
- Ferrer, J. *Blaps mortisaga* (L.) o la leyenda de la muerte, una especie introducida en Europa boreal y occidental (Coleoptera, Tenebrionidae) / J. Ferrer, J. C. M. Fernández // Boletín de la Asociación española de Entomología. – 2008. – Vol. 32, iss. 3–4. – P. 245–261.
- Fiori, G. Contributi alla conoscenza morfologica ed etologica dei Coleotteri. X. La «sutura» elytrale / G. Fiori, // Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna. – 1972. – Vol. 31. – P. 129–152.
- 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, à 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.
- Fischer von Waldheim, G. Spicilegium Entomographiae Rossicae. II. Heteromera. / G. Fischer von Waldheim // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1844. – T. 17. – P. 3–144.

- 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. Katalog der Tenebrioniden (Col. Heteromera) Teil I. / H. Gebien // *Pubblicazioni del Museo Entomologico “Pietro Rossi”*. – 1937. – Vol. 2. – P. 505–883.
- Gebler, F. A. von. *Coleopterorum Sibiriae species novae*. / F. A. von. Gebler // *Essais Entomologiques, Insectes de 1824. Novae species*. – 1825. – Vol. 1, № 4. – P. 42–57.
- Gebler, F. A. von. Notice sur les coléoptères qui se trouvent dans le district des mines de Nertschinsk, dans la Sibérie orientale, avec la description de quelques espèces nouvelles / F. A. von. Gebler // *Nouveaux Mémoires de la Société des Naturalistes de Moscou*. – 1832. – T. 2, iss. 8 – P. 23–78.
- Gebler, F. A. von. Charakteristik mehrerer neuer sibirischer Coleopteren / F. A. von. Gebler // *Bulletin Scientifique de l’Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg*. – 1841. – Vol. 8, № 24. – P. 369–376.
- Gebler, F. A. von. 1847: Verzeichniss der im Kolywano-Woskresenskischen Hüttenbezirke Süd-West Sibiriens beobachteten Kaefer mit Bemerkungen und Beschreibungen / F. A. von. Gebler // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. – 1847. – T. 20, № 3 – P. 3–144.
- Gemminger, M. Geänderte Namen [new names] / M. Gemminger // *Harold E. von. Coleopterologische Hefte*. – 1870a. – Vol. 6. – P. 119–124.
- Gemminger, M. [new names]. / M. Gemminger // *Gemminger, M., Harold, E. von. Catalogus coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus*. Tom. VII. Tenebrionidae, Nilionidae, Pythidae, Melandryidae, Lagriidae, Pedilidae, Anthicidae, Pyrochroidae, Mordellidae, Rhipidophoridae, Cantharidae, Oedemeridae. – Monachii: E. H. Gummi, 1870b. – 1801–2180 + [9].
- Gridelli, E. Catalogo regionato delle species della famiglia Tenebrionidae a me nota dell’Afghanistan (Coleoptera) / E. Gridelli // *Atti del Museo Civico di Storia Naturale Trieste*. – 1954. – Vol. 19. – P. 169–292.
- Grimm, R. Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) from Iran / R. Grimm // *Vernate*. – 2015. – Vol. 34. – P. 299–318.
- Kamiński, M. J. Reevaluation of Blapimorpha and Opatrinae: addressing a major phylogeny-classification gap in darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptinae) / M. J.

- Kamiński, R. Lumen, K. Kanda, D. Iwan, M. A. Johnston, G. Kergoat, P. Bouchard, X. L. Bai, X. M. Li, G.-D. Ren, A. D. Smith // *Systematic Entomology*. – 2021. – Vol. 46, № 1. – P. 140–156.
- Kasap, H. A comparative anatomical study of Elateriformia and Dascilloidea (Coleoptera) / H. Kasap, R. A. Crowson // *Transactions of the Royal Entomological Society*. – 1975. – Vol. 126. – P. 441–495.
- Kaszab, Z. Revision der Tenebrioniden-Tribus Platyscelini (Col. Teneb.) / Z. Kaszab // *Mitteilungen der Munchener Entomologischen Gesellschaft*. – 1940. – Vol. 30. – P. 119–235.
- Kaszab, Z. The 3rd Danish Expedition to Central Asia. Zoological Results 24. Ergänzungen zur Tenebrioniden (Insecta). Aufarbeitung von Dr. E. Gridelli der 3. Dänischen Zentralasiatischen Expedition / Z. Kaszab // *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i Kjøbenhavn*. – 1959a. – Vol. 120. – P. 237–255.
- Kaszab, Z. Drei neue Blaps- und eine neue Laena-Art aus der Türkei und den angrenzenden Gebieten (Coleoptera Tenebrionidae) / Z. Kaszab // *Kungliga Fysiografiska Sällskapetets Lund Förlhandlingar*. – 1959b. – Vol. 29. – P. 51–56.
- Kaszab, Z. Die Tenebrioniden Afghanistans, auf Grund der Ergebnisse der Sammelreise des Herrn J. Klapperich in den Jahren 1952/53 (Col.). 1. Fortsetzung und Schluss / Z. Kaszab // *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey*. – 1960. – Vol. 11. – P. 1–179.
- Kaszab, Z. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 168. Tenebrionidae (Coleoptera) / Z. Kaszab // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 1968. – Vol. 14. – P. 339–397.
- Kaszab, Z. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans (Sammelresultat von O. Jakeš 1963–64, D. Povolný & Fr. Tenora 1966, J. Šimek 1965–66, D. Povolný, J. Geiser, Z. Šebek & Fr. Tenora 1967). Tenebrionidae, Col. / Z. Kaszab // *Časopis Moravského Musea, Vědy přírodní (Supplementum)*. – 1970. – Vol. 54. – P. 5–182, 23 pls.
- Kaszab, Z. Neue Angaben zur Kenntniss der Tenebrioniden (Coleoptera) von Afghanistan / Z. Kaszab // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*. – 1974. – Vol. 66. – P. 187–203.
- Kaszab, Z. Drei neue asiatische Tenebrioniden (Coleoptera) / Z. Kaszab, G.S. Medvedev // *Acta Zoologica Hungarica*. – 1984. – Vol. 30. – P. 79–85.

- 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*. – 2014a. – Vol. 39. – P. 486–499.
- Kergoat, G. J. Cretaceous environmental changes led to high extinction rates in a hyperdiverse beetle family / G. J. Kergoat, P. Bouchard, A. L. Clamens, J. L. Abbate, H. Jourdan, R. Jabbour-Zahab, G. Genson, L. Soldati, F.L. Condamine // *BMC Evolutionary Biology*. – 2014b. – Vol. 14. – P. 1–13.
- Kirejtshuk, A. G. Nitidulidae (Coleoptera) of the Himalayas and Northern Indochina. Part 1: subfamily Epuraeinae / A. G. Kirejtshuk // – Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1999. – 1–489 p.
- Kirejtshuk, A. G. On origin and early evolution of the supefamily Cucujoidea (Coleoptera, Polyphaga) Comments on the family Helotidae. / A. G. Kirejtshuk // – The Kharkov Entomological Society Gazette. – 2000. – Vol. 8, iss. – P. 8–38.
- Kirejtshuk, A. G. Evolution of the elytral venation and structural adaptations in the oldest Palaeozoic beetles (Insecta: Coleoptera: Tshekardocoleidae) / A. G. Kirejtshuk, M. Poschmann, J. Prokop, R. Garrouste, A. Nel // *Journal of Systematic Palaeontology*. – 2013. – Vol. 12, iss. 5. – P. 575–600.
- Koch, C. Tenebrionidae I (I. Beitrag zur Kenntnis der iberischen Fauna) / C. Koch // *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft*. – 1944. – Vol. 34. – P. 216–254.
- Koch, C. Über die Tenebrioniden der Gipfelfauna des Hohen und Mittleren Atlas Marokkos. Ergebnisse der Forschungsreise R. Paulian und A. Villiers nach dem Hohen Atlas Marokkos 1938. xix. Beitrag. / C. Koch // *Eos, Revista Española de Entomología*. – 1945. – Vol. 20 [1944]. – P. 387–433.
- Kolbe, H. J. 2. Tiergeographie und Morphologie, neue Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiergattungen / H. J. Kolbe // *Zoologischer Anzeiger*. – 1928. – Vol. 77. – P. 195–209.
- Kollar, V. Ueber den Character der Insecten-Fauna von Südpersien / V. Kollar, L. Redtenbacher // *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*. – 1850. – Vol. 1. – P. 42–53.

