

## ВВЕДЕНИЕ

В приводимом ниже морфологическом очерке рассматриваются модификации отдельных органов и структур у представителей подсемейства *Opatrinae*, а также объясняется принятая в работе терминология. Краткие диагнозы триб даны в соответствующих разделах.

Кроме триб *Platynotini*, *Dendarini*, *Pedinini*, *Dissonomini*, trib. n., *Pachypterini*, trib. n., и *Heterotarsini*, в сводку включены роды *Dilamus* и *Mesomorphus* (триба *Opatrini*), ранее помещавшиеся в трибу *Pedinini*.

### КРАТКИЙ ДИАГНОЗ ПОДСЕМЕЙСТВА

Передний край наличника с глубокой треугольной или дуговидной вырезкой. Глаза посредине сужены или разделены щеками полностью на нижнюю и верхнюю части. Очень редко глаза отсутствуют (род *Syntypylus* из Южной Африки). Усики 11-члениковые, только у *Zoutpansbergia* из *Litoborini* 10-члениковые, недлинные. Подбородок небольшой, заполняет не всю горловую вырезку головной капсулы, так что кардо снизу лежат открыто. Трохантин средних тазиков хорошо выражен, отсутствует в единичных случаях. Эпимеры среднегруди доходят своим внутренним краем до средних тазиковых впадин, разделяя по бокам стерниты средне- и заднегруди. Надкрылья с четко отграниченными ложными эпиплеврами, истинные эпиплевры развиты слабо, иногда заметны в виде узкой полосы. Жилкование задних крыльев, которые могут быть хорошо развиты или отсутствовать, кантароидного типа. Последние видимые стерниты брюшка с межсегментными мембранами. Вершинные шпоры голеней крепкие, но не длинные.

### МОРФОЛОГИЯ

Тело большей частью продолговатое, иногда сильно удлиненное (*Megalyphus*, *Dilamus*, *Stenolamus*) или сильно выпуклое, каплевидное (*Aphaleria*, *Weisea*). Сверху тело чаще голое, но нередко покрыто короткими щетинками или волосками (*Monatrum*, *Scleropatrum*, *Gonocephalum*, *Pachypterus*, *Haemodus*). В редких случаях тело покрыто тонкими, длинными волосками (*Emmallus*), чешуйками (*Leichenium*) или чешуевидными волосками (у *Gridelliopus* на надкрыльях). У некоторых *Opatrini* (*Sclerogon*, *Eurycaulus*, *Scleropatrum*, *Gonocephalum*, *Opatrum*) тело целиком покрыто плотной коркой из приставших частиц почвы.

Голова. Глаза от почти округлых (*Leichenium*) до полностью разделенных посредине щеками на верхнюю и нижнюю части (*Phylan*, *Micrositus*, *Heliopathes*, *Colpotus*, *Pedinus*, *Dissonomus*, *Opatroides*, *Mesomorphus*), обычно голые, очень редко между фасетками с короткими щетинками. Виски чаще всего сразу за глазами сходящиеся к шейному сужению, реже хорошо развиты, параллельнобокие (*Dendarus*, *Dilamus*). Щеки

перед глазами образуют закругленный или более резкий на вершине щечный угол. Наличник с глубокой треугольной или дуговидной вырезкой на переднем крае. Иногда эта вырезка выражена слабо (*Dissonomus*, *Leichenim*) или отсутствует (*Oncotini*). Горло гладкое; только у *Platynotini* и *Oncotini* его поверхность образует стридуляционный орган в виде тонких поперечных килей. Усики слегка утолщающиеся к вер-

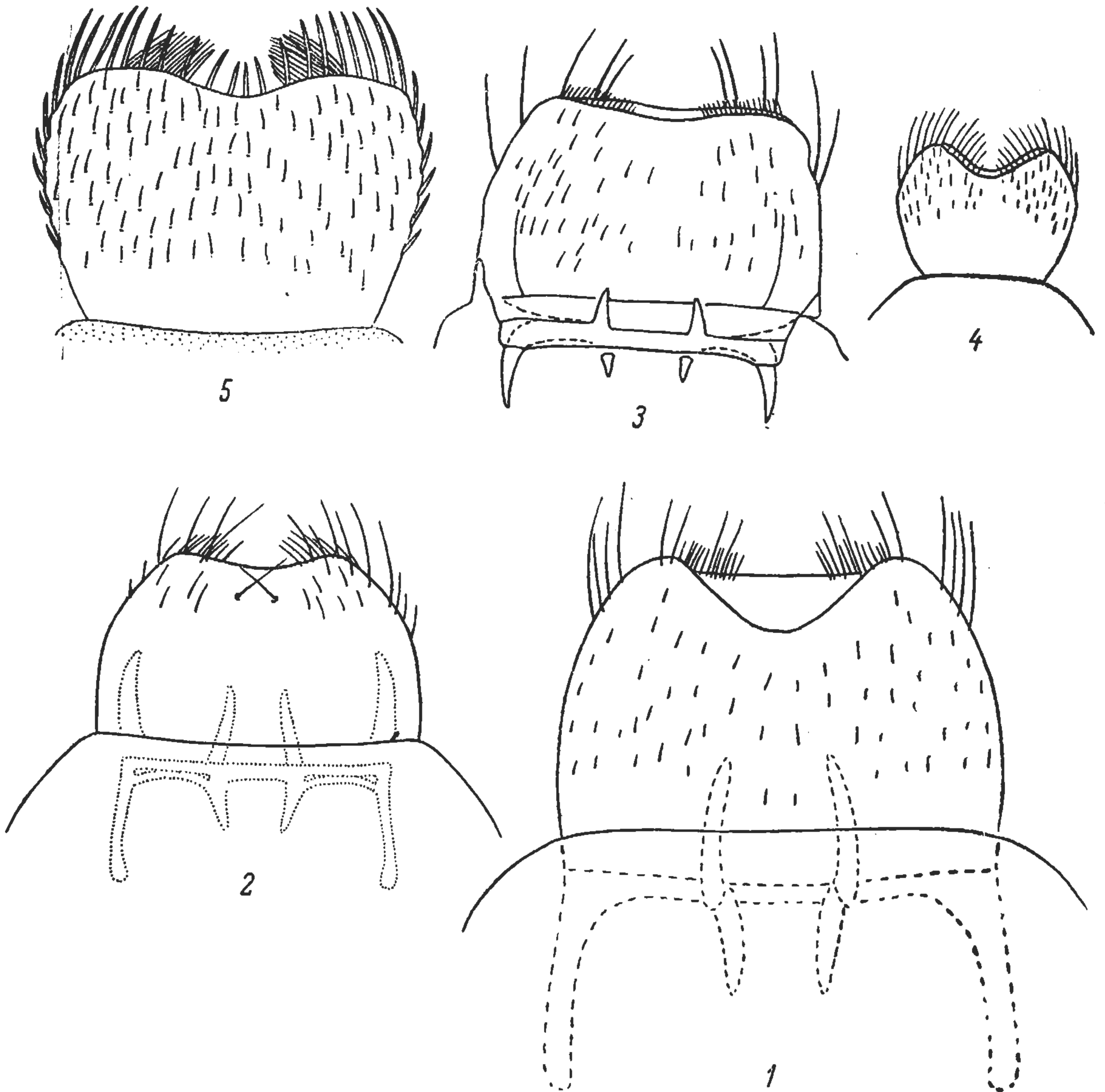


Рис. 1—5. Верхняя губа, сверху.

1 — *Dendarus crenulatus* Mén.; 2 — *Phylan gibbus* Fabr.; 3 — *Pedinus cimmerius*, sp. n.;  
4 — *Dilamus fausti* Rtt.; 5 — *Scleron carinatum* Baudi.

шине, реже с нерезко отделенной булавой (*Platynosum*, *Anemia*, *Proscheimus*). 3-й членик усиков обычно длиннее 2-го и 4-го. Своими вершинами усики сравнительно редко заходят за основание переднеспинки. Ротовой аппарат тенебриоидного типа, т. е. характеризуется относительно небольшим подбородком, который не заполняет всей горловой вырезки и не прикрывает снизу основание нижних челюстей (кардо и стипес). Исключение представляет род *Anomalipus*, у представителей которого подбородок крупный, снизу прикрывает стипес и большую часть кардо, хотя и не заполняет всю горловую вырезку, как у *Tentyriinae*. Многие особенности строения ротового аппарата весьма специфичны для *Opatrinae*, стойко сохраняются у представителей различных триб, в связи с чем можно говорить об особом опатроидном типе ротового аппарата.

Верхняя губа в основании в большей или меньшей степени прикрыта наличником, сравнительно редко (*Pedinus*) в вырезке наличника сверху видна клипеальная мембрана, связывающая основание верхней губы с наличником. Передний край верхней губы более или менее глубоко дуговидно выемчатый (рис. 1—9), густая краевая щетка посередине прервана. Кроме краевой щетки, верхняя губа несет у переднего края длинные щетинки — вибриссы, образующие в некоторых случаях над краевой щеткой вторую длинную густую щетку (*Anemia*, *Weisea*). Нижняя

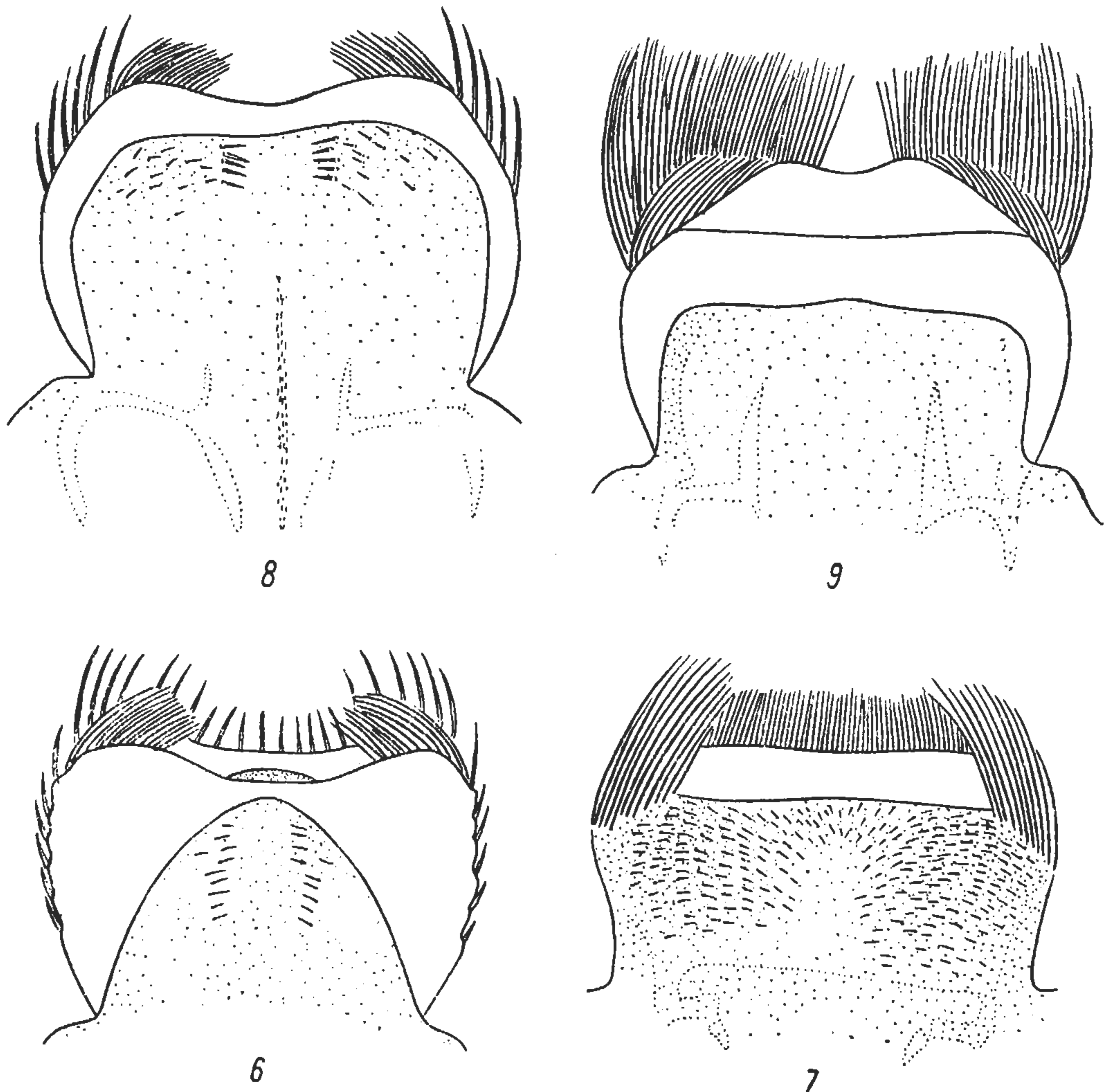


Рис. 6—9. Верхняя губа, снизу.

6 — *Scleron carinatum* Baudi; 7 — *Anemia dentipes* Ball.; 8 — *Opatroides punctulatus* Brullé; 9 — *Weisea sabulicola* Sem.

поверхность верхней губы у *Pedinini* и *Dissonomini* полностью мембранозная, тогда как у многих *Opatrini* — с более или менее широкими склеротизованными участками вдоль переднего и боковых краев. Особенно значительно сокращение мембранозной поверхности у видов рода *Scleron* (рис. 6). Задние углы верхней губы плотно слиты с эпифарингеальными тормами, продольный отросток которых служит местом прикрепления фронтальной мышцы эпифаринкса. У большинства *Opatrinae* продольный отросток торм длинный. Внутренние отростки торм расположены у основания верхней губы, будучи с ним плотно спаянными. К внутренним концам торм примыкают две пары небольших склеритов — лабральных и эпифарингеальных. Первые расположены перед основанием дорсального склерита верхней губы, вторые — сразу за ним. Строение торм сохраняет свои основные особенности у различных групп *Opatrinae* и хорошо отличается от такового у других групп чернотелок.

Очень характерны для *Opatrinae* короткие массивные мандибулы (рис. 10—13, 16, 17). Вершинные и предвершинные зубцы мандибул слабо выступающие. Верхняя поверхность мандибул всегда с резкой бороздкой, идущей от наружного угла основания к резцовому краю. Иногда эта

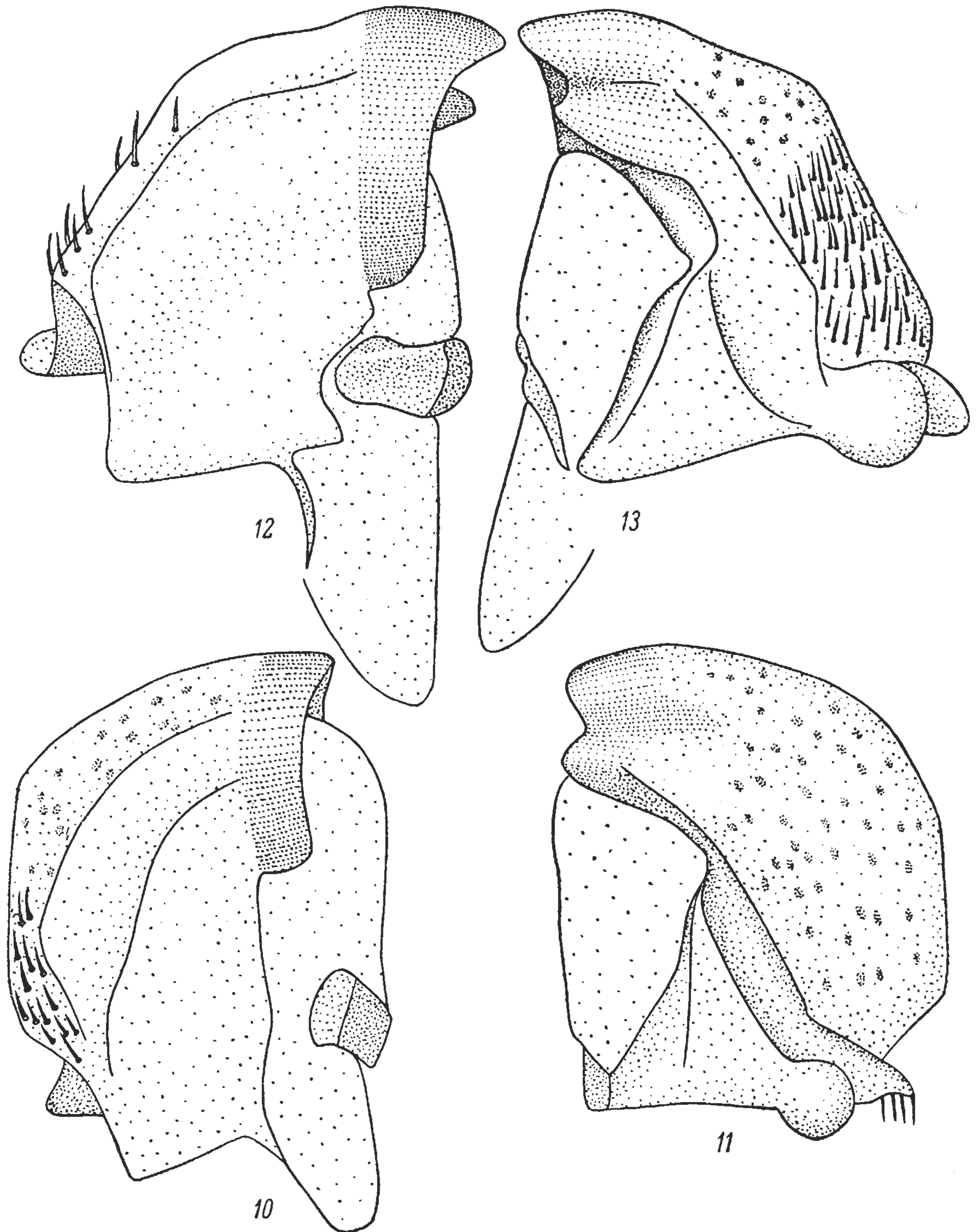


Рис. 10—13. Мандибула.

10 — *Dendarus armeniacus* Baudi, сверху; 11 — то же, снизу; 12 — *Opatroides punctulatus* Brullé, сверху; 13 — то же, снизу.

бороздка сдвинута к наружному краю верхней поверхности (*Weisea*). На нижней поверхности мандибул почти всегда развита мышелковая борозда, которая начинается у мышелка и идет к резцовой области. Обе борозды разграничивают на мандибулах поверхности, связанные функционально с различными частями ротового аппарата. Молярный вы-

ступ, отделенный от резцовой области вырезкой (диастемой), небольшой, с вогнутой внутренней поверхностью. Внутренняя часть мандибул от молярного выступа почти до вершинных зубцов заполнена чрезвычайно массивной простекой, представляющей нечленистый мембранозный при-

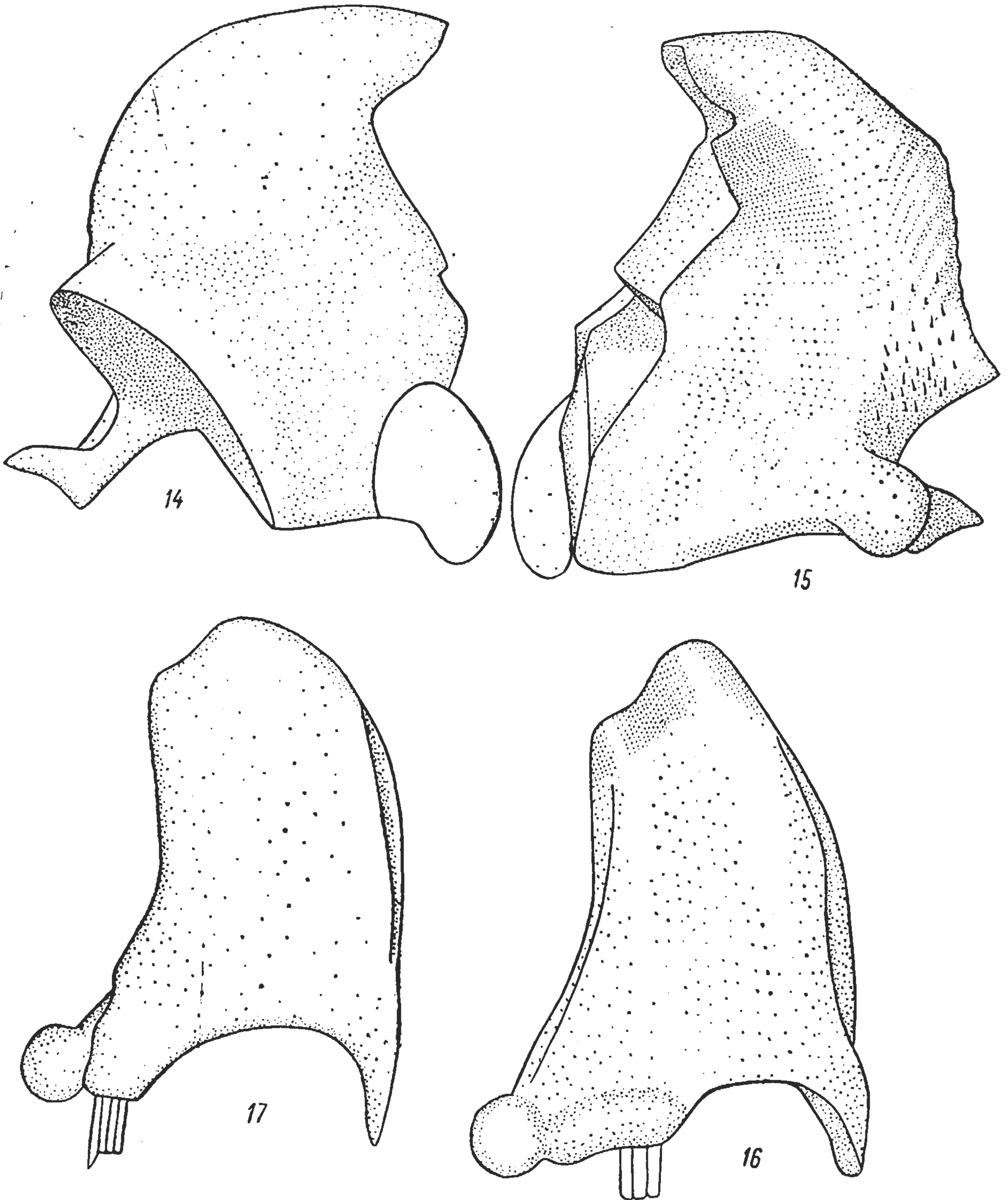


Рис. 14—17. Мандибула.

14 — *Anemia dentipes* Ball., сверху; 15 — то же, снизу; 16 — *Gonosephalum rusticum* Oliv., снаружи; 17 — *Dendarus armeniacus* Baudi, снаружи.

даток. Функции простек не установлены, но, вероятно, они служат для удержания и проталкивания к глотке кусков пищи. К основанию мандибул вдоль всего заднего края молярных выступов прикрепляются массивные глоточные лопасти. Вместе с глоточным выступом, расположенным на нижней стенке глотки, глоточные лопасти мандибул участвуют в образовании глоточного клапана, служащего для замыкания

ротовой щели при проталкивании пищи в передней кишке. Соотношение размеров глоточных лопастей мандибул и глоточного выступа, довольно слабо развитого у *Opatrinae*, очень характерно для представителей подсемейства. В редких случаях простека не развита на мандибулах, что, как и в других группах чернотелок, наблюдается у пустынных форм (*Anemia* — рис. 14, 15). Нижние челюсти (рис. 18—23) имеют

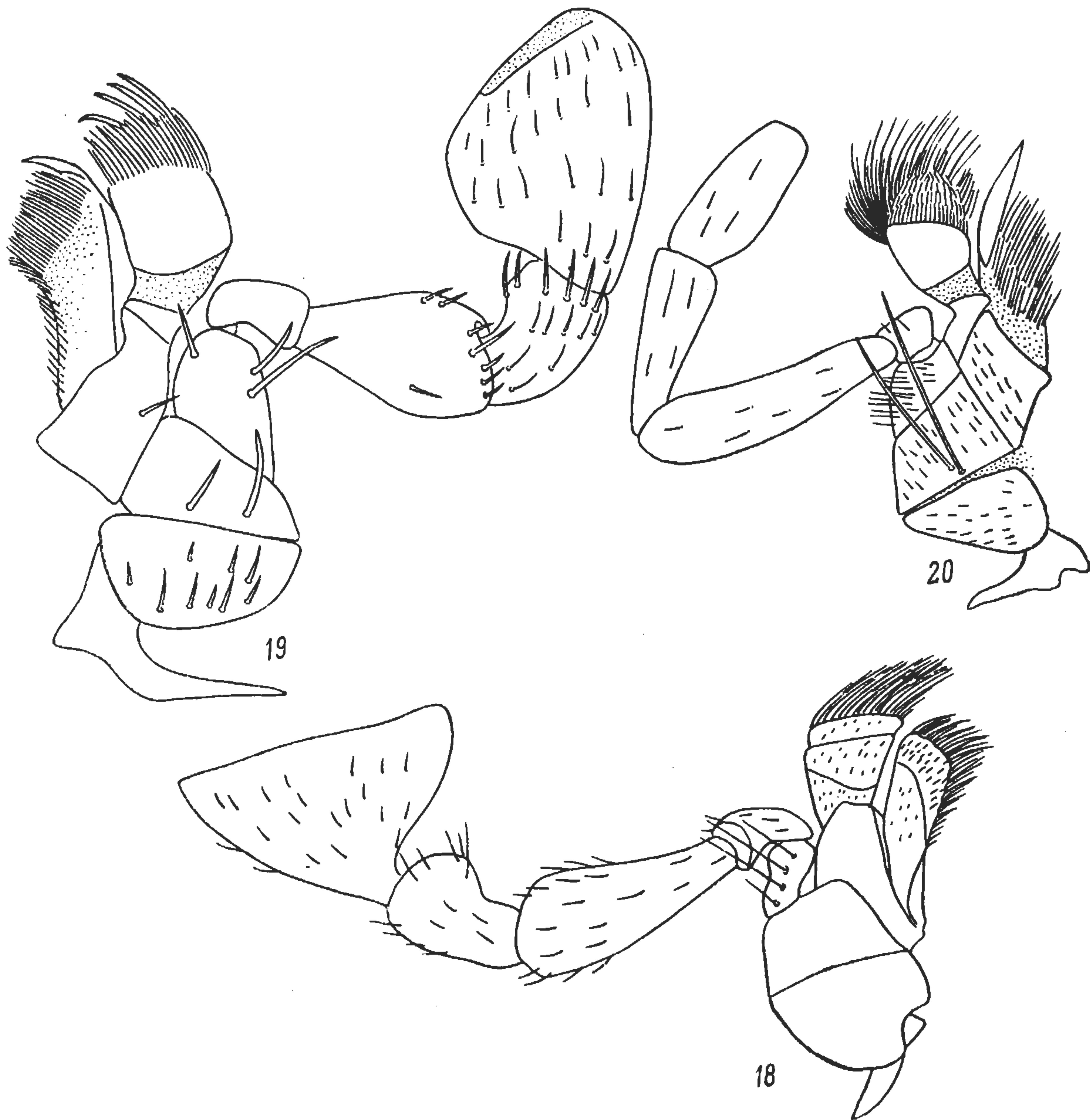


Рис. 18—20. Нижняя челюсть, снизу.

18 — *Pedinus cimmerius*, sp. n.; 19 — *Scleron carinatum* Baudi; 20 — *Anemia dentipes* Ball.

