

С. И. Келейникова

О ЛИЧИНОЧНЫХ ТИПАХ ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) ПАЛЕАРКТИКИ

[S. I. KELEINIKOVA. ON THE LARVAL TYPES OF DARKLING BEETLES (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) OF PALAEARCTIC]

Жуки чернотелки — очень широко распространенное семейство, виды которого богато представлены во влажных тропических и субтропических поясах земного шара, а также в его пустынных и засушливых областях. Это семейство интересно тем, что оно эволюировало по линии приспособления к ксерофильным условиям. Несмотря на то что в лесах тропического пояса фауна *Tenebrionidae* достаточно обильна, области с сухим и жарким климатом дают нам несравненно большее видовое разнообразие и резкое увеличение численности чернотелок.

Все виды *Tenebrionidae*, обладающие совокупностью наиболее примитивных черт, входят в состав подсемейства *Tenebrioninae*. В массе своей это формы мезофильные, экологически связанные с древесной растительностью.

Ксерофильные виды обнаруживают многие своеобразные черты строения, связанные с приспособлением к жизни в условиях недостаточной влажности и высоких температур. Г. Г. Якобсон, судя по оставленной им картотеке (Рейхардт, 1936), разделял ксерофильных чернотелок на 4 подсемейства — *Opatrinae*, *Pimeliinae*, *Sepidiinae* и *Erodiinae*. Точные границы семейства в целом, как и отдельных подсемейств, до сих пор не могут считаться окончательно установленными. Кроусоном (Crowson, 1955) выделена из семейства и отнесена к семейству *Lagriidae* триба *Heterotarmini*, а роды *Boros* Hbst. и *Synercticus* Newm. выделены в самостоятельное семейство *Boridae*; кроме того, из состава *Tenebrionidae* выделены как самостоятельные семейства *Zopheridae* и *Perimylopidae*.

У Шустера (Schuster, 1932) мы находим 43 подсемейства *Tenebrionidae*, у Гебина (Gebien, 1910) — 85 подсемейств. Волгин (1951) принимает для *Tenebrionidae* 5 подсемейств: *Tenebrioninae*, *Blaptinae*, *Opatrinae*, *Sepidiinae*, *Erodiinae*, сохраняя в общих чертах деление Г. Якобсона. У ряда исследователей (Gebien, 1937; Koch, 1955) в связи с трудностями, возникающими при попытках построения естественной системы, наблюдается стремление к укрупнению подсемейств. Так, Гебин выделяет только 3 подсемейства: *Tentyriinae*, *Asidinae* и *Tenebrioninae*, признавая их обоснованность безупречной. Кох признает только 2 подсемейства: *Tenebrioninae* и *Tentyriinae*.

Признаки организации личинок и представления об их развитии не менее важны для решения вопросов филогении и систематики семейства, чем те же данные по имаго. Систематика же *Tenebrionidae* разрабатывалась в основном по особенностям строения имагинальных форм, без учета личиночной фазы, что в какой-то мере зависело от слабой изученности личинок чернотелок. Лишь в последнее время при систематических построениях, кроме имагинальных признаков, стали учитываться и личиночные (Кроусон).

В нашей стране чернотелки представлены в основном ксерофильными видами — обитателями степей, пустынь и полупустынь. Личинки черно-

телок (ложнопроволочники) в южных районах СССР имеют не меньшее экономическое значение, чем проволочники в средней полосе (Щеголев, 1937; Березина, 1949; Знаменский, 1926; Сафаров, 1957, 1958; Долин, 1958). Несмотря на большой практический и теоретический интерес, который представляет это семейство, до последнего времени было очень мало работ, посвященных его личинкам.

В прошлом веке личинки ряда видов, преимущественно лесных *Tenebrionidae*, были описаны в работах Мюльсана (Mulsant, 1854), Перри (Perris, 1877), Ксамбё (Xambeu, 1898) и других исследователей.

В 1927 г. вышла работа Д. А. Оглоблина и А. Н. Колобовой «Жуки чернотелки и их личинки, вредящие полеводству», в которой были даны прекрасные описания и определительная таблица личинок и имаго основных видов степных чернотелок Украины. Следующей крупной сводкой была работа Ван Эмдена (Van Emden, 1947) по личинкам британских *Tenebrionidae*. Начиная с 1953 г. был опубликован ряд работ с описаниями неизвестных ранее личинок чернотелок нашей фауны (Дизер, 1953; Бызова и Гиляров, 1956; Бызова, 1958; Келейникова, 1959, 1961, 1962; Скопин, 1960, 1962). Таким образом, к настоящему времени появилось достаточное количество описаний личинок, принадлежащих к различным трибам и подсемействам, что дает возможность сравнительной оценки признаков.

Наиболее примитивными для *Coleoptera* считаются олигоподные (камподеовидные) личинки с наибольшей полнотой организации. Для них характерна первичная связь с почвой, сходство в характере питания имаго и личинок. По типу питания наиболее примитивными считаются хищничество и сапрофагия (Гиляров, 1957).