- König, E. Dritter Beitrag zur Coleopteren-Fauna des Kaukasus. / E. König // Wiener Entomologische Zeitung. – 1906. – Vol. 25. – P. 23–27.
- Kraatz, G. Bemerkungen über typische Exemplare von Arten der Heteromeren-Gattung *Blaps* aus Fischer von Waldheim's Sammlung / G. Kraatz // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1881. – Vol. 25. – P. 53–60.
- Kraatz, G. Beiträge zur Käferfauna von Turkestan. II. Neue Tenebrioniden von Margelan / G. Kraatz // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1882. – Vol. 26. – P. 81–95.
- Kraatz, G. [new taxa] Käfer aus Osch (in Turkestan) / G. Kraatz // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1883. – Vol. 27. – P. 337–353.
- Kraatz, G. [new taxa] Beiträge zur turkestanischen Coleopteren-Fauna / G. Kraatz // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1885. – Vol. 29. – P. 273–298.
- Kraatz, G. Zwei neue *Blaps* von Alai (Turkestan) / G. Kraatz // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1888. – Vol. 32. – P. 195–197.
- Kühnelt, W. Ergebnisse der österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Die Tenebrioniden Irans / W. Kühnelt // Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie de Wissenschaften, Mathematisch Naturwissenschaftliche Klasse. – 1957. – Vol. 166. – P. 65–102.
- 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, 1850a. – [4] + 100 sheets, 2 pls.
- Küster, H. C. Die Käfer Europa's. Nach der Natur Beschrieben. Heft 21. / H. C. Küster. – Nürnberg: Bauer & Raspe, 1850b. – [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 or dre d'Insectes. Tome Cinquieme / J. T. Lacordaire. – Paris: Librairie Encyclopédique de Roret, 1859. – P. 1–400 (premiere partie), P. 401–750 (seconde partie).
- 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.
- Latreille, P. A. [new taxa] / P. A. Latreille // Cuvier, G. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction l'anatomie comparée. Tom III. – Paris: Deterville, 1817. – xxiv + 660 pp., 2 pls.
- Lawrence, J. F. Review of the Australian Cyllodini (Coleoptera: Nitidulidae: Nitidulinae), with descriptions of new taxa, and notes on the genus *Macleayania* (Nitidulini) / J. F. Lawrence, A. G. Kirejtshuk // Zootaxa. – 2019. – Vol. 4544, № 3. – P. 301–334.
- Leach, W. E. Entomology. / W. E. Leach // The Edinburgh Encyclopedia. – 1815. – Vol. 9, № 1. – P. 57–172.
- Li, X.-M. Systematic review of the genus *Nalepa* Reitter, 1887 (Coleoptera, Tenebrionidae, Blaptinae, Blaptini) from the Tibetan plateau, with description of six new species and two larvae / X.-M. Li, J. Tian, J.-J. Fan, G.-D. Ren // – Insects. – 2022. – Vol. 13, iss. , № 598.
- Li, X.-M. The adult and larva of a new species of the genus *Dila* (Coleoptera, Blaptinae, Blaptini) from Himalayas, with molecular phylogenetic inferences of related genera of the Blaptini / X.-M. Li, B. Ji, J. Tian, G.-D. Ren // Insects. – 2023. – Vol. 14, iss. 3, № 284.
- 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.
- Linnaeus, C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tom I. Pars II. Editio Duodecima, Reformata. – Holmiae: Laurentii Salvii, 1767. 533–1327 + [37] pp.
- Löbl, I. Tribe Blaptini / I. Löbl, M.V. Nabozhenko, O. Merkl // Catalogue of Palearctic Coleoptera. Stenstrup: Apollo books. 2008. V.5. Tenebrionoidea. P. 219–257.
- Martínez Fernández, J. C. Un nuevo representante del género *Blaps* Fabricius, 1775 de la Península Ibérica: *Blaps tichyi* n. sp. (Coleoptera, Tenebrionidae) / J. C. Martínez Fernández // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa. – 2010. – Vol. 47. – P. 181–185.
- 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.
- Medvedev, G. S. *Viettagona vietnamensis* gen. et sp. n. from Vietnam (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptini) / G. S. Medvedev, O. Merkl // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2002. – Vol. 48. – P. 317–332.
- Medvedev, G. S. Two new species of *Prosodes* Eschscholtz 1829 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptini) from Iran / G. S. Medvedev, O. Merkl // Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2005. – Vol. 51, № 3. – P. 171–180.
- 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 Imperiale des Sciences de St.-Petersbourg, Sixième série. – 1848. – T. 8, pt.2, livr. 1/2. – P. 17–66.
- Ménétriés, E. Catalogue des insectes recueillis par feu M. Lehmann avec les descriptions des nouvelles espèces. (Seconde et dernière partie) Coléoptères hétéromères / E. Ménétriés // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. – 1849. – T. 8, iss. 7. – P. 217–328.
- Motschulsky, V. de. Coléoptères rapportés en 1859 par M. Sévertsef des Steppes méridionales des Kirghises, et énumérés / V. Motschulsky // Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. – 1860. – Vol. 2. – P. 513–544.
- Nabozhenko, M. V. Tenebrionidae: Blaptini. New nomenclatural and taxonomic acts and comments / Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionoidea. – Stenstrup: Apollo books, 2008. – P. 36–38.
- Nabozhenko, M. V. Additions to the catalogue of darkling beetles of the Caucasus / M. V. Nabozhenko, G. M. Abdurakhmanov, I. A. Chigray // Материалы XVIII Международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и

- Юга России (г. Грозный, 4–5 ноября 2016 г.). Часть 2. – Грозный: Академия наук Чеченской Республики, 2016. – С. 291–292.
- Nabozhenko, M. V. 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, № 2. – P. 137–144.
- Nabozhenko, M. V. Little known darkling beetle *Blaps scabiosa* Baudi di Selve, 1874 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptini): taxonomy, morphology, and distribution / M.V. Nabozhenko, I. A. Chigray, R. Poggi, L. Soldati // *Entomological Review*. – 2019. – Vol. 99, № 7. – P. 1035–1041.
- Nabozhenko, M. V. Tribe Blaptini Leach, 1815 / M. V. Nabozhenko, I. A. Chigray // *Catalogue of Palearctic Coleoptera. Volume 5. Tenebrionoidea*. – Leiden: Brill, 2020. P. – 268–296.
- Nabozhenko, M. V. A key to Russian and Eastern European species of *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptinae) with the description of a new species from the North Caucasus supported by morphological and molecular data / M. V. Nabozhenko, I. Chigray, K. Ntatsopoulos, A. Papadopoulou // *Zootaxa*. – 2022a. – Vol. 5116, № 2. – P. 267–291.
- Nabozhenko, M. V. Additions to the knowledge of the diversity of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkey with new records and taxonomic notes / M. Nabozhenko, D. Doğan, E. Yildirim // *Journal of Insect Biodiversity*. – 2022b. – Vol. 32, № 1. – P. 5–25.
- Pallas, P. S. *Icones Insectorum praesertim Rossiae Sibiriaeque peculiarum quae collegit et descriptionibus illustravit. Fasciculus primus*. Erlangae: W. Walther. – 1781. – P. 1–56.
- Perris, E. Seconde excursion dans les Grandes-Landes / E. Perris // *Annales de la Société Linnéenne de Bordeaux*. – 1852. – Vol. 10. – P. 603–615.
- Pierre, F. Contribution a la connaissance de la faune du Moyen-Orient (Missions G. Remaudière 1955 et 1959). II. Coléoptères ténébrionides / F. Pierre // *Vie et Milieu*. – 1964. – Vol. 15. – P. 1043–1055.
- 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. Revision der Coleopteren-Gattung *Prosodes* Esch. / E. Reitter // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 1893b. – Vol. 2. – P. 261–312.

- Reitter, E. Ueber die Genus-Charaktere der Gattungen *Blaps* Fr., *Prosodes* Eschsch. und Verwandte / E. Reitter // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1893a. – Vol. 2. – P. 313–316.
- Reitter, E. Insecta in itinere Cl. N. Przewalskii in Asia Centrali novissime lecta. ix. Tenebrionidae / E. Reitter // Horae Societatis Entomologicae Rossicae. – 1887. – Vol. 21. – P. 355–389.
- Reitter, E. Uebersicht der mir bekannten Arten der Coleopteren-Gattung *Dila* Fisch / E. Reitter // Entomologische Nachrichten. – 1900. – Vol. 26. – P. 295–296.
- Reitter, E. *Dila leptoscelis* n. sp. / E. Reitter // Entomologische Blätter. – 1909. – Vol. 5. – P. 239.
- Reitter, E. Neue Revision der Arten der Coleopterengattung *Prosodes* Esch. / E. Reitter // Wiener Entomologische Zeitung. – 1909. – Vol. 28. – P. 113–168.
- Ren, G.-D. One new record genus [sic] and species of Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) from China / Ren, G.-D. & Luo, Z. // Entomotaxonomia. – 1995. – Vol. 17. – P. 27–30.
- Ren, G.-D. A new genus and two new species of the tribe Blaptini in China (Coleoptera: Tenebrionidae) / G.-D. Ren, Z. Li // Zoological Research. – 2001. – Vol. 4. – P. 310–314.
- Ren, G.-D. Eight new species of the genus *Blaps* Fabricius (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptini) of China / G.-D. Ren, X.-P. Wang // Entomotaxonomia. – 2001. – Vol. 23. – P. 15–27.
- Ren, G.-D. Fauna Sinica: Insecta. Volume 63: Coleoptera: Tenebrionidae (I) / G.-D. Ren, Y. Ba, H. Liu, Y. Niu, X. Zhu, Z. Li, A. Shi. – Science Press, Beijing, 2016. – 532 pp. [in Chinese with an English summary].
- Schuster, A. *Dila Kuntzeni* nov. spec. (Col., Tenebr.) / A. Schuster // Entomologische Blätter. – 1914. – Vol. 10. – P. 182–183.
- Schuster, A. Neue paläarktische Tenebrioniden (Col.) III. / A. Schuster // Entomologische Blätter. – 1920. – Vol. 16. – P. 199–201.
- Schuster, A. Die Gattung *Caenoblaps* König. (Col. Tenebr.) / A. Schuster // Koleopterologische Rundschau. – 1928. – Vol. 14. – P. 122–125.
- Schuster, A. Tenebrioniden vom Toten Meer / A. Schuster // Entomologische Blätter. – 1934. – Vol. 30. – P. 180–182.
- Seidlitz, G. von. Tenebrionidae / H. von. Kiesenwetter, G. von Seidlitz // Naturgeschichte der Insecten Deutschlands begonnen von Dr. W.F. Erichson, fortgesetzt von Prof. Dr. H. Schaum, Dr. G. Kraatz, H. v. Kiesenwetter, Julius Weise, Edm. Reitter und Dr. G.

- Seidlitz. Erste Abtheilung. Coleoptera. Fünfter Band. Erste Hälfte / H. von Kiesenwetter, G. von Seidlitz. – Berlin, Nicolaische Verlags-Buchhandlung, 1893. – P. 201–400.
- Semenov Tian-Shanskij, A. P. Supplément à la Révision du genre *Blaps* F. (Coleoptera, Tenebrionidae) de G. Seidlitz, 1893 / A. P. Semenov Tian-Shanskij, A. V. Bogatchev // Festschrift zum 60 Geburtstag von Professor Dr. Embrik Strand. – 1936. – Vol. 1. – P. 553–568.
- Skopin, N. G. Neue Tenebrioniden aus Zentralasien III, nebst einigen systematischen sowie synonymischen Bemerkungen / N. G. Skopin // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. – 1961. – Vol. 53. – P. 381–406.
- Skopin, N. G. Neue Tenebrioniden aus Zentralasien III, nebst einigen systematischen sowie synonymischen Bemerkungen / N. G. Skopin // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. – 1964. – Vol. 56. – P. 389–412.
- Skopin, N. G. Neue Tenebrioniden aus Zentralasien IV, nebst einigen systematischen sowie synonymischen Bemerkungen / N. G. Skopin // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. – 1966. – Vol. 58. – P. 325–342.
- Skopin, N. G. Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) from Ballion's collection collected in Kuldzha and adjacent regions of Kazakhstan and Kirgizia / N. G. Skopin // Entomological Review. – 1973. – Vol. 52, № 4. – P. 555–561.
- Skopin, N. G. Über *Blaps transversimulcata* Ball. und ihrer näheren Verwandten (Coleoptera, Tenebrionidae) / N. G. Skopin // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. – 1977. – Vol. 69. – P. 149–151.
- Skopin, N. G. Über die Arten der Gattung *Blaps* F. (Coleoptera, Tenebrionidae), gesammelt von Herrn Dr. W. Wittmer im Jahre 1976 in Kashmir / N. G. Skopin, Z. Kaszab // Folia entomologica hungarica. – 1978. – Vol. 31. – P. 207–212.
- Soldati, L. A new *Blaps* species from Turkey (Coleoptera: Tenebrionidae) / L. Soldati, F. Soldati // Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux. – 1999. – Vol. 27, № 1. – P. 29–32.
- Soldati, L. Important notes on taxonomic structure of *Blaps nitens* Laporte de Castelnau, 1840 with the description of new subspecies *Blaps nitens medvedevi* subsp. n. (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptini) / L. Soldati, G. J. Kergoat, F. Condamine // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2009. – Т. 5, вып. 2. – С. 231–233.
- Soldati, L. Documenting tenebrionid diversity: progress on *Blaps* Fabricius (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae, Blaptini) systematics, with the description of five new