довольно крупное кардо, стипес снизу не закрывает полностью пальпигер. Вершинная часть галеа и лацинии с волосяными щетками. Среди мягких волосков часто выделяются ряды более жестких и толстых щетинок, в отдельных случаях замещающих в значительной степени мягкие (*Weisea* — рис. 23). Лациния на вершине вооружена сильным двухвершинным зубцом. Чрезвычайно характерен для всех *Opatrinae* пучок длинных мягких волосков, расположенный в средней части верхней поверхности лациний (рис. 22). Последний членик нижнечелюстных щупиков треугольно или топовидно расширен и только у некоторых высоко специализированных форм утрачивает характерную для подсемейства форму (*Anemia* — рис. 20; *Weisea* — рис. 23). Строение ниж-

ней губы (рис. 24—33) в подсемействе *Opatrinae* отличается исключительно большим разнообразием. Предподбородок может снизу лежать открыто (*Pedinus* — рис. 26; *Dissonotus* — рис. 27; *Aphaleria* — рис. 431;

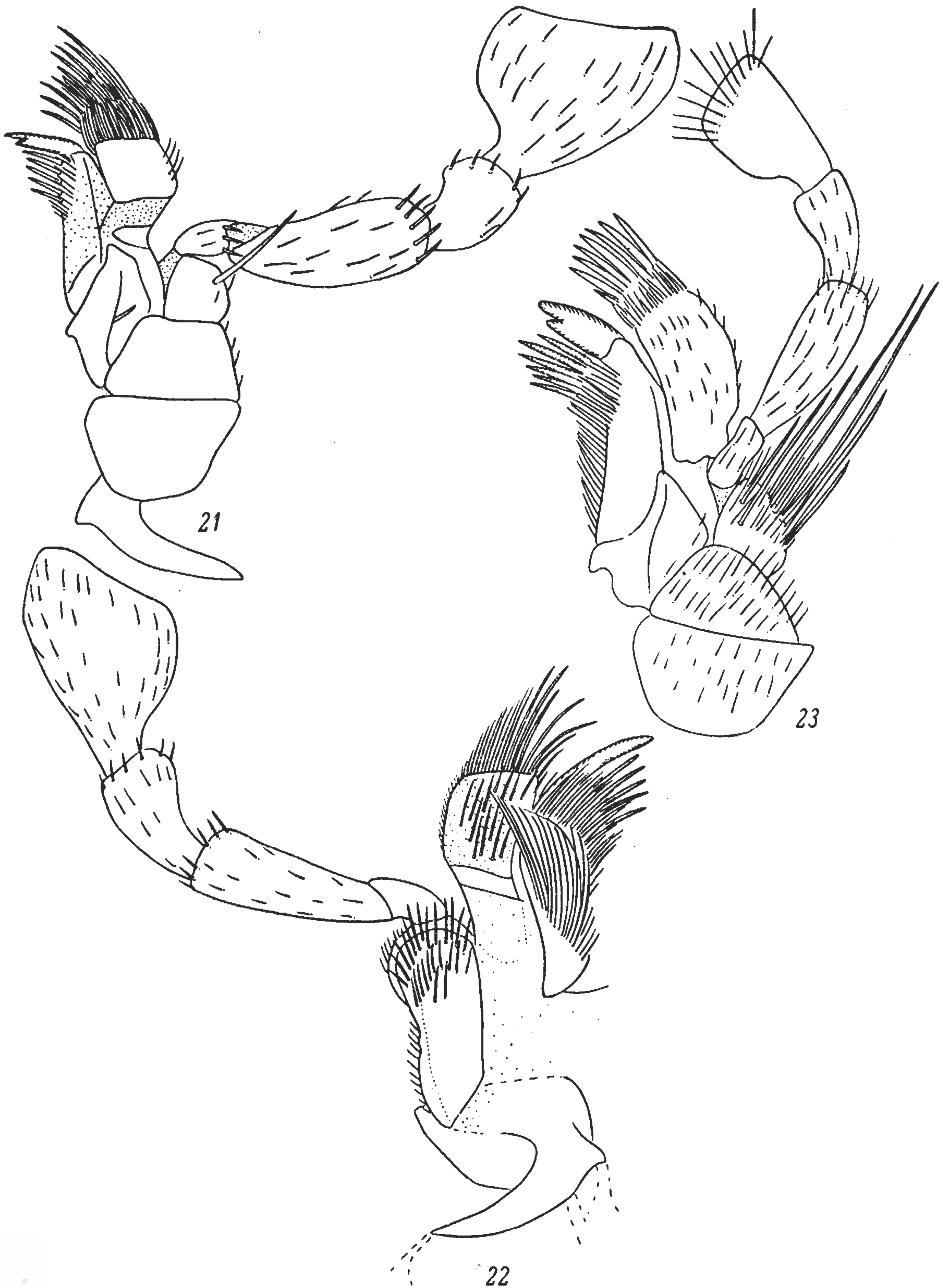


Рис. 21—23. Нижняя челюсть.

21 — *Opatroides punctulatus* Brullé, снизу; 22 — *Penthicus remotus* Rtt., сверху; 23 — *Weisea sabulicola* Sem., снизу.

*Dilatius* — рис. 28; *Anemia* — рис. 30), или же он прикрыт подбородком (*Dendarus* — рис. 24; *Phylan* — рис. 25; *Weisea* — рис. 33). У *Pedinini* и *Platynotini* подбородок трехлопастный, т. е., кроме срединной

части, несущей киль или гребень, имеет четко отграниченные, остро выступающие боковые лопасти. В более простом случае боковые углы нерезко отграничены, а срединный киль слегка выступает за передний край подбородка (*Dissonomus*, *Dilamus*). Полностью срединный киль подбородка отсутствует у *Dendarini* (рис. 24, 25), многих *Opatrini* (рис. 29, 30, 33).

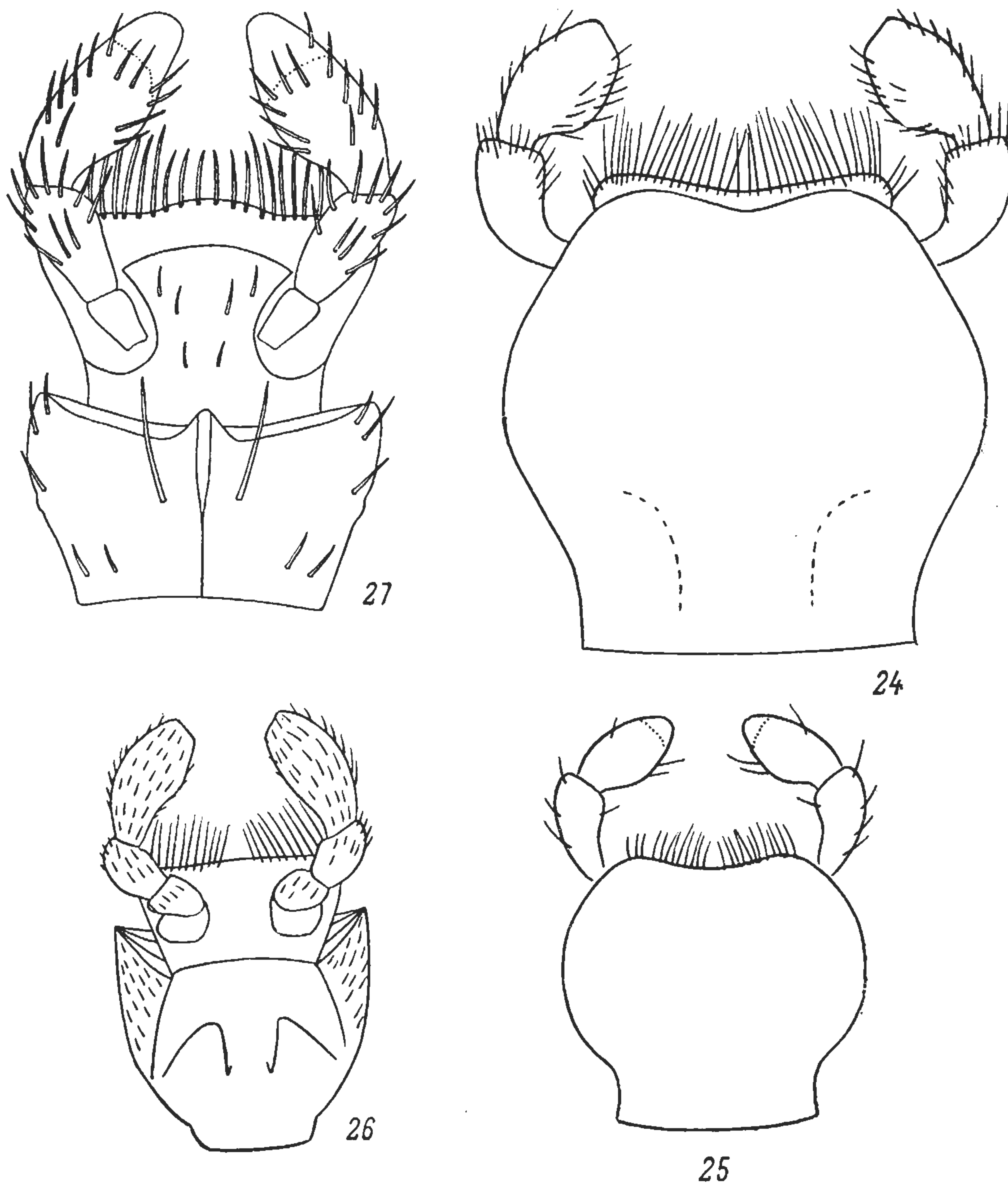


Рис. 24—27. Нижняя губа, снизу.

24 — *Dendarus crenulatus* [Mén.; 25 — *Phylan gibbus* Fabr.; 26 — *Pedinus cimmerius*, sp. n.; 27 — *Dissonomus tibialis* Rtt.

Для внутреннего строения головы *Opatrinae* характерно не установленное положение фронтальной мышцы гипофаринкса, основание которой может находиться медиальнее фронтальной мышцы эпифаринкса (рис. 35), либо расщеплять эту мышцу (рис. 34). Субментальная мышца прементума непарная. Тенториум (рис. 36) с очень тонким тенториальным мостом, что свойственно всем представителям подсемейства. Слабое развитие тенториального моста может быть связано с тем, что передняя тенториальная мышца глотки, отходящая обычно от этой части тенториума, у *Opatrinae* имеет довольно тонкие пучки, прикрепляющиеся на стенке глоточного выступа под ротовой щелью. Глоточный выступ,



как уже отмечено, у *Opatrinae* развит слабее, чем у чернотелок других групп.

**Переднегрудь.** Переднеспинка поперечная или реже квадратная, большей частью сильнее сужена кпереди, чем к основанию. В редких случаях в основании переднеспинка уже, чем у переднего края

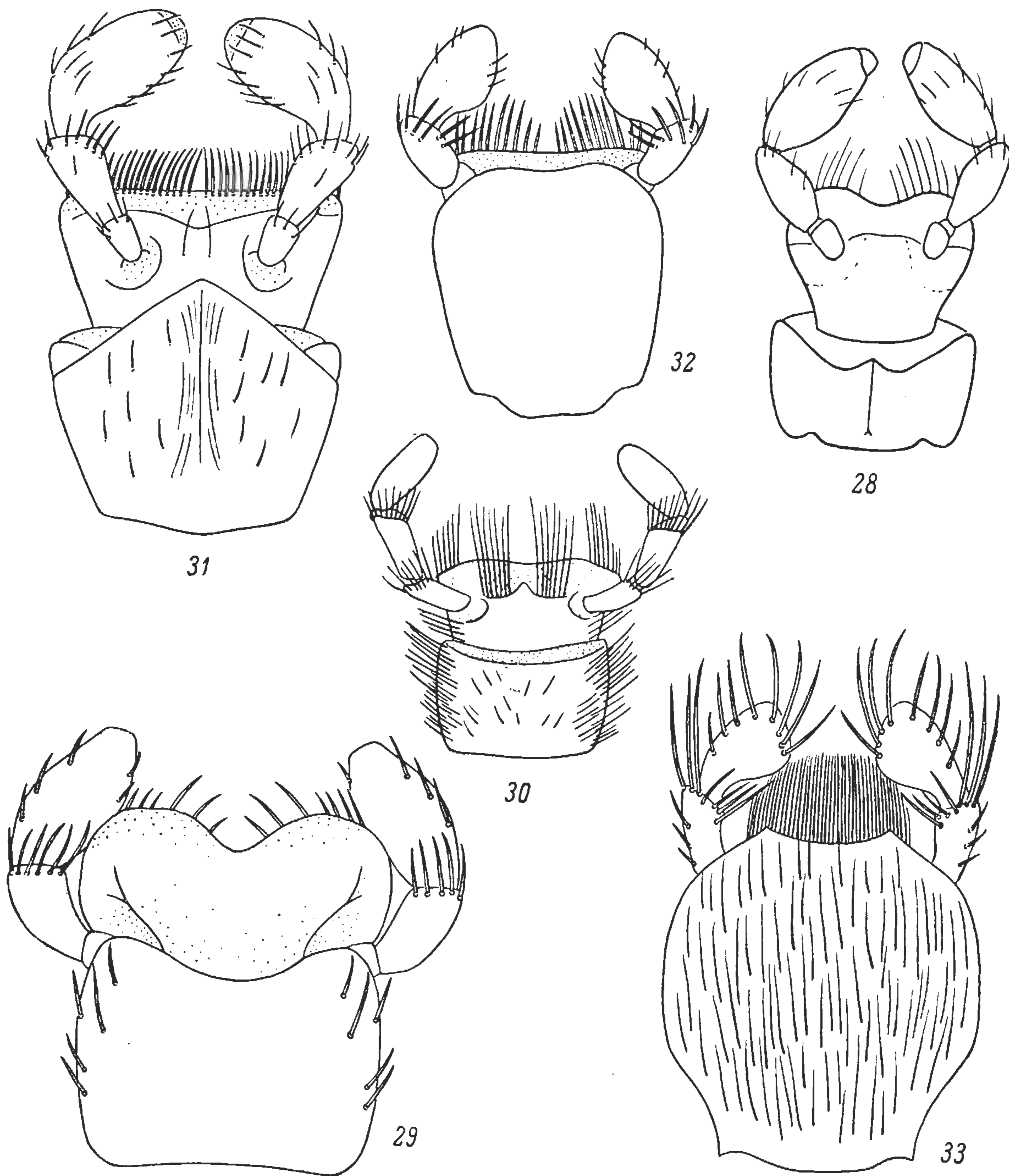


Рис. 28—33. Нижняя губа, снизу.

28 — *Dilamus fausti* Rtt.; 29 — *Scleron carinatum* Baudi; 30 — *Anemia dentipes* Ball.;  
31 — *Gonocephalum rusticum* Oliv.; 32 — *Opatroides punctulatus* Brullé; 33 — *Weisea sabulicola* Sem.

(*Pythiopus*, *Meglyphus* и *Parastizopus* из южной Африки). Боковые края переднеспинки более или менее сильно закругленные, перед задними углами нередко дуговидно выемчатые, обычно окаймленные или с тонким бортиком. У некоторых видов *Gonocephalum* и *Penthicus* бока переднеспинки сильно распластаны, у *Rachypterini* снабжены тонкой пластинчатой закраиной, иногда зазубренной. Передний край переднеспинки от почти прямого (*Dissonomini*, *Heterocheirini*) до глубоко обратно тра-

пециевидно или дуговидно выемчатого. Окаймление переднего края по середине большей частью стерто. Основание переднеспинки от почти прямого (*Pedinus*, некоторые виды *Cabirutus*, *Dissonomini*) до глубоко двух-выемчатого, в ряде случаев сильно дуговидно выступающего назад (*Pachypterini*, *Platynosum*, некоторые виды *Dilamus*). Скульптура переднеспинки у *Opatrinae* чрезвычайно разнообразна — точечная (*Dendarini*; *Pedinini*; *Dissonomini*; *Melanini*; многие роды *Opatrini*: *Opatroides*, *Penthicus*, *Proscheimus*), зернистая (*Monatrum*, *Opatrum*, *Trachymetus*), реже совсем гладкая (некоторые виды *Dissonomini*). Довольно часто точки на диске переднеспинки и особенно по бокам сливаются, образуя продольную морщинистость (многие виды *Dendarini* и *Pedinini*). Проплевры отделены швом от стернита переднегруди. Скульптура проплевр, как и диска переднеспинки, очень разнообразна (точечная, зернистая, морщинистая, гладкая). Грубая продольная морщинистость характерна для видов рода *Pedinus*, большинства видов рода *Blindus*. Для родов трибы *Pedinini* очень характерно наличие одной и нескольких пар длинных торчащих щетинок в средней части стернита переднегруди. Подобные щетинки развиты также у южноафриканского *Pythiopus* из трибы *Pythiopini*. У *Dissonomini* одна или несколько пар торчащих щетинок расположены посередине переднего края стернита переднегруди, т. е. сдвинуты кпереди. Своеобразный воротничок, прикрывающий снизу ротовые части, развит на переднем крае переднегруди у южноафриканских *Gonopus* из трибы *Platynotini*. Для других групп *Opatrinae* подобные

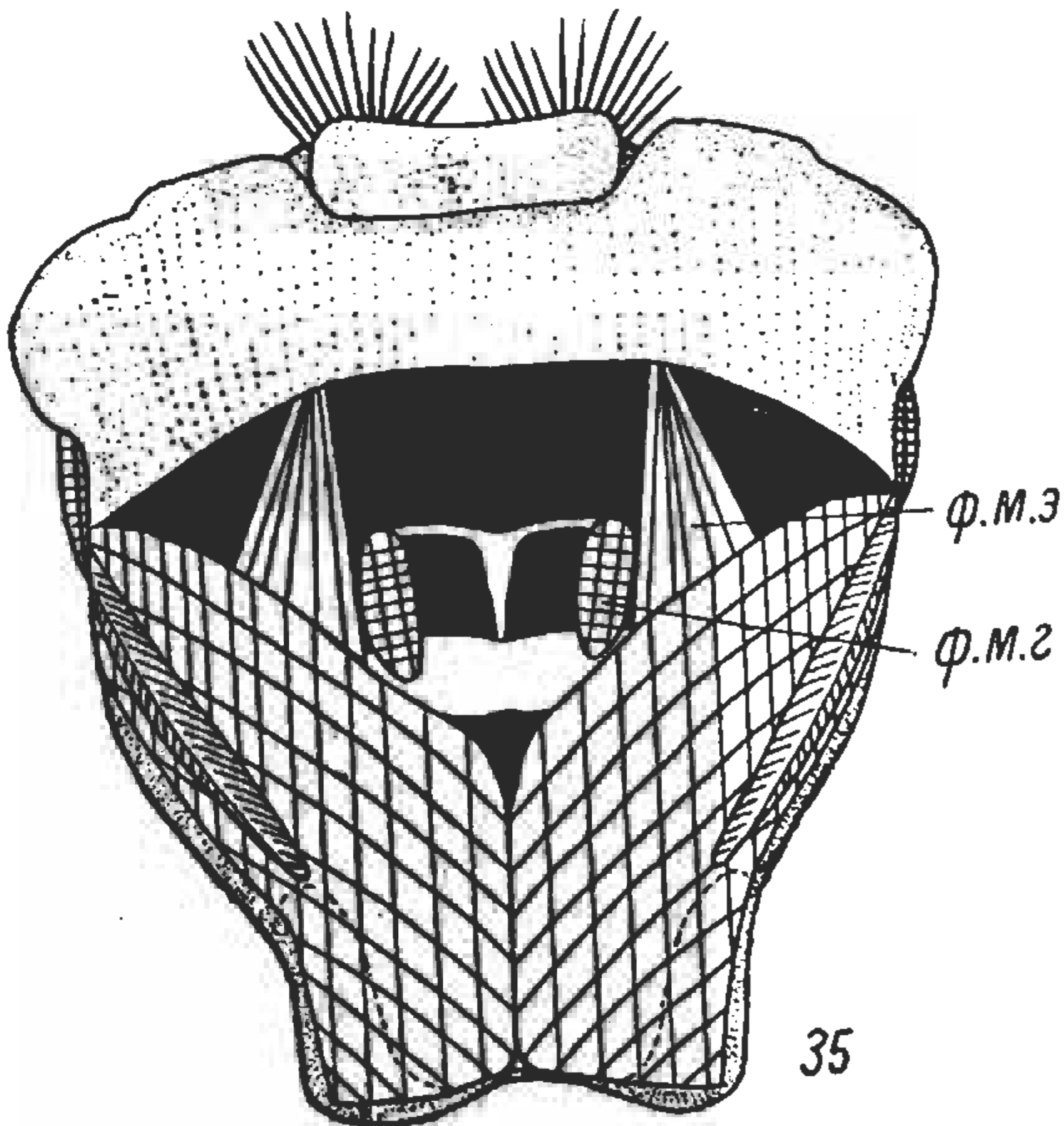
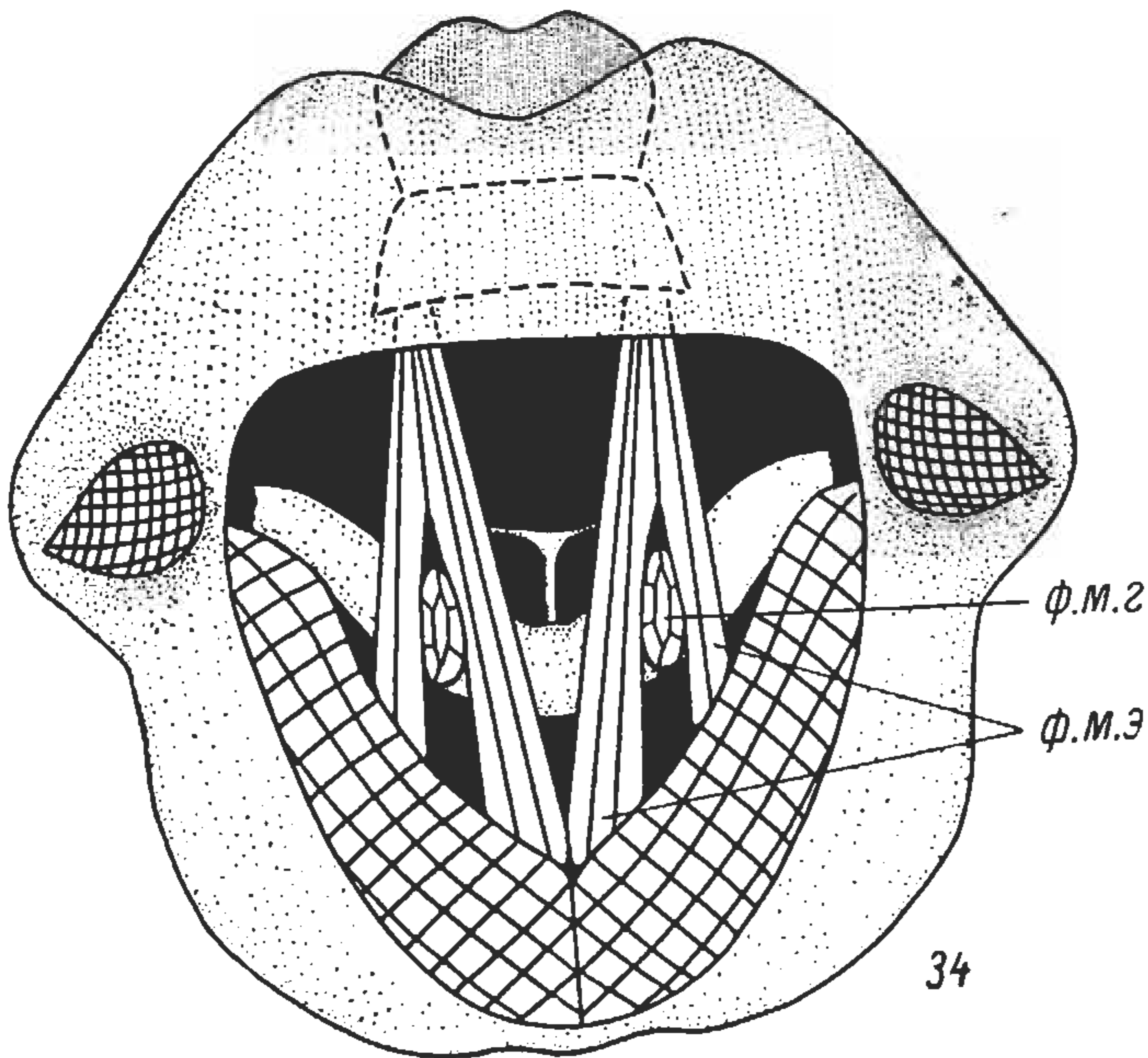


Рис. 34—35. Мышцы головной капсулы.

34 — *Opatroides punctulatus* Brullé; 35 — *Weisea sabulicola* Sem.

ф. м. 3 — фронтальная мышца эпифаринкса;  
ф. м. 2 — фронтальная мышца гипофаринкса.

структуры не отмечены. Отросток переднегруди между передними тазиками неширокий, назад продолжен горизонтально, что особенно характерно для *Dissonomini*, или прижат к телу. Щиток небольшой, иногда скрыт под краем основания переднеспинки (*Dissonomini*).

Среднегрудь со срединным желобовидным вдавлением, служащим для упора отростка переднегруди при сгибании переднеспинки. У южноафриканского *Pythiopus cornutirectus* Koch среднегрудь образует сильный мозолевидный выступ. За небольшим исключением (*Leichenim*), пред-

ставители подсемейства *Opatrinae* имеют четко выраженный трохантин, сохраняющийся в виде небольшого остатка у наружного угла средних тазиковых впадин. Надкрылья большей частью удлинненные, нерезко суженные к основанию. Основание надкрылий плотно примыкает к основанию переднеспинки. Это наиболее обычный тип сочленения передней и задней части тела. У *Pedinus*, *Blindus*, *Dissonomus* и *Aphaleria* основание переднеспинки налегает сверху на базальную часть надкрылий, прикрывая обычно весь щиток. Настоящие эпиплевры (рис. 37), соответствующие эпиплевам жуков других семейств, у *Opatrinae* очень узкие, часто плохо заметные. Ложные эпиплевры расположены на стороне надкрылий, обращенной вен-

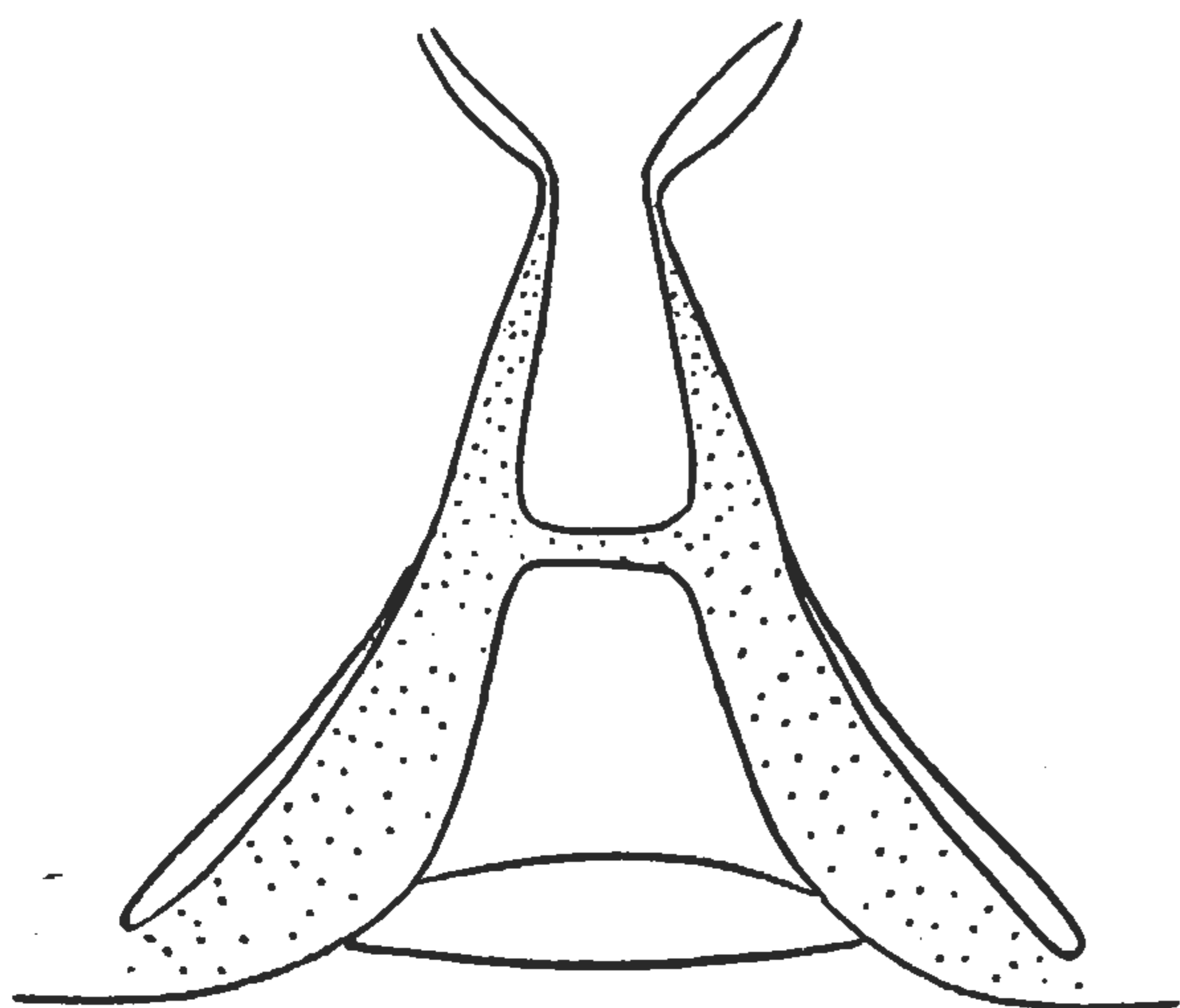


Рис. 36. *Pedinus cimmerius*, sp. n.,  
тенториум.

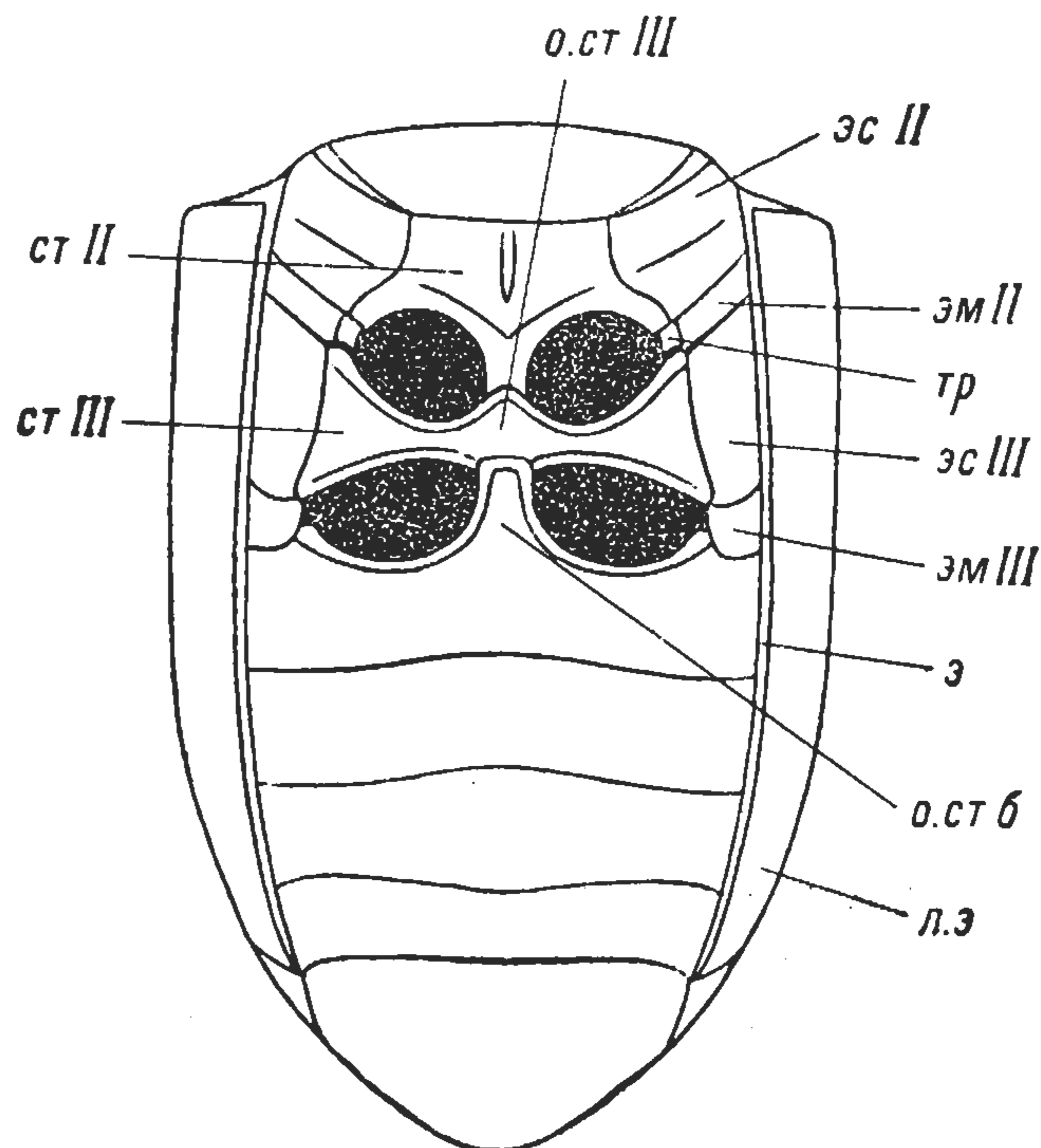


Рис. 37. *Dissonomus tibialis* Rtt., ниж-  
няя сторона тела.