Среди чернотелок наиболее отвечают этим требованиям личинки лесных, мезофильных видов. Но при этом надо иметь в виду, что, кроме примитивности, их личинки зачастую обладают чертами высокой специализации и очень большим разнообразием форм, что при малой изученности личинок этой группы позволяет делать лишь самые общие выводы. Что же касается личинок ксерофильных видов, то они, обладая общими для них всеми чертами строения почвенных личинок и прекрасно отличаясь от личинок «лесных» *Tenebrionidae*, в то же время в пределах крупных систематических подразделений характеризуются типичными для каждого из них признаками. Это обстоятельство позволило установить типы личинок, свойственных крупным систематическим подразделениям семейства *Tenebrionidae*.

ТИПЫ ЛИЧИНОК ЧЕРНОТЕЛОК

Первый тип — тенебриоидный.

Личинки этого типа обладают наибольшим количеством примитивных черт строения. Тип характеризуется следующими особенностями: 1) покровы слабо и неравномерно склеротизованы; 2) границы склеритов прослеживаются четко; 3) конечности не несут черт резкой специализации: 1-я пара ног, как правило, развита не сильнее, чем 2-я и 3-я, и 4) IX брюшной сегмент характеризуется наличием 2 конечных выростов — гомологов церок (Гиляров, 1949; Бызова, Гиляров, 1956). Стернит IX брюшного сегмента, как правило, плохо развит, не длиннее половины тергита.

Характерными представителями тенебриоидного типа могут служить личинки *Tribolium* M. Leay. (*Ulolmini*). В трибе *Ulolmini* к этому типу принадлежат личинки родов *Latheticus* Waterh. и *Palorus* Muls. В трибе *Tenebrionini* сюда относятся личинки родов *Upis* F., *Tenebrio* L., *Neatus* Lec., *Belopus* Geb., *Anthracias* Redt., *Bius* Muls. Кроме вышеназванных, подобные личинки свойственны родам *Bolitophagus* Ill. (*Bolitophagini*), *Diaperis* Geoffr., *Scaphidema* Redt. (*Diaperini*), *Laena* Latr. (*Adeliini*).

Личинки трибы *Helopini*, в целом несравненно более специализированные, по основным признакам входят в названный тип, так как все

3 пары ног развиты одинаково, а изогнутые крючковидные выросты IX брюшного сегмента могут быть гомологизированы с конечными выростами типичных тенебриоидных личинок. Таким образом, тенебриоидный тип личинок представлен во многих трибах подсемейства *Tenebrioninae* и может считаться типичным для подсемейства в целом, несмотря на то что в пределах некоторых триб имеются роды, личинки которых ушли дальше по пути специализации. У личинок *Tenebrio* L. дифференцирована 1-я пара ног (она больше и иначе вооружена, чем 2-я и 3-я), тело сильно и равномерно склеротизовано, но сохранилось типичное строение IX сегмента. У личинок родов *Platydemus* Cast., *Alphitobius* Steph., *Uloa* Cast., *Pentaphyllus* Latr., *Hypophloeus* F., *Alphitophagus* Steph. специализация проявляется в изменении строения IX сегмента. Личинки родов *Platydemus*, *Alphitophagus*, *Alphitobius* по строению IX сегмента приближаются к опатроидному типу, о котором мы будем говорить ниже. Что же касается рода *Uloa*, то, видимо, в связи с обитанием личинок в древесной трухе специализация IX брюшного сегмента привела к тому, что он принял округлую вздутую форму.

Большое разнообразие личиночных жизненных форм *Tenebrioninae* обусловлено, как нам кажется, широкими возможностями в выборе местобитания: под корой, в трухе, в гнилой древесине, в древесных напывах, в трутовиках, в лесной подстилке и т. д., и разными типами питания личинок — хищничество и сапрофагия. Основная масса видов подсемейства приурочена к тропическим областям и сохранила тесную связь с древесной растительностью. Виды, приуроченные к ксерофильным областям, за счет экологических приспособлений приобретают возможность существовать в наиболее мезофильных для данной обстановки условиях (*Belorus*).

Виды, личинки которых принадлежат к следующим 5 выделенным нами типам, как правило, населяют засушливые пространства, т. е. являются ксерофилами, а их личинки — обитателями почвенного яруса. Последние обладают рядом общих черт, отличающих их от личинок 1-го типа: 1) покровы тела всегда равномерно и сильно склеротизованы; 2) границы склеритов не прослеживаются; 3) 1-я пара ног развита всегда сильнее, чем 2-я и 3-я; 4) IX брюшной сегмент не имеет двух конечных выростов, гомологичных церкам.

Второй тип — опатроидный.

Тело личинки полуцилиндрическое или почти цилиндрическое, покровы сильно и равномерно склеротизованы. 1-я пара ног развита сильнее, чем 2-я и 3-я. Основание коготка от голенелепки отделено («коготковый членик» имеется). IX брюшной сегмент в схеме конический, к вершине заостренный, снизу всегда выпуклый, с оттянутой вверх вершиной. Стернит IX брюшного сегмента слабо развит, не длиннее половины тергита. Тергит IX брюшного сегмента по краям усажен шипами, часто вооружен вершинным шипом, подогнутая часть тергита (всегда выпуклая) почти равна его верхней поверхности.

Личинки живут в верхних слоях почвы, в норах млекопитающих, в заброшенных муравейниках. Детритофаги и фитофаги. Ко 2-му типу относятся личинки триб: *Blaptini*, *Platyscelini*, *Opatrini*, *Pedinini*, *Crypticini*. К этому же типу мы относим и личинок трибы *Phaleriini*, хотя строение IX брюшного сегмента у некоторых из них отклоняется от нормы (*Phaleria pontica* Sem.). Вершина IX брюшного сегмента почти не оттянута кверху, с округлым вдавлением. Кроме этого признака, который, по-видимому, является приспособлением к обитанию в песке, личинка близка личинкам триб *Crypticini* и *Pedinini*.