- species / L. Soldati, F. L. Condamine, A.-L. Clamens, G. J. Kergoat // European Journal of Taxonomy. – 2017. – Vol. 282. – P. 1–29.
- Solier, A. J. J. Essai d'une division des Coléoptères Hétéromères, et d'une Monographie de la famille des Collaptèrides / A. J. J. Solier // Annales de la Société Entomologique de France. – 1834. – Vol. 3. – P. 479–636, pls xii–xvi.
- Solier, A. J. J. Essai sur les Collaptèrides (suite). 4^e Tribu. Pimélites / Solier A. J. J. // Annales de la Société Entomologique de France. – 1836. – Vol. 5 [1835–1836] – P. 5–200, pls i–iv.
- Solier, A. J. J. Essai sur les collaptérides. 14^e 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.
- 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.
- Stickney, F. S. The head capsule of Coleoptera / F. S. Stickney // Illinois biological monographs. – 1923. – Vol. 8. – 1–104.
- Šustek, Z. Contribution to the synonymy of *Blaps lethifera* Marsham, 1802 (Coleoptera, Tenebrionidae) / Z. Šustek // Acta entomologica bohemoslovaca. – 1982. – Vol. 79. – P. 143–153.
- Svitoch, A. A. The Pont-Caspian and Mediterranean Basins in the Pleistocene (Paleogeography and correlation) / A. A. Svitoch, A. O. Selivanov, T. A. Yanina // Oceanology. – 2000. – Vol. 40, № 6. – P. 868–881.
- Tezcan, S. Contributions to the knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) from Turkey. Part II. Opatrinae, Tenebrioninae, Adeliinae / S. Tezcan, Y. Karsavuran, E. Pehlivan, B. Keskin, J. Ferrer // Türkiye Entomoloji Dergisi. – 2004. – Vol. 28, № 3. – P. 163–180.
- Tschernyshev, S. E. New species of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) found in Siberia / S. E. Tschernyshev, V. G. Mordkovitch // Russian Entomological Journal. – 2002. – Vol. 11, iss. 4. – P. 383–385.
- 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.

- 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.
- Wei, Z. The complete mitochondrial genomes of four lagriine species (Coleoptera, Tenebrionidae) and phylogenetic relationships within Tenebrionidae / Z. Wei, A. Shi // PeerJ. – 2023. – Vol. 11. – P. e15483.
- Westwood, J. O. An Introduction to the modern classification 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.
- Yu, Y-Z. Morphology and key to the larvae of common tenebrionids of the Blaptini-tribe (Coleoptera) North China / Y-Z. Yu, G-D. Ren, Q-X. Sun // Entomological Knowledge. – 1996. – Vol. 33, № 4. – P. 198–203.
- Yu, Y-Z. Record and narration on eight species of larvae of Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) / Y-Z. Yu, G-D. Ren, F. Ma // Journal of Ningxia Agricultural College. – 1993. – Vol. 14 (Suppl.). – P. 198–203.
- Yu, Y-Z. The larval morphology of five species of the Blaptini tribe (Coleoptera: Tenebrionidae) / Y-Z. Yu, D-Z. Zhang, X-P. Wang // Journal of Ningxia Agricultural College. – 1999. – Vol. 20, № 4. – P. 15–19.
- Yu, Y-Z. The biological characters of *Blaps opaca* Reitter (Coleoptera: Tenebrionidae) / Y-Z. Yu, F-J. Zhang // Journal of Ningxia Agricultural College. – 2004. – Vol. 25, № 1. – P. 5–7.
- Zhang, J-Y. Biological characteristic of *Blaps kiritshenkoi* (Coleoptera: Tenebrionidae) / J-Y. Zhang, Y-Z. Yu, L. Jia // Plant Protection. – 2005. – Vol. 31, № 4. – P. 44–47.
- Zubkov [= Zoubkoff], B. Sur un nouveau genre et quelques nouvelles espèces de coléoptères / B. Zubkov [= Zoubkoff] // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1829. – T. 6. – P. 147–170, pls. 4, 5.
- Zubkov [= Zoubkoff], B. Nouveaux coléoptères recueillis en Turcménie / B. Zubkov [= Zoubkoff] // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1833. – T. 6. – P. 310–340.

Приложение 1. Определительные таблицы таксонов подтрибы *Blaptina*

Приложение 1.1 Определительная таблица родов подтрибы *Blaptina*

1. Подкоготковая пластина на вершине острая, треугольной или копьевидной формы *Lithoblaps*
- Подкоготковая пластина на вершине широко закругленная или прямая 2
2. Передняя голень с одной шпорой. Тело узкое *Thaumatoablaps*
- Передняя голень с двумя шпорами. Тело широкое 3
3. Переднеспинка полностью без окаймления. Ментум очень широкий, закрывает часть кардо и стипеса и основания лабиальных палпов *Medvedevia*
- Переднеспинка окаймлена. Ментум сравнительно узкий, кардо, стипес и основания лабиальных палпов полностью видны 4
4. Наружная шпора на передней голени гораздо меньше внутренней *Nalepa*
- Шпоры на передней голени примерно равные по длине 5
5. Абдоминальные вентриты самца всегда без волосяной щетки вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Сгибательная сторона передних бедер с четким зубцом или длинным килем вдоль верхнего края 6
- Абдоминальные вентриты самца часто с волосяной щеткой вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2. Сгибательная сторона передних бедер без зубца или крупного кия, иногда зубец выражен, но тогда вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2 у самца есть волосяная щетка (*Blaps femoralis*, Монголия) 10
6. Надкрылья покрыты пунктировкой и гранулами, образующими морщинистость ..
..... *Hoplitoblaps*
- Надкрылья гладкие, покрыты обычной, реже – рашпилевидной пунктировкой ... 7
7. Щетинки на антенномерах утолщенные. Сгибательная сторона передних бедер самцов с двумя крупными зубцами, передние бедра самки с одним зубцом у верхнего края. Сгибательная сторона голеней самца с небольшой волосяной щеткой возле шпор *Coelocnemodes*
- Щетинки на антенномерах не утолщенные. Сгибательная сторона передних бедер самцов и самок с одним зубцом или длинным килем у верхнего края. Иногда сгибательная сторона передних и средних голеней самца с небольшой волосяной щеточкой у шпор 8

8. Все стороны переднеспинки уплощенные (отогнутые). Задние голени самца S-образно изогнуты *Dilablaps*
- Стороны переднеспинки не уплощенные (не отогнутые). Задние голени самца не изогнуты S-образно 9
9. Мукро отсутствует или очень короткий, нечетко обособлен от надкрылий. Вершинные лопасти яйцеклада широко закругленные на вершине. Базальный проток сперматеки короткий, железа сперматеки длинная относительно базального протока, сперматека с двумя резервуарами *Dila*
- Мукро хорошо выражен, четко обособлен от надкрылий. Вершинные лопасти яйцеклада узко закругленные. Базальный проток сперматеки умеренно длинный, сперматека с тремя резервуарами (первый резервуар очень короткий, второй и третий резервуары длиннее) *Thaioblaps*
10. У самца нижняя поверхность протарзомеров 1–3 в апикальной половине и мезотарзомера 1 в апикальной трети с густой волосяной щеточкой. Эпиплевры короткие, едва достигают основания абдоминального вентрита 5
- *Medvedevoblaps*
- Нижняя поверхность протарзомеров самца без волосяной щеточки или с волосяной щеточкой в базальной половине протарзомеров 1–2 и мезотарзомера 1. Эпиплевры длинные, заходят за середину абдоминального вентрита 5 *Blaps*

Приложение 1.2 Определительная таблица видов подтрибы *Blaptina* Восточной Европы и России по самцам

Примечание. В таблицу не включен *Blaps rybalovi* Tschernyshev & Mordkovitsh, 2002, известный только по самкам. Поскольку окончательный статус *Blaps nitida* Fischer von Waldheim, 1844 неясен (Chigray, Ivanov 2020), этот таксон и *B. lethifera* даны в одной тезе.

1. Передние бедра с четким острым зубцом у середины ближе к вершине. Волосяное пятно между абдоминальными вентритами всегда отсутствует *Dila baeckmanni*
- Передние бедра чаще без острого зубца. Если зубец есть, то волосяное пятно вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2 присутствует 2

- 2 Подкоготковая пластинка на вершине острая, треугольной или копьевидной формы 3 (*Lithoblaps*)
- Подкоготковая пластинка на вершине тупая, прямая или широко закругленная 4 (*Blaps*)
- 3 Мукро очень короткий, в виде двух треугольных отростков. Абдоминальный вентрит 1 с двумя поперечными острыми бугорками, абдоминальный вентрит 5 с длинными волосками на вершине. Прикаспийская впадина, южнее Избербаша (Дагестан) *L. pruinosa*
- Мукро длинный, узкий, на вершине раздвоенный. Абдоминальный вентрит 1 с небольшим округлым бугорком между задними тазиками, вентрит 5 без длинных волосков на вершине. Южный Крым *L. gigas*
- 4 Вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2 есть волосяное пятно 5
- Волосяное пятно вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2 отсутствует 14
- 5 Наружный край надкрылий полностью виден сверху. Восточная Сибирь (Забайкалье, Тува) *B. miliaria*
- При взгляде сверху наружный край надкрылий у середины прикрыт боковыми сторонами надкрылий 6
- 6 Передние голени с короткой и четкой выемкой у основания внутренней стороны. СВ Крым и его северные окрестности *B. tibialis*
- Передние голени без вырезки у основания внутренней стороны 7
- 7 Сгибательная сторона передних бедер с крупным широко закругленным на вершине килем и глубокой, широкой вырезкой перед ним у вершины бедра. Восточная Сибирь (Тува) *B. femoralis medusula*
- Сгибательная сторона передних бедер без киля или со слегка выступающим килем и широкой, пологой, неглубокой вырезкой перед ним у вершины бедра 8
- 8 Надкрылья покрыты грубыми морщинами с примесью грубой рашпилевидной пунктировки 9
- Надкрылья более гладкие, без грубой морщинистости, иногда с мелкими, малозаметными морщинами 10

- 9 Надкрылья удлинённые (длина в 1.9 раза больше ширины). Антенны длинные, достигают основания надкрылий. Большой Кавказ (в России: горные районы Дагестана и Чечни) *B. verrucosa*
- Надкрылья менее удлинённые (длина в 1.4–1.55 раза больше ширины). Антенны короче, заходят за середину переднеспинки, но не достигают ее основания. Восточная Сибирь (Забайкалье, Тува, юг Красноярского края) *B. rugosa*
- 10 Мукро длинный (4.0–7.5 мм) *B. mortisaga*
- Мукро короткие (1.1–2.3 мм) 11
- 11 Шпоры средних голеней овальные, широкие и длинные, их длина почти равна мезотарзомеру 1 *B. parvicollis parvicollis*
- Шпоры средних голеней узкотреугольные, с острой вершиной, в 1.5–3 раза короче мезотарзомера 1 12
- 12 Наружные стороны прогипомер не уплощенные. Северный Кавказ (ксерофитные горные районы Дагестана и Чечни) *B. subalpina*
- Наружные стороны прогипомер уплощенные по всей длине или, по крайней мере, спереди 13
- 13 Надкрылья равномерно выпуклые, иногда узко уплощенные по шву. Абдоминальные вентриты широкие, отношение ширины к длине 1–5 вентритов 1.86, 3.03, 3.27, 4.81 и 1.78 соответственно. Тарзусы короткие. Европа, юг Западной Сибири на восток до Алтая *B. lethifera lethifera*, *B. nitida*
- Надкрылья широко уплощенные. Абдоминальные вентриты уже, отношение ширины к длине 1–5 вентритов 1.74, 2.81, 3, 4.1 и 1.63 соответственно. Тарзусы длиннее и тоньше. Центральная часть Северного Кавказа *B. caucasica*
- 14 Мукро отсутствует. Алтай *B. tenuicornis*
- Мукро присутствует 15
- 15 Задние голени с резким утолщением у середины ближе к вершине. Европа, юг Западной Сибири на восток до Алтая *B. halophila*
- Задние голени равномерно расширяются от проксимальной к дистальной части . . .
..... 16
- 16 Боковые стороны переднеспинки не уплощенные, равномерно выпуклые. Новосибирск *B. aff. oblonga*