л. э — ложные эпиплевры; о. ст III — отросток стернита заднегруди между средними тазиками; о. ст. б — отросток 1-го видимого стернита брюшка между задними тазиками; ст II — стернит среднегруди; ст III — стернит заднегруди; тр — трохантин; э — эпиплевры; эм II — эпимеры среднегруди; эм III — эпимеры заднегруди; эс II — эпистерны среднегруди; эс III — эпистерны заднегруди.

трально, примыкая снаружи к истинным. От диска надкрылий ложные эпиплевры отделены острым кантом, образующим кажущийся боковой край надкрылий. Наружный край ложных эпиплевр начинается на плечевых углах. Протяженность ложных эпиплевр у *Opatrinae* является важным систематическим признаком, характеризующим группы родственных родов. У южноафриканских видов рода *Tragardhus* ложные эпиплевры в вершинной части имеют с каждой стороны по глубокой ямке с железой. У других *Opatrinae* подобные образования неизвестны. Верхняя и боковая часть каждого из надкрылий обычно имеет 9 рядов точек, реже их только 8 и только у африканского *Selinopodus* развит дополнительный 10-й ряд. Укороченный прищитковый ряд хорошо выражен у *Heterotarsus*. Точечные ряды надкрылий могут быть модифицированы различным образом, но сравнительно редко они полностью отсутствуют (большинство *Dissonomini*). Очень четкие округлые точки в рядах находятся у форм, покрытых тонкой маскировочной корочкой из выделений покровов и частиц почвы (*Scleron*). В тех случаях, когда точки в рядах сливаются или соединены тонкими штрихами, правильнее говорить о точечных бороздках. Междурядья могут быть плоскими, выпуклыми или более сложно устроенными. Нечетные междурядья (1-е, 3-е, 5-е и т. д.) нередко приподняты

сильнее, чем четные. Кроме того, междурядья могут отличаться и по ширине вследствие попарного сближения точечных рядов. При этом нечетные междурядья шире четных. Чаще всего междурядья у *Opatrinae* пунктированы. У *Dendarini*, *Pedinini* и некоторых *Opatrini* междурядья имеют двойную пунктировку. Для многих *Opatrinae* характерна сложная скульптура междурядий. Мелкая зернистость междурядий развита

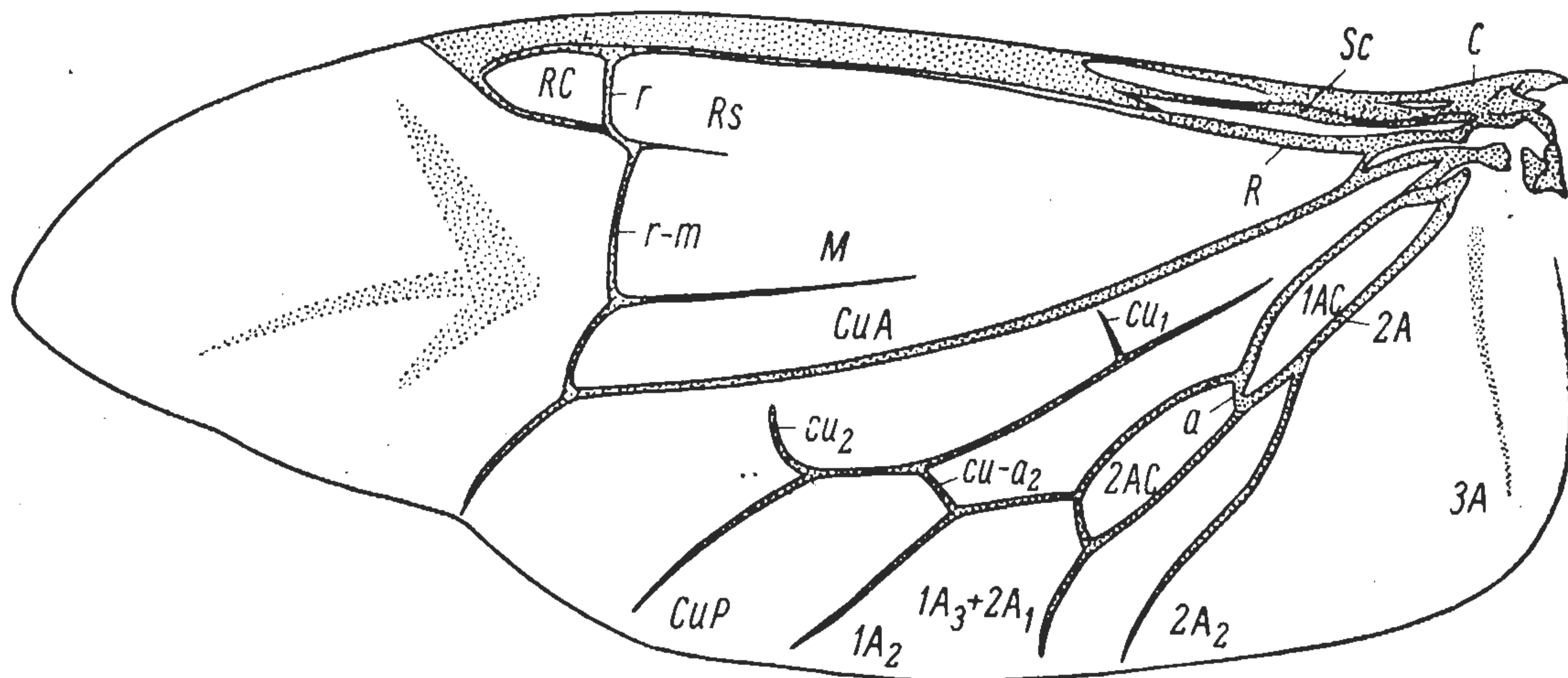


Рис. 38. *Heterotarsus carinula* Mars., крыло.

у *Heterotarsus*, *Anatrum*, у некоторых *Penthicus* (*P. granulatus* Mén.). Правильные ряды бугорков встречаются у *Opatrini*. Так, у *Monatrum* и *Scleropatrum* каждое междурядье несет по одному ряду частых бугорков. Каждый бугорок или зернышко несет по короткой щетинке. Отдель-

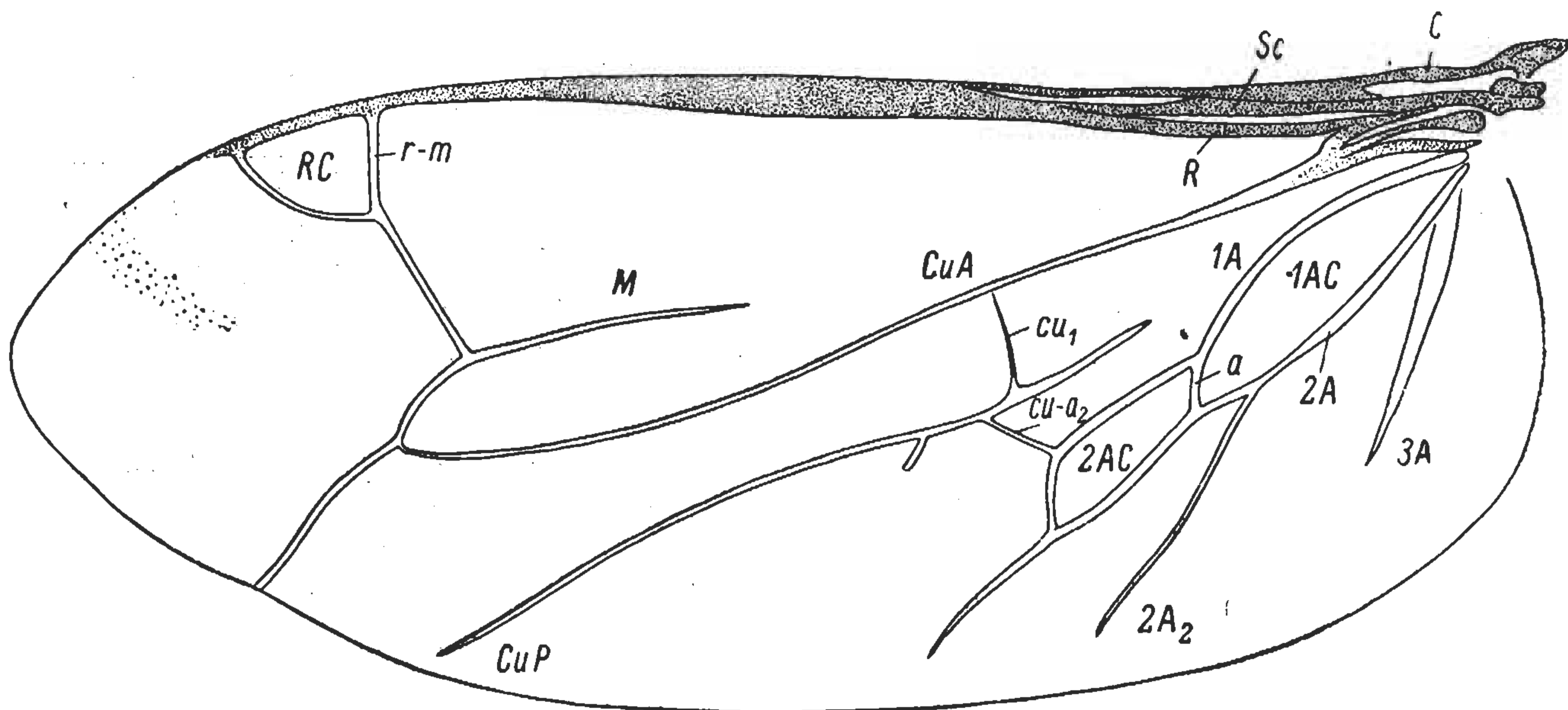


Рис. 39. *Opatrinus minimus* Beauv., крыло.

ные междурядья могут заметно отличаться от других по степени развития мелкобугорчатых ребрышек, что особенно характерно для *Polycoelogastridion*. Мелкие щетинконосные зернышки на междурядьях свойственны видам рода *Gonoscephalum*. Ребрышки и блестящие бугорки на междурядьях развиты у представителей рода *Opatrum*.

**Заднегрудь.** Размеры заднегруды очень сильно варьируют в пределах подсемейства *Opatrinae* и тесно связаны со способностью жуков к полету. У большинства *Opatrini*, у всех *Heterotarsini*, *Pachypterini*, *Melanimini*, *Leichenini* заднегрудь развита хорошо. Сильно укорочен-

чена она у *Dissonomini*, у *Weisea* из *Opatrini*, у *Gonopus* и *Stenogonopus* из *Platynotini*.

Крылатость не в одинаковой степени распространена среди представителей отдельных триб. Задними крыльями обладают все *Melanimini*, *Leichenini*, *Heterotarsini*, большинство *Opatrini* и *Pachypterini*. Только отдельным родам свойственны задние крылья в трибах *Platynotini* (*Opatrinus*) и *Litoborini* (*Silvestriellum*). *Dendarini*, *Pedinini* и *Dissonomini*

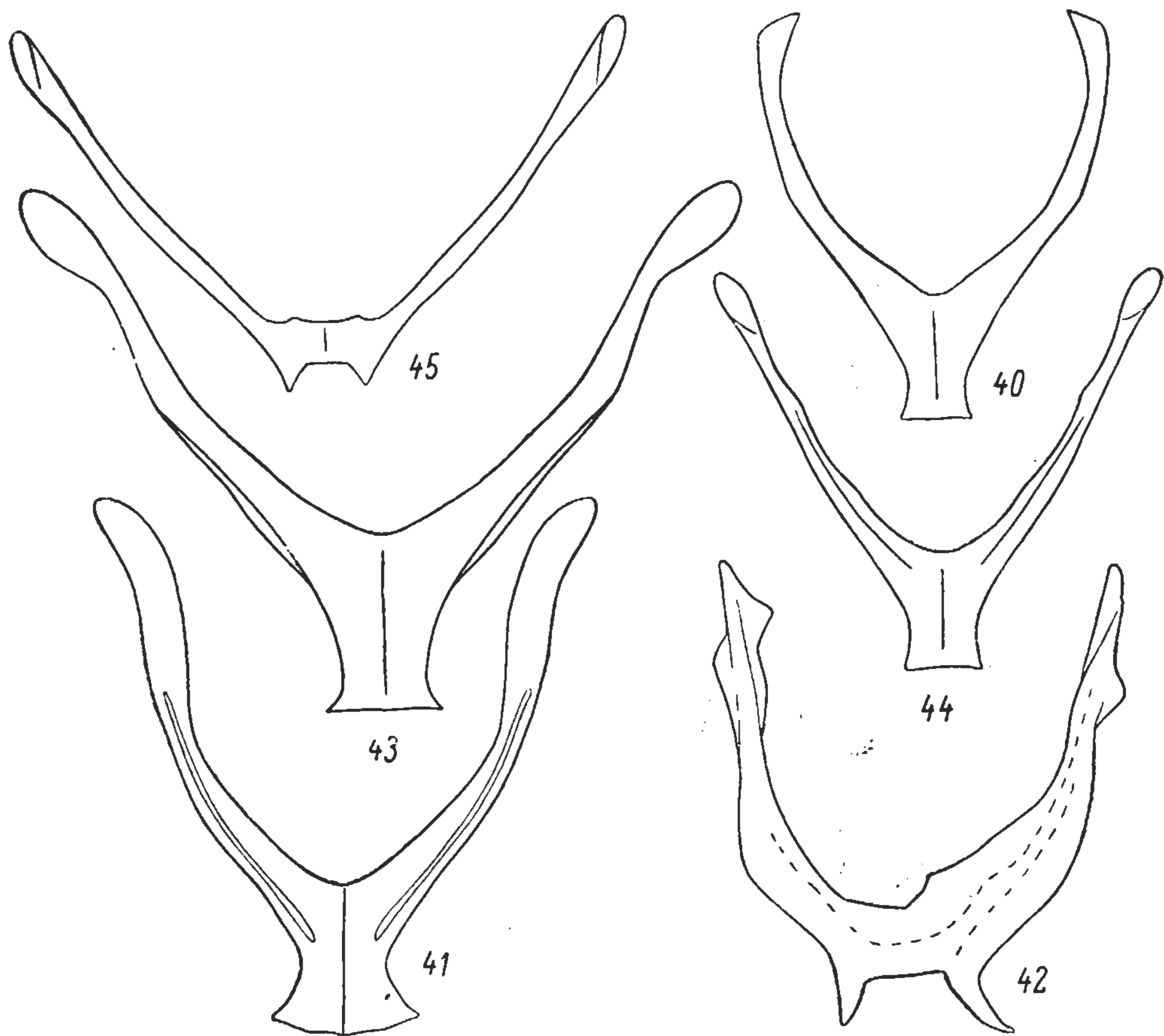


Рис. 40—45. Метэндостернит.

40 — *Pseudoblaps dispar* Hrbst.; 41 — *Dendarus crenulatus* Mén.; 42 — *Phylan gibbus* Fabr.; 43 — *Pedinus strigicollis* Rtt.; 44 — *Cabirutus validipes* Rtt.; 45 — *Dissonomus latiusculus* Muls. et Rey.

не имеют крылатых форм. Иногда часть особей одного вида имеет хорошо развитые крылья, а другая часть особей лишена их (*Pachypterus serrulatus* Rtt.).

Костальная жилка (C) у *Opatrinae*, как и других *Coleoptera*, развита в базальной части крыла, а в остальной части слита с первыми жилками крыла (субкостальной — Sc и основным стволом радиальной — R), образуя с ними общую склеротизованную полосу — весьма важную опорную структуру крыла, заканчивающуюся у места сгиба крыла. Радиус сектора (Rs) и медиальная жилка (M) не имеют основания. С радиальной жилкой радиус сектора соединен поперечной радиальной жилкой (r), замыкающей изнутри радиальную ячейку (RC). Радиус сектора связан с медиальной жилкой поперечной радиомедиальной жилкой (r-m). Медиальная жилка у *Opatrinae* всегда меньше половины длины передней кубитальной жилки (CuA). Последняя одна из наиболее хорошо развитых жилок крыла, участвующая вместе с передней хитинизированной полоской в образовании жесткой рамы крыла. Вершины передней кубитальной и медиальной жилок сливаются в общую медиокубитальную шпору

(M+CuA). Задняя кубитальная жилка (CuP) чаще всего у *Opatrinae* соединена с передней кубитальной жилкой двумя поперечными кубитальными жилками ( $cu_1$  и  $cu_2$ ). Это характерно для родов *Pachypterus* (рис. 450), *Mesomorphus* (рис. 476), *Scleron*, *Scleropatrum*, *Penthicus*, *Gonoccephalum*, *Opatrum*, *Opatroides*, *Heterotarsus* (рис. 38) и др. Весьма редко развита только одна поперечная кубитальная жилка — передняя (*Opatrinus* — рис. 39) или задняя (*Dilamus* — рис. 459). У всех

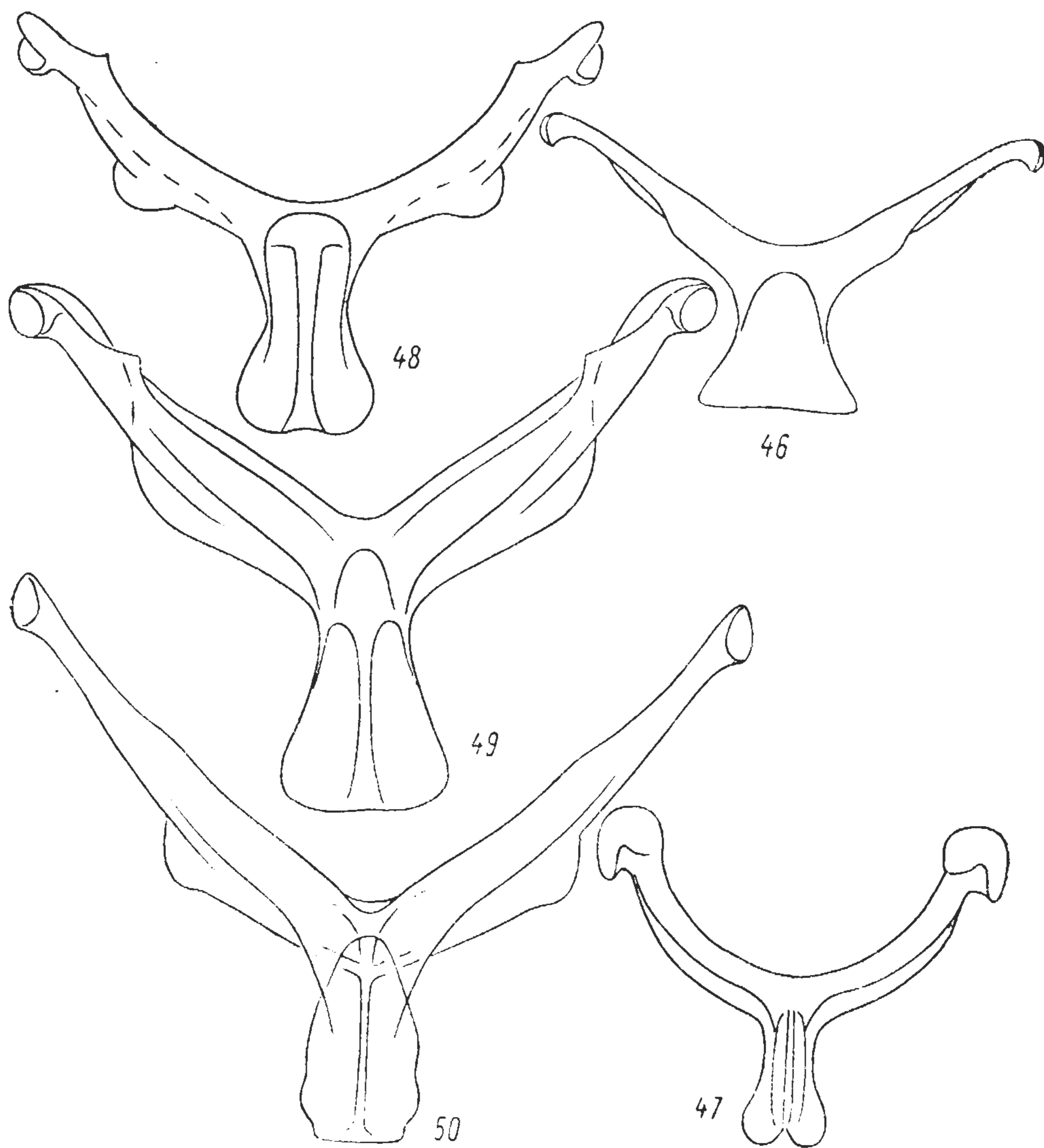


Рис. 46—50. Метэндостернит.

46 — *Pachypterus serrulatus* Rtt.; 47 — *Dilamus zarudnyi*, sp. n.; 48 — *Mesomorphus villiger* Blanch.; 49 — *Opatroides punctulatus* Brullé; 50 — *Opatrum sabulosum* L.

*Melanimini* отсутствуют обе поперечные кубитальные жилки и задняя кубитальная жилка соединена непосредственно своим основанием с передней кубитальной. Анальные жилки у *Opatrinae* представлены полно, их три — передняя (1A), средняя (2A) и задняя (3A). Передняя анальная жилка имеет две ветви — вторую ( $1A_2$ ) и третью ( $1A_3$ ); первая ветвь утрачена. В очень редких случаях отсутствует вершина  $1A_2$  (*Opatrinus* — рис. 39).  $1A_2$  соединена с CuP одной поперечной кубитально-анальной жилкой ( $cu-a_2$ ).  $1A_3$  в вершинной части сливается с первой ветвью второй анальной жилки ( $2A_1$ ), образуя общую анальную шпору ( $1A_3+2A_1$ ). Кроме того, базальная часть 1A соединена с основанием первой ветви второй анальной жилки ( $2A_1$ ) поперечной анальной жилкой (a). Последняя отделяет первую анальную ячейку (1AC) от второй (2AC). В редких

случаях поперечная анальная жилка сливается с поперечной частью  $1A_3$ , в результате чего исчезает задняя анальная ячейка (*Mesomorphus* — рис. 476). Средняя анальная жилка имеет две ветви — первую ( $2A_1$ ) и вторую ( $2A_2$ ).  $2A_2$  отходит от главного ствола базальнее поперечной анальной жилки. Третья анальная жилка не ветвится.

Все *Opatrinae* имеют хорошо развитый метэндостернит (рис. 40—50), лежащий в полости заднегруди на стерните. Метэндостернит состоит из основной части и двух боковых ветвей. Основная часть прикрепляется

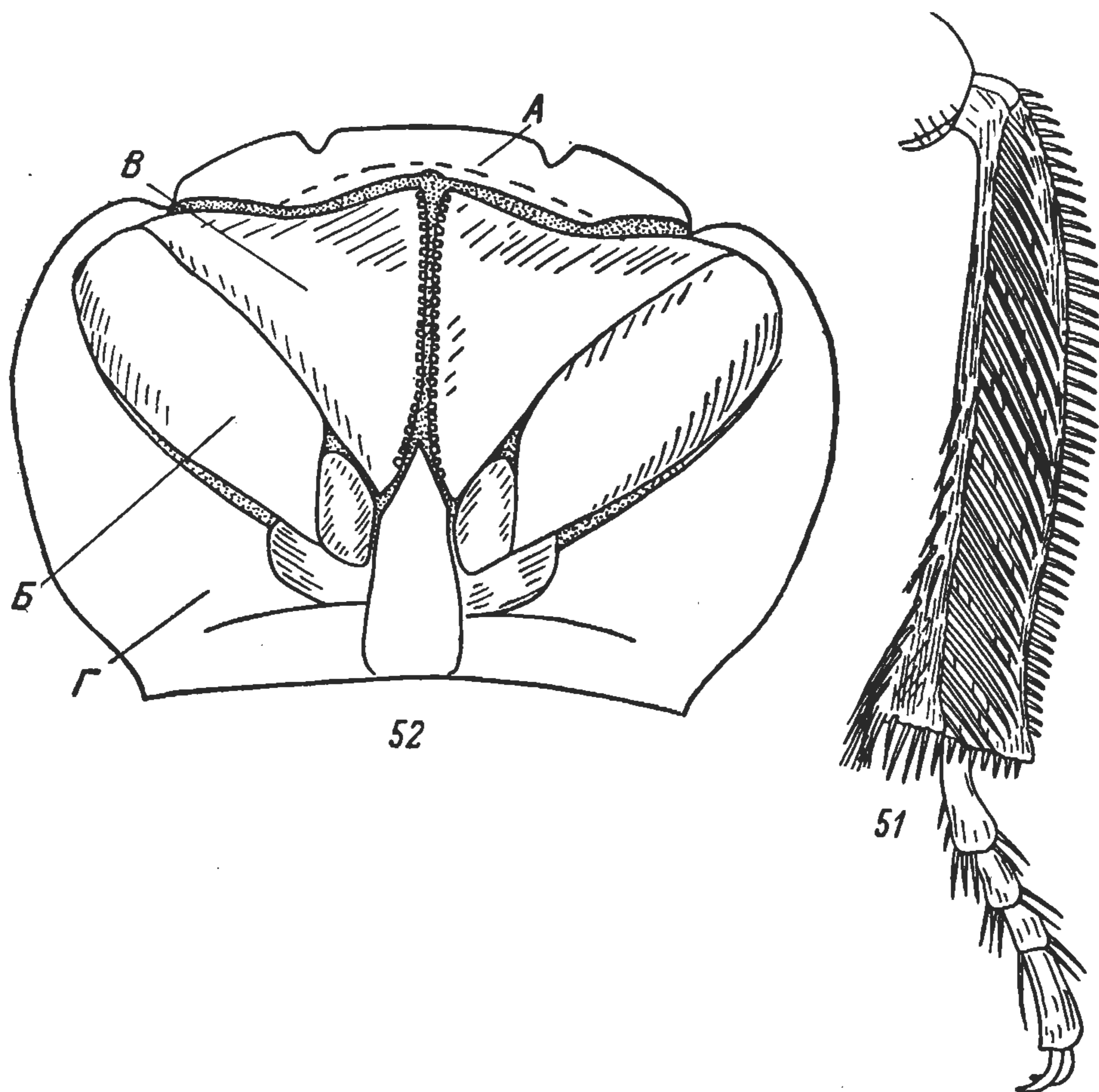


Рис. 51—52.

51 — *Weisea sabulicola* Sem., задняя голень, сверху; 52 — *Scleron carinatum* Baudi, положение передних ног при танатозе.  
 А — наличник; Б — переднее бедро; В — передняя голень; Г — проплевры.

к стерниту своим задним краем и тонким срединным гребнем. Она возникла из стернального гребня (*crista sternalis*), тогда как ее боковые ветви представляют собой приподнятые этим гребнем фурки. Боковые ветви образуют вторичные выступы и отростки, к которым прикрепляются крыловые мышцы непрямого действия.