Представители вышеназванных триб населяют степные и полупустынные зоны Палеарктики, поднимаясь высоко в горы. Имаго ведут скрытый образ жизни, закапываясь на дневные часы в почву (*Opatrini*), залезая под укрытия (*Platyscelini*) или в норы млекопитающих (*Blaps*).

Крылья у основной массы видов редуцированы, способность к полету сохранилась лишь у некоторых представителей трибы *Opatrini*. У родов с далеко зашедшей приспособленностью к ксерофильным условиям наблюдается полная редукция крыльев, срастание надкрылий и образование субэлитральной полости (роды *Blaps* F., *Prosodes* Eschsch.). Имаго преимущественно фитофаги.

Третий тип — акидиоидный.

Тело слегка уплощенное в дорзовентральном направлении, сильно и равномерно склеротизованное. 1-я пара ног развита сильнее, чем 2-я и 3-я. Основание коготка отделено от голенелапки («коготковый членик» имеется). IX брюшной сегмент сверху вдавленный, вершина широкоокруглая с 4 крепкими, направленными вверх шипами; подогнутая часть тергита короткая, не более $1/3$ всей длины тергита. Стернит IX брюшного сегмента хорошо развит, длиннее половины тергита.

Личинки — обитатели нор и скважин в почве, детритофаги. Сюда принадлежат личинки трибы *Akidini*.

К этому же типу, нам кажется, очень близки личинки трибы *Asidini*, которые отличаются от предыдущих не качественными, а количественными показателями. Вместо волосатости личинок *Akidini* мы видим здесь шипики; вместо 4 шипов на конце IX брюшного сегмента — 2 шиповидных выступа при общих сходных принципах в строении IX брюшного сегмента и всего тела.

Виды этих 2 триб — обитатели пустынных и полупустынных пространств. *Asidini* Палеарктики распространены в Средиземноморье. Из *Akidini* роды *Morica* Sol. и *Akis* Hbst. принадлежат Средиземноморью, а *Sarathropus* Kraatz и *Cyphogenia* Sol. — Азии. По типу питания имаго последних 2 родов — полифаги и связаны больше всего с детритом, скопляющимся в норах, трещинах и пустотах почвы. Типично сумеречные и ночные насекомые.

Из непалеарктических триб, личинки которых известны, к этому типу приближаются личинки трибы *Molurini*, насколько об этом можно судить по работе Джека (Jack, 1918). Они идут сюда по габитуальному сходству, характеру волосяного покрова и сходной схеме строения IX брюшного сегмента. Расхождение с типом наблюдается в строении 1-й пары ног, которая у *Molurini* не имеет «коготкового членика», т. е. основание коготка от голенелапки не отделено и коготок сидит непосредственно на голенелапке (признак конвергентный с таковым у личинок трибы *Erodiini*).

Четвертый тип — пимелиоидный.

Тело личинки широкое, несколько укороченное и уплощенное, сильно и равномерно склеротизованное, IX брюшной сегмент округлый и укороченный, шипов не имеет (развиты только мелкие шипики по краям верхней поверхности тергита). Поверхность тергита IX брюшного сегмента от основания к вершине сильно покатая, подогнутая часть тергита короткая, не более $1/3$ общей его длины. Стернит IX брюшного сегмента хорошо развит, по длине превышает половину длины тергита. 1-я пара ног развита значительно сильнее 2-й и 3-й. Основание коготка отделено («коготковый членик» имеется). Личинки почвенные, детритофаги и фитофаги.

Сюда относятся личинки триб *Pimeliini* и *Platyopini*. Обе трибы палеарктические; они заселяют степи, пустыни и полупустыни Средиземноморья, Передней, Средней и Центральной Азии. Имаго этих триб — высоко специализированные насекомые, приспособленные к жизни в жарких, пустынных районах. Они характеризуются сросшимися надкрыльями, наличием субэлитральной полости и криптонефридиальных образований мальпигиевых сосудов (Дизер, 1954). По типу питания — полифаги. В пределах обеих триб наблюдается большое разнообразие жизненных циклов и типов суточной активности. Большое число видов активно в дневные часы.