- Боковые стороны переднеспинки уплощенные (отогнутые), часто с приподнятыми краями 17
- 17 Антенны длинные, вершинный антенномер заходит за основание переднеспинки. Надкрылья гладкие или с микроморщинами. Юг Крыма *B. mucronata*
- Антенны короткие, вершинный антенномер заходит за середину переднеспинки, но не достигает ее основания 18
- 18 Переднеспинка и надкрылья сильно блестящие. Парамеры сильно удлинненные, их длина в 3.37 раза больше ширины. Западная Сибирь (Алтайский край), Восточная Сибирь (Забайкалье, Тува) *B. variolosa*
- Переднеспинка и надкрылья менее блестящие. Парамеры значительно шире, их длина в 2.14 раза больше ширины. Восточная Сибирь (Красноярск обл., Забайкалье, Тува) *B. reflexa*

Приложение 1.3 Определительная таблица видов подтрибы *Blaptina* Восточной Европы и России по самкам

- 1 Передние бедра с четким острым зубцом у середины ближе к вершине *Dila baeckmanni*
- Передние бедра без острого зубца 2
- 2 Подкоготковая пластинка на вершине острая, треугольной или копьевидной формы 3 (*Lithoblaps*)
- Подкоготковая пластинка на вершине тупая, прямая или широко закругленная 4 (*Blaps*)
- 3 Тело крупное (длина 30–34 мм), стройнее (длина в 2.7 раза больше ширины). Мукро хорошо развит, на вершине раздвоен *B. gigas*
- Тело меньше (длина 20–29 мм) и шире (длина в 2–2,1 раза больше ширины). Мукро очень короткий, в виде двух отдельных треугольных выростов *B. pruinosa*
- 4 Наружный край надкрылий при виде сверху полностью виден 5
- Наружный край надкрылий при виде сверху частично прикрыт боковыми сторонами надкрылий 6
- 5 Боковые края переднеспинки уплощены и приподняты (отогнуты). Переднеспинка с простой сглаженной пунктировкой. Надкрылья слабо уплощены вдоль шва *B. miliaria*

- Боковые края переднеспинки уплощены, но не приподняты. Переднеспинка покрыта мелкими зернами. Диск надкрылий выпуклый *B. reflexa*
- 6 Сгибательная сторона передних бедер с крупным килем с широко закругленной вершиной и глубокой широкой вырезкой перед вершиной бедра 7
- Сгибательная сторона передних бедер без кия или со слегка выступающим килем и широкой, пологой, неглубокой вырезкой перед вершиной бедра 8
- 7 Тело более коренастое (длина тела в 2.2 раза больше ширины). Антенны короткие, антенномер 11 достигает базальной трети переднеспинки *B. femoralis medusula*
- Тело стройнее (длина в 2.45 раза больше ширины). Антенны длинные, антенномер 11 заходит за основание переднеспинки *B. tenuicornis*
- 8 Передние голени с резкой выемкой у основания внутренней стороны . . . *B. tibialis*
- Передние голени без выемки у основания внутренней стороны 9
- 9 Антенны длиннее, антенномер 11 достигает или заходит за основание переднеспинки 10
- Антенны короче, антенномер 11 достигает только базальной трети переднеспинки, но не достигает ее основания 13
- 10 Мукро отсутствует *B. rybalovi*
- Мукро хорошо развит, умеренно длинный или короткий 11
- 11 Надкрылья морщинистые *B. verrucosa*
- Надкрылья гладкие или с мелкими микроморщинами 12
- 12 Тело стройное (длина в 2.7 раза больше ширины), мукро длинный (отношение длины мукро к общей длине надкрылий с мукро 1:9). Антенномер 11 достигает основания переднеспинки, но не заходит за ее основание *B. mortisaga*
- Тело более коренастое (длина в 2.3 раза больше ширины), мукро короткий (отношение длины мукро к общей длине надкрылий с мукро 1:15). Антенномеры 10 и 11 заходят за основание переднеспинки *B. mucronata*
- 13 Резервуары сперматеки лишь незначительно расширены в апикальной половине 14
- Резервуары сперматеки на вершине булабовидные, сферические или эллипсоидальные 15
- 14 Боковые стороны и основание переднеспинки широко уплощенные (отогнутые); середина диска покрыта крупными и очень редкими точками, передняя, боковые и

- базальная части покрыты более мелкими и густыми точками, каждая с зернышком. Пунктировка надкрылий очень грубая, образует грубую морщинистость *B. variolosa*
- Боковые стороны переднеспинки узко уплощенные (отогнутые) или не уплощенные, основание не уплощенное. Переднеспинка с простой пунктировкой, без гранул. Надкрылья гладкие *B. halophila*
- 15 Наружные стороны прогипомер слабо уплощенные, отделены от остальной поверхности 16
- Наружные стороны прогипомер не уплощенные и/или отделены от остальной поверхности только вблизи передних углов 18
- 16 Шпоры расширенные и уплощенные. Резервуары сперматеки шаровидные, соединены у основания общим протоком *B. parvicollis parvicollis*
- Шпоры простые, не уплощенные. Резервуары сперматеки эллипсоидные, разделенные 17
- 17 Абдоминальные вентриты широкие, отношение ширины к длине вентритов 1–5: 1.86, 3.03, 3.27, 4.81 и 1.78 соответственно. Тарзусы короткие, про-, мезо- и метатарзусы в 1.75, 1.44 и 1.78 раза короче соответствующих голеней *B. lethifera*, *B. nitida*
- Абдоминальные вентриты уже, отношение ширины к длине вентритов 1–5: 1.74, 2.81, 3, 4.1 и 1.63. Тарзусы длиннее, про-, мезо- и метатарзусы в 1.53, 1.26, 1.36 раза короче соответствующих голеней *B. caucasica*
- 18 Внешние стороны прогипомер уплощены только у передних углов. Надкрылья шире (длина в 1.3 раза больше ширины), сильно морщинистые, покрыты грубыми, рашпилевидными точками *B. rugosa*
- Внешние стороны прогипомер не уплощены. Надкрылья более удлиненные (длина в 1.5 раза больше ширины), гладкие, с простыми и мелкими рашпилевидными точками *B. subalpina*

Приложение 2. Систематический список жуков-чернотелок подтрибы *Blaptina*

Подтриба *Blaptina* Leach, 1815

Род *Blaps* Fabricius, 1775

типовой вид *Tenebrio mortisagus* Linnaeus, 1758

Подрод *Ablapsis* Reitter, 1887, типовой вид *Blaps compressipes* Reitter, 1887 (Приложение 3: Рисунок 2)

= *Prosoblapsia* Skopin & Kaszab, 1978, типовой вид *Leptocolena allardiana* Reitter, 1889

= *Protoblaps* Bauer, 1921, типовой вид *Blaps tentyrioides* Seidlitz, 1893 (= *Blaps* (*Ablapsia*) *socia* Seidlitz, 1893)

= *Genoblaps* Bauer, 1921, типовой вид *Blaps tentyroides* Seidlitz, 1893

allardiana alaiensis Seidlitz, 1893

= *sunpantinga* Schuster, 1923

allardiana allardiana Reitter, 1889

= *znoikoi* Semenov & Bogatchev, 1936

apicecostata Blair, 1922

berezowskii G.S. Medvedev, 1998

breiti Reitter, 1913

= *trapezicollis* Gebien, 1913

brevipes Seidlitz, 1893

brevis Ren & Wang, 2001

compressipes (Reitter, 1887) (*Ablapsis*)

conica Ren & Shi, 2016

gentilis gentilis Fairmaire, 1887

gentilis semistriatomorpha Skopin & Kaszab, 1978

gentilis transversithorax Skopin & Kaszab, 1978

helleri Schuster, 1923

himalaica Blair, 1923

latericosta Reitter, 1889

maeander Kraatz, 1885

socia Seidlitz, 1893

= *gentiloides* Kaszab, 1977

= *punctithorax* Kaszab, 1977

= *radula* Kaszab, 1977

= *semistriata* Kaszab, 1977

= *tentyroides* Seidlitz, 1893

tenuicornis Gebler, 1847

= *altaica* Kelejniskova, 1970

= *depressa* Gebler, 1829

transversimulcata meandroides Skopin, 1977

transversimulcata transversimulcata Ballion, 1878

= *rudesculpta* Semenov & Bogatchev, 1936

Подрод *Arenoblaps* G.S. Medvedev, 1999, типовой вид *Blaps hiemalis* Semenov & Bogatchev, 1940 (Приложение 3: Рисунок 2)

hiemalis Semenov & Bogatchev, 1940

Подрод *Blaps* Fabricius, 1775, типовой вид *Tenebrio mortisagus* Linnaeus, 1758 (Приложение 3: Рисунок 1)

= *Acanthoblaps* Reitter, 1889, типовой вид *Blaps dentitibia* Reitter, 1889

= *Agroblaps* Motschulsky, 1860, типовой вид *Blaps fatidica* J. Sturm, 1807 (= *Blaps lethifera* Marsham, 1802)

= *Blapidurus* Fairmaire, 1891, типовой вид *Blapidurus crassicornis* Fairmaire, 1891

= *Blapimorpha* Motschulsky, 1860, типовой вид *Blaps reflexa* Gebler, 1832

= *Blapisa* Motschulsky, 1860, типовой вид *Blaps jaegeri* Hummel, 1827 (= *Tenebrio mortisagus* Linnaeus, 1758)

= *Caraboblaps* Bauer, 1921, type species *Blaps scabiosa* Baudi di Selve, 1874

= *Leptocolena* Allard, 1880, типовой вид *Blaps mucronata* Latreille, 1804

= *Leptomorpha* Faldermann, 1835, типовой вид *Leptomorpha chinensis* Faldermann, 1835

= *Mesoblaps* Bauer, 1921, type species *Blaps rugulipennis* Fairmaire, 1891

= *Nanoblaps* Semenov & Bogatchev, 1936, типовой вид *Blaps jakovlevi* Semenov & Bogatchev, 1936