Брюшко имеет 5 видимых стернитов, из которых 1-й по происхождению является 3-м истинным. Сильное развитие средне- и заднегруди, если оно связано с особыми функциями ног (копание, бег), иногда влечет более или менее заметное укорочение стернитов брюшка (*Psammogaster* из подрибы *Stizopina*). Форма и размер отростка 1-го видимого стернита брюшка между задними тазиками у *Opatrinae* очень разнообразны. Широкий отросток характерен для *Platynotini* и *Dendarini*, узкий и заостренный — для *Melanimini*, многих родов подрибы *Opatrina* (*Weisea*, *Adavius*, *Psammestus*, *Caedius* и др.). Анальный стернит иногда окаймлен (некоторые виды из триб *Platynotini*, *Dendarini*, *Litoborini*). 8-й и 9-й сег-

менты брюшка по положению являются внутренними. 8-й сегмент сохраняет в мало измененном виде стернит и тергит, представляющие собой слабо склеротизованные пластинки. В редких случаях, как например у самцов африканских *Trachymetus*, 8-й стернит превращен в сильно склеротизованную большую пластинку с полукруглой вырезкой на дистальном крае. По краю этой вырезки скользит эдеагус во время выдвижения из брюшка. У самок 8-й стернит несет на основном крае отросток

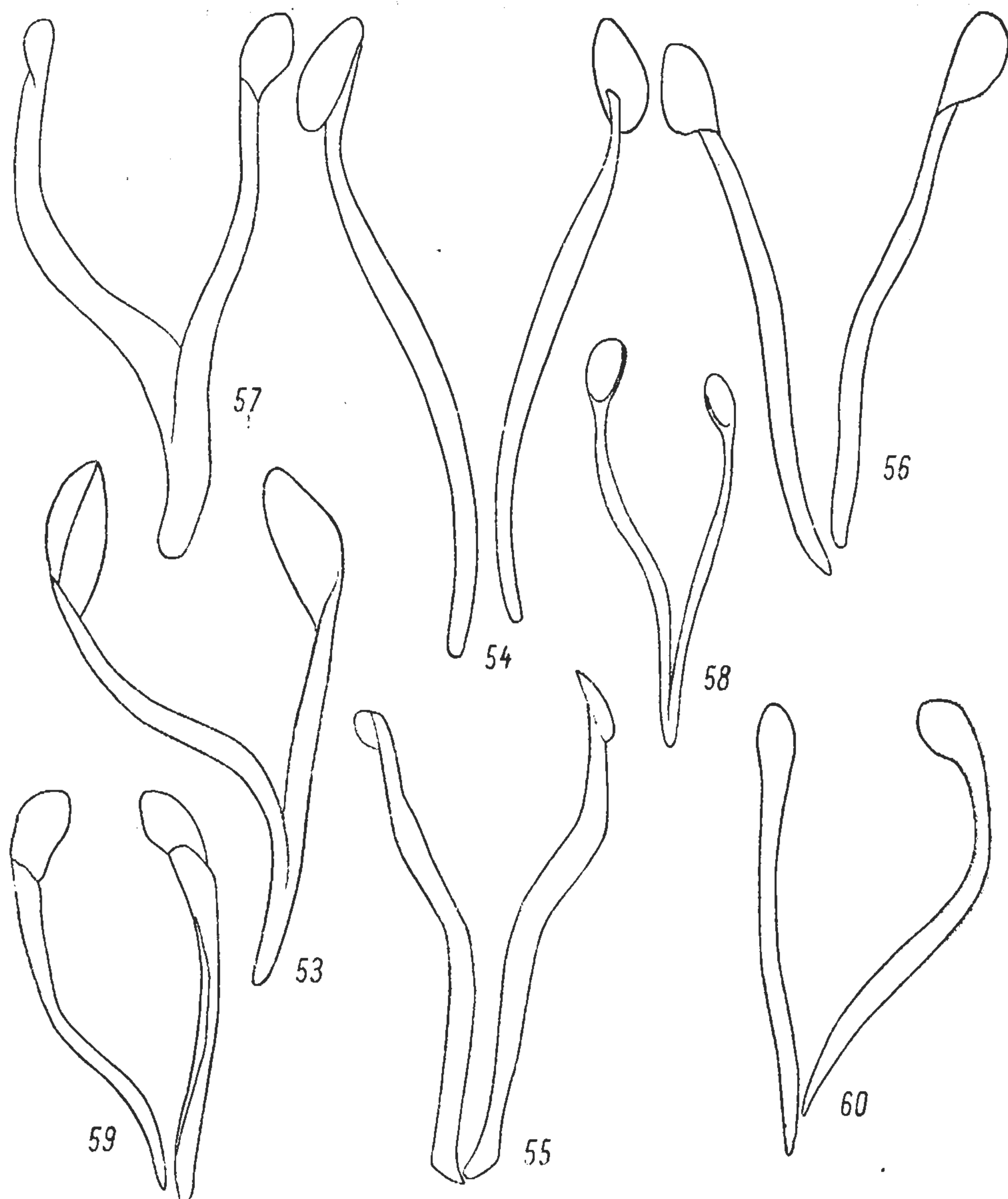


Рис. 53—60. Склериты 9-го стернита брюшка самца.

53 — *Pseudoblaps dispar* Hrbst.; 54 — *Dendarus punctatus* Mén.; 55 — *Phylan gibbus* Fabr.; 56 — *Pedinus cimmerius*, sp. n.; 57 — *Blindus tibetanus* Fairm.; 58 — *Pachypterus serrulatus* Rtt.; 59 — *Dilamus fausti* Rtt.; 60 — *Mesomoprhus villiger* Blanch.

(spiculum ventrale) и поэтому имеет Т-образную форму. 9-й стернит у самцов и самок наиболее тесно связан с функциями, имеющими отношение к размножению, и вследствие этого в его строении оба пола имеют мало общего.

У самок 9-й стернит образует ложный яйцеклад. Базальная часть 9-го стернита самок состоит из двух полустернитов, связанных друг с другом на вентральной стороне широким мембранозным полем, а на дорсальной — склеротизованной овальной пластинкой. Вершинная часть 9-го стернита мембранозная. В свою очередь она состоит из более плотных боковых частей, несущих стили, и сильно растягивающейся средней части. Стили несут осязательные функции, как правило, снабжены



на вершине длинными волосками. В большинстве случаев стили причленены к более или менее резко обособленным вершинным лопастям ложного яйцеклада, на дорсальной их стороне (рис. 67—73, 75, 76). У *Heterotarsus* очень крупные стили причленяются непосредственно к поверхности стернита, вершинные мембранозные лопасти не развиты (рис. 493, 484). В тех случаях, когда лопасти ложного яйцеклада, кроме осязательной функции, берут на себя и механическую, происходит, по-видимому, процесс склеротизации их поверхностей. Среди *Opatrinae* склеротизованные лопасти ложного яйцеклада свойственны *Melanimini*, *Dissonomini* (рис. 72, 73) и некоторым видам рода *Pseudoblaps* из *Platynotini* (рис. 67). У *Dissonomini* стили причленяются к небольшому, четко обособленному мембранозному полю.

У самца 9-й стернит брюшка сохраняется в виде одной пары тонких длинных склеритов (*spiculum gastrale*). Передние концы склеритов сближены или даже слиты (все виды рода *Blindus* из трибы *Pedinini*, *Pseudoblaps dispar* Hrbst. из трибы *Platynotini*), задние концы расставлены широко и на вершине имеют небольшие лопасти, между которыми замыкается мембранозное кольцо — выход из мембранозного кармана эдеагуса. Таким образом, склериты 9-го стернита образуют жесткую раму мембранозного кармана, в котором покоится эдеагус. У *Leichenini* вершинные лопасти *spiculum gastrale* сильно склеротизованы и крючковидно загнуты вниз, замещая, вероятно, слившиеся друг с другом парамеры. Весьма своеобразно устроен 9-й стернит самцов у *Dissonomini*. Обращает на себя внимание то, что его склеротизованные части (*spiculum gastrale*) образуют овал (а не V-образно сближены) и снабжены на вершине очень крупными лопастями (рис. 61, 62).

Эдеагус у *Opatrinae* состоит из трех основных частей: срединного склерита, базальной и вершинной частей тегмена. Срединный склерит включает собственно пенис, а также свойственные многим родам лацинии пениса.

От основания пениса отходят апофизы, служащие местом прикрепления внутренних мышц эдеагуса. Внутренний мешок пениса хорошо развит у *Pedinini* и *Dendarini*. Мембранозная стенка внутреннего мешка у *Pedinini* имеет арматуру в виде шипиков и зубчиков (рис. 64). Лацинии обычно хорошо видны с вентральной стороны эдеагуса как удлиненные склериты, лежащие по бокам от пениса. К основанию трубки пениса лацинии прикрепляются дистальнее апофизов. Лацинии пениса отсутствуют у *Oncotini*, *Melanimini*, *Pachypterini*, *Heterocheirini*, у большинства *Opatrini*. Пенис с лациниями свойствен *Leichenini*, *Litoborini*, *Loensini*, *Pythiopini*, *Pedinini*, *Dendarini*, *Platynotini* (простой пенис только у некоторых видов *Anomalipus*). В большинстве случаев пенис имеет одну пару лациний, крайне редко — две-три пары (некоторые виды *Anomalipus*). Другим отклонением от общей схемы является слияние

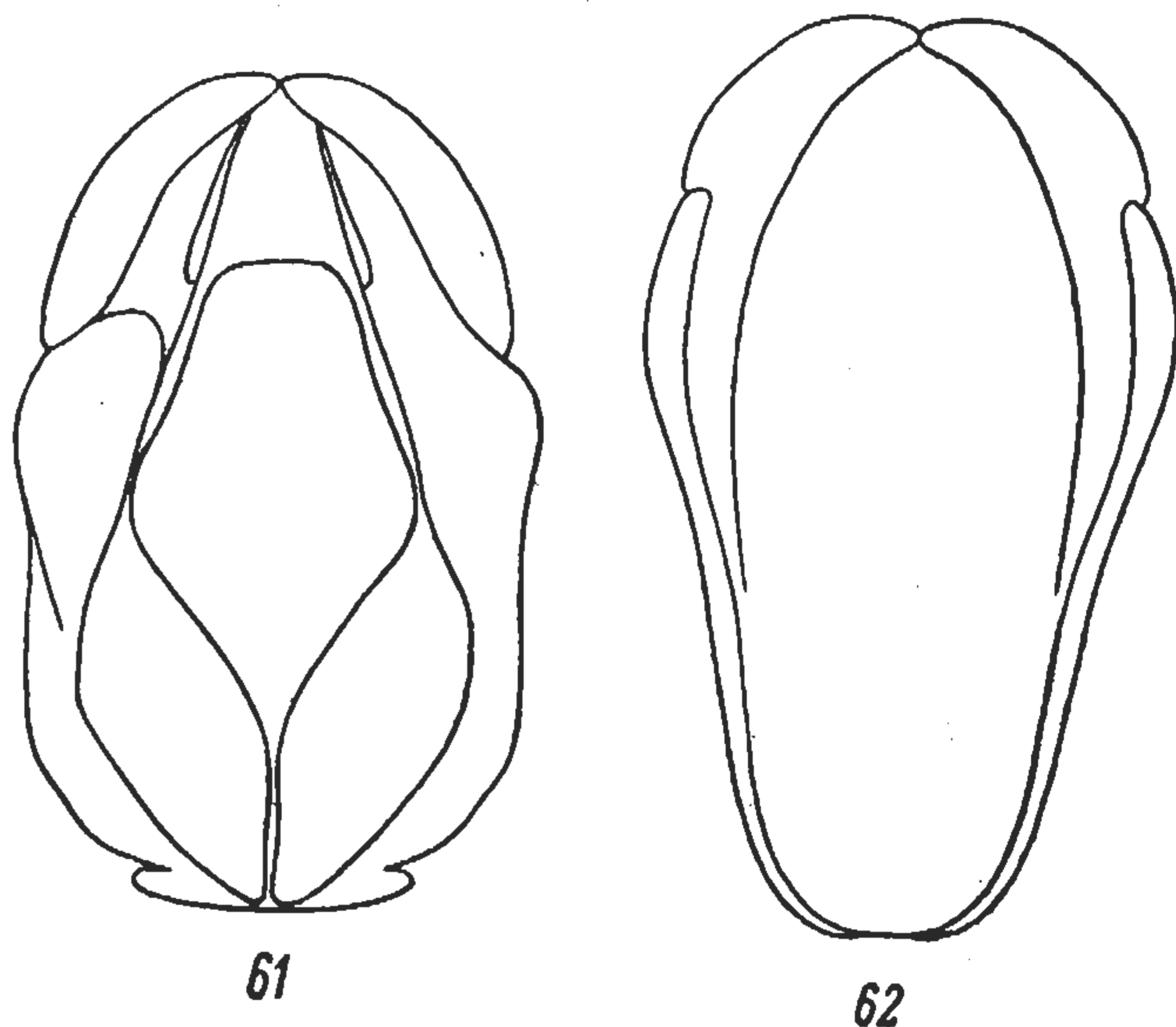


Рис. 61—62. 9-й стернит брюшка самца.  
61 — *Dissonomus latiusculus* Muls. et Rey; 62 — *Aphaleria pygmaea* Fisch.-W.

обеих лациний в одну листовидную пластинку, расположенную вентральнее пениса (*Heterotarsini*). При копуляции лацинии раздвигаются в стороны под углом к продольной оси эдеагуса и фиксируют его положение в генитальной камере самки. Вершины лациний нередко бывают загнуты вниз, что повышает их эффективность как фиксаторов. Основу тегмена эдеагуса составляют базальная и вершинная части, дополняемые в ряде случаев промежуточным склеритом. Строение и соотношение размеров отдельных частей тегмена отражает распределение функций как между ними, так и между ними и другими частями эдеагуса.

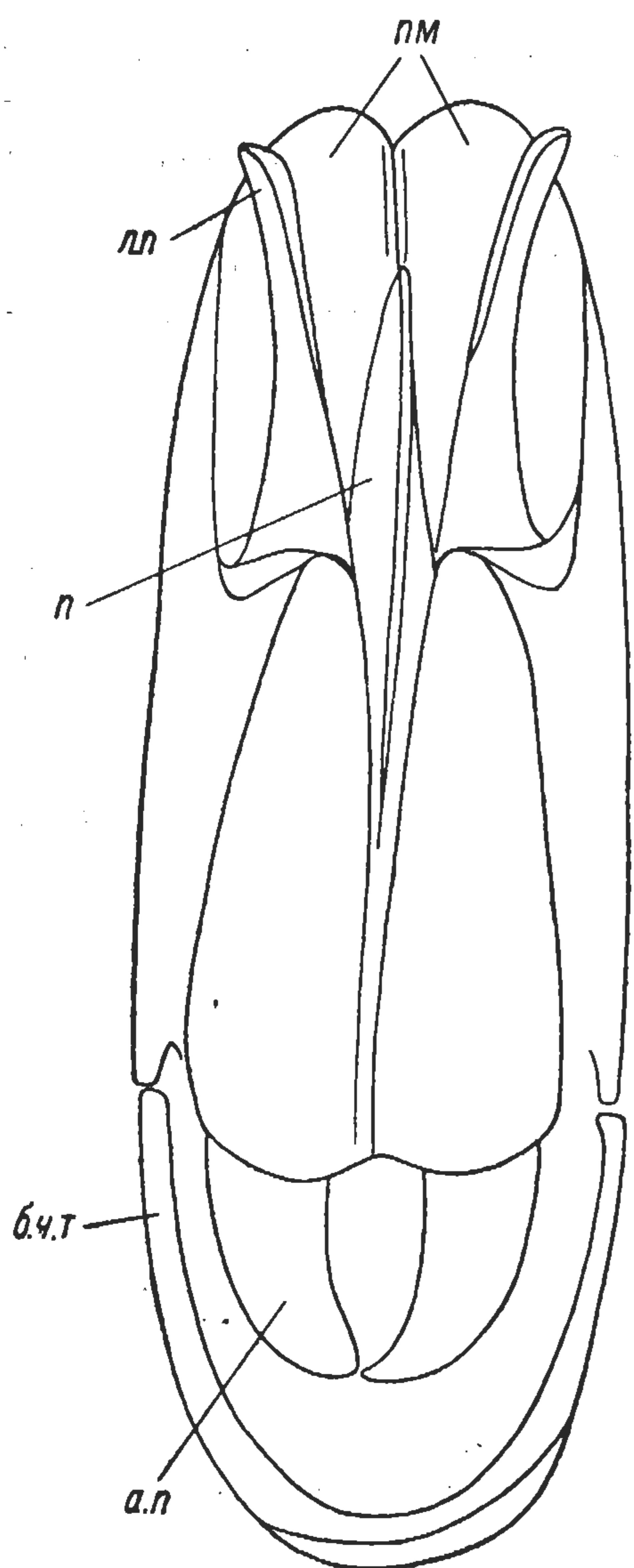


Рис. 63. *Cabirutus ampliatus* Desbr., гениталии самца, снизу.

а. п — апофизы пениса, б. ч. т — базальная часть тегмена; л. п — лацинии пениса; п — пенис; пм — парамеры.

Определенный тип строения эдеагуса обычно бывает характерен для каждой трибы. Резкое преобладание в размерах базальной части над вершинной наблюдается при отсутствии лациний. Увеличение размеров базальной части в этом случае связано с сильным развитием внутренней мускулатуры эдеагуса, берущей начало на стенках тегмена. Характерно также, что вся поверхность базальной части равномерно склеротизована, а ее вентральные крылья обычно на большем или меньшем протяжении смыкаются снизу вдоль средней линии эдеагуса. Диспропорция между обеими частями тегмена особенно сильно может проявляться при слиянии вершинной части (парамер) в один склерит (*Dissonomini*). Ослабление лациний, уменьшение их функциональной роли в качестве фиксаторов также обуславливает диспропорцию в пользу базальной части (*Platynotini*). Вершинная часть тегмена включает одну пару парамер. Парамеры подвижно сочленены с вершинным краем базальной части тегмена и поэтому могут сгибаться в месте сочленения вентрально, что при отсутствии лациний имеет значение для фиксации эдеагуса в половых путях самки во время копуляции. Подвижность парамер относительно друг друга в этом случае не имеет большого значения, вследствие чего парамеры либо плотно сливаются по всей длине (*Dissonomini*), либо в основании (*Pachypterini*). Вершинная часть при таком характере ее функций бывает небольшой. Наличие промежуточного склерита тесно связано со способностью парамер раздвигаться в стороны под углом к продольной оси эдеагуса.

Промежуточный склерит при этом увеличивает гибкость и подвижность склеритов вершинной части. Развитие промежуточного склерита делает излишним существование лациний, что всегда и наблюдается. Кох (Koch, 1956) описал образования, сходные с лациниями у *Gonoscephalum* sp. из трибы *Opatrini*, для представителей которой свойствен промежуточный склерит тегмена. Однако из помещенного в работе этого автора рисунка видно, что если это образование и гомологично лациниям, то уже неравноценно им функционально. Подобным же образом у *Hetero-*

*tarsini* лацинии, сохраняясь в виде небольшого непарного придатка, утратили свое значение в качестве фиксатора эдеагуса.

Переходя к формам, эдеагус которых снабжен функционирующими лациниями, необходимо отметить, что наибольшего совершенства как приспособления для фиксации эдеагуса при копуляции лацинии достигают у представителей трибы *Pedinini*. Базальная часть тегмена эдеагуса у *Pedinini* значительно короче вершинной, ее стенки не служат местом прикрепления оснований внутренних мышц эдеагуса. В связи с этим стенки базальной части очень тонкие, почти мембранозные, склеротизован лишь их вентральный край, имеющий форму дуговидного склерита. Вентральные крылья базальной части тегмена не развиты. Связь параметров как между собой, так и с дистальным краем базальной части тегмена эластична, однако фактически подвижность параметров невелика. Большая относительная длина параметров обуславливает то, что сгибание их в месте сочленения с базальной частью вентрально не может иметь значения для фиксации положения эдеагуса при копуляции.

Полная утрата подвижности в сочленении между базальной и вершинной частями тегмена эдеагуса известна только у некоторых форм, пенис которых снабжен лациниями. Так, у рода *Leichenium* (триба *Leichenini*) все части тегмена слиты, но базальная часть выделяется более светлой окраской. У *Litoborini* и *Loensini* граница между обеими частями тегмена менее определена, однако сохраняется вырезка между параметрами на вершине (исключение составляют виды родов *Melasma*, *Litoborus*, *Melansis*).

Внутренняя мускулатура эдеагуса состоит из двух парных и одной непарной мышц. Так, у *Heterotarsus* (рис. 486—488) или *Monatrum*, эдеагус которых не имеет лациний (у первого рода они рудиментарны), а тегмен состоит из трех частей, параметры весьма подвижны. Разведение их в стороны осуществляется двумя парами мышечных пучков. Основание мощной фаллобазальной мышцы параметра занимает всю латероventральную внутреннюю поверхность базальной части тегмена, тогда как вершина прикрепляется у *Heterotarsus* к вентральному наружному углу параметра, а у *Monatrum* — в особой угловидной вырезке на боковой стороне параметра. Вторая парная фаллобазальная мышца апофизов идет от дистальной половины латеральной поверхности базальной части тегмена к краям апофизов. При сокращении пучков первой из этих мышц вершина внутреннего вентрального угла каждой параметры, упираясь в основание апофизов, остается почти на месте, тогда как наружный вентральный угол перемещается проксимально и параметры раздвигаются. Одновременное сокращение второй парной мышцы передвигает апофизы с пенисом дистально относительно базальной части тегмена и, таким образом, и внутренний вентральный угол параметра, связанный с апофизом, начинает перемещаться, но в противоположность наружному вентральному углу — дистально. В результате сокращения обеих мышц, являющихся синэнергистами, параметры оказываются сильно раздвинутыми. Возвращение в исходное положение осуществляет непарная фаллобазальная мышца промежуточного склерита, основание которой занимает центрально-дорсальную поверхность базальной части тегмена, а вершина прикрепляется к середине основания промежуточного склерита.

В эдеагусе, срединный склерит которого снабжен лациниями, основную роль в раздвижении лациний играет сокращение мышцы, идущей от апофизов к латероventральной поверхности параметра. При сокращении этой мышцы весь срединный склерит эдеагуса (пенис, апофизы и лацинии) вследствие большой длины мышечных волокон должен далеко вы-

двинуться дистально. Однако наружный край лациний в средней части связан мембраной с парамерами и, кроме того, далее к основанию сам он мембранозный, так что при сокращении мышцы вследствие односторонней связи происходит загибание наружу лациний, а затем сгибание в вентральном направлении тесно связанного с ним пениса. Парамеры же остаются сомкнутыми (рис. 64, 65).

Следует отметить, что в тех случаях, когда парамеры слиты и вершинная часть тегмена очень подвижна в месте сочленения с базальной частью

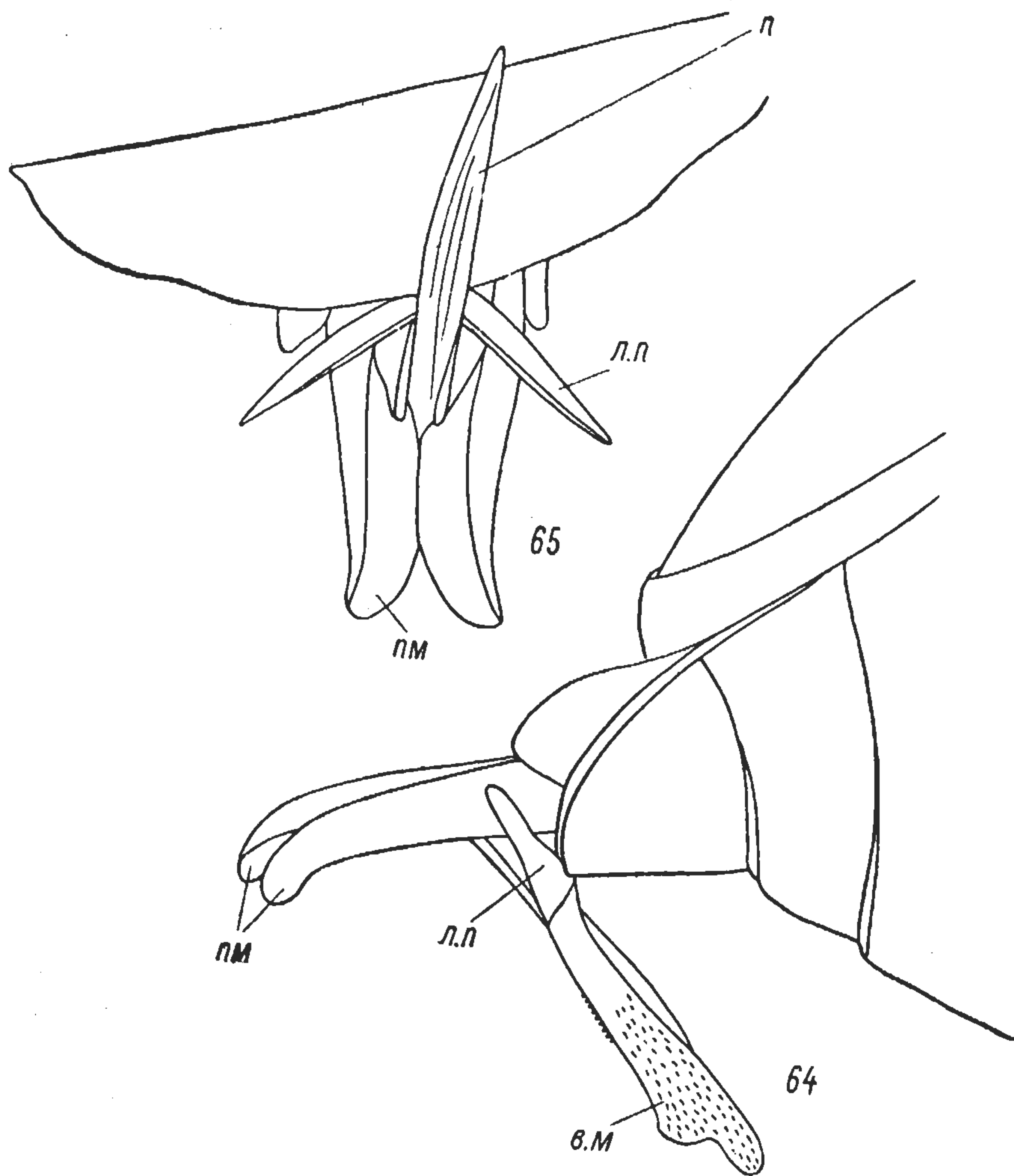


Рис. 64—65. *Pedinus cimmerius*, sp. n., гениталии самца, выведенные наружу.

64 — сбоку, 65 — снизу.

в. м — внутренний мешок; л. п — лацинии пениса; п — пенис; п.м — парамеры.

в вентральном направлении, сохраняются лишь две антагонистические мышцы: парная фаллобазальная мышца парамер (сгибатель), вершины пучков которой прикрепляются латероventрально к основанию вершинной части тегмена, и непарная фаллобазальная мышца парамер, прикрепляющаяся посредине основания вершинной части тегмена (*Dissonomini*).

У большинства *Opatrinae* базальная часть тегмена эдеагуса не вполне симметрична, что, вероятно, связано с несимметричностью склеритов 9-го стернита брюшка. В тех случаях, когда 9-й стернит брюшка устроен симметрично, тегмен также имеет более правильную форму (*Dissonomini*).

Жуки из подсемейства *Opatrinae* не отличаются способностью к быстрому бегу и поэтому большей частью имеют относительно короткие ноги. Однако для многих *Opatrinae* свойственно развитие разнообразных

копательных приспособлений на ногах. У ряда групп *Opatrinae* в строении ног очень резко выражен половой диморфизм.

Все части ног у *Opatrinae* всегда сохраняются, хотя иногда предпоследний членик лапок очень мал и плохо заметен (*Heterotarsini*, *Loensini*). Небольшие размеры имеют также вертлуги. Вершинные шпоры голеней короткие.

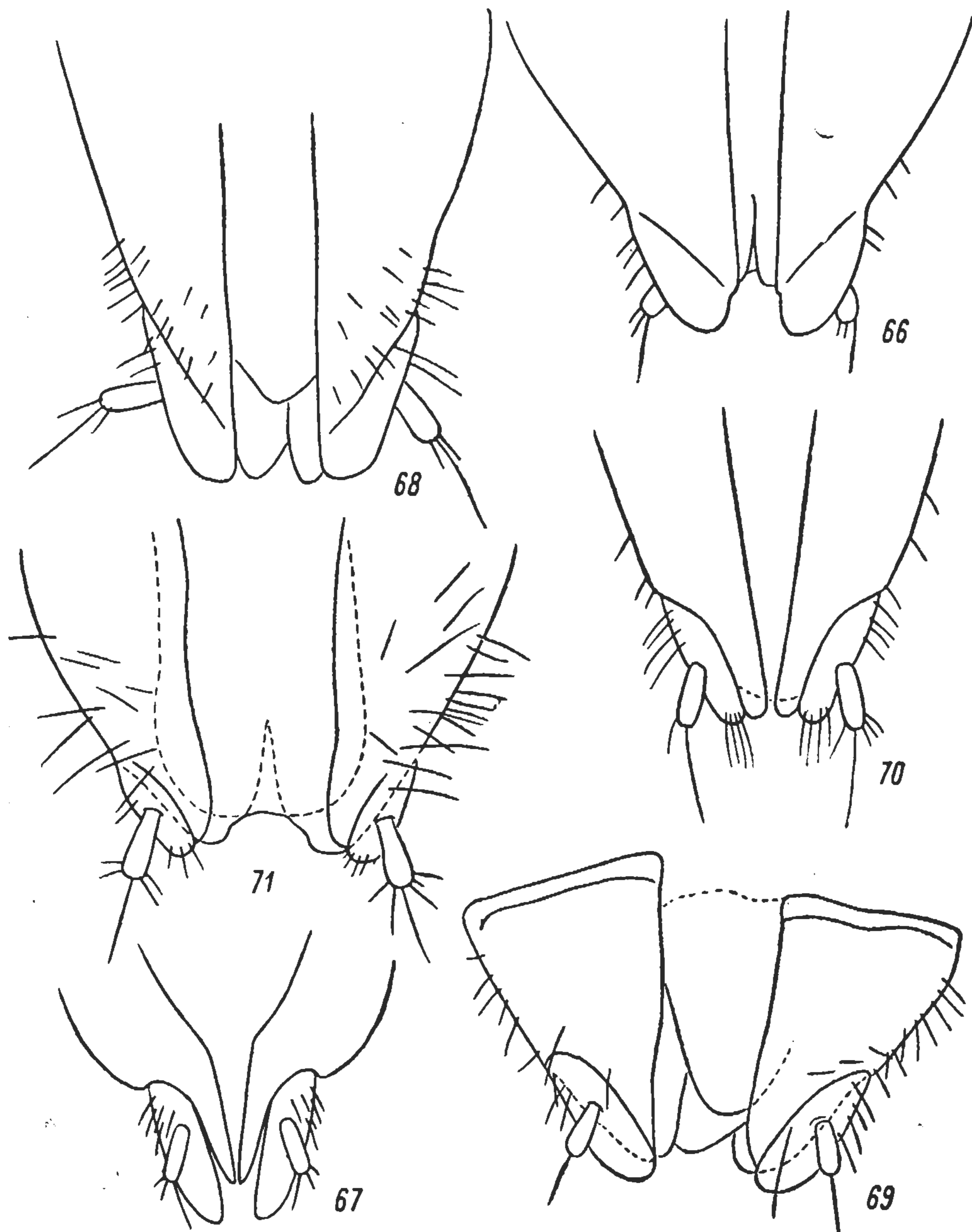


Рис. 66—71. 9-й сегмент брюшка самки.