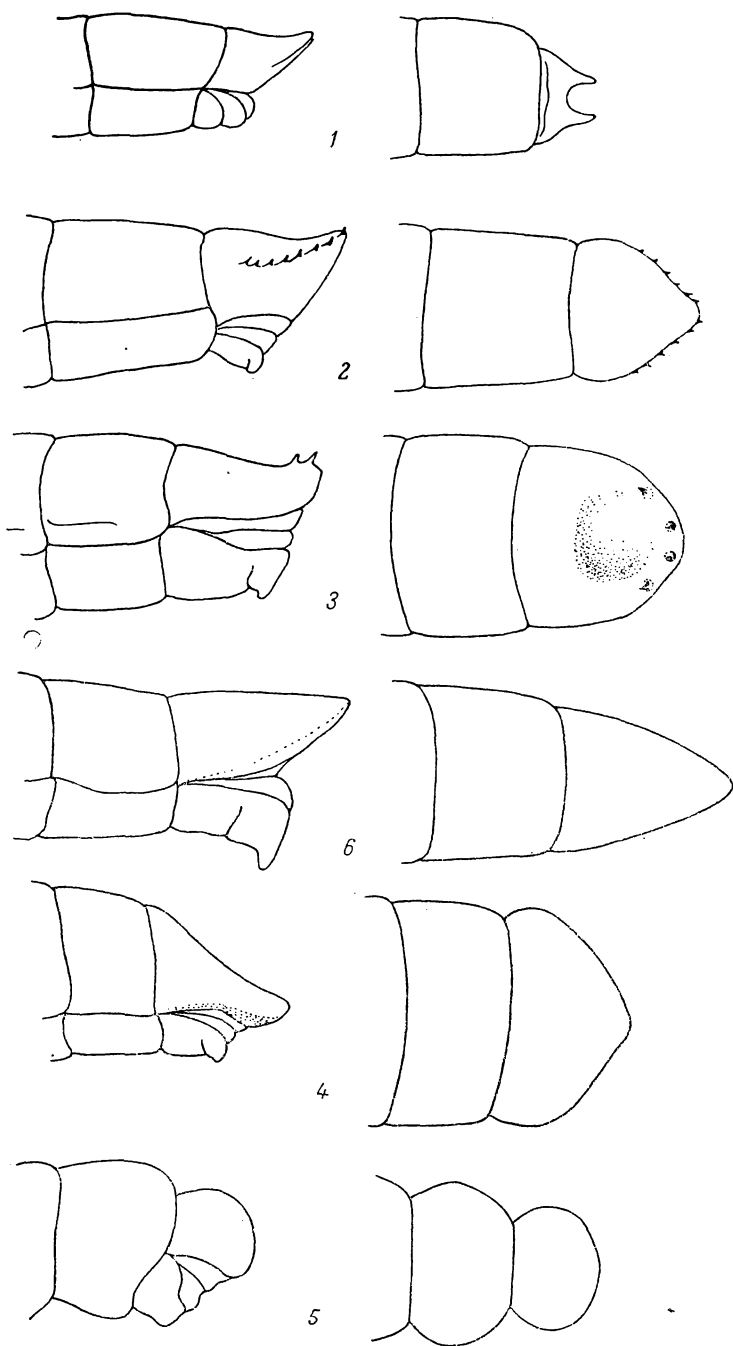


Рис. 1. Строение IX брюшного сегмента у различных личиночных типов.

1 — тенебрионидный; 2 — опатроидный; 3 — акидионидный; 4 — пимеллонидный; 5 — эродионидный; 6 — тентиронидный.

Пятый тип — эродиоидный.

Личинка густо покрыта волосками. Покровы тела тонкие, нежные. IX брюшной сегмент вздутый, полушаровидный, усажен прилегающими пипиками. Стернит IX брюшного сегмента очень слабо развит. Членики 1-й пары ног сильно укорочены и расширены, основание коготка не отделено («коготковый членик» отсутствует): огромный мощный коготок сидит непосредственно на укороченной голенелапке, почти целиком ее обрастая. Личинки почвенные, растительноядные. В отличие от предста-

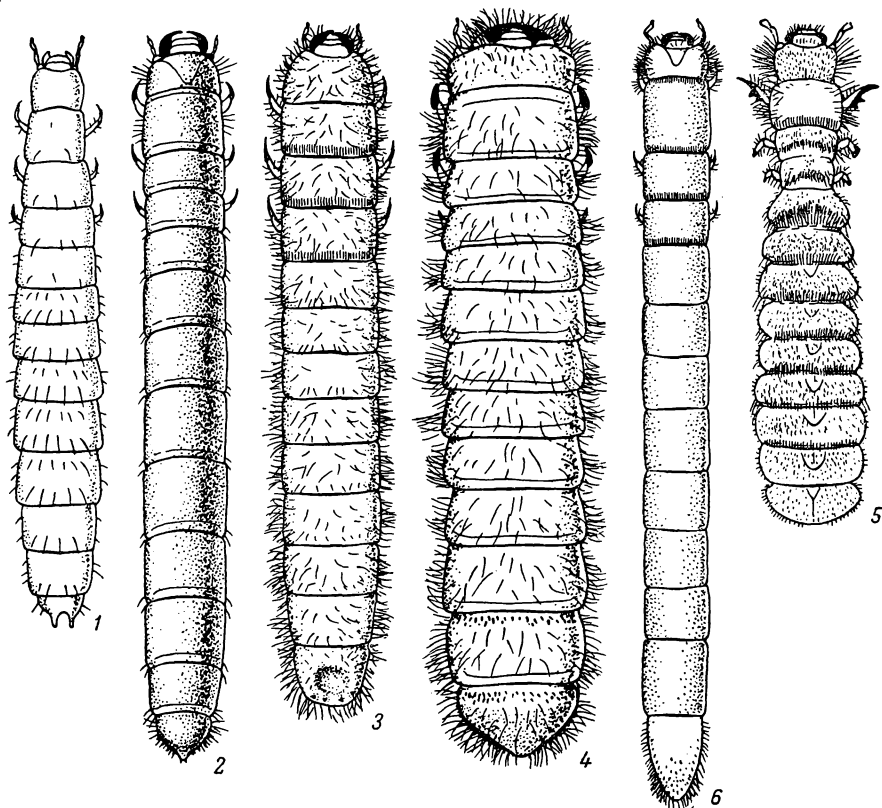


Рис. 2. Представители различных личиночных типов.