= *Notoblaps* Bauer, 1921, type species *Blaps juliae* Allard, 1881

= *Platyblaps* Motschulsky, 1860, типовой вид *Blaps holconota* Fischer von Waldheim, 1844

abbreviata abbreviata Ménétriés, 1836

= *ecaudata* Küster, 1845

= *ovata* Solier, 1848

= *rotundicollis* Reiche & Saulcy, 1857

abbreviata indagator Reiche & Saulcy, 1857

acuminata acuminata Fischer von Waldheim, 1820

= *przewalskyi* Reitter, 1887

acuminata kulszhana Skopin, 1973

acutangula Ren & Wang, 2001

adela L. Soldati & F. Soldati, 1999

afghanistanica Gridelli, 1954 [1955]

amurensis Allard, 1881

angusta Seidlitz, 1893

anura Seidlitz, 1893

araxicola Seidlitz, 1893

aruktavica G.S. Medvedev, 2004

aspericollis Schuster, 1923

badakschanica Kaszab, 1960

balashovi Bogatchev & G.S. Medvedev, 1974

ballioni Skopin, 1977

bogatshevi G.S. Medvedev, 1964

brunnea Allard, 1881

bucharensis Seidlitz, 1893

bushirensis Kaszab, 1959

caraboides caraboides Allard, 1882

= *aberrans* Reinig, 1931

= *alaiensis* Reinig, 1931

- = *chinensis* Reinig, 1931
- = *emarginata* Reinig, 1931
- = *licinoides* Seidlitz, 1893
- = *ovata* Reinig, 1931
- = *schusteri* Reinig, 1934
- caraboides intermittens* Kaszab, 1962
- caspica* I. Chigray, Abdurakhmanov, Nabozhenko & Shapovalov, 2016
- caucasica* Nabozhenko & I. Chigray, 2022
- chinensis* Faldermann, 1835
- choui* Ren & Wang, 2001
- clotzeri* Fischer von Waldheim, 1844
- concii* Koch, 1965
- conradtii* Seidlitz, 1893
- contracta* Ren, 2016
- crassicornis* Fairmaire, 1891
- cretensis* Koch, 1948
- cribrosa* Solier, 1848
 - = *angulata* Reiche & Saulcy, 1857
- cychroides* Fairmaire, 1887
- davidis* Deyrolle, 1878
 - = *davidea* (Allard, 1886) (*Blapimorpha*)
- dehaani* Baudi di Selve, 1875
- dentitibia* Reitter, 1889
- deplanata* Ménétriés, 1832
 - = *cordata* Seidlitz, 1893
 - = *curvipes* Baudi di Selve, 1874 [1875]
 - = *muricata* Fischer von Waldheim, 1832
- dispar* Seidlitz, 1893
- dorsogranata* Fairmaire, 1887
- eleodes* Kaszab, 1962
- elliptica* Seidlitz, 1893
- emoda* Allard, 1881

ernesti I. Chigray, 2020
evanida Seidlitz, 1893
eximia Semenov & Bogatchev, 1936
felix Waterhouse, 1889
 = *regia* Seidlitz, 1893
femoralis femoralis Fischer von Waldheim, 1844
femoralis rectispina Kaszab, 1968
fouquei I. Chigray & Ivanov, 2020
freibergi Skopin, 1969
garzica Ren & Wang, 2001
gibba Laporte, 1840
 = *australis* Solier, 1848
 = *impressicollis* Solier, 1848
 = *italica* Baudi di Selve, 1875
 = *planicollis* Solier, 1848
 = *rectangularis* Solier, 1848
glabrata Seidlitz, 1893
glazunovi Semenov & Bogatchev, 1936
gobiensis J. Frivaldszky, 1890
 = *mongolica* Seidlitz, 1893
graeca Solier, 1848
granulata altynemelis Skopin, 1966
granulata granulata Gebler, 1825
 = *seidlitz* Schuster, 1936
granulata granulosa Ménétriés, 1854
granulata kirgisica Skopin, 1966
granulata oblitterata Ménétriés, 1849
granulata stackelbergi Bogatchev, 1952
granulata turcomana Fischer von Waldheim, 1843
 = *caudata* Gebler, 1844
granulipennis Skopin, 1966
gressoria Reitter, 1889

haarlovi Gridelli, 1954
helopioides Seidlitz, 1893
holconota Fischer von Waldheim, 1844
 = *corrosa* Fischer von Waldheim, 1844
 = *quinquecostata* Fischer von Waldheim, 1844
 = *stenothorax* Fischer von Waldheim, 1844
holcus Ren, 2016
indicola Bates, 1879
 = *lucens* Fairmaire, 1891
inflatipennis J.R. Sahlberg, 1908
inflexa Zubkov, 1833
 = *carbonaria* Kraatz, 1888
 = *haberhaueri* Seidlitz, 1893
iraquensis Kaszab, 1959
jakovlevi Semenov & Bogatchev, 1936
japonensis Marseul, 1879
jeannei J. Ferrer & L. Soldati, 1999
kabuliensis Kaszab, 1960
kadyrbekovi G.S. Medvedev, 2004
kasatkini I. Chigray & Nabozhenko, 2016
kashgarensis Bates, 1879
 = *eusoma* Kraatz, 1888
 = *lobnoria* Reitter, 1887
kiritshenkoi Semenov & Bogatchev, 1936
klapperichi Kaszab, 1960
kolbei Schuster, 1914
kovali Abdurakhmanov & Nabozhenko, 2011
kulzeri Pierre, 1964
 = *kulzeriana* (Pierre, 1964) (*Caenoblaps*)
ladakensis Bates, 1879
lata Seidlitz, 1893
ledereri (Fairmaire, 1866) (*Prosodes*)

lethifera Marsham, 1802

- = *abdit*a Picka, 1978
- = *angulicollis* (Motschulsky, 1860) (*Agroblaps*)
- = *anthracina* Faldermann, 1837
- = *asiatica* Solier, 1848
- = *bipunctata* Allard, 1881
- = *brevis* Fischer von Waldheim, 1844
- = *carinula* Seidlitz, 1893
- = *convexa* Fischer von Waldheim, 1844
- = *crassa* Reiche & Saulcy, 1857
- = *damascena* Fischer von Waldheim, 1844
- = *dorsata* Fischer von Waldheim, 1844
- = *fatidica* J. Sturm, 1807
- = *laevicollis* Rey, 1892
- = *pterotapha* Fischer von Waldheim, 1832
- = *luctuosa* Ménétriés, 1832
- = *menetriesii* Kraatz, 1881
- = *milleri* Seidlitz, 1893
- = *obliterata* Ménétriés, 1848 [1849]
- = *orbicollis* Motschulsky, 1845
- = *pallasii* Seidlitz, 1893
- = *plicaticollis* Ménétriés, 1836
- = *proxima* Solier, 1848
- = *pulvinata* Ménétriés, 1849
- = *reflexicollis* Solier, 1848
- = *robusta* Motschulsky, 1845
- = *similis* Latreille, 1804
- = *striatopunctata* Allard, 1881
- = *subquadrata* Brullé, 1832
- = *tarda* (Motschulsky, 1860) (*Agroblaps*)

lethifera suecica J. Ferrer & Picka, 1990

lindbergi Kaszab, 1959

longicornis Kraatz, 1882

longula Reiche & Saulcy, 1857

lucidula G.S. Medvedev, 1998

marginicollis (Fairmaire, 1891) (*Blapidurus*)

martensi Kaszab, 1978

medusa Reitter, 1900

medusula Skopin, 1964

menetriesiana Bogatchev, 1948

miliaria Fischer von Waldheim, 1844

moerens Allard, 1881

mortisaga (Linnaeus, 1758) (*Tenebrio*)

= *acuminata* (DeGeer, 1775) (*Tenebrio*)

= *brevicornis* Seidlitz, 1893

= *canaliculata* Faldermann, 1837

= *carbo* Fischer von Waldheim, 1844

= *confusa* Fischer von Waldheim, 1844

= *dahlia* Solier, 1848

= *elongata* Ménétriés, 1832

= *encifer* Motschulsky, 1845

= *jaegeri* Hummel, 1827

= *koenigii* Seidlitz, 1893

= *planicollis* Motschulsky, 1845

= *reflexicollis* Fischer von Waldheim, 1844

mucronata Latreille, 1804

= *chevrolatii* Solier, 1848

= *dilatata* Laporte, 1840

= *foveicollis* Allard, 1881

= *obtusa* J. Sturm, 1807

= *reflexa* Solier, 1848

= *stricticollis* A. Villa & J.B. Villa, 1835

= *striolata* Küster, 1846

= *sublineata* Brullé, 1832

= *subovata* Solier, 1848
murgabensis Bogatchev, 1961
mutata Gemminger, 1870
 = *convexa* Reiche & Saulcy, 1857
nadaii G.S. Medvedev, 2004
nanshanica Semenov & Bogatchev, 1936
nitida Fischer von Waldheim, 1844
 = *amoena* Fischer von Waldheim, 1844
nuristanica Kaszab, 1959 [1960]
oberthuerii Seidlitz, 1893
oblonga Kraatz, 1883
 = *gracilicollis* Kraatz, 1885
 = *major* Kraatz, 1883
ocreata Allard, 1881
oertzenii Seidlitz, 1893
oglobini Semenov & Bogatchev, 1936
opaca Reitter, 1889
paludani Kaszab, 1959 [1960]
parvicollis parvicollis Zubkov, 1829
 = *affinis* Seidlitz, 1893
 = *krynickyi* Krynicki, 1829
 = *scabra* Fischer von Waldheim, 1842
parvicollis quadricollis Ballion, 1878
 = *subcordata* Seidlitz, 1893
perlonga Bates, 1879
 = *prolongata* (Fairmaire, 1887) (*Leptomorpha*)
persicola Seidlitz, 1893
petiti Pierre, 1964
petra I. Chigray, Nabozhenko & Keskin, 2015
pilosa Ren & Wang, 2001
potanini Reitter, 1889
pseudocaudata Kaszab, 1960

pterosticha Fischer von Waldheim, 1844

= *akinina* (Allard, 1882) (*Agroblaps*)

= *multistriata* Ballion, 1878

pudica Ballion, 1888

puella Allard, 1881

putrida Motschulsky, 1845

reflexa Gebler, 1832

= *variolaris* Gemminger, 1870

= *variolosa* Fischer von Waldheim, 1844 (№ 95)

= *vermiculata* Allard, 1882

reichardti Semenov & Bogatchev, 1936

rhynchoptera Fairmaire, 1886

= *inermis* Fairmaire, 1887

rimskii Semenov & Bogatchev, 1936

rotundata Solier, 1848

= *sodalis* Reiche & Saulcy, 1857

rougemonti Kaszab, 1986

rugosa Gebler, 1825

= *variolosa* Fischer von Waldheim, 1844 (№ 117)