66 — *Pseudoblaps zarudnyi* G. Medv., снизу; 67 — *P. dispar* Hrbst., сверху; 68 — *Dendarus crenulatus* Mén., снизу; 69 — *Phylan gibbus* Fabr., сверху; 70 — *Pedinus strigicollis* Rtt., сверху; 71 — *Cabirutus validipes* Rtt., сверху.

## ТЕРМИНОЛОГИЯ

Большая часть терминов, употребленных в настоящей сводке, объяснена в морфологическом очерке. Однако необходимо остановиться на методике измерений частей тела, а также пояснить названия поверхностей ног и некоторые другие термины. Длина симметричных частей тела (переднеспинка, членики лапок, стерниты брюшка) измерялась по средней линии, ширина — в наиболее широком месте, если это не было специально

оговорено. Термин «квадратный» указывает только на соотношение длины и ширины органа. Характеристика углов переднеспинки («острые», «прямые» или «тупые») имеет отношение к их величине, но не к степени резкости. Длина голени измерялась от наружной поверхности колена до основания 1-го членика лапки, ширина — от вершинного наружного угла до внутреннего края.

На надкрыльях счет точечным рядам (бороздкам) ведется начиная от ряда, ближайшего по шву (не считая укороченного прищиткового ряда).

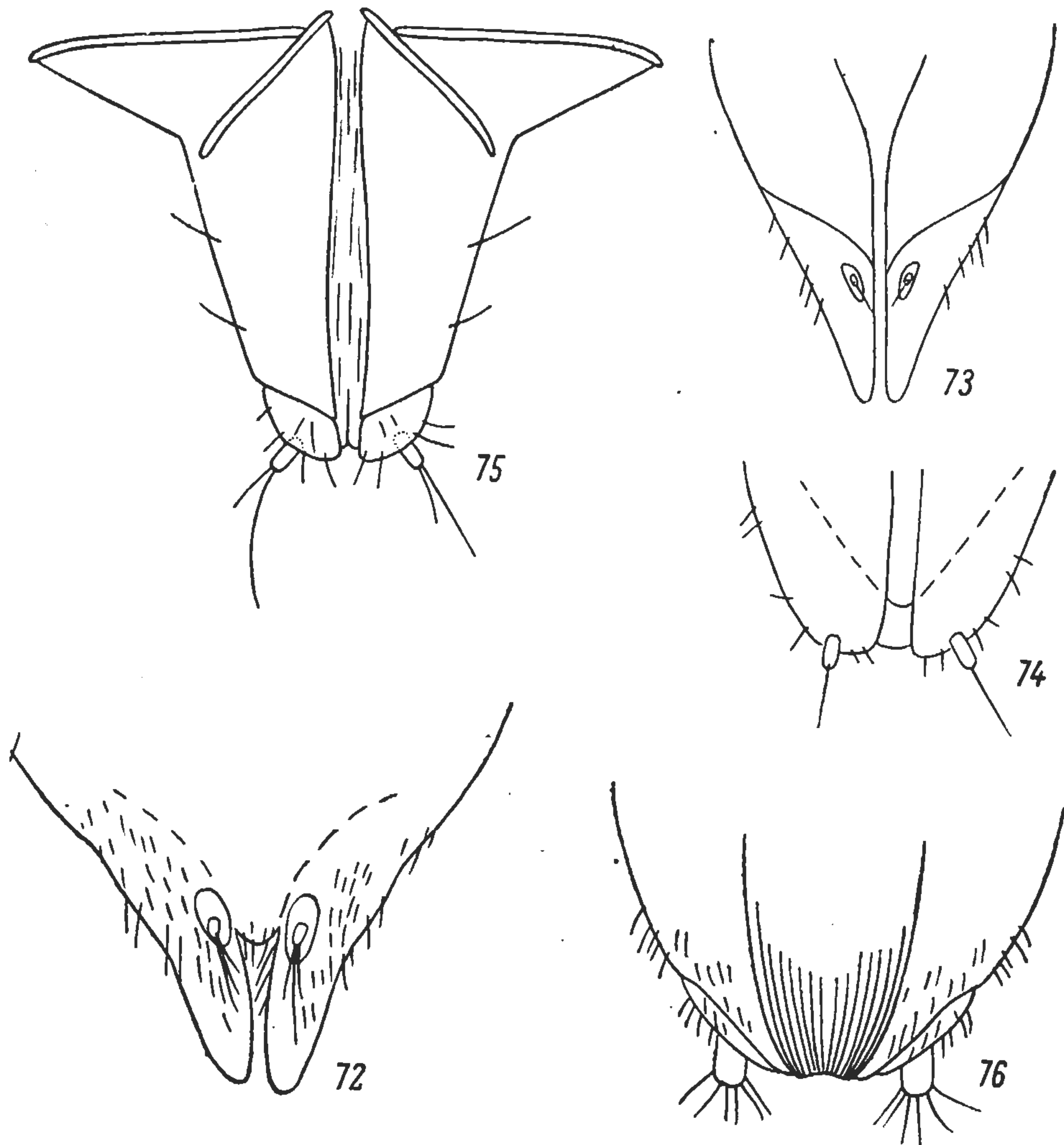


Рис. 72—76. 9-й сегмент брюшка самки.

72 — *Dissonomus gracilis*, sp. n., сверху; 73 — *Aphalaria pygmaea* Fisch-W., сверху; 74 — *Pachypterus serrulatus* Rtt., сверху; 75 — *Dilamus fausti* Rtt., снизу; 76 — *Mesomorphus villiger* Blanch., снизу.

Таким же образом обозначаются и междурядья. Точки в рядах или бороздках принято называть точками 1-й категории. Если междурядья имеют двойную пунктировку (*Pedinini*, *Dendarini*), то более крупные точки следует относить ко 2-й категории, более мелкие — к 3-й категории. Сетчатая микроскульптура поверхности тела носит название шагренировки.

Терминология поверхностей ног, принятая в этой работе, несколько отличается от терминологии, предложенной А. Н. Рейхардтом (1936а).

Поверхности бедра и голени, обращенные в сторону сгибания ноги в коленном суставе, названы внутренними, или сгибательными, тогда как наружные, или разгибательные, поверхности противоположны или обращены в сторону разгибания ноги. Верхняя поверхность бедра или голени обращена к телу, нижняя — наружу (вниз или вниз и вбок).

## ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Половой диморфизм в различной степени выражен у отдельных групп, родов и видов подсемейства *Opatrinae*. Самки отличаются от самцов более широким и более выпуклым телом. Величина тела не связана с полом: часто самцы не уступают самкам по длине тела. В очень редких случаях толщина члеников усиков у самцов заметно больше, чем у самок, как например у *Opatrinus mirabilis* Koch (тропическая Африка) из трибы *Platynotini*. Наиболее резкие различия между самцами и самками наблюдаются довольно часто в строении ног, что связано с развитием приспособлений на ногах самцов для удержания самки во время копуляции. Весьма характерно, что сходные образования существуют у отдельных представителей различных триб.

Очень слабо половой диморфизм выражен у *Opatrini*, *Leichenini*, *Melanimini*, *Pachypterini*. Самцы видов, относящихся к этим трибам, имеют такие же, как и самки, узкие передние и средние лапки и сходно устроенные бедра и голени. Из *Opatrini* есть несколько исключений, когда самцы имеют расширенные передние лапки (род *Dilatatus* и многие виды рода *Mesomorphus*). Также из *Leichenini* самцы *Leichenum mucronatum* Küst. имеют явственно расширенные передние лапки, а самцы *L. pictum* Fabr. — более развитый внутренний вершинный угол передних голеней.

Передние лапки почти всегда расширены у самцов видов, относящихся к трибам *Platynotini*, *Loensini*, *Pythiopini*, *Pedinini*, *Heterocheirini*, *Dissonomini*. Сильно расширенные передние лапки свойственны самцам большинства видов трибы *Dendarini* (исключение составляют роды *Bioplanes*, *Micrositus*). В трибе *Litoborini* самцы большинства видов имеют расширенные или во всяком случае снабженные подошвенными щеточками членики передних лапок. Довольно часто у самцов расширены также и средние лапки, что обычно характеризует отдельные виды в родах или связано с индивидуальными отклонениями.

Передние бедра у самцов часто толще, но иногда имеют также особые структуры на нижнем киле внутренней поверхности. В качестве примеров могут быть приведены среднеазиатский *Cabirutus pusillus* Mén. (*Pedinini*) и африканский *Opatrinus mirabilis* Koch (Конго) (*Platynotini*); нижний киль внутренней поверхности передних бедер у самцов этих видов образует мощный зубец. Очень характерна для самцов, относящихся к видам рода *Pedinus*, узкая волосяная полоска, идущая вдоль нижнего киле внутренней поверхности передних бедер.

Передние голени самцов нередко очень сильно отличаются от таковых у самок изогнутостью или наличием зубцов, вырезок или других сходных образований на внутреннем крае. Развитие зубцов на наружном крае передних голеней связано с роющей деятельностью и, если оно отмечается, в одинаковой степени характерно для обоих полов. Хорошо развитая вырезка на внутреннем крае передних голеней имеется у самцов многих видов родов *Cabirutus* (*Pedinini*), *Dendarus* (*Dendarini*), *Pseudoblaps* (*Platynotini*), *Atrocrates* (например, *A. platyderus* Muls. et Rey из *Platynotini*). Вырезка внутреннего края голени обычно расположена в вершинной ее части, но в некоторых случаях становится очень обширной. В результате увеличения длины вырезки на внутреннем крае голени фактически образуется зубец, положение которого может быть весьма различным — по середине или ближе к одному из концов голени. Особенно часто встречается возникший таким образом зубец у африканских *Platynotini* (некоторые виды *Opatrinus*, *Anchophthalmus*, *Monodius*, *Ectateus*, *Selinus*) и

*Loensini* (некоторые виды *Loensus*). Иногда передние голени самцов отличаются сильно развитым внутренним вершинным углом (*Leichenum pictum* Fabr. из *Leichenini*, *Pachypterus allardi* Ardoin из *Pachypterini*, *Anchophthalmus curvipes* Koch из *Platynotini*). Сложное строение внутреннего края передних голеней, выражающееся в расчленении этого края на целый ряд мелких и крупных зубцов, особенно характерно для многих африканских *Platynotini*.

Средние бедра палеарктических *Opatrinae* не имеют на внутренней поверхности зубцов, иногда покрыты длинными светлыми волосками (*Phylan*). Острый зубец на нижнем киле внутренней поверхности средних бедер развит у самцов, принадлежащих к видам эфиопских родов *Urembarus*, *Ectateus*, *Selinus* (*Platynotini*).

Средние голени у самцов, относящихся ко многим видам подсемейства *Opatrinae*, более или менее сильно искривлены. S-образная искривленность особенно характерна для самцов очень многих видов трибы *Pedinini* (*Colpotus*, *Pedinus*, *Cabirutus*). Внутренняя поверхность средних голеней при этом у *Pedinus* нередко вооружена в вершинной части зубцом или острым выступом. Острый зубчик на внутренней стороне средних голеней развит также у некоторых *Dendarini* (*Bioplanes*, некоторые виды рода *Dendarus*) и *Platynotini* (*Anchophthalmus maximus* Koch, *Monodius medius* Fairm.). Довольно сильно дуговидно, а также нередко коленообразно искривлены средние голени у самцов *Dissonomus* (*Dissonomini*). Резкое коленообразное искривление средних голеней встречается также у некоторых африканских видов трибы *Platynotini* (*Quadriderus volcanicus* Koch) и *Loensini* (*Loensus colpotinus* Koch). Густой волосяной покров на внутренней поверхности характерен для некоторых *Dendarini* (*Phylan*, *Dendarus*) и *Loensini* (*Loensus*).

Вторичные половые отличия в строении задних бедер очень резко выражены у многих *Pedinini*. Так, у большинства видов *Colpotus*, *Pedinus*, *Cabirutus* внутренняя поверхность задних бедер самцов густо покрыта светлыми волосками. Эта же особенность свойственна и самцам некоторых видов рода *Pseudoblaps* (*Platynotini*), всем видам *Dendarus*, *Phylan* (*Dendarini*). Нижний край внутренней поверхности задних бедер у *Pedinini* обычно развит лучше, чем верхний, и у некоторых видов близ вершины образует тупой зубец или выступ (*Pedinus borysthenicus* Rehd., *P. hungaricus* Seidl., *Colpotus schusteri* Koch, *Cabirutus gurjevae*, sp. n.). У видов южноафриканского рода *Schelodontes* (*Platynotini*) бедро в этом месте у самцов имеет треугольное расширение или сильный зубец.

Задние голени самцов также имеют значительные вторичные половые отличия. Так, у *Blindus thibetanus* Fairm. задние голени самца в основной половине изогнуты почти под углом. У многих видов *Pedinus* внутренняя поверхность задних голеней самцов уплощена, сами голени нередко изогнуты или снабжены более или менее хорошо развитыми волосяными щетками. Густой волосяной покров на внутренней поверхности задних голеней развит у многих *Dendarini*, *Platynotini*, *Loensini* и др. Для некоторых палеарктических *Litoborini* очень характерна мелкая зазубренность внутреннего края задних (и средних) голеней самцов (*Litoborus*, *Melansis*).

Кроме различий в строении ног, можно отметить некоторые вторичные половые отличия в строении надкрылий (у самок ряда видов рода *Leichenum* вершины надкрылий оттянутые и заостренные, тогда как у самцов вместе закругленные), в степени развития волосяного покрова на нижней поверхности тела (у самцов *Pseudoblaps dispar* Hrbst. волосяной покров гуще, чем у самок).



Необходимо отметить, что вторичные половые признаки самцов чрезвычайно широко используются при определении родов и видов. Особенности строения самок у многих *Pedinini*, *Dendarini* и *Dissonomini* не позволяют установить достаточно надежных признаков для их различения. По этой причине определительные таблицы видов этих триб, как правило, давались по самцам. Нами сделана попытка построить определительные таблицы и по самкам, хотя в некоторых случаях определение самок крайне затруднительно, если в материале нет самцов.

## ЛИЧИНКА

Морфологические признаки личинок чернотелок подсемейства *Opatrinae* в общих чертах были описаны в работах Перри (Perris, 1877), Линдемана (1888) и Ксамбё (Xambeu, 1898). Много нового в познание личинок *Opatrinae* было внесено работами Оглоблина и Колобовой (1927), Бызовой и Келейниковой (1964) и Келейниковой (1966).

В настоящее время известны личинки следующих видов подсемейства *Opatrinae*.

Триба *Coniontini*

*Coniontis viatica* Esch. (Marcuzzi y Rampazzo, 1960).

Триба *Coelini*

*Coelus ciliatus* Esch. (Marcuzzi y Rampazzo, 1960).

Триба *Platynotini*

*Gonopus tibialis* Fabr. (Schulze, 1963a).

*G. agrestis* Fahr. (Schulze, 1963a).

Триба *Dendarini*

*Dendarus punctatus* Serv. (Бызова и Келейникова, 1964).

*Phylan gibbus* Fabr. (Perris, 1877).

*Ph. abbreviatus* Oliv. (Xambeu, 1900)

*Heliopathes ibericus* Muls. et Rey (Perris, 1877).

Триба *Pedinini*

*Pedinus femoralis* L. (Линдеман, 1888).

*Cabirutus pusillus* Mén. (Келейникова, 1966).

Триба *Dissonomini*

*Dissonomus angustitarsis* Rtt. (Келейникова, 1966).

*Aphalera pygmaea* Fisch.-W. (Келейникова, 1966).

Триба *Litoborini*

*Allophylax picipes* Oliv. (Perris, 1877).

Триба *Leichenini*

*Leichenum canaliculatum* Fabr. (George, 1930).

Триба *Opatrini*

*Gonocephalum pusillum* Fabr. (Линдеман, 1888).

*G. recticolle* Motsch. (Hayashi, 1966).

*G. japonum* Motsch. (Hayashi, 1966).

- G. simplex* Fabr. (Хамбеу, 1902).  
*Opatrum sabulosum* L. (Линдеман, 1888).  
*O. riparium* Gerh. (Бызова и Келейникова, 1964).  
*O. triste* Stev. (Бызова и Келейникова, 1964).  
*Sinorus colliardi* Fairm. (Perris, 1877).  
*Opatroides punctulatus* Brullé (Непесова, 1965).  
*Penthicus granulatus* Mén.  
*Melanesthes laticollis* Gebl. (Келейникова, 1961).  
*Perithrix granidorsis* Fairm. (Pierre, 1958).  
*Helibatus caraboides* Fairm. (Schulze, 1936b).  
*Nemanes expansicollis* Fairm. (Schulze, 1963b).  
*Parastizopus armaticeps* Périn. (Schulze, 1963b).  
*Psammogaster melani* Koch (Schulze, 1963b).

Тело личинок длинное, полуцилиндрическое. Покровы тела сильно, равномерно склеротизованы, глянцевиые, реже матовые. Окраска личинок от светло-желтой (*Dissonomus*, *Aphaleria*) и оранжево-желтой (*Cabirutus*) до коричнево-бурой (*Opatrum*) и почти черной (*Dendarus*). У личинок, обитающих в поверхностных слоях почвы (в подстилке, под камнями), тергиты окрашены темнее, чем стерниты. У многих видов задний край каждого тергита окрашен темнее, образуя ровную кайму (*Dendarus*, *Pedinus*). Заднекрайние каемки не выражены у *Dissonomus*, *Aphaleria*, *Cabirutus*, *Gonoccephalum*, *Melanesthes*. Тело почти голое. Участки, покрытые волосками, расположены на боковой и нижней сторонах головы, на нижней стороне грудных и в передней части I брюшного сегментов. Всегда заметно покрыты волосками ноги и IX сегмент брюшка.

Голова более или менее гипогнатическая, с хорошо развитыми наличником, верхней губой, лобным и теменным швом. Глазки расположены по бокам головы у основания усиков. Обычно их 1 или 2 с каждой стороны, иногда они отсутствуют (*Dissonomus*, *Aphaleria*). Форма глазков заметно варьирует у особей одного вида. Усики 3-члениковые. Основной членик усиков причленен к мембранозному усиковому бугорку, который некоторыми авторами принимается за 1-й членик усиков. 2-й членик усиков на вершине с сенсорным полем в виде незамкнутого полукольца. 3-й членик небольшой по сравнению с остальными, с длинной концевой щетинкой. Наличник трапециевидный, его поверхность вооружена 4 щетинками, из которых 2 задние иногда замещаются короткими шипами (*Leichenum*). Верхняя губа поперечная, с округлыми боками. Наружная поверхность верхней губы вооружена 2 щетинками или шипиками; краевых щетинок, как правило, 8 (3-2-3). Внутренняя поверхность верхней губы на эпифаринксе имеет 2 шипика, позади которых на границе с наличником расположены 2 склеротизованных зубца. Передний край внутренней поверхности верхней губы вооружен 10—12 шипиками, из которых срединная группа обычно состоит из более мелких шипиков. Мандибулы широкие, сильно склеротизованные, с обособленным молярным выступом, относительно слабо выступающими вершинными и предвершинными зубцами. Галеа и лациния нижних челюстей слиты друг с другом и со стипесом. Внутренняя поверхность жевательной лопасти (слившиеся галеа и лациния) несет 2 ряда крепких щетинок. Кардо почти под прямым углом сочленено с основанием стипеса. Нижнечелюстной щупик состоит из 3 члеников. Подподбородок и подбородок нижней губы густо (*Dendarus*, *Cabirutus*) или редко (*Pedinus*, *Dissonomus*) усажены щетинками. Вершина язычка на предподбородке с 2 щетинками. Гипофаринкс трехлопастный. Сегменты груди и брюшка, кроме IX и X, с отчетливыми терго- и стерноплевральными швами. Плевриты узкие, своей поверхностью обращены вниз. Переднегрудь всегда значительно длиннее средне- и заднегрудь. Соответственно этому передние ноги толще и крупнее средних

и задних. Из грудных сегментов дыхальца имеет только среднегрудь. Дыхальца среднегруды крупнее, чем на сегментах брюшка, их овальные перитремы расположены впереди и сбоку средних тазиков. Ноги состоят из 4 члеников: тазика, вертлуга, бедра и голенелапки, вооруженной коготком. Передние ноги отличаются от средних и задних не только более крупными размерами, но и формой члеников и их вооружением. Тазики передних ног сближены, вертлуги имеют форму треугольника, обращенного основанием к тазикам, бедра также часто имеют треугольную форму (*Pedinus*, *Aphaleria*, *Melanesthes*), голенелапка цилиндрическая или имеет форму усеченного конуса. Для вооружения передних ног характерно наличие небольшого числа мощных коротких шипиков на внутренней поверхности голенелапки, бедра и вертлуга. Число шипиков на ногах более или менее постоянно для каждого вида. Тазики покрыты только волосками. На всех тазиках лишены волосков продольные опорные площадки, расположенные на наружной поверхности тазиков. При движении бедро упирается в эту площадку своей наружной стороной. Тазики средних и задних ног не сближены, имеют более вытянутую форму, бедра и голенелапки цилиндрические. Шипы на внутренних поверхностях вертлуга, бедра и голенелапки средних и задних ног более тонкие и длинные. Брюшко состоит из 10 сегментов. IX сегмент брюшка по положению является конечным. У личинок подсемейства *Opatrinae* тергит IX сегмента более чем наполовину заходит на вентральную сторону, образуя здесь каудовентральную поверхность. Стернит IX сегмента небольшой, поперечный, присоединен посредством соединительной мембраны к стерниту VIII сегмента. Форма и вооружение тергита IX сегмента характерны для каждого вида. У личинок *Opatrinae* IX тергит брюшка конический, его вершина более или менее сильно закруглена и оттянута вверх, каудовентральная поверхность выпуклая. Края IX тергита усажены шипами. Наименьшее число шипов, наблюдающееся у личинок подсемейства *Opatrinae*, равно 4. При большом количестве шипов набор их менее стабилен. У видов рода *Pedinus* личинки 1-го возраста имеют раздвоенный конец IX тергита подобно личинкам примитивных *Tenebrioninae*, у которых крючковидные выросты этого тергита являются гомологами церок. Следует отметить, что у личинок *Opatrinae* вершинные шипы иногда очень сближены (*Pedinus*), но не бывают полностью слиты, как у личинок *Blaps*. На вентральной поверхности брюшка, в вырезке между тергитом и стернитом IX сегмента, расположена анальная подпорка (подталкиватель), сильно сдвинутая вперед, к VIII сегменту. Анальная подпорка образует у личинок *Opatrinae* два конических возвышения (лопасти подталкивателя), покрытых волосками или шипиками. Анальная подпорка соответствует стерниту X сегмента, тергит же последнего развит в виде небольшой площадки позади анального отверстия. Благодаря эластичности стенок лопасти подталкивателя способны сильно выдвигаться, осуществляя отталкивание конца брюшка от субстрата. I—VIII сегменты брюшка имеют дыхальца.

Личинки 1-го возраста заметно отличаются от взрослых личинок. Тело личинок 1-го возраста имеет мягкие, нежные покровы. Все сегменты, кроме переднегруды и двух последних брюшных, имеют на спинной стороне по 2 маленьких шипика, от основания которых отходит по волоску. 2-й членик усиков пузыревидно вздут. Внутренний край галеалациальной лопасти нижних челюстей снабжен только одним рядом щетинок. IX сегмент брюшка не имеет набора шипиков, характерного для взрослых личинок, поскольку шипики могут отсутствовать, а вершина может быть заостренной или раздвоенной.

## КУКОЛКА

Куколки белого цвета, со стекловидно прозрачными усиками, ногами, нижнечелюстными щупиками. Голова сильно подогнута на нижнюю сторону и сверху не видна из-за грудного щита. Задний конец куколки загнут книзу и несет два хвостообразных отростка. Тергиты сегментов брюшка на границе соединения с плевритами несут особые выросты в виде лопастей. Лопастей расположены вдоль боковой поверхности тела, их форма, в частности наличие вырезок, зазубренности и щетинок на краях, очень характерна для отдельных родов и видов. У *Opatrum*, *Gonocephalum* и *Opatroides* передний и задний края лопастей почти параллельны и тонко зазубрены, наружный край посередине с двумя небольшими треугольными выступами, несущими по щетинке. Брюшные лопасти у куколок видов рода *Pedinus* трапециевидные. Брюшные лопасти 1-го и двух последних сегментов сильно видоизменены и не имеют особенностей, используемых в таксономии.

## РАЗВИТИЕ

Самки откладывают яйца в почву. На плотных почвах при достаточной влажности жуки закапываются для этого на глубину 2—3 см, на рыхлых и сухих почвах — на глубину до 10 см. Виды родов *Opatrum* и *Gonocephalum* к спариванию и откладке яиц приступают после перезимовки, тогда как у *Pedinus femoralis* L. молодые самки могут откладывать яйца в год отрождения — в середине лета — начале осени. *Opatrum sabulosum* L. и *O. triste* Stev. откладывают первые яйца в начале апреля, *P. femoralis* L. — несколько позже, в начале мая. Период яйцекладки довольно сильно растянут, заканчиваясь у *O. triste* Stev. в середине июня, у *O. sabulosum* L. — в первой половине июля, а у *P. femoralis* L. — в начале сентября. В жаркие и сухие летние месяцы самки *P. femoralis* L. могут временно прекращать яйцекладку. Число яиц, откладываемых за один день, у *Opatrum* достигает 5—6, но чаще равно 1—2. После откладки порции яиц наступает небольшой перерыв от 1—2 до 4 дней. Виды рода *Opatrum* за лето откладывают до 100 яиц, *Pedinus femoralis* L. — до 500 яиц. Продолжительность фазы яйца у *O. sabulosum* L. равна 5—6 дням, у *P. femoralis* L. — 9—10 дням. Почти такая же продолжительность развития яйца после откладки и у некоторых видов *Opatrinae*, обитающих в тропиках. Отмечено, что у распространенного в Юго-Восточной Азии *Gonocephalum depressum* Fabr. фаза яйца длится 3—5 дней.

При выходе личинки из яйца разрыв оболочки происходит у одного из его концов либо на боковой стороне, к которой личинка обращена в яйце спиной. У *P. femoralis* L. личинки 1-го возраста малоподвижны и не питаются. У *O. triste* Stev. они только вначале беспомощны и уже через несколько часов начинают передвигаться в поисках пищи. После 1-й линьки личинки становятся более подвижными и прожорливыми. Продолжительность развития личинки у *Opatrinae* колеблется от 2—2.5 месяцев (*Opatrum*, *Gonocephalum*, *Dissonomus*, *Aphaleria*) до одного года (*Pedinus*). В течение своей жизни личинка линяет от 7 (*Opatrum*) до 11 (*Pedinus*) раз. Процесс линьки происходит очень быстро, в течение нескольких минут. Шкурка большей частью разрывается на спинной стороне в области грудных сегментов. У видов с относительно коротким периодом развития личинки (2—2.5 месяца) последняя питается почти до окукливания, тогда как у видов с продолжительной личиночной фазой личинка задолго до этого момента прекращает питаться, становится малоподвижной (*Pedinus*). У *Opatrum* и *Gonocephalum* личинки окукли-

ваются в июле—августе, у *Pedinus* — в июне—августе. Куколка либо свободно лежит в почве (иногда у *Opatrum*), либо заключена в плотную земляную колыбельку (*Pedinus*, *Opatrum*). Фаза куколки длится от одной (*Opatrum triste* Stev., *Gonoccephalum depressum* Fabr.) до двух недель (*Pedinus femoralis* L., *Opatrum sabulosum* L.). При отрождении жуков шкурка лопається на спинной стороне куколки. Вышедшие из куколок жуки мягкие, с бесцветными покровами, которые только постепенно приобретают свойственный взрослым жукам цвет. Период полового созревания у *P. femoralis* L. длится один месяц, часть жуков успевает отложить яйца в год выхода из куколок. Вышедшие из яиц личинки зимуют наряду с жуками. Виды родов *Opatrum*, *Gonoccephalum*, *Aphalera* зимуют в фазе имаго и к размножению приступают лишь весной. Продолжительность жизни имаго значительна и часто измеряется несколькими годами. Так, жуки *P. femoralis* L. живут больше года, *O. sabulosum* L. и *O. triste* Stev. — до 2—3 лет, давая ежегодно после перезимовки новое потомство.

### ЭКОЛОГИЯ

Представители подсемейства *Opatrinae* экологически тесно связаны с поверхностными слоями почвы. В почве чернотелки развиваются и здесь же находят укрытие от врагов и неблагоприятных погодных условий. Питание и спаривание жуков обычно происходит на поверхности почвы.

Для проникновения в почву жуки используют ее естественную скважность, а на рыхлых и сыпучих грунтах закапываются. Основным органом рытья у *Opatrinae* являются ноги, несущие в зависимости от характера специализации более или менее четко выраженные приспособительные структуры для копания.