1 — *Belopus procerus* Muls.; 2 — *Blaps lethifera* Marsh.; 3 — *Cyphogenia aurita* Pall.; 4 — *Pimelia subglobosa* Pall.; 5 — *Erodius graniventris* Peyer. по F. Pierre; 6 — *Anatolica angustata* Stev.

вителей остальных типов очень малоподвижны. Сюда относятся личинки трибы *Erodiini*.

Имаго большинства видов — ночные и сумеречные насекомые. Фитофаги. Экологически связаны с песчаными субстратами. *Erodiini* — чисто палеарктическая африкано-азиатская триба.

Шестой тип — тентиреоидный.

Тело длинное, стройное, сильно и равномерно склеротизованное, в дорзовентральном направлении слегка уплощенное. IX брюшной сегмент вытянут в длину, с округлой вершиной. Поверхность тергита горизонтальная, лежит на уровне остальных тергитов, загиб тергита на брюшную сторону не превышает $1/3$ его длины. Стернит IX брюшного сегмента хорошо развит, его длина превышает половину длины тергита. 1-я пара ног развита сильнее, чем 2-я и 3-я. Основание коготка от голенелапки отделено («коготковый членик» имеется). Личинки почвенные.

Сюда относятся личинки триб *Tentyriini*, *Zophosini* и *Adesmiini*. *Tentyriini* — очень обширная триба; кроме Палеарктики, ее представители

распространены в Неотропической, Эфиопской и Индомалайской областях. В Палеарктике *Tentyriini* и *Adesmiini* населяют территорию Древнего Средиземноморья и связаны с ксерофитными пустынными и полупустынными областями. Имаго этих триб — высокоспециализированные насекомые с вполне редуцированными крыльями, сросшимися надкрыльями и наличием субэлитральной полости. Среди видов обеих триб наблюдается большое разнообразие жизненных циклов и типов суточной активности. Многие виды активны в самые жаркие часы дня. По типу питания имаго — полифаги. Они с равной охотой поедают и растительную, и животную пищу, предпочитая, чтобы та и другая была несколько подвялена.

Как говорилось выше, границы подсемейств в семействе *Tenebrionidae* до сих пор не могут считаться установленными. Личиночные типы дают нам дополнительный материал для построения естественной системы.

Первый — тенебриоидный тип включает личинок чернотелок, принадлежащих подсемейству *Tenebrioninae*. Таким образом, в данном случае границы подсемейства, намеченные по имагинальным признакам, совпадают с признаками личиночными. Личинки, несмотря на разнообразие в деталях строения, легко объединяются по основным признакам. Тенебриоидный тип соединяет личинок с наибольшим количеством примитивных черт строения.

Второй — опатроидный тип включает личинок триб *Blaptini*, *Platyscelini*, *Opatrini*, *Pedinini*, *Phaleriini* и *Crypticini*. Онтогенез представителей некоторых родов позволяет считать, что в процессе эволюции исходным для развития данного типа послужил тенебриоидный тип строения личинок. У родов *Pedinus* Latr., *Platyscelis* Latr., *Blaps* F. личинки I возраста имеют раздвоенный конец IX брюшного сегмента подобно личинкам *Tenebrioninae*, концы обеих вершин крючковидно загнуты и расходятся в разные стороны (Оглоблин и Колобова, 1927). При последующих линьках конец IX брюшного сегмента оттягивается кверху и на нем сохраняется один конечный шип (*Blaps* F.), или, при сохранении той же формы сегмента, по краю его дорзальной поверхности появляются многочисленные шипы (*Platyscelis* Latr.). Эти превращения IX брюшного сегмента бесспорно являются вторичным образованием, приспособлением для продвижения в плотном грунте, когда весь IX сегмент служит опорным образованием (Гиляров, 1949).

Трибы, личинки которых объединяются в опатроидном типе, большинством авторов до сих пор помещались в 2 или 3 различных подсемейства (Gebien, 1910; Reitter, 1917; Волгин, 1951). Трибы *Blaptini* и *Platyscelini* сближались с *Pimeliini* и *Platyopini*, между тем личинки обеих пар триб принадлежат к различным личиночным типам. Личинки *Blaptini* и *Platyscelini* бесспорно относятся к опатроидному типу и обе трибы вполне заслуживают объединения в одно подсемейство с другими трибами, обладающими личинками этого типа — *Pedinini*, *Opatrini*, *Phaleriini* и *Crypticini*. В недавно вышедшей работе Медведева (1960) филогенетическая близость триб *Blaptini*, *Platyscelini*, *Pedinini* и *Opatrini* подтверждается на основании подробного изучения морфологии ротового аппарата имаго. Таким образом, и личиночный, и имагинальный материал дают нам основание для объединения триб *Blaptini*, *Platyscelini*, *Pedinini*, *Opatrini*, *Phaleriini* и *Crypticini* в одно подсемейство (*Opatrinae*). Трибы *Pimeliini* и *Platyopini*, на основании оригинального строения собственных им личинок, подкрепляемого особенностями морфологии имагинальных форм (Дизер, 1954; Медведев, 1960), выделяются нами в отдельное подсемейство *Pimeliinae*.