= *scabripennis* Faldermann, 1835

= *variolota* Gemminger, 1870

rugulipennis Fairmaire, 1891

rybalovi Tschernyshev & Mordkovitsh, 2002

scabiosa Baudi di Selve, 1874

= *neoscabiosa* Nabozhenko, 2008

= *scabiosa* Faust, 1875

skopini I. Chigray & Ivanov, 2020

subalpina Ménétriés, 1832

scutellata Fischer von Waldheim, 1844

semenovi Bogatchev, 1939

semenoviana Bogatchev, 1941

seriata Fischer von Waldheim, 1820

- = *acuta* Seidlitz, 1893
- = *lajoyei* Allard, 1883
- = *seriatimpunctata* Fischer von Waldheim, 1844
- = *striola* Motschulsky, 1860

shach Kaszab, 1970

simplex Kaszab, 1960

sonamarga Skopin, 1978

splichali Gebien, 1913

srinagarica Kaszab, 1975

stoetzneri Schuster, 1923

stoliczkana Bates, 1879

strandii Semenov, 1936

sulcatipennis Schuster, 1920

szetschwana Schuster, 1923

taiyuanica Ren & Wang, 2001

tatsienlua Schuster, 1923

tenuepunctata (Motschulsky, 1860) (*Agroblaps*)

- = *vicina* Ménétriés, 1849

tenuicauda Seidlitz, 1893

tenuicollis Solier, 1848

theodoridis Pierre, 1964

thibetana Blair, 1922

thibetanoides Ren, 2004

tianshanica Semenov & Bogatchev, 1936

tibialis Reiche & Saulcy, 1857

- = *strigicollis* Baudi di Selve, 1875

- = *ecaudata* Seidlitz, 1893

tibiella Seidlitz, 1893

transversalis Fischer von Waldheim, 1844

trapezoidalis Kaszab, 1970

tristiciae Bogatchev, 1949

tsharynensis balchashensis Skopin, 1966

tsharynensis tsharynensis Skopin, 1961
tschitscherini Semenov & Bogatchev, 1936
turkestanica Seidlitz, 1893
umbilicata Seidlitz, 1893
varicosa Seidlitz, 1893
variolosa Faldermann, 1835
 = *tschiliana* Wilke, 1921
verrucosa Adams, 1817
 = *scabriuscula* Ménétriés, 1832
 = *montana* Motschulsky, 1839
virgo Seidlitz, 1893
 = *sagitta* Seidlitz, 1893
urophora Fairmaire, 1891
waschana Schuster, 1923
yini (Ren X.-P., Wang & Y.-Z. Yu, 2000) (*Blaptogonia*)

Подрод *Dineria* Motschulsky, 1860, типовой вид *Blaps confusa* Ménétriés, 1832 (= *Blaps halophila* Fischer von Waldheim, 1820) (Приложение 3: Рисунок 2)
 = *Laraliprosodes* Bogatchev, 1947, типовой вид *Prosodes lar* Bogatchev, 1947
halophila Fischer von Waldheim, 1820
 = *confusa* Ménétriés, 1832
 = *confluens* Fischer von Waldheim, 1844
 = *convexicollis* Motschulsky, 1845
 = *coriacea* Fischer von Waldheim, 1842
 = *intrusa* Fischer von Waldheim, 1844
 = *longicollis* Fischer von Waldheim, 1842
 = *solieri* Allard, 1881
 = *songorica* Fischer von Waldheim, 1844
lar (Bogatchev, 1947) (*Prosodes*)

Под *Lithoblaps* Motschulsky, 1860

типовой вид *Tenebrio gigas* (Linnaeus, 1767) (Приложение 3: Рисунок 1)

- = *Holoblaps* Bauer, 1921, type species *Blaps ominosa* Ménétriés, 1832
- = *Periblaps* Bauer, 1921, type species *Blaps nitens* Laporte, 1840
- = *Rhizoblaps* Motschulsky, 1860, типовой вид *Blaps pruinosa* Falderman, 1833
- = *Uroblaps* Motschulsky, 1860, типовой вид *Blaps producta* Brullé, 1832 (= *Blaps lusitanica* Herbst, 1799)
- alternans* (Brullé, 1839) (*Blaps*)
- antennalis* (Allard, 1881) (*Blaps*)
- appendiculata* (Motschulsky, 1851) (*Blaps*)
 - = *caudata* (Solier, 1848) (*Blaps*)
 - = *caudigera* (Gemminger, 1870) (*Blaps*)
- approximans* (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
- barclayi* (Martínez Fernández1 & Ferrer, 2012) (*Blaps*)
- barrancoi* (Castro Tovar, 2014) (*Blaps*)
- batesi* (Allard, 1881) (*Blaps*)
 - = *rathjensi* (Schuster, 1938) (*Blaps*)
- bedeli* (Chatanay, 1914) (*Blaps*)
- bengalensis* (Hope, 1831) (*Blaps*)
 - = *spathulata* (Solier, 1848) (*Blaps*)
- bifurcata bifurcata* (Solier, 1848) (*Blaps*)
 - = *andresi* (Koch, 1935) (*Blaps*)
 - = *dimidiata* (Solier, 1848) (*Blaps*)
- bifurcata mirei* (Gridelli, 1952) (*Blaps*)
- bifurcata strauchii* (Reiche, 1861) (*Blaps*)
 - = *gridellii* (Pierre, 1961) (*Blaps*)
- binominata* (Escalera, 1914) (*Blaps*)
 - = *caudata* (Allard, 1881) (*Blaps*)
 - = *caudigera* (Allard, 1881) (*Blaps*)
- cognata* (Solier, 1848) (*Blaps*)
 - = *schweinfurthii* (Seidlitz, 1893)
- cordicollis* (Solier, 1848) (*Blaps*)
- debdouensis* (Obenberger, 1914) (*Blaps*)
- divergens* (Fairmaire, 1875) (*Blaps*)

doderoi (Schuster, 1922) (*Blaps*)
effeminata (L. Soldati, 2017) (*Blaps*)
emondi (Solier, 1848) (*Blaps*)
 = *nitidula* (Solier, 1848) (*Blaps*)
fasciosa (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
faustii bactriana (Bogatchev, 1959) (*Blaps*)
faustii faustii (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
ferganica (Bogatchev, 1959) (*Blaps*)
fortesculpta (Gridelli, 1953) (*Blaps*)
gigas (Linnaeus, 1767) (*Tenebrio*)
 = *avenae* (J.R. Sahlberg, 1903) (*Blaps*)
 = *azorica* (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
 = *gages* (Linnaeus, 1767) (*Tenebrio*)
 = *gigantea* (L. Petagna, 1819) (*Blaps*)
 = *obtusangula* (Rey, 1892) (*Blaps*)
 = *occulta* (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
 = *producta* (Brullé, 1833) (*Blaps*)
haberti (Peyerimhoff, 1931) (*Blaps*)
heydeni (Allard, 1881) (*Blaps*)
 = *taciturna* (Peyerimhoff, 1949) (*Blaps*)
hispanica (Laporte, 1840) (*Blaps*)
inflata (Allard, 1881) (*Blaps*)
intermedia (L. Soldati, 2017) (*Blaps*)
judaeorum (Miller, 1861) (*Blaps*)
 = *judaica* (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
 = *pharao* (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
juliae (Allard, 1881) (*Blaps*)
kaifensis (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
kollari kollari (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
kollari zhenzhuristi (Bogatchev, 1939) (*Blaps*)
lugens (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
lusitanica ceballosi (Koch, 1944) (*Blaps*)

lusitanica espanoli (Koch, 1944) (*Blaps*)
lusitanica lusitanica (Herbst, 1799) (*Blaps*)
 = *kordofana* (Baudi di Selve, 1875) (*Blaps*)
 = *mequignoni* (Koch, 1944) (*Blaps*)
 = *producta* (Brullé, 1832) (*Blaps*)
magica (Erichson, 1841) (*Blaps*)
maldesi (L. Soldati, 2017) (*Blaps*)
maroccana (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
medvedevi (Bogatchev, 1961) (*Blaps*)
megalatlantica (Koch, 1945) (*Blaps*)
motschulskiana Bogatchev, 1947 (*Blaps*)
 = *gigantea* (Motschulsky, 1845) (*Blaps*)
murati (Peyerimhoff, 1943) (*Blaps*)
nefrauensis nefzauensis (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
nefrauensis vespertina (Koch, 1937) (*Blaps*)
nitens barbara (Solier, 1848) (*Blaps*)
 = *substriata* (Solier, 1848) (*Blaps*)
nitens brachyura (Küster, 1848) (*Blaps*)
 = (*abbreviata* Solier, 1848) (*Blaps*)
nitens cyrenaia (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
nitens glebmedvedevi (L. Soldati, 2020) (*Blaps*)
 = *medvedevi* (L. Soldati, Kergoat & Condamine, 2009) (*Blaps*)
nitens laportei (Ardoin, 1973) (*Blaps*)
 = *sulcata* (Laporte de Castelnau, 1840) (*Blaps*)
nitens mercatii (Canzoneri, 1969) (*Blaps*)
nitens nitens (Laporte, 1840) (*Blaps*)
 = *stygia* (Erichson, 1841) (*Blaps*)
 = *subteres* (Solier, 1848) (*Blaps*)
 = *tunisia* (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
 = *vicina* (Solier, 1848) (*Blaps*)
nitens praedeserta (Koch, 1944) (*Blaps*)
nitens requieni (Solier, 1848) (*Blaps*)

nitiduloides (L. Soldati, 2017) (*Blaps*)
ominosa (Ménétriés, 1832) (*Blaps*)
 = *armeniaca* (Faldermann, 1837) (*Blaps*)
orientalis (Solier, 1848) (*Blaps*)
ovipennis (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
pauliani (Koch, 1945) (*Blaps*)
pavlovskii (Bogatchev, 1959) (*Blaps*)
persica (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
peyerimhoffi (Koch, 1945) (*Blaps*)
pinguis (Allard, 1881) (*Blaps*)
plana (Solier, 1848) (*Blaps*)
polychresta (Forsk., 1775) (*Tenebrio*)
 = *kuesteri* (Ballion, 1888) (*Blaps*)
 = *maura* (Solier, 1848) (*Blaps*)
 = *minor* (Solier, 1848) (*Blaps*)
 = *sulcata* (Fabricius, 1775) (*Blaps*)
povolnyi (Kaszab, 1970) (*Blaps*)
prodigiosa (Erichson, 1841) (*Blaps*)
 = *multicosta* (Solier, 1848) (*Blaps*)
propheta fiorii (Espanol, 1967) (*Blaps*)
propheta propheta (Reiche, 1861b) (*Blaps*)
 = *algerica* (Ballion, 1888) (*Blaps*)
pruinosa (Eversmann, 1833) (*Blaps*)
 = *fischeri* (Fischer von Waldheim, 1844) (*Blaps*)
 = *longipes* (Zubkov, 1833) (*Blaps*)
 = *rorulenta* (Motschulsky, 1845) (*Blaps*)
reitteri (Allard, 1885) (*Uroblaps*)
pubescens (Allard, 1881) (*Blaps*)
punctostriata (Solier, 1848) (*Blaps*)
quedenfeldtii (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
ruhmeni (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
spinosa (Allard, 1881) (*Blaps*)

sulcifera (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
superstitiosa icosiensis (Peyerimhoff, 1925) (*Blaps*)
superstitiosa superstitiosa (Erichson, 1841) (*Blaps*)
taeniolata (Ménétriés, 1832) (*Blaps*)
 = *hians* (Fischer von Waldheim, 1844) (*Blaps*)
teocchii (L. Soldati, 2017) (*Blaps*)
tichyi (Martínez Fernández, 2010) (*Blaps*)
tingitana (Allard, 1881) (*Blaps*)
 = *desertica* (Escalera, 1913) (*Blaps*)
titanus (Ménétriés, 1849) (*Blaps*)
torresallai (Espanol, 1961) (*Blaps*)
tridentata (Waterhouse, 1889) (*Blaps*)
tripolitanica (Karsch, 1881) (*Blaps*)
 = *vialattei* (Peyerimhoff, 1920) (*Blaps*)
turcomanorum (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
tuxeni (Gridelli, 1954) (*Blaps*)
waltlii (Seidlitz, 1893) (*Blaps*)
wiedemannii (Solier, 1848) (*Blaps*)
wolinskii (Bodemeyer, 1927) (*Blaps*)
zarudniana chorassanica (Semenov & Bogatchev, 1936) (*Blaps*)
zarudniana persis (Semenov & Bogatchev, 1936) (*Blaps*)
zarudniana zarudniana (Semenov & Bogatchev, 1936) (*Blaps*)
zugmayeri (Schuster, 1935) (*Blaps*)