По уровню специализации роющие *Opatrinae* распадаются на две группы, связанные большим числом переходных форм. Представители первой группы при закапывании используют различные щели и пустоты в почве, охотно прячутся также под камнями, у основания стеблей растений. Тело у жуков компактное, но переднеспинка достаточно подвижна. Копательные приспособления развиты на передних ногах, средние и задние ноги сохраняют простое устройство. К этой группе принадлежат представители родов *Dendarus*, *Phylan*, *Pedinus*, *Colpotus*, *Cabirutus*, *Scleropatrum*, *Gonoccephalum*, *Opatrum* и многие другие.

Ко второй группе *Opatrinae* относятся высоко специализированные псаммофильные роющие формы. Это в основном мелкие по размерам тела виды чернотелок, приспособившиеся к «плавающему» способу передвижения в песке. Следует отметить, что постройка ходов в сыпучем песке без специального укрепления стенок для мелких форм жуков вообще исключена.

Тело жуков, относящихся ко второй группе, имеет идеально правильную обтекаемую (каплевидную) форму. Поверхности переднеспинки и надкрылий в месте стыка совершенно плавно переходят друг в друга; голова небольшая, глубоко погружена в грудь, так что глаза защищены передними углами переднеспинки; адаптивные структуры, связанные с функцией копания, развиты также и на средних и задних ногах.

Типичными представителями второй группы являются *Aphalera rugmaea* Fisch.-W. и *Weisea sabulicola* Sem., к которым тесно примыкают виды родов *Psammestus*, *Caediexis*, *Pseudocaedius*, *Adavius*, *Ammobius*.

Отдельные представители второй группы наиболее существенно отличаются по расположению отталкивающих (гребных) поверхностей на средних ногах. Так, у *Aphaleria* основной упор при отталкивании делается на вершину голени и частично на ее нижнюю поверхность. Движение *Weisea* в сыпучем песке более всего сравнимо с плаванием животных. Передние ноги, согнутые и прижатые к телу, при гребном движении отводятся назад и одновременно разгибаются в коленном суставе. Средние и задние голени, вначале плотно прижатые к телу, жук отводит вбок и назад и отталкивается всей их нижней поверхностью (рис. 51).

Механический состав и физические свойства почвы в значительной степени влияют на ландшафтное распределение чернотелок. Однако если специализированные псаммофильные формы обнаруживают довольно тонкую приуроченность к определенным почвенным разностям, то обитатели плотных почв ограничены менее узкими рамками в выборе участков для заселения. Так, *Opatroides punctulatus* Brullé в Средней Азии в горах населяет долины, глинистые предгорные холмы. В равнинной части этот вид обычен в песчаных пустынях, где тяготеет к межрядовым понижениям с зарослями черного и белого саксаулов. Очень широкий диапазон в выборе почв наблюдается у многих видов рода *Penthicus*. *P. rufescens* Muls. et Rey в Туркмении, как и предыдущий вид, обитает в саксаульниках, тогда как на северном побережье Балхаша встречается на сильно щебнистых участках. Другой вид этого рода — *P. remotus* Rtt. — в южной Туркмении обычен как на скалистых склонах гор, так и в песчаной осоко-мятликовой степи. В качестве примера может быть приведен также *Dissonomus angustitarsis* Rtt., населяющий в Копет-Даге глинистые предгорные увалы, а в Каракумах — межрядовые котловины.

К песчаным почвам приурочено значительное число форм *Opatrinae*. В фауне СССР с песками связаны представители родов *Aphaleria*, *Melanimon*, *Weisea*, *Adavius*, *Ammobius*, *Psammestus*, *Caediexis*, *Pseudocaedius*. Виды родов *Weisea* и *Psammestus* в пустынях Средней Азии обитают в подвижных рядовых песках. Жуки встречаются в толще сыпучего песка крутых склонов барханов у кустов кандыма, черкеза, белого саксаула. В сходных условиях встречается *Aphaleria pygmaea* Fisch.-W., не избегающий и более плотных песков. Средне и слабо закрепленные пески в Средней Азии предпочитают также *Caediexis*, *Pseudocaedius* и *Adavius*. Широко распространен на песчаных почвах в Европе, на Кавказе и местами в Сибири и Средней Азии *Melanimon tibialis* Fabr. К пескам по берегам морей строго приурочены средиземноморский *Ammobius rufus* Luc., живущий у корней растений в толще песка, и атлантический *Phylan gibbus* Fabr., ведущий менее скрытый образ жизни.

К песчаным почвам тяготеют также отдельные представители родов *Pedinus*, *Gonoccephalum*, *Melanesthes*, *Scleropatrum*. Так, *Pedinus borysthenticus* Rchdt., распространенный на крайнем юге Украины, приурочен к разбитым, сильно оголенным пескам и прибрежным дюнам. Многие виды *Gonoccephalum* и *Scleropatrum* предпочитают уплотненные пески. В Средней Азии на песчаных почвах встречаются *G. setulosum* Fald., *G. schneideri* Rtt., *G. rusticum* Oliv. Последний из этих видов, обладая большой экологической пластичностью, живет на самых разнообразных почвах, вплоть до слабо закрепленных бугристых песков. В европейской фауне *G. pygmaeum* Stev. приурочен к пескам в долинах рек, по берегам озер и в полосе морского побережья. Представители рода *Melanesthes* в основном предпочитают уплотненные пески, нередко щебнистые и засоленные. К подвижным пескам из видов этого рода тяготеет *M. latcollis* Gebl., встречающийся в толще песка у кустов полыни, кандыма,

селина. С песками связаны также *M. faldermanni* Muls. et Rey, *M. ilien-sis* Skor., *M. fortidens* Rtt., *M. kalidii* Skor.

Самостоятельные очаги развития континентальных псаммофильных фаун возникли также в пустынях Северной и Южной Африки и в Америке. В сахарский псаммофильный комплекс входят представители родов *Anemia*, *Eurycaulus*, *Gonocepalum*, *Ammotrypes*, *Perithrix*, *Amphithrix*, *Moragacinella*, *Brachyesthes*, *Mateuina*, *Bermejoina*.

В фауне южноафриканской пустыни Намиб господствуют специализированные псаммофильные роды подтрибы *Stizopina* (*Nemanes*, *Periloma*, *Psammogaster*, *Syntyphlus* — единственный среди *Opatrinae* род, не имеющий глаз). Южнее пустыни Намиб пески береговой полосы населяют представители родов *Orgabies*, *Hirtograbies*, *Phaleriderma*, *Oncotus*, относящиеся к трибе *Oncotini*. В Северной Америке наиболее высоко специализированные псаммофильные формы обитают на западе, в песках вдоль тихоокеанского побережья (*Coelus*, *Conisattus*, *Coniontellus*).

Прибрежные пески морей являются весьма мощным очагом формирования псаммофильных групп, особенно в субтропическом и тропическом поясах. В западном Средиземноморье, кроме *Ammobius rufus* Luc., с прибрежными песками связаны *Sinorus colliardi* Fairm. (Корсика), *Isocerus balearicus* Schauf. (Балеарские острова), *I. purpurascens* Hrbst. (Испания), *I. tunisiensis* Strand (Северная Африка). На побережье субтропических и тропических морей от Африки до Австралии и Японии обитают представители многочисленных близких родов — *Raynalius*, *Corinta*, *Cornopteris*, *Ammidium*, *Falsammidium*, *Freyula* (Африка), *Trigonopoda*, *Nesocae-dius* (Юго-Восточная Азия), *Caedimorpha*, *Sobas*, *Hyocis* (Австралия), *Actizeta* (Новая Зеландия). Почти все эти районы охватывает ареал центрального в группе рода *Caedius*. Строго приурочены к прибрежной полосе представители обособленной трибы *Heterocheirini*, ареал которой лишь в районе Красного моря, а также на островах Рюкю и в Новой Зеландии выходит за пределы тропического пояса. На границе с сублиторалью, в слоях песка, слегка увлажненных просачивающейся морской водой, встречаются в тропическом и умеренном поясах виды рода *Leichenium*, проникающие в глубь континентов по долинам рек.

Среди представителей богатой фауны плотных почв очень немногие привязаны в своем распространении к строго определенным типам субстрата. К глинистым и лёссовым почвам в Средней Азии тяготеют *Scleron carinatum* Baudi, *Penthicus pinguis* Fald., *Cabirutus pusillus* Mén. В Центральной Азии на глинистых почвах в гористых местностях обитают *Monatrum prescottii* Fald. В западном Средиземноморье на глинистых почвах встречается ряд видов рода *Litoborus* (*L. chobauti* Ant., *L. subtilimargo* Rtt. и др.).

Для каменистых склонов с более или менее хорошо развитой травянистой и кустарниковой растительностью характерны некоторые виды родов *Penthicus* (*P. fertilis* Rtt., *P. iners* Mén., *P. pavlovskyi* Rchdt., *P. boreotadzhikistanus* A. Bog. и др.), *Dendarus* (*D. armeniacus* Baudi), *Cabirutus* (*C. zaslavskii*, sp. n., *C. ruficornis*, sp. n., и др.), *Litoborus* (*L. sternalis* Fairm., *L. olceseii* Fairm.).

Щебнистые и каменистые пустыни неблагоприятны для жизни чернотелок, вследствие чего их фауна содержит небольшое число специфических форм. В Центральной и Средней Азии обитатели щебнистых пустынь принадлежат к родам *Monatrum* (*M. carinatum* Gebl.), *Penthicus* (*P. beicki obsoletus* G. Medv.), *Melanesthes* (*M. hirsuta* Rtt.). Мало оригинальна и фауна сахарских гаммад, включающая некоторых убиквистов (*Anemia pilosa* Tourn., *A. brevicollis* Woll.).

Многие *Opatrinae* легко переносят слабое засоление почвы. На засоленных песках в понижениях и по берегам озер встречаются различные виды *Gonocephalum* (*G. reticulatum* Motsch., *G. schneideri* Rtt.), *Penthicus* (*P. dilectans* Fald.), *Melanesthes* (*M. iliensis* Skor., *M. kalidii* Skor.). С солончаковой почвой тесно связаны некоторые *Clitobius*, например *C. salinicola* Woll. и *C. oblongiusculus* Fairm.

На влажных и пухлых солончаках обитают немногие виды, обладающие высокой устойчивостью к солям. В аридных областях на влажных, сильно засоленных почвах с зарослями *Salicornia herbacea* L. местами очень многочислен *Scleropatrum hirtulum* Baudi. Жуки обычно держатся на поверхности почвы у основания стеблей, а также под камнями. Пухлые солончаки еще менее благоприятны для жизни жуков и личинок, поскольку пылевидный субстрат засоряет у них дыхальца. Из обитателей пухлых солончаков известны *Melanesthes seminuda* Skor., *Anemia dentipes* Ball. и виды рода *Penthicinus*.

Способность переносить сильное засоление почвы иногда наблюдается также у видов, не являющихся галофилами. Так, в Восточном Предкавказье *Pedinus volgensis* Muls. et Rey встречается на солончаках с зарослями галофитов. *Dissonomus desertus* Skor. в Кызылкумах найден на солончаке с *Atriplex cana* С. А. М.

Лесные станции не характерны для *Opatrinae* как места обитания, но некоторые виды проникают в древесные насаждения, заселяя, как правило, поляны или сильно изреженные участки. Наиболее благоприятны в этом отношении сосновые леса на песчаных почвах. На прогреваемых, хорошо освещенных местах здесь встречаются *Melanimon tibialis* Fabr., *Opatrum sabulosum* L., иногда *Pedinus femoralis* L. В Средиземноморье (о. Мадейра) к лесным участкам приурочен *Hadrus alpinus* Woll. В горах Средней Азии многие виды *Opatrinae* встречаются на участках с кустарниковой и древесной растительностью. Так, *Cabirutus gurjevae*, sp. n., нередок в орехово-плодовых лесах южной Киргизии, *Dendarus armeniacus* Baudi — среди кустарниковых зарослей в верхнем поясе Копет-Дага. К лесным участкам в Приморье тяготеет *Heterotarsus carinula* Mars., встречающийся среди скоплений старой листвы, под опавшей корой у стволов ильмов. В тропической Африке другие представители рода *Heterotarsus* наряду с некоторыми видами *Opatrinus* населяют влажные леса, в которые не проникают другие роды *Opatrinae*. Фауна сухих тропических лесов более богата и включает разнообразные роды, относящиеся к трибам *Platynotini*, *Loensini*.

Тугайные леса Средней Азии не имеют специфических видов *Opatrinae*. Наиболее обычны здесь *Opatroides punctulatus* Brullé, *Penthicus rufescens* Muls. et Rey, *P. dilectans* Fald., *P. kaszabi* Skor. В тугаях Закавказья по р. Куре встречаются *Dendarus crenulatus* Mén.

Отмеченные особенности в распределении *Opatrinae* связаны с их большой тепло- и сухолюбивостью. Холодолобивые виды среди *Opatrinae* отсутствуют. Только очень небольшое число видов в северном полушарии проникает на север за 60-ю параллель.

Обитатели гор и низменностей среди *Opatrinae* в фауне СССР почти не уступают друг другу по числу видов. К равнинным видам принадлежат обитатели степей, полупустынь и пустынь. Некоторые из этих видов населяют также предгорные холмы и увалы. Наиболее тесную связь с равнинными ландшафтами обнаруживают специализированные обитатели среднеазиатских песчаных пустынь, относящиеся к родам *Aphaleria*, *Weisea*, *Adavius*, *Psammestus*, *Caediexis*, *Pseudocaedius*. В горы представители этих родов не проникают. Только в пустыне Кызылкум



*Aphaleria pygmaea* Fisch.-W. из низинных песков переходит на склоны и гребни невысоких останцовых гор, покрытых песками.

Большинство равнинных видов в той или иной степени проникает в горы, что во многих случаях связано с их большой экологической пластичностью. По долинам в горы проникают такие характерные представители равнинной фауны, как *Scleropatrum hirtulum* Baudi, *Gonocephalum setulosum* Fald., *G. pubiferum* Rtt., *G. rusticum* Oliv., *Opatroides punctulatus* Brullé, *Penthicus dilectans* Fald.

Почти совсем не проникают в горы обитатели равнин, приуроченные к песчаным или засоленным почвам (*Anemia fausti* Sols., *Penthicus semenovi* Rehd., *P. rufescens* Muls. et Rey, *Gonocephalum schneideri* Rtt., *Clitobius oblongiusculus* Fairm., *Proscheimus fulvipes* Mén., *Dilamus fausti* Rtt., *D. gnom* Skor.).

Некоторые виды на юге могут существовать только в горах. Так, *Gonocephalum pusillum* Fabr., распространенный в лесостепной и степной зонах европейской части СССР и северной половины Казахстана, отсутствует в равнинных частях Средней Азии и Южного Казахстана и довольно обычен в Копет-Даге, Тянь-Шане. Подобным же образом ведет себя и *Opatrum sabulosum* L.

Фауна равнинных степей состоит из представителей родов *Opatrum*, *Gonocephalum*, *Dendarus*, *Pedinus*.

Горные фауны содержат виды, весьма разнообразные по характеру экологических требований. Сухие предгорья Центральной Азии имеют небогатую фауну, основу которой составляют представители родов *Monatrum*, *Anatrum*, *Penthicus*, *Melanesthes*. Значительно разнообразнее фауна предгорий и подгорных равнин Средней Азии. Преимущественно к этой полосе приурочены *Scleron carinatum* Baudi, *Penthicus pinguis* Fald., *Cabirutus pusillus* Mén., *Dendarus transcaspicus* Brancs., *Pachypterus serrulatus* Rtt., *Dissonomus latiusculus* Muls. et Rey, *D. tibialis* Rtt. Сходным образом ведут себя представители этих родов (кроме *Cabirutus*) также в засушливых районах Закавказья.

Для фауны средневысоких гор Средней Азии и Кавказа свойствен целый ряд видов, относящихся к родам *Penthicus* (*P. fertilis* Rtt., *P. iners* Mén., *P. turcomanicus* G. Medv.), *Dendarus* (*D. armeniacus* Baudi, *D. crenulatus* Mén., *D. extensus* Fald.), *Cabirutus* (*C. zaslavskii*, sp. n., *C. kuramensis*, sp. n., *C. kuhitangi*, sp. n., и др.). Наиболее высоко в горах встречаются *Dolamara cupreomicans* Rtt. (до 3000 м над ур. м.), *Penthicus alaiensis* Rtt., *P. pavlovskyi* Rehd., *Melanesthes coriaria* Rtt., *Cabirutus tibialis* Rtt. (около 3000 м над ур. м.), *C. gurjevae*, sp. n., *C. puncticollis* Rtt. Ряд видов рода *Penthicus* приурочен к значительным высотам на Алтае и в Центральной Азии. Горными видами в основном являются и представители рода *Blindus*, наиболее высоко поднимающиеся в горах у восточной окраины Тибета. На Кавказе как горный вид ведет себя *Pedinus circassicus* Rtt., в Крыму — *P. strigicollis* Rtt.

Ботрофилы среди *Opatrinae* малочисленны. *Melanesthes faldermanni* Muls. et Rey отмечен в норах пищух (*Ochotona*) и полевок (*Microtus brandti* Radde), *Penthicus rufescens* Muls. et Rey — в норах лис. В норах песчанок на лёссовых почвах довольно часто встречаются *Dissonomus tibialis* Rtt. и *D. latiusculus* Muls. et Rey. Следует отметить, что эти виды в качестве укрытий используют также норки жуков-навозников (*Scarabaeidae*). В норах грызунов, расположенных в прикустовых буграх саксаулов, иногда в значительном количестве встречаются зимующие жуки *Aphaleria pygmaea* Fisch.-W.

Группа видов, обитающих в муравейниках, также весьма невелика. Наибольший интерес с точки зрения мирмекофилии среди *Opatrinae* представляет подтриба *Sclerina*, включающая роды *Scleron*, *Eurycaulus* и *Platynosum*. У представителей этих родов передние голени необычайно сильно расширены. Форма поверхностей и краев частей ног, а также переднего края головы и переднегруди такова, что позволяет жукам наподобие маски прикрывать снизу усики и ротовые части (рис. 52). В данном случае передние голени осуществляют совершенную защиту наиболее уязвимых частей тела от укусов муравьев. У относительно хорошо изученного *Scleron carinatum* Baudi не наблюдается строгого предпочтения каких-либо видов муравьев как хозяев. В Средней Азии этот вид отмечен в гнездах муравьев *Cataglyphis setipes turcomanicus* Em., *Acantholepis frauenfeldti* Mayr, *Pheidole pallidula* Nyl., *Messor* sp. Редкий *Platynosum collare* Motsch. в Закавказье найден в гнездах муравьев рода *Messor*. В подземные гнезда *Messor* проникают также *Opatroides punctulatus* Rtt. и *Dissonomus tibialis* Rtt., проводя в них наиболее жаркие часы дня. Первый из этих видов использует гнезда *Messor* и для перезимовки.

В Тропической и Южной Африке с муравьями, по-видимому, связаны все виды, относящиеся к родам *Hanstroemium* и *Tragardhus*.

Необходимо отметить, что жуки некоторых видов *Opatrinae* встречаются иногда значительными скоплениями. Так, *Pedinus fallax fallax* Muls. et Rey в Югославии (Далмация) держится под камнями «колониями». На о-вах Мадейра (о. Дезерташ) в трещинах скал и под камнями скученно встречается *Hadrus carbonarius* Quens. Обильными скоплениями держится под камнями также *Monatrum carinatum* Gebl. В пустыне Каракум нами отмечались скопления жуков *Weisea sabulicola* Sem. под слоем мокрого песка до 50 экземпляров. По наблюдениям О. Н. Кабакова в Северном Вьетнаме, *Pseudoblaps javana* Wied. попадает под камнями большими группами. Природа этого явления, видимо, не всегда одинакова. Однако не исключено, что для жуков, обладающих резким запахом (*Pedinus*, *Hadrus*), концентрация особей может иметь значение для отпугивания мелких хищников.

Многие крылатые *Opatrinae* летят ночью на свет. Особенно обильным бывает лёт на свет видов рода *Anemia* (*A. fausti* Sols., *A. dentipes* Ball.), *Gonocephalum* (*G. setulosum* Fald., *G. pubiferum* Rtt.), иногда *Dilamus fausti* Rtt. Кроме того, на свет прилетают *Caediexis arenicola* Lebed., *Penthicus dilectans* Fald., *Heterotarsus carinula* Mars.

Обитатели открытых пространств шире, чем горные формы, пользуются полетом. Хорошо летающие виды отличаются удлиненной формой заднегруди, сильно развитой вершинной частью крыльев, сложной структурой метэндостернита. У плохих летунов или бескрылых видов метэндостернит приобретает упрощенную форму и плотно прирастает к внутренней поверхности заднегруди. Крайне редки случаи, когда нелетающие формы обладают хорошо развитой заднегрудью (африканские роды *Meglyphus* и *Pythiopus* из *Pythiopini* и *Gridelliopus* из *Litoborini*).

Большинство представителей подсемейства *Opatrinae* наиболее активны в весенние месяцы и в начале лета. У видов умеренного пояса зимуют жуки, иногда личинки (*Pedinus*). Жуки проявляют деятельность в утренние и вечерние часы, что отмечалось для *Scleron carinatum* Baudi, *Gonocephalum rusticum* Oliv., *Cabirutus pusillus* Mén., *Dissonomus latiusculus* Muls. et Rey, *Pedinus femoralis* L. *Opatroides punctulatus* Brullé иногда бывает активен и днем. С наступлением полной темноты выходят из укрытий *Aphaleria pygmaea* Fish.-W., *Caediexis arenicola* Lebed.

Смещение времени активности на утренние, вечерние и ночные часы является одним из важных моментов биологии чернотелок, позволяющих им существовать в крайних условиях пустынь, поскольку лишь одни морфо-физиологические адаптации не могут обеспечить организму успешное противодействие давлению среды. Морфологические адаптации к пустынным условиям у *Opatrinae* выражены слабее, чем у *Pimeleinae* и *Tentyriinae*, хотя и имеют те же тенденции. Субэлитральная полость у *Opatrinae* развита в большинстве случаев слабо. Увеличение ее относительного объема наблюдается у некоторых пустынных видов (*Penthicus granulatus* Mén., *P. fertilis* Rtt., *Melanesthes laticollis* Gebl.) и протекает параллельно с увеличением размеров тела, утратой второй пары крыльев. Для многих *Opatrinae* характерно уплотнение (не резко выраженная склеротизация) мембранозных поверхностей ротового аппарата, особенно язычка. Наиболее заметен этот процесс у *Scleron carinatum* Baudi, *Gonoccephalum rusticum* Oliv., *Weisea sabulicola* Sem. Нередки случаи, когда можно отметить сокращение площади мембранозных поверхностей на нижней стороне верхней губы (рис. 6). В отличие от *Tentyriinae*, *Asidinae* и *Adelostominae* представители рассматриваемого подсемейства имеют небольшой подбородок, не прикрывающий снизу ротовые части. Однако у *Opatrinae* этот недостаток компенсируется особенностями строения мандибул, нижний наружный край которых в базальной половине часто сильно сдвинут внутрь и плотно прижат к наружной поверхности нижних челюстей. Благодаря этому обеспечивается лучшая защита мембранозных частей ротового аппарата от воздействия механических и гидротермических факторов внешней среды.

Избыточная влажность губительна для большинства видов *Opatrinae*, вызывая развитие эпизоотий среди личинок и жуков. Вследствие этого *Opatrinae* избегают заболоченных мест. Возможно, что одним из немногих исключений в этом отношении является *Opatrum riparium* Scriba, который, предпочитая песчаные почвы, обитает также на слабо увлажненных участках по берегам рек и на сухих местах в торфяниках.

Предпочтение какого-либо типа почв у отдельных видов может весьма резко отличаться в различных частях ареала. На окраинах ареала требования к почвам у чернотелок выражены строже, чем в центральных его частях. Для широко распространенных *Opatrinae* характерно, что в северных частях ареала они предпочитают песчаные почвы, тогда как в южных его частях населяют разнообразные почвы, в том числе и плотные. Так, *Opatrum sabulosum* L. и *Pedinus femoralis* L. в Центральном Казахстане обитают на степных участках, в степной и лесостепной полосе европейской части СССР — на разных почвах (чернозем, пески), у северной границы своих ареалов (в частности, *P. femoralis* L. на юге Московской области) и в Западной Европе — на песках в долинах рек. Следует отметить, что у южной окраины ареала в Казахстане *P. femoralis* L. встречается не в открытой степи, а на склонах сопок.

#### ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И МЕРЫ БОРЬБЫ

Серьезное экономическое значение чернотелок как вредителей впервые было отмечено Линдеманом (1888), установившим, что причиной гибели некоторых сельскохозяйственных растений (посевов табака и подсолнечника) на юге России были личинки чернотелок. С этого времени чернотелкам и в первую очередь видам из родов *Pedinus* и *Opatrum* стало уделяться особое внимание.

Чернотелки подсемейства *Opatrinae* в фазе личинки и взрослого жука проявляют себя как чрезвычайно многоядные неспециализированные вредители, весьма требовательные к температуре и определенной влажности. Одна из фаз развития может значительно уступать другой по степени вредоносности вследствие отличий в составе предпочитаемой пищи либо вследствие изменения в течение вегетации реакции растений на повреждения. Так, подросшие и окрепшие растения легче, чем всходы, справляются с повреждениями, наносимыми активной фазой.

Личинки, обитая в поверхностных слоях почвы, питаются корнями, клубнями, подземными частями стеблей и высеянными семенами растений. Жуки повреждают надземные части растений, хотя нередко предпочитают культурным растениям отрастающие к этому времени сорняки (на Украине спорыш, лебеду, вьюнок). Охотно жуки поедают растения, начавшие увядать, что очень характерно для всех растениеядных чернотелок.

В СССР чернотелки вредят в засушливых районах, куда входят юг Украины, Предкавказье, юго-восток европейской части, Восточное Закавказье, Казахстан, Средняя Азия. В более северных районах степи и лесостепи вредная деятельность чернотелок проявляется в сухие циклы лет.

В качестве вредителей той или иной степени важности для СССР зарегистрированы следующие виды.

1. *Dendarus punctatus* Serv. В Крыму личинки вредят корням виноградной лозы.

2. *Dendarus crenulatus* Mén. В Азербайджане жуки повреждают молодые всходы различных сельскохозяйственных культур, в том числе зерновых и огородно-бахчевых. Личинки вредят высеянному и прорастающему семенам различных культурных растений.

3. *Pedinus strigicollis* Rtt. Личинки подгрызают корни табака на плантациях в Крыму.

4. *Pedinus femoralis* L. Кукурузная чернотелка. Один из широко распространенных вредителей сельскохозяйственных культур. Жуки вредят всходам различных сельскохозяйственных растений (особенно пропашным), выедавая семядоли, листья и подгрызая стебли. Личинки выгрызают зародыш семян и их мучнистую часть, а затем с появлением всходов повреждают подземную часть стеблей, обгладывая, а иногда и полностью перегрызая их. Среди повреждаемых культур отмечены пшеница, ячмень, кукуруза, хлопчатник, свекла, конопля, лен, кенаф, фенхель, клещевина, табак, дыни, арбузы, огурцы, помидоры, соя, сафлор, подсолнечник, люцерна, клевер. На посадках картофеля личинки могут причинять значительные повреждения клубням, глубоко вгрызаясь в них. Вредная деятельность этого вида проявляется на юге и юго-востоке европейской части СССР, в Предкавказье и Восточном Закавказье, в ряде районов Западной Сибири. Некоторые литературные сведения о вреде этого вида частично или полностью относятся к *P. volgensis* Muls. et Rey, внешне очень сходному с *P. femoralis* L., но морфологически четко обособленному от него. *P. volgensis* Muls. et Rey полностью замещает *P. femoralis* L. почти на всей территории Ростовской и Волгоградской областей, в засушливых районах Предкавказья. В Закавказье *P. volgensis* Muls. et Rey не встречается, и указания на вред для этого района относятся к *P. femoralis* L.

5. *Pedinus strabonis* Seidl. В Закавказье незначительно вредит богарным посевам, подобно *P. femoralis* L.

6. *Opatrum sabulosum* L. Песчаный медляк. Многоядный вредитель сельскохозяйственных культур. Наиболее значительный вред жуки наносят весной (май). У пропашных культур они обгрызают или перегрызают стебель почти у земли или несколько выше, обгрызают с краев семядоли и листья; у злаков выгрызают листовые пластинки, повреждают основания стеблей. Охотно жуки поедают части растений, начавших увядать. Личинки повреждают молодые корни растений, подземные части стеблей, выедая в них ямки различной глубины, нередко вредят корнеплодам — картофелю и свекле, проделывая в них узкие глубокие ходы. Среди повреждаемых культур отмечены пшеница, ячмень, овес, кукуруза, просо, сорго, суданка, фасоль, нут, чечевица, свекла, картофель, томаты, табак, подсолнечник, сафлор, хлопчатник, огурцы, арбузы, лук, фенхель, конопля, лен, мак, рыжик, сурепица, рапс, горчица, лекарственный шалфей, перилла, ляллеманция. Кроме того, в питомниках жуки повреждают всходы сеянцев плодовых культур, выгрызая семядоли, и виноградную лозу. Наиболее заметно этот вид вредит на юге европейской части СССР, на Северном Кавказе, в Закавказье.

7. *Opatrum triste* Stev. Широконадкрылый медляк. На южном берегу Крыма вредит посадкам табака. Кроме того, повреждает мускатный шалфей, гвизоцию, кунжут, сукновальную ворсянку, виноград, огородные и жирно-масличные культуры. На табаке жуки объедают сначала семядольные листочки, а позже прикорневые листья. Личинки первых возрастов питаются молодыми корнями растений, выгрызают точки роста боковых и главных корней. Взрослые личинки на главном корне, ниже корневой шейки, выгрызают округло-овальные ямки, что нарушает нормальное поступление по сосудам питательных веществ в стебель и листья.