Четвертый — пимелиоидный тип строения личинок чернотелок включает в себя личинок 2 триб: *Pimeliini* и *Platyopini*. Виды, составляющие обе названные трибы, экологически определенно тяготеют к песчаным, дресвянистым и легким пылеватым субстратам. В литературе был отмечен целый ряд морфологических черт, выраженных у имаго этих

триб как результат приспособления к обитанию на песчаном грунте (F. Pierre, 1958). У личинок приспособительные морфологические особенности выражены еще более ярко.

Как указывалось, трибы *Pimeliini* и *Platyopini* предыдущими авторами сближались с *Blaptini* и *Platyscelini*, личинки которых относятся ко второму, опатроидному типу. В работах Гилярова (1949) подробно разобран процесс передвижения в почве личинок, относимых нами к этому типу; он состоит из следующих элементов: 1) фиксация положения тела при помощи шипиков и отростков IX сегмента и одновременного вытягивания подталкивателя; 2) вынесение вперед передних конечностей и рыхление ими почвы; 3) отгребание нарытой почвы при помощи передней пары ног и плоской брюшной стороны передних сегментов; 4) фиксация положения передних ног в проделанной пещерке; 5) подтягивание заднего конца тела.

У личинок четвертого типа (*Platyopini*, *Pimeliini*), обитающих, как правило, в сыпучем грунте, фиксация тела путем упора отростка IX сегмента в свод невозможна, и личинки передвигаются по принципу движения С-образной личинки. При этом при сгибании переднего отдела тела происходит фиксация конца IX сегмента и подталкивателя в дно хода, а спинной стороны среднего отдела — в свод; одновременно широкая вогнутая площадка IX тергита получает достаточную опору в рыхлом субстрате, засыпающем ход сзади.

В процессе развития этого типа передвижения в почве мы должны ждать, что вершина IX брюшного сегмента личинки будет оттянута не вверх, как во втором типе, а вниз; стернит IX брюшного сегмента и подталкивателя будут вооружены более мощно, чем во втором типе; и, наконец, следует ожидать некоторого расширения и уплощения сегментов брюшка, которые при сгибании личинки образуют своеобразную камеру, куда сгребается песок. Действительно, у всех личинок, относящихся к четвертому типу, вершина IX брюшного сегмента оттянута книзу, подталкиватели вооружены более длинными и крепкими щетинками, чем поверхность тергита IX брюшного сегмента, сегменты брюшка уплощены и расширены.

В отличие от опатроидного типа личинок, у которых коготок трехгранный, кирковидный, у личинок четвертого типа коготок поперечно расширенный, уплощенный, в форме скребка или гребня, приспособленный не столько для отколушывания, сколько для отгребания почвы. У личинок трибы *Platyopini* проблема увеличения гребущей поверхности решается за счет вооружения внутренней стороны «коготкового членика» плотным гребнем мощных щетинок, создающим при разгребании грунта дополнительную к коготку рабочую площадь.

Итак, в строении личинок четвертого типа (пимелиоидного) мы находим морфологические особенности, ясно отличающие их от опатроидного типа и свидетельствующие о длительном приспособлении входящих в них личинок к обитанию в легком, сыпучем грунте. В том случае, когда ряд видов переходит к обитанию в более плотных почвах, их личинки сохраняют характерное для типа строение (общая форма и пропорции тела, строение IX брюшного сегмента). Мы считаем вполне закономерным отделение триб *Pimeliini*, *Platyopini* от *Blaptini*, *Platyscelini* и выделение их в отдельное подсемейство *Pimeliinae*.

Несмотря на резкое отличие личинок этих двух типов друг от друга, изучение первых возрастов у отдельных родов подсемейства *Pimeliinae* (*Ocnere*, *Thriptera*) подтверждает генетическую близость личинок четвертого (пимелиоидного) типа к опатроидным личинкам (строение IX брюшного сегмента, хетотаксия ног). Таким образом, выделяя подсемейство *Pimeliinae*, мы не выводим его из состава тенебриоидного ствола чернотелок, к которому оно принадлежит по имагинальным признакам, а также по особенностям распространения.

Пятый — эродиоидный тип. К нему принадлежат личинки трибы *Erodiini*, помещаемой всеми в подсемейство *Tentyriinae*. Но большинство триб подсемейства (*Zophosini*, *Tentyriini*, *Asidini*) имеют личинок шестого — тентириоидного типа, принципиально отличного от эродиоидного. Тентириоидные личинки очень энергичные, быстрые, сильно склеротизованные, со стройным, вытянутым, сильным телом. Личинки *Erodiini* ярко выраженные фитофаги, питающиеся корнями растений. Они малоподвижные, слабо склеротизованные, С-образно изогнутые, с густым волосным покровом, играющим, очевидно, роль теплоизолятора.

Все предыдущие исследователи считали трибу *Erodiini* принадлежащей тентириоидному столбу *Tenebrionidae*. И действительно, строение гени- талий, строение ротового аппарата, отсутствие межсегментной мембраны между последними стернитами брюшка имаго указывает, как будто, на ее принадлежность к этой ветви чернотелок. С другой стороны, отсутствие представителей трибы в южной Африке — центре формирования тенти- риоидных чернотелок, ночной или сумеречный ритм жизни имаго, их малая подвижность и строгая растительная диета, наряду с резкими отличиями их личинок от личинок тентириоидного типа, заставляет нас думать о том, не являются ли *Erodiini* сильно уклонившейся ветвью относительно более молодого тенебриоидного ствола *Tenebrionidae*. На данном этапе исследований мы считаем наиболее целесообразным выделить трибу *Erodiini* в отдельное подсемейство *Erodiinae*.