Род *Coelocnemes* Bates, 1879 [1886]

типовой вид *Coelocnemes stoliczkanus* Bates, 1879
 = *Neoblaps* Ren & Li, 2001, типовой вид *Neoblaps huizensis* Ren & Li, 2001

heqingensis Ren, 2016
huizensis (Ren & Li, 2001) (*Neoblaps*)
aspericollis Fairmaire, 1886
stoliczkanus Bates, 1879

tibialis Ren, 2016 (Приложение 3: Рисунок 3)

Род *Dila* Fischer von Waldheim, 1844

типовой вид *Blaps laevicollis* Gebler, 1841 (Приложение 3: Рисунок 3)

= *Caenoblaps* König, 1906, типовой вид *Caenoblaps difformis* König, 1906

afghanica Kaszab, 1960

alaica Semenov & Bogatchev, 1940

angustata (Baudi di Selve, 1875) (*Blaps*)

= *laticollis* Baudi di Selve, 1875 (*Blaps*)

= *mniszechi* Allard, 1881

armata (Blair, 1913) (*Blaps*)

baeckmanni (Schuster, 1928) (*Caenoblaps*)

= *daghestanica* G.S. Medvedev & Abdurachmanov, 1984 (*Blaps*)

bomiana Ren & Li, 2001

caudata Kaszab, 1970

crenatopunctata I. Chigray, Nabozhenko, Abdurakhmanov & Keskin, 2019

difformis (König, 1906) (*Caenoblaps*)

hakkarica I. Chigray, Nabozhenko, Abdurakhmanov & Keskin, 2019

kulzeri (Schuster, 1928) (*Caenoblaps*)

kuntzeni Schuster, 1914

laevicollis (Gebler, 1841) (*Blaps*)

leptoscelis Reitter, 1900

lindbergi Kaszab, 1970

nitida (Schuster, 1920) (*Caenoblaps*)

persiana Reitter, 1900

platythorax (Gemminger, 1870) (*Blaps*)

= *laticollis* L. Redtenbacher, 1850 (*Blaps*)

rugelytra Ren, 2016

sedecimstriata Reitter, 1900

seriata Reitter, 1894

= *bucharica* Reitter, 1900

svetlanae I. Chigray, Nabozhenko, Abdurakhmanov & Keskin, 2019

transversecordata Reitter, 1899

Род *Dilablaps* Bogatchev, 1976

типовой вид *Dilablaps paradoxa* Bogatchev, 1976 (Приложение 3: Рисунок 3)

paradoxa Bogatchev, 1976

Род *Hoplitoblaps* Fairmaire, 1888

типовой вид *Hoplitoblaps fallaciosa* Fairmaire, 1888

fallaciosa Fairmaire, 1888

Род *Medvedevia* I. Chigray, 2019

типовой вид *Medvedevia glebi* I. Chigray, 2019 (Приложение 3: Рисунок 4)

glebi I. Chigray, 2019

Род *Nalepa* Reitter, 1887

типовой вид *Blaps cylindracea* Reitter, 1887 (Приложение 3: Рисунок 4)

acuminata Li & Ren, 2022

cylindracea (Reitter, 1887) (*Blaps*)

= *ratalaria* (Ren & Wang, 2001) (*Blaps*)

ovalifolia Li & Ren, 2022

polita Li & Ren, 2022

quadrata Li & Ren, 2022

xinlongensis Li & Ren, 2022

yushuensis Li & Ren, 2022

Род *Medvedevoblaps* Bouchard & Bousquet, 2021

типовой вид *Protoblaps kashkarovi* (G.S. Medvedev, 1998) (Приложение 3: Рисунок 4)

= *Protoblaps* G.S. Medvedev, 1998, non Bauer, 1921, типовой вид *Protoblaps kashkarovi* (G.S. Medvedev, 1998)

kashkarovi (G.S. Medvedev, 1998) (*Protoblaps*)

Род *Thaioblaps* Masumoto, 1989

типовой вид *Thaioblaps punneeae* Masumoto, 1989 (Приложение 3: Рисунок 3)

punneeae Masumoto, 1989

Род *Thaumatooblaps* Kaszab & G.S. Medvedev, 1984

типовой вид *Thaumatooblaps marikovskiji* Kaszab & G.S. Medvedev, 1984 (Приложение 3: Рисунок 4)

marikovskiji Kaszab & G.S. Medvedev, 1984

zhengi Ren & Luo, 1995

Blaps incertae sedis

Blaps armeniaca Baudi di Selve, 1876

Blaps indica Hope, 1831

Blaps lineata Laporte, 1840

Blaps planicollis Laporte, 1840

Blaps laticollis Solier, 1848

Blaps brevicollis Fairmaire, 1891

Приложение 3. Изображения представителей подтрибы *Blartina*

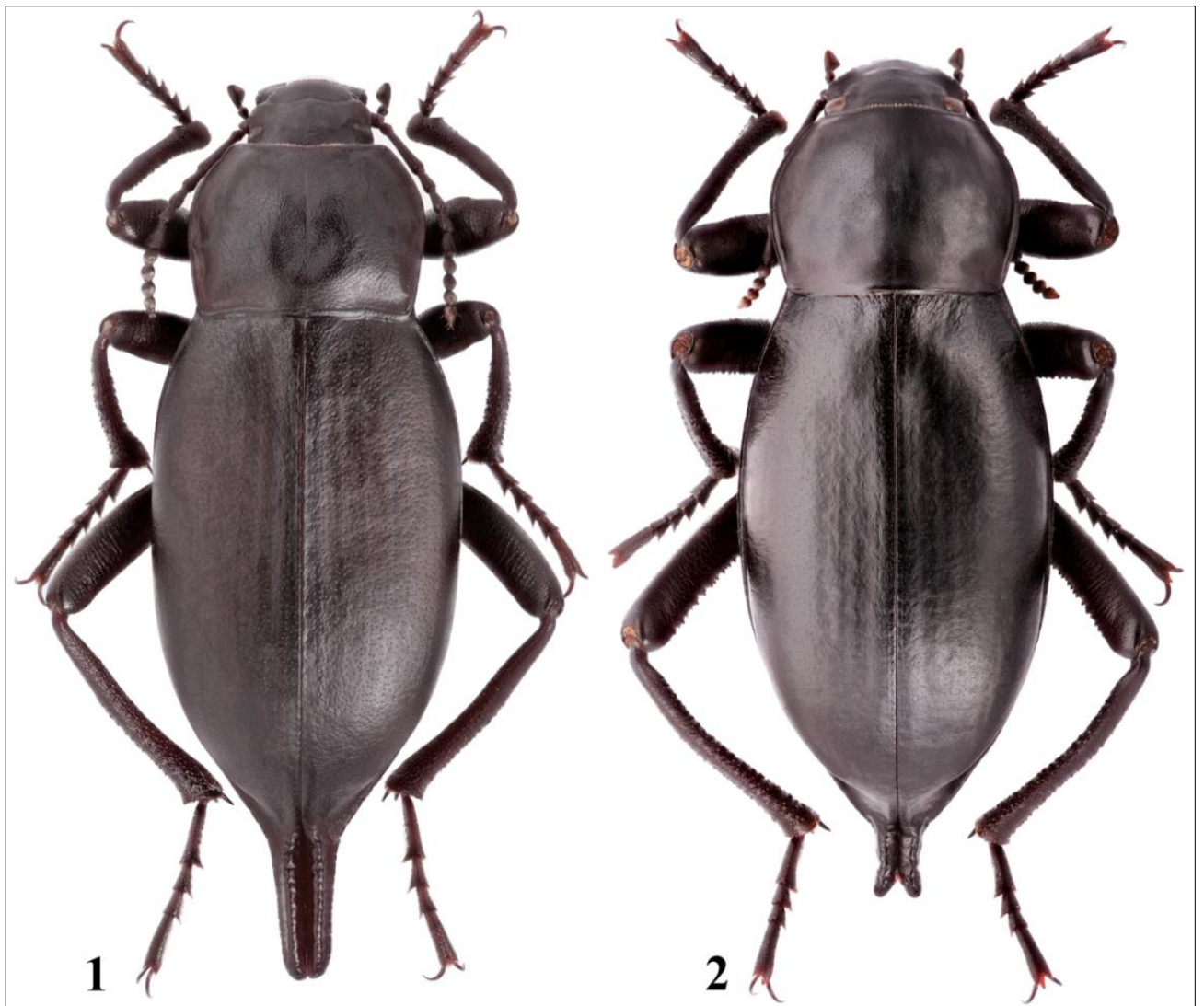


Рисунок 1 – Представители подтрибы *Blartina*: 1 – *Blaps mortisaga*, 2 – *Lithoblaps gigas*.