8. *Gonoccephalum setulosum* Fald. В Таджикистане отмечено повреждение личинками этого вида всходов бахчевых культур.

9. *Gonoccephalum pusillum* Farb. Малый медляк. Этот вид может серьезно вредить различным сельскохозяйственным культурам. Отмечено повреждение жуками всходов и молодых растений подсолнечника, кукурузы, сорго, клещевины, фенхеля, укропа, аниса, капусты, свеклы, томата, табака, огурцов, хлопчатника. Вред сельскохозяйственным растениям наблюдался в Ростовской области, в Нижнем Поволжье и Закавказье.

10. *Gonoccephalum rusticum* Oliv. В Туркмении отмечены случаи сильного повреждения личинками арбузов и дынь, в Узбекистане — кукурузы. В Азербайджане личинки повреждают высеянные семена и всходы огородно-бахчевых, кормовых и технических (хлопчатник) культур.

11. *Opatroides punctulatus* Brullé. Хлопковая чернотелка. В Закавказье и Средней Азии жуки и личинки повреждают арбуз, дыню, тыкву, хлопчатник, табак, зерновые культуры, виноградную лозу, молодые саженцы в питомниках. В Таджикистане найден в зернохранилищах.

12. *Penthicus dilectans* Fald. В Закавказье отмечен как вредитель всходов хлопчатника.

13. *Penthicus granulosus* Mén. В Узбекистане отмечен на посевах кукурузы как возможный вредитель.

В качестве вредителей чернотелки трибы *Opatrinae* выступают на всех континентах, причем их экономическое значение наиболее заметно в засушливых районах тропического и умеренных поясов земли. В ряде районов тропического пояса (особенно в Юго-Восточной Азии) чернотелки проявляют себя как вредители в засушливый период года. Территория, где чернотелки подсемейства *Opatrinae* фигурируют как серьезные вре-

дители, кроме южных районов СССР, охватывает Переднюю Азию, Индию, Индонезию, Австралию, южную половину Африки с о. Мадагаскар, западные и южные штаты США. За счет менее важных в экономическом отношении видов зона вредности *Opatrinae* может быть значительно расширена. Для распределения в этой зоне вредных видов характерно следующее. В Палеотропической флористической области, включая Австралию, преобладают вредные виды, принадлежащие в основном к роду *Gonosephalum*. В частности, *G. depressum* Fabr. на Яве вредит табаку и молодым деревьям кофе, на Филиппинах — сахарному тростнику в сухой сезон; *G. aequatoriale* Blanch. в Индии — табаку, *G. hoffmannseggii* Stev. в Индии — кормовым травам; *G. simplex* Fabr. в Родезии — кукурузе, табаку, картофелю; в Кении — пиретруму, на о. Мадагаскар — табаку; *G. macleayi* Blanch. в Австралии — хлебным злакам; *G. carpentariae* Blanch. в Австралии — сахарной свекле; *G. seriatum* Boisd. на Гавайях — ананасу. Вредные виды из других родов здесь немногочисленны. Это *Opatroides frater* Faigm. и *Scleron latipes* Guér., отмеченные в Индии в качестве вредителей табака. В Палеарктике основную роль как вредители играют виды родов *Pedinus*, *Opatrum* и в меньшей степени — *Gonosephalum*. За пределами СССР из представителей этих родов вредят: *Pedinus strabonis* Seidl. и *Opatrum geminatum* Brullé — сахарной свекле в Турции, *Pedinus femoralis* L. — различным сельскохозяйственным культурам в Болгарии, *Opatrum sabulosum* L. — сахарной свекле в Венгрии, виноградникам на песчаных почвах во Франции и кукурузе, подсолнечнику и другим культурам в Монголии, *Gonosephalum reticulatum* Motsch. — сахарной свекле на п-ове Корея, всходам капусты и сахарной свеклы на юге Монголии. Из представителей других родов в районах Палеарктики, находящихся за пределами СССР, как вредители выступают *Opatroides punctulatus* Brullé, вредящий на Кипре табаку и в Киренаике (Ливия) саженцам шелковицы; *Allophylax picipes* Oliv., повреждающий томаты и хлопчатник на Мальте; *Phylan gibbus* Fabr., незначительно повреждающий кору молодых сосенок в Европе.

На Американском континенте подавляющее большинство зарегистрированных вредных видов относится к роду *Blapstinus*. Против комплекса этих видов, вредящих хлопчатнику в Калифорнии (США), проводятся постоянные инсектицидные мероприятия. Кроме того, на западе США, в Монтане и Орегоне, *B. substriatus* Chat. (= *gregalis* Cas.) повреждает горох, томаты, горчицу, люцерну; *B. dilatatus* L. и *B. coronadensis* Blaisd. в Калифорнии — стручковый перец и *B. fuliginosus* Cas. — томаты; *B. pimalis* Cas. в Аризоне — арбуз. *B. pulverulentus* Mann. и *B. fortis* L. в Техасе вредят весной дыне. В Южной Америке (Чили) как вредитель томатов отмечен *B. punctulatus* Sol. Из представителей других родов в Южной Америке на о. Тринидад серьезным вредителем сахарного тростника является *Opatrinus gemellatus* Oliv., принадлежащий к роду, общему для фауны Америки и Африки.

По отношению к вредным чернотелкам особенно важное значение имеют меры борьбы предупредительного характера. После нескольких сухих и теплых лет можно ожидать вспышек массового размножения чернотелок. В такие годы необходимо проведение агротехнических мероприятий, препятствующих размножению чернотелок. Учитывая, что большая часть вредных видов предпочитает пропашные культуры, следует кукурузу, табак, подсолнечник и бахчевые чередовать с культурами, дающими сомкнутый травостой и поэтому меньше привлекающих чернотелок. Важное место среди агротехнических мероприятий занимает борьба с сорняками. Обилие сорной растительности на парах или

участках, занятых пропашными культурами, способствует размножению чернотелок, поскольку жуки и личинки здесь постоянно обеспечены в избытке пищей и находятся в благоприятных почвенных условиях (рыхлость почвы, хорошая ее прогреваемость). Источником заражения полей могут быть участки с сорной растительностью вдоль дорог и на межах. Таким образом, введение севооборотов и обработка почвы, очищающая поля от сорняков, обеспечивают очищение полей от чернотелок, что имеет место при высокой культуре земледелия.

Химические способы борьбы в отношении чернотелок направлены в основном против жуков. Наиболее широко борьба с жуками проводится при помощи отравленных приманок. Этот способ был предложен еще в 1925 г. и в дальнейшем всесторонне проверен и усовершенствован (Добровольский, Пономаренко, 1965). Отравленные приманки готовятся из размельченного жмыха, рисовой шелухи, просяной лузги, размолотых зерен сорго или отрубей. На 1 кг приманочного вещества берется 15—20 г мышьяковистокислого натрия или кальция, которые могут быть заменены тем же количеством парижской зелени или 20 г 12%-го дуста-гексахлорана. Яд и приманочное вещество размешиваются в 0.7—1 л воды, и если борьба ведется с видами родов *Opatrum* или *Gonoscephalum*, могут после этого разбрасываться по зараженным участкам из расчета 16—20 кг на 1 га.

Помимо этого, для уничтожения чернотелок пользуются той особенностью их поведения, что на ночь и в холодную погоду они охотно собираются под различными укрытиями — кучками растительных остатков, комьями почвы и т. д. В зараженных чернотелками местах раскладываются кучки травы, сена, соломы или другого растительного материала на расстоянии от 6 до 10 м одна от другой. Размер кучек — до 40 см в поперечнике и 10—15 см в высоту. Площадки под кучками должны быть очищены и утопаны. Рано утром, пока холодно и жуки малоподвижны, они могут быть выбраны вручную. На больших участках целесообразно закладывать под кучки 12—15 г отравленной приманки.

Отравленные приманки могут быть также разложены открытыми кучками. Для этого используется любая зеленая растительная масса, смоченная каким-либо ядом — мышьяковистокислым натрием, парижской зеленью (30 г яда на 1 л воды), фтористым или кремнефтористым натрием — или опыленная дустом, или опрысканная суспензией гексахлорана.

Приманки более эффективны рано весной. С подрастанием культурных и сорных растений приманки хуже привлекают жуков. Рекомендуется раскладка контрольных приманок для установления сроков их применения.

## ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Подсемейство *Opatrinae* в настоящее время насчитывает не менее 2168 видов, большая часть которых обитает в тропических областях, в южной половине умеренного пояса северного полушария и на юге Африки. Сухие и теплые районы земли концентрируют наиболее разнообразную фауну *Opatrinae*. Табл. 1 и 2 показывают распределение родов и видов *Opatrinae* по фаунистическим областям: цифры перед скобками обозначают число видов или родов, встречающихся в данной области, цифры в скобках — число эндемичных для нее.

Палеарктическая и Эфиопская области обладают наиболее богатыми фаунами рассматриваемого подсемейства; Индо-Малайская, Неаркти-

Распределение родов *Opatrinae*

Трибы и подтрибы	Палеарктическая область					Индо-Малайская область			Эфиопская об		
	подобласти				всего	подобласти		всего	подоб		
	Европейско-Сибирская	Средиземноморская	Центральноазиатская	Маньчжурско-Китайская		Индийская	Малайская		Западноафриканская	Восточноафриканская	Капская
<i>Physogasterini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Praocini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Branchini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coniontini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coelini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leichenini</i> . . . . .	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	—	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
<i>Platynotini</i> . . . . .	—	1 (0)	1 (0)	—	2 (0)	3 (1)	1 (0)	3 (1)	6 (4)	13 (9)	14 (11)
<i>Platynotina</i> . . . . .	—	1 (0)	1 (0)	—	2 (0)	3 (1)	1 (0)	3 (1)	6 (4)	11 (9)	11 (10)
<i>Gonopina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (0)	2 (1)
<i>Anomalipina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (0)	1 (0)
<i>Oncotini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16 (16)
<i>Oncotina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13 (13)
<i>Schyzoschelina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 (2)
<i>Eurynotina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (1)
<i>Litoborini</i> . . . . .	—	14 (14)	—	—	14 (14)	—	—	—	—	3 (3)	8 (8)
<i>Zadenina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 (3)	8 (8)
<i>Litoborina</i> . . . . .	—	3 (3)	—	—	3 (3)	—	—	—	—	—	—
<i>Melambina</i> . . . . .	—	11 (11)	—	—	11 (11)	—	—	—	—	—	—
<i>Loensini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (1)	—
<i>Pythiopini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 (2)
<i>Dendarini</i> . . . . .	2 (0)	6 (4)	1 (0)	—	6 (6)	—	—	—	—	—	—
<i>Pedinini</i> . . . . .	1 (0)	3 (1)	2 (1)	1 (1)	4 (4)	—	—	—	—	—	—
<i>Dissonomini</i> . . . . .	—	1 (0)	2 (1)	—	2 (2)	—	—	—	—	—	—
<i>Pachypterini</i> . . . . .	—	2 (0)	1 (0)	—	2 (0)	1 (0)	—	1 (0)	2 (0)	2 (0)	—
<i>Opatrini</i> . . . . .	4 (0)	29 (14)	23 (10)	8 (2)	43 (29)	14 (14)	7 (3)	17 (7)	9 (3)	17 (5)	14 (10)
<i>Opatrina</i> . . . . .	4 (0)	26 (13)	22 (10)	8 (2)	40 (28)	13 (4)	6 (0)	16 (7)	8 (3)	14 (4)	3 (0)
<i>Stenolamina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (1)
<i>Stizopina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (0)	10 (9)
<i>Sclerina</i> . . . . .	—	3 (1)	1 (0)	—	3 (1)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	—
<i>Emmallina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (1)	—
<i>Melanimini</i> . . . . .	1 (0)	2 (0)	3 (1)	—	3 (2)	1 (0)	—	1 (0)	1 (0)	2 (1)	1 (0)
<i>Heterocheirini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	1 (0)	1 (0)	1 (0)	—	2 (0)	—
<i>Heterotarsini</i> . . . . .	—	—	—	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
Всего . . . . .	9 (0)	59 (33)	34 (13)	11 (3)	78 (57)	22 (51)	10 (3)	25 (8)	20 (7)	42 (19)	57 (47)
Процент эндемичных родов . . . . .	—	56	38	27	74	23	30	32	35	45	82



## по зоогеографическим областям

ласть		Австралийская область					Неотропическая область					Общее число родов	
ласти		подобласти					Неарктическая область	подобласти					
Мадагаскарская	всего	Австралийская	Папуасская	Новозеландская	острова Тихого океана	всего		Центральноамериканская	Антильская	Бразильская	Чилийско-Патагонская		всего
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 (4)	4 (4)	4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8 (8)	8 (8)	8
—	—	—	—	—	—	—	1 (0)	3 (2)	1 (0)	—	—	3 (2)	3
—	—	—	—	—	—	—	10 (10)	—	—	—	—	—	10
—	—	—	—	—	—	—	3 (3)	—	—	—	—	—	3
1 (0)	1 (0)	1 (0)	—	—	—	1 (0)	—	—	—	—	—	—	1
1 (0)	28 (27)	—	2 (0)	—	—	2 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	30
1 (0)	25 (24)	—	2 (0)	—	—	2 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	27
—	2 (2)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
—	1 (1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
—	16 (16)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16
—	13 (13)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13
—	2 (2)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
—	1 (1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
—	11 (11)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
—	11 (11)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11
—	1 (1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
—	2 (2)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
—	2 (0)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
12 (8)	38 (28)	11 (8)	4 (2)	1 (1)	1 (0)	14 (11)	16 (12)	6 (2)	6 (3)	7 (3)	4 (1)	14 (10)	117
12 (8)	24 (17)	11 (8)	4 (2)	1 (1)	1 (0)	14 (11)	16 (12)	6 (2)	6 (3)	7 (3)	4 (1)	14 (10)	102
—	1 (1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
—	10 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
—	2 (0)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
—	1 (1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
1 (0)	2 (1)	1 (0)	—	—	—	—	1 (0)	—	—	—	—	—	4
1 (0)	2 (0)	2 (0)	1 (0)	1 (0)	—	2 (0)	—	—	—	—	—	—	2
1 (0)	1 (0)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
17 (8)	104 (86)	15 (8)	7 (2)	2 (1)	1 (0)	19 (11)	32 (25)	10 (4)	8 (3)	8 (3)	17 (13)	30 (24)	240
47	82	53	28	50	—	60	80	40	56	56	82	80	

Распределение видов *Opatrinae*

Трибы и подтрибы	Палеарктическая область					Индо-Малайская область			Эфиопская об			
	подобласти				всего	подобласти		всего	подоб			
	Европейско-Сибирская	Средиземноморская	Центральноазиатская	Маньчжурско-Китайская		Индийская	Малайская		Западноафриканская	Восточноафриканская	Капская	
<i>Physogasterini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Praocini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Branchini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coniontini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coelini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leichenini</i> . . . . .	1 (0)	3 (1)	2 (0)	1 (0)	4 (1)	1 (0)	—	1 (0)	1 (1)	4 (2)	1 (0)	—
<i>Platynotini</i> . . . . .	—	2 (0)	—	—	2 (0)	27 (26)	1 (0)	27 (27)	21 (16)	76 (68)	132 (131)	—
<i>Platynotina</i> . . . . .	—	2 (0)	—	—	2 (0)	27 (26)	1 (0)	27 (27)	21 (16)	72 (64)	80 (79)	—
<i>Gonopina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 (3)	12 (12)	—
<i>Anomalipina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (1)	40 (40)	—
<i>Oncotini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	89 (89)	—
<i>Oncotina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51 (51)	—
<i>Schyzoschelina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22 (22)	—
<i>Eurynotina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16 (16)	—
<i>Litoborini</i> . . . . .	—	84 (84)	—	—	84 (84)	—	—	—	—	11 (11)	60 (60)	—
<i>Zadenina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11 (11)	60 (60)	—
<i>Litoborina</i> . . . . .	—	13 (13)	—	—	13 (13)	—	—	—	—	—	—	—
<i>Melambina</i> . . . . .	—	71 (71)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Loensini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7 (7)	—	—
<i>Pythiopini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7 (7)	—
<i>Dendarini</i> . . . . .	3 (0)	149 (146)	3 (3)	—	152 (152)	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pedinini</i> . . . . .	5 (4)	77 (76)	14 (14)	6 (6)	101 (101)	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dissonomini</i> . . . . .	—	3 (3)	16 (16)	—	19 (19)	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pachypterini</i> . . . . .	—	4 (4)	2 (2)	—	6 (6)	6 (6)	—	6 (6)	5 (3)	7 (4)	—	—
<i>Opatrini</i> . . . . .	15 (1)	144 (124)	155 (130)	36 (23)	323 (300)	161 (137)	36 (17)	185 (157)	49 (33)	100 (72)	63 (58)	—
<i>Opatrina</i> . . . . .	15 (4)	119 (101)	153 (128)	36 (23)	296 (275)	153 (130)	35 (17)	177 (149)	48 (32)	89 (63)	12 (7)	—
<i>Stenolamina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18 (18)	—
<i>Stizopina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (1)	33 (33)	—
<i>Sclerina</i> . . . . .	—	25 (23)	2 (2)	—	27 (25)	8 (7)	1 (0)	8 (8)	1 (1)	6 (4)	—	—
<i>Emmallina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 (4)	—	—
<i>Melanimini</i> . . . . .	1 (0)	15 (13)	5 (4)	—	19 (18)	3 (3)	—	3 (3)	4 (4)	5 (4)	2 (2)	—
<i>Heterocheirini</i> . . . . .	—	—	—	—	—	2 (1)	2 (0)	3 (1)	—	2 (2)	—	—
<i>Heterotarsini</i> . . . . .	—	—	—	4 (4)	4 (4)	7 (7)	1 (1)	8 (8)	4 (3)	4 (3)	—	—
Всего . . . . .	25 (5)	481 (451)	197 (169)	47 (33)	714 (685)	207 (180)	39 (18)	233 (202)	84 (60)	216 (173)	354 (347)	—
Процент эндемичных видов . . . . .	20	94	85	70	95	86	46	90	71	80	98	—

## по зоогеографическим областям

ласть		Австралийская область					Неарктическая область	Неотропическая область					Общее число видов
ласти		подобласти				всего		подобласти				всего	
Мадагаскарская	всего	Австралийская	Папуасская	Новозеландская	острова Тихого океана			Центральноамериканская	Антильская	Бразильская	Чилийско-Пагагонская		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31 (31)	31 (31)	31
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	108 (108)	108 (108)	108
—	—	—	—	—	—	—	1 (1)	4 (4)	1 (1)	—	—	5 (5)	6
—	—	—	—	—	—	—	146 (146)	—	—	—	—	—	146
—	—	—	—	—	—	—	9 (9)	—	—	—	—	—	9
1 (0)	6 (4)	1 (0)	—	—	—	1 (0)	—	—	—	—	—	—	8
2 (0)	224 (224)	—	2 (1)	—	—	2 (1)	4 (4)	2 (2)	1 (0)	6 (4)	4 (4)	10 (9)	269
2 (0)	168 (168)	—	2 (1)	—	—	2 (1)	4 (4)	2 (2)	1 (0)	6 (4)	4 (4)	10 (9)	213
—	15 (15)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15
—	41 (41)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41
—	89 (89)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	89
—	51 (51)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51
—	22 (22)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22
—	16 (16)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16
—	71 (71)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	155
—	71 (71)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	71
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	71
—	7 (7)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
—	7 (7)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	152
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	101
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19
—	10 (9)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21
30 (29)	224 (210)	47 (45)	30 (17)	2 (2)	4 (0)	77 (65)	104 (103)	28 (25)	25 (24)	42 (41)	9 (9)	103 (102)	983
30 (29)	161 (149)	47 (45)	30 (17)	2 (2)	4 (0)	77 (65)	104 (103)	28 (25)	25 (24)	42 (41)	9 (9)	103 (102)	901
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
—	34 (34)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34
—	7 (5)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26
—	4 (4)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
1 (1)	11 (10)	1 (1)	—	—	—	1 (1)	1 (1)	—	—	—	—	—	32
1 (1)	3 (3)	4 (3)	7 (5)	1 (0)	—	10 (8)	—	—	—	—	—	—	15
1 (1)	8 (8)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
36 (32)	660 (642)	53 (49)	39 (23)	3 (2)	4 (0)	91 (75)	265 (264)	34 (31)	27 (25)	48 (47)	152 (152)	257 (256)	2168
88	97	92	59	66	—	82	99	91	92	99	100	99	

ческая и Неотропическая области, слабо отличаясь по разнообразию фауны друг от друга, значительно уступают в этом отношении двум упомянутым областям. Фауна Австралийской подобласти носит обедненный островной характер.

Общей особенностью всех региональных фаун является высокий видовой и в большинстве случаев (кроме австралийской и индо-малайской фаун) родовой эндемизм. Это указывает на то, что значительная часть видов и групп *Opatrinae* приурочена к относительно узким экологическим пределам. Небольшое число родов имеет обширные ареалы, охватывающие районы различных фаунистических областей. В частности, из 240 родов подсемейства 214 (88%) свойственны фауне одной из областей, 16 родов представлены в фаунах 2 областей, по 4 рода — в фаунах 3 и 4 областей и, наконец, по 1 роду — в фаунах 5 и 6 областей. Среди родов, имеющих ареалы огромной протяженности, выделяются *Opatrinus*, *Leichenium*, *Gonoccephalum*, *Mesomorphus*, *Caedius* и *Anemia*. Широкое распространение отдельных родов объясняется не только древностью их происхождения, но и способностью преодолевать естественные преграды, особенно морские пространства. Представители родов *Gonoccephalum* и *Mesomorphus*, будучи хорошими летунами, смогли преодолеть широкие морские проливы и поэтому проникли на отдельные острова Тихого океана.

П а л е а р к т и ч е с к а я о б л а с т ь обладает самой богатой по числу видов (714) фауной *Opatrinae*. В ее пределах обитают представители 78 родов, в том числе 57 эндемичных. По степени родовой дифференциации палеарктическая фауна уступает только эфиопской. Наиболее богатая фауна в Палеарктике сосредоточена в Средиземноморской и Центральноазиатской подобластях. Необходимо отметить, что фауны отдельных районов Палеарктики развивались довольно обособленно, однако связи между ними выражены более определенно, чем с фаунами смежных тропических областей.

По своему положению и характеру палеарктическая фауна является умеренной. В настоящее время она отделена от тропической эфиопской фауны широким поясом североафриканских пустынь, представляющих почти непреодолимую преграду для умеренно ксерофильных средиземноморских и тропических форм. Отдельные виды эфиопской фауны проникают в Северную Африку, строго придерживаясь долины Нила, где экологические условия несколько смягчены. В прошлом фаунистические связи между Эфиопской и Палеарктическими областями были более разнообразны и затрагивали умеренно ксерофильные элементы. Это оставило глубокий след в фауне Средиземноморья, которая имеет в своем составе многие роды трибы *Litoborini*, богато представленной и в фауне южной половины Африки. Ряд палеарктических триб (*Pedinini*, *Dendagini*) находится в наиболее тесном родстве с такими эфиопскими группами, как *Loensini*, *Pythiopini*, *Oncotini*. Из 15 родов, общих для Палеарктической и Эфиопской областей, 4 (*Pseudolamus*, *Dilamus*, *Clitobius* и *Platynosum*) представлены только в их фаунах. Область распространения остальных 12 родов охватывает также Юго-Восточную Азию (*Pachypterus*, *Scleron*, *Scleropatrum*, *Opatroides*, *Heterotarsus*) и доходит до Австралии (*Mesomorphus*, *Gonoccephalum*, *Caedius*, *Leichenium*) и Новой Зеландии (*Diphyrrhynchus*). Роды *Anemia* и *Opatrinus* представлены также и в фауне Нового Света. Большая часть родов, общих для Палеарктики и тропической Африки, тропического происхождения.

Фаунистические связи Палеарктической области с Индо-Малайской более разнообразны, что объясняется отсутствием серьезных естественных преград между двумя фаунами. Как на востоке, так и на западе

существуют обширные переходные зоны от одного типа фауны к другому. Для обеих областей известно 17 общих родов, из которых 5 свойственно только их фаунам (*Pseudoblaps*, *Polycoelogastridion*, *Brachyesthes*, *Adavius*, *Trigonopoda*). Роды *Pseudoblaps* и *Trigonopoda* по происхождению являются индо-малайскими и в Палеарктику проникают только в переходной зоне. Остальные из этих родов более характерны для палеарктической фауны и отражают связи индийской фауны со Средиземноморьем (*Brachyesthes*) и Средней Азией (*Adavius*).

Таким образом, тропическая индо-малайская фауна *Opatrinae* оказала небольшое влияние на палеарктическую. Обе фауны не имеют общих, свойственных только им, групп ранга выше рода. Это обусловлено тем, что индо-малайская фауна *Opatrinae* менее самостоятельна, чем другие фауны Старого Света.

Палеарктика имеет несколько древних центров развития фауны *Opatrinae*, в которых сформировались эндемичные трибы (*Dendarini*, *Pedinini*, *Dissonomini*) и подтрибы (*Litoborina* и *Melambina* из *Litoborini*). В Палеарктике находятся центры формирования значительной части родов подтрибы *Opatrina* и *Sclerina*.

Наиболее крупные эндемичные группы Палеарктики сосредоточены в Средиземноморской подобласти. Всего в фауне этой подобласти представлено 56 родов, из которых 33 эндемичны для нее. Здесь же встречается почти 70% видов палеарктической фауны. Ядро средиземноморской фауны образуют роды, относящиеся к трибам *Litoborini*, *Dendarini*, *Pedinini* и *Opatrini*. Менее существенную роль играют представители триб *Leichenini*, *Platynotini*, *Dissonomini*, *Pachypterini* и *Melanimini*.

В пределах Средиземноморья выделяются западный и восточный очаги формообразования. Западный очаг расположен в Северо-Западной Африке (к северу от Сахары) и в южной и западной частях Пиренейского полуострова. Почти эндемична для Северо-Западной Африки (Канарские острова, Марокко, Алжир, Тунис) северная ветвь трибы *Litoborini*, включающая подтрибы *Litoborina* (3 рода) и *Melambina* (11 родов). Подтриба *Melambina* представлена в фауне Южной Европы монотипическим родом *Melambiophylax* и 2 видами рода *Allophylax*, свойственными западному Средиземноморью. Интенсивная радиация северной ветви трибы *Litoborina* в значительной степени определена разнообразием условий и большой протяженностью Атласских гор, к которым в основном приурочена эта группа. Кроме 8 эндемичных видов рода *Allophylax*, для Северо-Западной Африки эндемичны роды *Litoborus* (9 видов), *Orophylaxus* (2 вида), *Hoplariion* (13 видов), *Otinia* (2 вида), *Peyerimhoffius* (1 вид), *Hoplariobius* (5 видов), *Melambius* (14 видов), *Melambatlasus* (11 видов), *Guildia* (1 вид). Очень изолированный псаммофильный род *Bermejoina* представлен в фауне северо-западной Сахары. Фауна Канарских островов содержит 2 эндемичных рода (*Melasma* и *Melansis*), относящихся к подтрибе *Litoborina*.

Триба *Dendarini*, представленная в Средиземноморье 6 эндемичными родами и 152 видами, обладает более обширным ареалом, охватывающим почти все Средиземноморье, кроме пустынных его частей. Наиболее значительный очаг эволюции трибы находится в западном Средиземноморье, в фауне которого представлены все роды трибы и почти 75% видов. По богатству форм в западном Средиземноморье выделяются роды *Heliopathes*, *Micrositus* и *Phylan*. Ареал рода *Heliopathes* (32 вида) ограничен Западным Средиземноморьем. Большая часть видов этого рода населяет Пиренейский полуостров, всего лишь около 10 видов проникает в Северо-Западную Африку или эндемичны для нее, 4 вида распространены в дру-

гих районах Южной Европы (Италия, Сицилия, Сардиния). Представители рода *Micrositus* более равномерно распределены между фаунами Пиренейского полуострова и Северо-Западной Африки. Из 36 видов этого рода лишь 2 распространены в восточном Средиземноморье. В Северо-Западной Африке и на Пиренейском полуострове сконцентрированы почти все виды рода *Phylan*, включающего 26 видов. За границы основного ареала этого рода на северо-восток по атлантическому побережью распространился *Ph. gibbus* Fabr.

Небольшой западносредиземноморский род *Isocerus* имеет по одному эндемичному виду в фауне Испании, Балеарских островов и Алжира. Монотипический род *Bioplanes* свойствен фауне восточной части западного Средиземноморья (Южная Франция, Северная Италия, Сардиния).

Род *Dendarus* занимает в трибе *Dendarini* центральное место как по числу видов, так и обширности ареала. Для распределения видов этого рода характерно наличие двух центров наибольшего разнообразия. На западе, в фауне Пиренейского полуострова, представлены виды номинативного подрода. Небольшое число видов этого подрода представлено также в фауне Северо-Западной Африки (3 вида), Южной Франции и Италии (3 вида), но ни один из них не проникает в восточное Средиземноморье. Восточный центр, территориально охватывающий крайний юг Балканского полуострова и Малую Азию, значительно превосходит западный по богатству видами. В восточном Средиземноморье сосредоточено 37 видов рода *Dendarus*, из которых 34 эндемичны для него. Господствующее положение здесь занимают представители подрода *Pandarinus*, содержащего 31 вид, часть из которых проникает в смежные районы западного Средиземноморья, Среднеазиатской и Европейско-Сибирской подобластей. В странах Леванта подрод *Pandarinus* частично замещается близкими подродами *Rhizalus* и *Rhizalemus*, включающими в целом около 10 видов.