К шестому — тентириоидному типу принадлежат личинки триб *Tentyriini*, *Zophosini* и *Adesmiini*. Они входят в состав подсемейства *Tentyriinae*.

Третий тип, названный нами акидиоидным, свойствен личинкам трибы *Akidini*. Личинки трибы *Asidini* близко примыкают к названному типу и резко отличаются от тентириоидного, поэтому нам кажется закономерным объединение этих двух триб в одном подсемействе *Asidinae*. Гебин (1937) также помещает эти две трибы в подсемейство *Asidinae*. У Коха обе они входят в очень широко понимаемое подсемейство *Tentyriinae*. Якобсон и Волгин трибу *Asidini* отделяют от *Akidini* и вводят в подсемейство *Erodiinae*.

Палеарктические трибы подсемейства *Asidinae*, личинки которых известны, не обладают единым личиночным типом. Акидиоидный и близкие ему типы личинок свойственны трибам: *Asidini*, *Akidini*, *Molurini* (непалеаркт.). Триба *Eurychorini*, по Шульце (Schulze, 1962), обладает личинками типично опатроидного типа, за исключением рода *Lepidochora*, личинки которого строением IX брюшного сегмента и характером опушения удивительно напоминает личинок *Erodiini*. Строение I пары ног у этого рода не эродиоидного типа, а опатроидного, как и у всей трибы. Триба *Leptodini* (*Leptodes*) имеет личинок тенебриоидного типа. Очевидно, близкими к личинкам *Leptodini* окажутся и неизвестные пока личинки *Stenosini*, так как обе эти трибы близки по образу жизни и имагинальным признакам (Медведев, 1959).

В результате всего вышеизложенного распределение палеарктических триб чернотелок, личинок которых известны, по подсемействам будет выглядеть следующим образом.

1. Подсем. *Tenebrioninae* (личинки тенебриоидного типа).
2. Подсем. *Opatrinae* включает трибы: *Crypticini*, *Opatrini*, *Phaleriini*, *Pedinini*, *Platyscelini*, *Blaptini* (личинки опатроидного типа).
3. Подсем. *Pimeliinae* включает трибы: *Platyopini*, *Pimeliini* (личинки пимелиоидного типа).
4. Подсем. *Asidinae* включает трибы: *Stenosini* (личинки, вероятно, тенебриоидные); *Leptodini* (личинки тенебриоидного типа), *Eurychorini* (личинки опатроидного типа), *Molurini*, *Asidini*, *Akidini* (личинки акидиоидного и близкого к нему типов).

5. Подсем. *Erodiinae* включает одну трибу — *Erodiini* (личинки эроидного типа).

6. Подсем. *Tentyriinae* включает трибы: *Tentyriini*, *Zophosini*, *Adesmiini* (личинки тентирioидного типа).

Перед выходом этой работы в печать появилась большая статья Скопина (1962), посвященная личинкам подсемейства *Pimeliinae*, которая охватывает 83 вида и 29 родов. В данной работе нас интересует не точность видовой идентификации и характер межродовых отличий, а четко прослеживающееся на всем материале единообразие личиночного типа. Личинки всех 29 родов принадлежат четвертому (пимелиоидному) типу. Мы не считаем возможным согласиться с основным выводом автора, который считает подсемейство *Pimeliinae* принадлежащим тентирioидной группе *Tenebrionidae*. Доводы приведены нами выше.