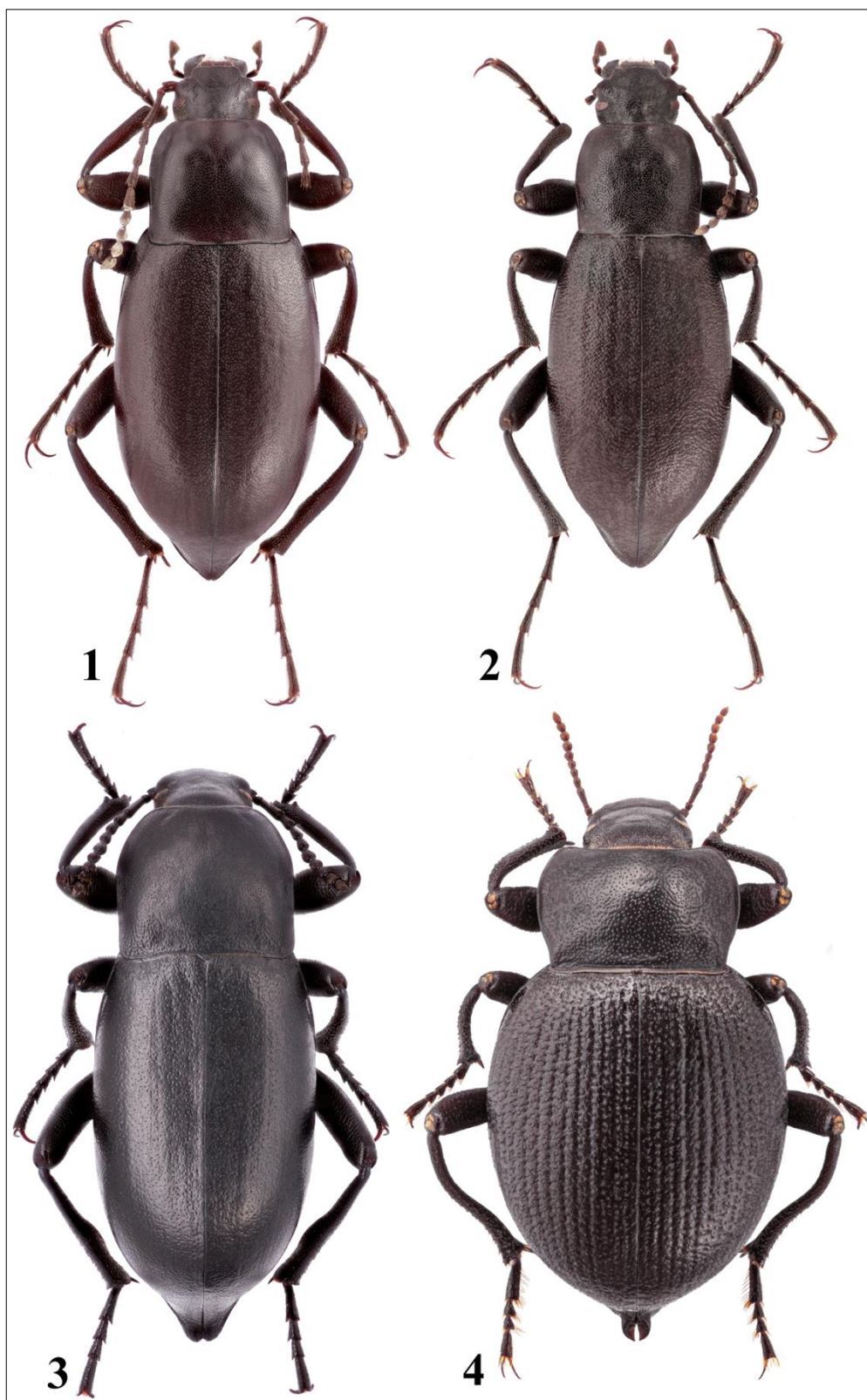


Рисунок 2 – Виды рода *Blaps*: 1 – *B. (Ablapsis) compressipes*, 2 – *B. (A.) allardiana allardiana*,
3 – *B. (Dineria) halophila*, 4 – *B. (Arenoblaps) hiemalis*.

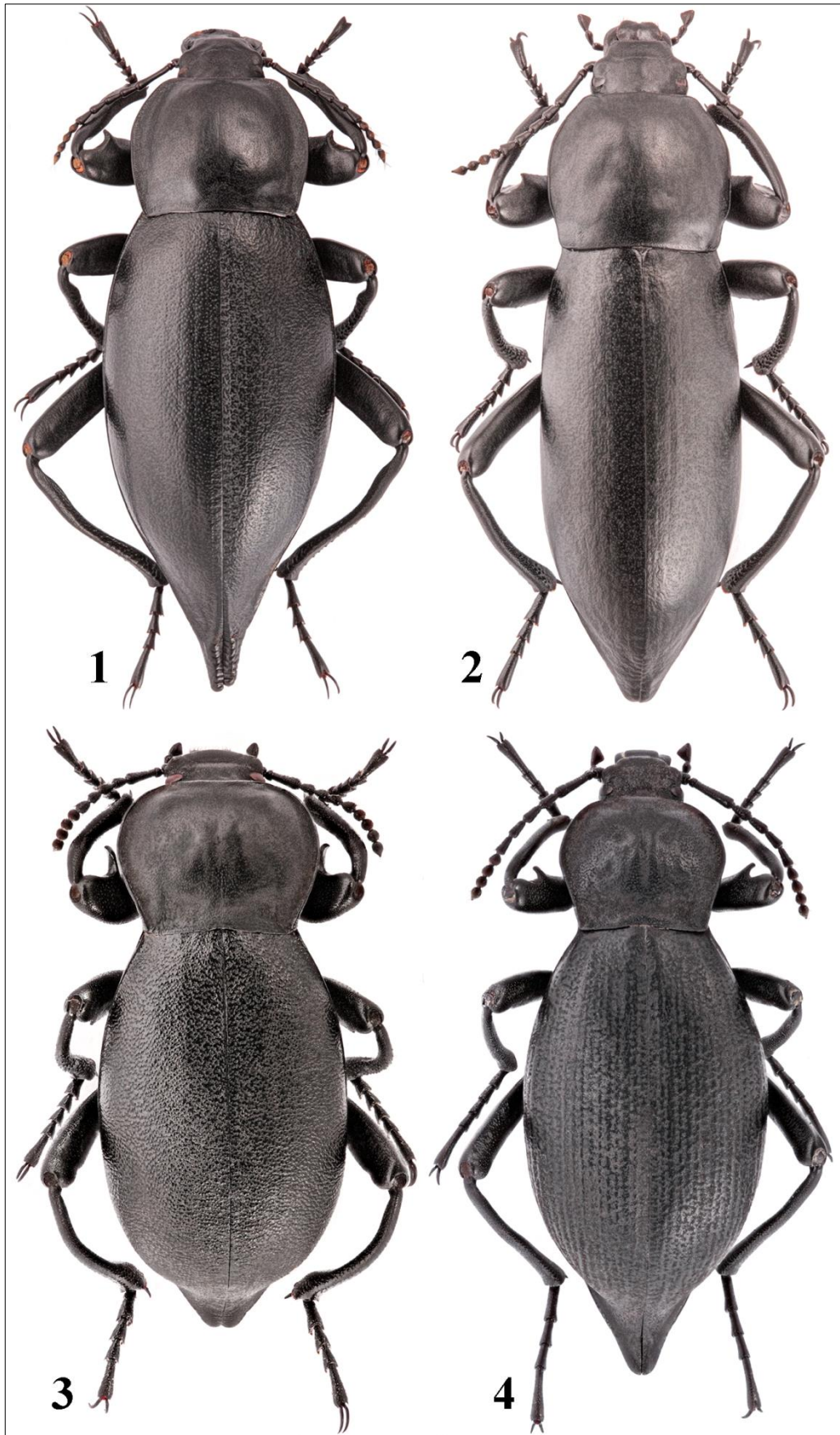


Рисунок 3 – Виды подтрибы *Blaptina*: 1 – *Dilablaps paradoxa*, 2 – *Dila laevicollis*,
3 – *Coelocnemodes tibialis*, 4 – *Thaioblaps punneeae*.

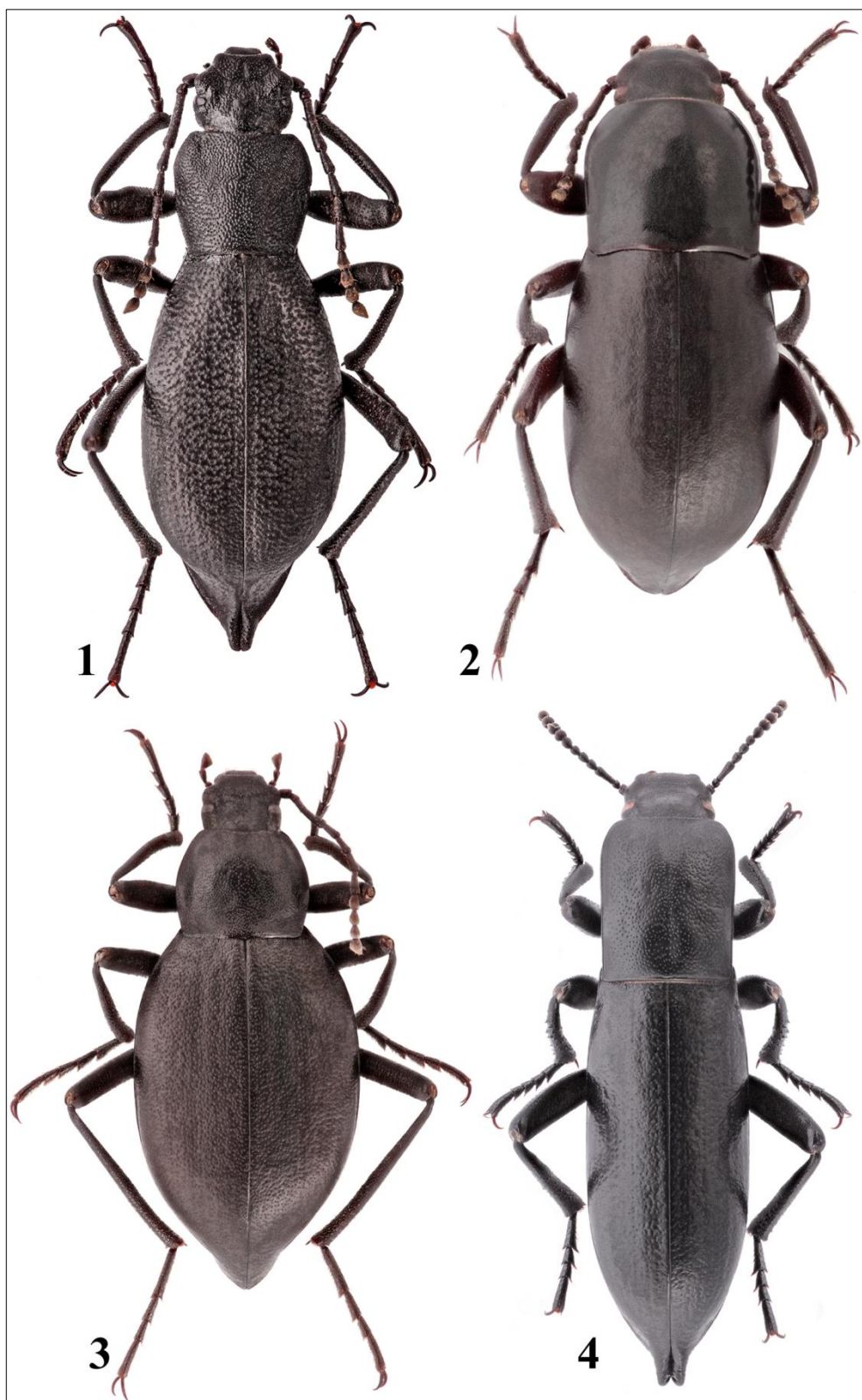


Рисунок 4 – Виды подтрибы Blaptina: 1 – *Medvedevia glebi*, 2 – *Nalepa cylindracea*,
3 – *Medvedevoblaps kashkarovi*, 4 – *Thaumatooblaps marikovskiji*.