ЛИТЕРАТУРА

- Березина В. М. 1949. Комбинированные приманки в борьбе с чернотелками при степном лесоразведении. М.—Л., Гослесбумиздат : 4—25.
- Бызова Ю. Б. 1958. Личинки чернотелок некоторых триб подсемейства *Tenebrionidae* (Col., *Tenebrionidae*). Зоол. журн., XXXVII, 15 : 1823—1830.
- Бызова Ю. Б. и М. С. Гиляров. 1956. Почвообитающие личинки чернотелок трибы *Helopini* (Col., *Tenebrionidae*). Зоол. журн., XXXV, 10 : 1493—1508.
- Волгин В. П. 1951. Значение крыловых структур в систематике жуков-чернотелок (Col., *Tenebrionidae*). Диссерт. Зоол. инст. АН СССР, Л.
- Гиляров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—276.
- Гиляров М. С. 1957. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых. Зоол. журн., XXXVI, 2 : 1683—1697.
- Цизер Ю. Б. 1954. Морфологические различия личинок некоторых чернотелок *Platyscelinae* и их значение для систематики этой группы. Зоол. журн., XXXII, 3 : 457—466.
- Цизер Ю. Б. 1954. Зависимость морфофизиологических особенностей жуков-чернотелок от условий обитания. Автореферат канд. диссерт. : 3—15.
- Долин В. Г. 1958. Об особенностях распространения проволочников и ложнопроволочников на почвах пахотных угодий на Украине. Всесоюзное совещание по почвенной зоологии. Тез. докл., М. : 37—38.
- Знаменский А. В. 1926. Насекомые, вредящие полеводству. Тр. Полтавск. с.-х. опытн. станц., 50.
- Келейникова С. И. 1959. Личинки жуков-чернотелок трибы *Tentyriini*. Зоол. журн., XXXVIII, 12 : 1835—1843.
- Келейникова С. И. 1961а. К познанию личинок подсемейства *Opatrinae* (Col., *Tenebrionidae*) Западного Казахстана. Сб. тр. Зоомузея МГУ, 8 : 159—164.
- Келейникова С. И. 1961б. Личинки жуков чернотелок подсемейства *Pimeliinae* (Col., *Tenebrionidae*) Западного Казахстана. Энт. обзор., XV, 2 : 371—384.
- Келейникова С. И. 1961в. К познанию личинок трибы *Akidini* (Col., *Tenebrionidae*). Сб. тр. Зоомузея МГУ, VIII : 151—157.
- Келейникова С. И. 1962. О личинках трибы *Erodiini* (Col., *Tenebrionidae*). Зоол. журн., XVI, 3 : 459—463.
- Медведев Г. С. 1959. Типы ротовых аппаратов чернотелок (*Tenebrionidae*) Туркмении. Зоол. журн., XXXVIII, 8 : 1214—1229.
- Медведев Г. С. 1960. Мускулатура ротового аппарата и глотки пустынных чернотелок (Col., *Tenebrionidae*) Туркмении. Энт. обзор., XXXIX, 1 : 106—121.
- Эглобин Д. А. и А. Н. Колобова. 1927. Жуки-чернотелки и их личинки, вредящие полеводству. Тр. Полтавск. с.-х. оп. станц., 61 : 6—59.
- Рейхардт А. Н. 1936. Жуки-чернотелки трибы *Opatrini* палеарктической области. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, 19 : 1—224. М.—Л.
- Зафаров Т. 1957. Жуки-чернотелки в Самаркандской области. Защита раст. от вредит. и болезн., М., 5 : 33—36.
- Зафаров Т. 1958. Чернотелки, вредящие сельскохозяйственным культурам в Самаркандской области и меры борьбы с ними. Изд. Узбекск. гос. унив., Самарканд, автореферат канд. диссерт. : 3—47.
- Скопин Н. Г. 1960а. Материалы по морфологии и экологии личинок трибы *Blarina* (Col., *Tenebrionidae*). Тр. Инст. зоол. АН КазССР, XI, энтомология : 36—71.

- Скопин Н. Г. 1960б. О личинках трибы Akidini (Col., Tenebrionidae). Acta Zoolog. Acad. Scient. Hungar., VI, 1—2 : 149—165.
- Скопин Н. Г. 1962. Личинки подсемейства Pimeliinae (Col., Tenebrionidae). Тр. Научно-исслед. инст. защ. раст. Мин. сельск. хоз. КазССР, VII : 191—298.
- Щеголев В. Н. (ред.). 1937. Определитель повреждений культурных растений. Изд. 2-е, Всесоюзн. инст. защ. раст. Л.
- Böving G. and F. C. Craighhead. 1930. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. Entomologica americana, XI (n. s.), 1 : 1—205.
- Crowson R. A. 1955. The natural classification of the families of Coleoptera. London.
- Emden V. 1947. Larvae of British beetles. VI Tenebrionidae. Entom. Month. Mag., 83, 6 : 154—171.
- Gebien H. 1910. Tenebrionidae. In : Junk und Schenkling Coleopterorum Catalogus. Berlin.
- Gebien H. 1937. Katalog der Tenebrioniden. 1. Publ. Museo P. Rossi, Duino, 2 : 1—369.
- Gebien H. 1938—1944. Katalog der Tenebrioniden. 2—3. Mitt. Münchn. Ent. Ges., 28—34 : 370—900.
- Jack W. 1918. Notes on the larvae, etc., of some Rhodesian Tenebrionidae. South African Journ. Nat. Hist., 1 : 84—98.
- Korschefsky R. 1934. Bestimmungstabellen der bekanntesten deutschen Tenebrioniden- und Alleculidenlarven. Arb. physiolog. angew. Entom., 10 : 58—68.
- Mulsant M. 1854. Histoire naturelle des Coleoptères de France. V. Latigènes.
- Perris E. 1877. Larves des Coleoptères. Heteromères. Ann. Soc. Linn. Lion, 23 : 92—134.
- Pierre F. 1958. Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental. Paris : 1—332.
- Reitter E. 1917. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. Tenebrionidae, XII, 81 : 51—66.
- Seidlitz G. 1898. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Coleoptera V, Hälfte 1.
- Schulze L. 1962. Descriptive notes on the early stages of Onymacris rugatipennis Haag and Lepidochora discoidalis Gebien and keys to genera and species of Adesmiini and Eurichorini. Ann. Transv. Mus., XXIV, 2—3 : 161—180.
- Schuster A. 1932. Tenebrionidae. In: Wincler Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae. Wien : 914—1024.
- Weidner H. 1937. Bestimmungstabellen der Vorrätsschädlinge und des Hausungeziefers Mitteleuropas. Jena.
- Xambeu C. 1898. Moeurs et metamorphoses des insectes. Ann. Soc. Linn. Lion

Зоологический музей
Московского государственного университета,
Москва