Таким образом, особенностью рода *Dendarus* является то, что в отличие от других родов трибы *Dendarini* он имеет более мощный очаг формирования на востоке. Однако определенное тяготение остальных родов этой трибы к западному Средиземноморью дает основание считать, что восточный очаг рода *Dendarus* вторичный. Восточная ветвь рода оказалась экологически более пластичной, более устойчивой к аридным условиям.

Тесная связь с восточным Средиземноморьем обнаруживает также триба *Pedinini*, наиболее богато представленная в фауне южной части Балканского полуострова и Малой Азии. В Восточном Средиземноморье сосредоточено 75% видов этой трибы, из которых  $\frac{3}{5}$  являются его эндемиками. Более теплый климат, существовавший в Евразии в неогене, способствовал расселению некоторых групп *Pedinini* на восток до Японии. В настоящее время триба имеет реликтовый участок ареала в Восточной Азии.

Наиболее процветающей группой в трибе является род *Pedinus*, включающий 46 видов, из которых в восточном Средиземноморье распространено 34 вида. После образования Эгейского моря и черноморских проливов малоазиатская фауна рода успела заметно обособиться от балканской, имея в настоящее время очень небольшое число общих видов (2 из 25 видов, свойственных общей фауне). Расселение рода из балкано-малоазиатского очага происходило радиально, причем по мере удаления от центра наблюдается четко выраженное обеднение фауны рода. Так, для фауны Греции известно 15 видов, для северо-западной части Балканского полуострова — 5—6 видов и для Франции — 3 вида. Ни один вид

рода не проник южнее Пиренеев и только 1 вид через Италию и Сицилию проник в Северную Африку (Тунис). Расселение на северо-восток привело к возникновению небольшого вторичного очага формирования на крайнем юге европейской части СССР (Крым, низовья Днепра), где в небольшом районе обитает 6 видов рода. Крымские горные эндемики имеют ближайшие родственные виды в балканской фауне. К востоку от южноукраинского очага 4 вида выпадают, а из двух оставшихся *P. volgensis* Muls. et Rey доходит до полупустынь Западного Казахстана и *P. femoralis* L. — до Алтая. На Кавказе *P. femoralis* L. широко проникает к югу от Главного хребта и вступает в контакт с малоазийской ветвью рода, морфологически отличной от балканской.

Фауна Малой Азии содержит 11 видов *Pedinus*, из которых только 2 проникают в Закавказье, но довольно редки там.

Род *Colpotus* из *Pedinini* свойствен исключительно фауне Средиземноморья. Из 13 видов этого рода 9 сосредоточено в восточном Средиземноморье. В западном Средиземноморье ареал рода состоит из отдельных изолированных частей (южная Испания, Центральная и Южная Италия, Корсика, Сардиния) и несет черты постепенной редукции.

Наиболее ксерофильной ветвью трибы *Pedinini* является род *Cabirutus*, имеющий восточносредиземноморский и среднеазиатский очаги видообразования. Восточносредиземноморский очаг смещен к югу от Малой Азии и занимает страны Леванта. Сформировавшись южнее остальных родов трибы *Pedinini*, *Cabirutus* смог распространиться в горах Ирана и Средней Азии.

Современное размещение в Средиземноморье некоторых триб показывает, что в области распространения кустарниково-древесного типа растительности (Северная и особенно Северо-Западная Африка, Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова, Малая Азия, восточное побережье Средиземного моря) в течение длительного времени формировалась самобытная умеренно ксерофильная фауна, генетически связанная с южноафриканской (особенно капской) фауной. Основу своеобразия средиземноморской фауны создают трибы *Dendarini* и *Pedinini*.

Другие трибы, представленные в фауне Средиземноморья, не имеют четко выраженных центров концентрации. Будучи более ксерофильными, многие из них сильно распылены в аридных районах подобласти. Отдельные роды, характеризующиеся умеренной ксерофильностью, обнаруживают те же особенности распределения, что и *Dendarini* и *Pedinini*. В частности, род *Opatrum* (41 вид) из *Opatrini* в Средиземноморье представлен 37 видами. Наиболее дифференцирован род в Северо-Западной Африке, откуда известны 23 вида. С фауной Южной Европы североафриканский очаг связан через Сицилию и Италию. Характерно, что к востоку фауна *Opatrum* утрачивает своеобразие. Если в фауне Италии и смежных островов представлено 11 видов (в том числе 6 эндемичных и 3 общих с Северной Африкой), то во всем восточном Средиземноморье их 9, из которых только 3 эндемичных. Пиренейский полуостров оказался в стороне от основного миграционного пути *Opatrum*, и поэтому его фауна бедна представителями этого рода.

В трибе *Opatrini* род *Opatrum* принадлежит к небольшой группе родов, экологически тяготеющих к умеренно ксерофильному типу фауны. Более ксерофильное ядро средиземноморской фауны образуют многие другие представители триб *Opatrini* и *Melanimini*. Они широко распространены в Средиземноморье, и их участие в фауне, особенно эндемичных форм, сильно сказывается на общем ее облике. Многие роды, обладающие в Старом Свете обширными ареалами, в фауне Средиземноморья представлены

значительным числом видов (*Anemia*, *Scleron*, *Dilamus*, *Polycoelogastridion*, *Gonoccephalum*, *Mesomorphus*, *Opatroides*, *Clitobius*, *Caedius* и др.). Господствующее положение ксерофильная группа занимает в области распространения субтропических и тропических пустынь. Однако если обитатели плотных почв или ксерофильные эвритопные виды принадлежат к родам, представленным также в фаунах смежных областей, то для песчаных пустынь Сахары характерен комплекс эндемичных псаммофильных родов (*Moragacinella*, *Mateuina*, *Perithrix*, *Amphithrix*, *Eurycaulus*). Некоторые псаммофильные сахарские роды распространились за пределы Африки (*Brachyesthes*).

Европейско-Сибирская подобласть имеет одну из самых бедных в Палеарктике фаун *Opatrinae*. Всего в подобласти встречаются 25 видов, относящихся к 9 родам. Эндемизм в фауне подобласти выражен очень слабо. Все эндемичные виды (всего 5) относятся к средиземноморским родам *Pedinus* и *Opatrum*. Распространение элементов средиземноморского происхождения в Европейско-Сибирской подобласти шло по территориям, занятым степями и лесостепью, в послеледниковый период. *Pedinus femoralis* L., распространенный от центральной Франции до Алтая, не образует локальных форм. Эта особенность характерна и для *Opatrum sabulosum* L., дифференцированного на подвиды только в средиземноморской части своего обширного ареала. Участие в европейско-сибирской фауне видов, относящихся к средиземноморским родам, резко уменьшается на севере и востоке подобласти. Однако некоторые виды, обитающие на песках, проникают на север до южных районов Скандинавии (*Opatrum sabulosum* L., *Phylan gibbus* Fabr., *Melanimon tibialis* Fabr.). Связь с песчаными почвами способствовала расселению в Европе представителей палеотропических родов (*Gonoccephalum rugmaeum* Stev., *Leichenium pictum* Fabr.). В европейских степях возник небольшой очаг эндемизма родов *Pedinus* (*P. hungaricus* Seidl., *P. bo-rysthenicus* Rehd., *P. cimmerius*, sp. n., *P. volgensis* Muls. et Rey) и *Dendarus* (*D. punctatus* Serv.). Здесь же обычен *Gonoccephalum pusillum* Fabr., ареал которого простирается от южной Испании до западной Монголии.

Таким образом, элементы своеобразия европейско-сибирской фауны проявляются в степной зоне. Только эндемичный *Opatrum riparium* Gerh. не тяготеет к степной зоне.

Влияние центральноазиатской фауны на европейско-сибирскую сказывается в переходной зоне, включающей Алтай, Туву, южное Забайкалье, северную Монголию. Для фауны переходной зоны характерен ряд видов, относящихся к родам *Penthicus* и *Melanesthes*. Часть этих видов эндемична для переходной зоны (*Penthicus gibbulus* Fald., *Melanesthes sibirica* Fald.), но большинство проникает сюда из Центральной Азии (*Penthicus humeridens* Rtt., *P. sequensi* Rtt., *P. explanatus* Rtt., *Melanesthes faldermanni* Muls. et Rey, *M. jenseni* Schust. и др.).

Почти неощутимо влияние на европейско-сибирскую фауну маньчжурско-китайской, из характерных элементов которой только *Opatrum sub-aratum* Fald. проникает в южное Забайкалье и на Сахалин.

Центральноазиатская подобласть заметно уступает Средиземноморской по разнообразию фауны *Opatrinae*. Из 34 родов, представленных в центральноазиатской фауне, 13 являются ее эндемиками. Характерной особенностью рассматриваемой фауны является преобладание в ее составе родов, относящихся к трибе *Opatrini*, почти полное отсутствие представителей трибы *Dendarini* и малочисленность *Pedinini*. В пределах центральноазиатской подобласти умеренные ксерофилы, свойственные Средиземноморью, замещаются пустынными фор-



мами. Своеобразие центральноазиатской фауны выражается в эндемизме родового и видового уровня, а также в наличии почти эндемичной трибы *Dissonomini*.

Огромная протяженность Центральноазиатской подобласти и наличие разнообразных естественных преград в виде горных цепей, а в прошлом и внутренних морей обусловили заметное своеобразие отдельных частей подобласти в отношении состава фауны. Из крупных подразделений подобласти, представляющих интерес для решения вопросов развития фауны, выделяются Центральная и Средняя Азия, а также Иранское нагорье.

Растительность типа саванн существовала в различных частях Средней и Центральной Азии и в Казахстане уже в раннем палеогене. Хотя нет никаких данных о фауне аридных областей третичного периода, не вызывает сомнения, что какие-то ее элементы трансформировались на месте по мере ухудшения климатических условий с конца плиоцена и вошли в состав современной центральноазиатской фауны. К таким элементам следует отнести комплекс близких родов, занимающих господствующее положение в фауне Центральной и Средней Азии, в частности роды *Penthicus*, *Falsolobodera*, *Penthicinus*, *Eumylada*, *Myladina* и *Melanesthes*. Эти роды в фауне подобласти включают около 65% видов. Основу автохтонного комплекса образуют роды *Penthicus* (56 видов в подобласти) и *Melanesthes* (все 32 вида распространены в подобласти). Характерно, что только в фауне Центральной Азии представлены все роды комплекса, что дает основание считать эту страну одним из важных первичных очагов формирования центрально-азиатской фауны.

С резким ухудшением климата в Центральной Азии в конце плиоцена область интенсивной эволюции рода *Penthicus* сместилась в более возвышенные периферийные районы, включающие Забайкалье, Алтай, Тянь-Шань. В горах Средней Азии (Тянь-Шань, особенно центральный; Гиссаро-Дарваз) возник крупный концентрированный очаг формирования. Расширение ареала рода *Penthicus* на юго-запад захватило почти все Иранское нагорье. Равнинные виды среди *Penthicus* немногочисленны, но их ареалы охватывают большие пространства. К ним принадлежат как наиболее древние пустынные формы, входящие в подрод *Discotus*, так и более молодые равнинные вселенцы из подрода *Penthicus* s. str. (*P. auliensis* Rtt., *P. rufescens* Muls. et Rey). Представители подрода *Discotus*, обладая хорошо развитыми летательными крыльями, распространились в Северной Африке (*P. viberti* Rtt. из Алжира и *P. antoinei* Esrañ. из Испанской Сахары). Недавно описанный из Марокко род *Tidiguinia* является ближайшим производным *Penthicus* и, судя по общему облику, подрода *Discotus*. В фауне Северной Африки представители рода *Penthicus* являются недавними пришельцами.

Представители рода *Melanesthes* тяготеют к песчаным и супесчаным почвам. Расцвет этого рода, видимо, был обусловлен развитием песчаных ландшафтов в различных частях Центральной Азии в плиоцене. В настоящее время ареал рода простирается от пустыни Такла-Макан и Ордоса на юге до Забайкалья на севере. К северу от линии Балхаш—дельта Аму-Дарьи—Мангышлак ареал узкой полосой простирается до Каспийского моря.

Роды *Monatrum* (7 видов) и *Anatrum* (1 вид) занимают обособленное место в фауне Центральной Азии, поскольку не связаны близким родством с предыдущим комплексом. Первый из них почти полностью, а второй полностью эндемичен для Центральной Азии. Ареал рода *Monatrum*, как и *Melanesthes*, выклинивается на запад, к северу от Балхаш-Ала-

кольской впадины. Эволюция обоих родов определялась адаптацией к жизни в глинистых и каменистых пустынях.

Другие представители подсемейства *Opatrinae* не образуют в фауне Центральной Азии выразительных специфических группировок, связанных родством или сходной историей становления. Характерно, что и для видов одного рода обычно вырисовываются различные пути, благодаря которым они влились в фауну Центральной Азии. Особенно четко это обнаруживается в отношении родов *Opatrum* и *Gonoscephalum*. Первый из них в фауне Центральной Азии представлен 3 видами, из которых один (*O. sabulosum* L.) проникает со стороны Европейско-Сибирской подобласти, второй (*O. subaratum* Fald.) — из Маньчжурско-Китайской подобласти, а третий (*O. asperipenne* Rtt.) является монгольским эндемиком, осколком древнейшего миграционного потока средиземноморской фауны на восток. Род *Gonoscephalum* представлен в фауне Центральной Азии несколькими видами, из которых ни один не является процветающим. Источниками формирования фауны этого рода здесь были элементы из Восточной Азии (*G. reticulatum* Motsch.) и Средиземноморья (*G. rusticum* Oliv., *G. pusillum* Fabr.).

Таким образом, в фауне Центральной Азии доминируют представители автохтонных родов.

Фауна *Opatrinae* Средней Азии и Казахстана значительно превосходит по разнообразию и богатству остальные районы Центральноазиатской подобласти. На протяжении последних геологических эпох климат Средней Азии претерпевал сильные изменения. Однако ухудшение климата в Средней Азии не было таким резким и губительным для фауны, как в Центральной Азии. Благодаря этому Средняя Азия все время сохраняла возможности для обмена фауной со Средиземноморьем. Современное распределение *Opatrinae* в Средней Азии и Казахстане отражает историю развития рельефа и климата этой территории в кайнозое. Уже в неогене по характеру рельефа Средняя Азия делилась на равнинную западную и возвышенную восточную части. Процесс дифференциации флоры и соответственно фауны на равнинную и горную, особенно интенсивно протекавший в конце неогена и в четвертичном периоде, был связан с увеличением абсолютных высот гор, усилением сухости климата равнин. В это время в низких и средневысоких горах формируется флора нагорных ксерофитов, к которой тяготеют некоторые фаунистические комплексы, включающие представителей подсемейства *Opatrinae*.

Равнинная часть Средней Азии в неогене в различной степени покрывалась морем. Только к началу четвертичного периода море покидает равнины Средней Азии и замыкается в границах Каспийской впадины. Господство морского режима в третичном периоде не препятствовало развитию в Средней Азии самостоятельной, преимущественно псаммофильной и галофильной фауны. Псаммофильный комплекс в фауне Средней Азии включает роды *Weisea*, *Adavius*, *Caediexis*, *Pseudocaedius*, *Aphaleria* и *Anemia*. Большинство псаммофильных родов связано происхождением с фауной прибрежной полосы морей. Начало формирования этих родов в Средней Азии предшествовало появлению массивов песчаных пустынь. Процесс приспособления обитателей приморских песков к жизни в континентальных песках происходил во многих местах Старого и Нового Света, в основном там, где пустыни подступают к морским побережьям. Наиболее важным источником формирования континентальной фауны псаммофильных *Opatrinae* в Старом Свете является группа родственных родов, концентрирующихся вокруг родов *Clitobius* и *Caedius*. Необходимо отметить, что приморские псаммофилы, несмотря на

большую древность возникновения и наличие многих вторичных центров эволюции, сохраняют удивительное постоянство экологических требований. Распространение целого ряда родов, экологически связанных с приморскими песками, в глубь континентов в настоящее время происходит по пескам речных долин. В умеренном поясе это наблюдается у *Leichenium*, в тропическом и субтропическом поясах — у *Caedius*, *Trigonopoda*.

Несмотря на древность существования в Средней Азии морского бассейна в районе Каспийской впадины, в ее фауне отсутствуют прибрежные псаммофилы из *Opatrinae*, а также *Phalerinae* и *Trachyscelinae*. Последние два подсемейства представлены в фауне супралиторали Черного моря. Вымирание прибрежных псаммофилов в Средней Азии могло произойти в плейстоцене. С другой стороны, экологические условия, существовавшие в Средней Азии в плейстоценовый век, могли быть благоприятны для развития континентальных псаммофильных форм.

Псаммофильный комплекс в Средней Азии состоит из нескольких групп, включающих родственные роды. Роды *Psammestus*, *Caediexis* и *Pseudocaedius* наиболее близки к средиземноморскому роду *Ammobius*, экологически приуроченному к дюнным пескам морских побережий. Более отдаленные родственные связи эта группа обнаруживает с палеотропическими родами группы *Caedius*.

Род *Weisea* ближе всего стоит к *Adavius*, содержащему 2 псаммофильных вида. Характерно, что среднеазиатский *A. fimbriatus* Mén. обычно встречается в песках по долинам рек и на морском побережье, в то время как морфологически более специализированный *W. sabulicola* Sem. приурочен к пескам внутренних частей пустынь. Оба рода обнаруживают родственные связи с сахарскими родами группы *Brachyesthes*.

Меньшую роль в формировании среднеазиатского псаммофильного комплекса играли непосредственные выходцы из фауны плотных почв. Так, род *Aphaleria* является псаммофильным производным одной из примитивных форм рода *Dissonotus*.

Кроме высоко специализированного, эндемичного псаммофильного комплекса, равнинная фауна Средней Азии включает значительную группу видов, относящихся к широко распространенным в Палеарктике родам. Наиболее тесные связи эта группа имеет со средиземноморской фауной. В частности, равнинные виды рода *Gonoccephalum* являются либо общими со Средиземноморьем (*G. rusticum* Oliv., *G. setulosum* Fald.), либо близкими к средиземноморским формам (*G. pubiferum* Rtt., *G. schneideri* Rtt.). Подобные же отношения характерны и для родов *Anemia*, *Clitobius*, *Opatroides*, *Proscheimus* и *Dilamus*.

Особое место в фауне равнин Средней Азии занимает род *Scleropatrum*, ареал которого, кроме Средней Азии (4 вида), охватывает материковую часть Индо-Малайской области (2 вида) и Восточную Африку (1 вид). Наиболее близок этот род к *Monatrum* и *Anatrum* (Центральная Азия) и *Polycoelogastridion* (Передняя Азия, Индостан). Род *Scleropatrum* связан с легкими почвами, причем некоторые его виды приобрели высокую солеустойчивость, являясь обитателями влажных солончаков (*S. hirtulum* Rtt.). Экологические особенности *Scleropatrum*, а также современное географическое размещение его представителей дают основание рассматривать Среднюю Азию как область формирования этого рода.

Таким образом, фауна равнин Средней Азии складывается из трех основных групп. К первой из них относятся высоко специализированные псаммофилы, связанные происхождением с фауной прибрежных песков древнего Средиземного моря. В Средиземноморье и в Средней Азии от этого комплекса независимо отделились континентальные псаммофилы. Вто-

рая группа включает род *Scleropatrum*, который является производным древних аридных азиатских фаун. Третья группа представляет элементы пустынной фауны, общей для Средиземноморья и Средней Азии.

Связь фаун песчаных пустынь Средней и Центральной Азии проявляется в проникновении некоторых видов через Балхаш-Алакольскую котловину в пески Такла-Макан и Бэйшань. Как правило, иммигранты с запада являются хорошо летающими формами (*Anemia dentipes* Ball., *A. fausti* Sols., *Psammestus dilatatus* Rtt., *Gonocephalum pubiferum* Rtt.).

Восток Средней Азии на протяжении всего кайнозоя представлял возвышенную сушу, что позволяет предполагать длительное преемственное развитие фауны на этой территории.

Как и на равнинах, в горах происходит экологическая дифференциация фауны. Большинство *Opatrinae* приурочено к формациям нагорных ксерофитов и эфемерово-эфемероидным растительным сообществам. Субальпийская зона бедна представителями рассматриваемого подсемейства.

Своеобразие фауны горных районов выражается в ее высоком видовом эндемизме. Так, из 45 видов, распространенных в горных частях Средней Азии, 28 почти исключительно приурочено к ним. Эндемичные роды единичны. Всего в горных фаунах представлено 8 родов, из которых только ареал рода *Dolamara* не выходит за пределы гор.

Наиболее значительную роль в горных фаунах играют представители рода *Penthicus*, многие виды которого тяготеют к формациям нагорных ксерофитов. Род *Melanesthes* в горах не образует особого очага формообразования. Отдельные виды этого рода если и встречаются довольно высоко в горах, то приурочены к легким почвам высоко приподнятых долин (*M. coriaria* Rtt., *M. kazachstanica* Kasz.). Сходным образом ведет себя в горах *Dolamara supreomicans* Rtt. — представитель монотипического рода, очень близкого к европейско-сибирскому роду *Melanimon*.

Умеренно теплолюбивая европейско-сибирская фауна в горах представлена 2 видами — *Opatrum sabulosum* L. и *Gonocephalum pusillum* Fabr. Оба вида распространились в Средней Азии в ледниковый период, когда границы геоботанических зон сместились с севера на юг. Затем произошло сокращение области распространения обоих видов, чем и обусловлено наличие изолированных участков их обитания на запад до Копет-Дага.

Проникновение в Среднюю Азию родов *Pachypterus*, *Scleron*, *Cabirutus* и *Dissonomus* могло произойти значительно раньше, еще в плиоцене. Роды *Pachypterus* и *Scleron*, богато представленные в субтропических и тропических фаунах Старого Света, в среднеазиатской фауне имеют по одному виду, экологически связанному с эфемерово-эфемероидными сообществами. К этим же сообществам в горных районах приурочены виды ирано-туранской трибы *Dissonomini*. Отдельные ветви рода *Dissonomus* интенсивно радиировали на территории Ирана и Средней Азии.

Связь горной фауны Средней Азии со средиземноморской проявляется очень четко на примере рода *Cabirutus*. Ареал этого рода простирается от восточного побережья Средиземного моря до Прибалхашья. В Копет-Даге ареал рода разорван, причем область разрыва отделяет область распространения видов западного номинативного подрода и область распространения видов восточной ветви, состоящей из двух подродов (*Asiobirus*, subgen. n., и *Dentibirus*, subgen. n.). Все три подрода морфологически сильно обособлены. В горах Средней Азии род *Cabirutus* интенсивно радиировал, но еще не достиг здесь такого разнообразия форм, как в западном очаге. Проникновение рода *Cabirutus* в Среднюю Азию шло по горам северного Ирана и Афганистана и было приурочено к бла-

гоприятным в климатическом отношении периодам развития горных фаун. Позднее в Средней Азии возникло два экологических типа фауны *Cabirutus*. Представителем первого экологического типа является *C. pusillus* Mén., выделяемый в четко обособленный монотипический подрод *Dentivirus*, subgen. n. Этот вид, распадающийся на большое число экологических и нерезко обособленных локальных форм, свойствен сухим предгорьям и низким горам центральной части Средней Азии в пределах от Бадхыза на западе до юго-западного Таджикистана на востоке и от останцевых гор в Кызылкумах на севере до предгорий Гиндукуша на юге. Второй экологический тип фауны характеризуется умеренной ксерофильностью или слабой мезофильностью слагающих ее элементов. К этому типу принадлежат все виды подрода *Asiobirus*, subgen. n. Ареал подрода в основном охватывает горные районы к северу от Зеравшанского хребта и Алайской долины. Многие виды встречаются в горах на больших высотах вблизи снежников, на склонах с зарослями арчи и кустарников.

Таким образом, фауна гор восточной части Средней Азии испытала относительно позднюю, но интенсивную дифференциацию, которая обусловила высокий уровень видового эндемизма, но не закончилась появлением самобытных родов. В горах возникли лишь эндемичные подродовые группировки (подроды рода *Cabirutus*; слабо обособленный от *Melanimon* род *Dolamara*).

Основу горной фауны составляют: 1) виды, относящиеся к автохтонным центральноазиатским родам (*Penthicus*, *Melanesthes*); 2) виды, относящиеся к родам, которые имеют близких сородичей в европейско-сибирской фауне (*Dolamara*); 3) европейско-сибирские виды, проникшие далеко на юг в ледниковый период (*Opatrum sabulosum* L., *Gonocephalum pusillum* Fabr.); 4) ирано-туранские виды, имеющие близкие виды в Средиземноморье (*Pachypterus*, *Scleron*, *Gonocephalum*); 5) виды, относящиеся к эндемичным ирано-туранским родам (*Dissonomus*); 6) виды, относящиеся к восточносредиземноморским родам (*Cabirutus*).

Фауна подсемейства *Opatrinae* Иранского нагорья (Иран, Афганистан) изучена недостаточно, поэтому могут быть сделаны только предварительные выводы о ее связях. Характерной особенностью иранской фауны является отсутствие эндемичных родов и обилие эндемичных видов. Всего иранская фауна содержит 75 видов (в том числе 40 эндемичных), относящихся к 17 родам. При этом из Ирана известно 16 родов, содержащих 52 вида, а для Афганистана — 12 родов с 35 видами. Иранская фауна дифференцирована слабее, чем среднеазиатская. Последняя содержит 90 видов, относящихся к 25 родам. Помимо того, что в экологической и морфологической дифференциации среднеазиатской фауны большую роль сыграли большие массивы песчаных пустынь, нельзя игнорировать и такого обстоятельства, как господство морского режима на большей части Иранского нагорья до конца миоцена. Существовавшие здесь островные фауны вряд ли могли отличаться богатством форм. Только с плиоцена, когда уже сформировались современные роды *Opatrinae*, создались благоприятные условия для взаимодействия на территории Иранского нагорья различных фаун. Кроме местных элементов, в формировании иранской фауны принимали участие выходцы из Центральной и Средней Азии, Средиземноморья и Индостана. Центральноазиатский род *Penthicus* расширил свой ареал в пределы Иранского нагорья до Загроса и западных окраин Пенджаба. Здесь же распространились и виды рода *Scleropatrum*. Иранское нагорье и Средняя Азия были местом становления целого ряда видов, как правило, имеющих близкородственные формы в фауне пустынного Средиземноморья (*Anemia dentipes* Ball., *Scleron*

*carinatum* Baudi, *Pachypterus serrulatus* Rtt., некоторые *Gonosephalum*). Часть видов из этого комплекса сохранила систематическую целостность от Средиземноморья до Афганистана (*Anemia fausti* Sols., *Opatroides punctulatus* Brullé, *Dilamus fausti* Rtt., многие *Gonosephalum*), часть на востоке отделила от себя самостоятельные виды (некоторые *Dilamus* и *Scleron*).

Западные районы Ирана еще содержат в составе своей фауны характерные восточносредиземноморские элементы (подрод *Cabirutus* s. str., *Dendarus*, *Opatrum*). На юго-западе Ирана сохраняются наиболее примитивные представители трибы *Dissonomini*. Эта триба, в целом сочетающая экологические особенности средиземноморской и среднеазиатской фаун, возникла в переходной зоне между ними, и начальные этапы ее эволюции были связаны с древней сушей, существовавшей в юго-западной части Ирана.

Районы Ирана и Афганистана, граничащие с Пакистаном, оказались под сильным влиянием фауны Юго-Восточной Азии. Только сюда проникают представители индо-малайских родов *Pseudoblaps* и *Trigonopoda*. Своеобразие фауне придает обилие видов *Gonosephalum* (в Иране их 8, в Афганистане 17), около половины которых тяготеет к индо-малайской фауне. Характерно также разнообразие видов *Mesomorphus*.

Маньчжурско-Китайская подобласть обладает умеренно ксерофильной фауной *Opatrinae*, включающей 11 родов и около 50 видов. 3 рода (*Blindus*, *Colpotinus* и *Phelopatrum*) и 33 вида эндемичны для подобласти. По характеру географических связей *Opatrinae* Маньчжурско-Китайской подобласти распадаются на несколько групп. К палеотропическим родам относятся виды, обладающие обширными ареалами в тропическом и субтропическом поясах (*Leichenium canaliculatum* Fabr., *Mesomorphus villiger* Blanch.), а также виды, проникающие из Индо-Малайской области или имеющие там ближайших сородичей (*Gonosephalum* — 28 видов; *Heterotarsus* и *Caedius* — по 4 вида). Обилие видов *Gonosephalum* отражает очень сильное влияние фауны Юго-Восточной Азии.

Другую группу образуют роды *Blindus* (*Pedinini*) и *Opatrum* (*Opatrini*), являющиеся свидетельством неогеновых связей фаун Средиземноморья и Восточной Азии. Центр разнообразия рода *Blindus* находится на восточной окраине Тибетского нагорья (Сычуань). Проникновение средиземноморской трибы *Pedinini* в Восточную Азию следует отнести к верхнему миоцену, ко времени преобразования зоны широколиственных лесов Евразии в лесостепную и степную. Ухудшение климата и отступление теплолюбивых форм на юг изолировало восточную ветвь трибы *Pedinini* от основного ареала, и это положение ее сохраняется по настоящее время. Ареал рода *Opatrum* сомкнулся в районе Байкала в послеледниковое время.

И н д о - М а л а й с к а я о б л а с т ь по разнообразию фауны *Opatrinae* приближается к Неотропической и Неарктической областям. Занимая юго-восточную часть Евразии, Индо-Малайская область имеет разнообразные фаунистические связи с Палеарктической и Эфиопской областями. В северо-западном и северо-восточном направлениях индо-малайская фауна образует сложные переходы к смежной палеарктической фауне.

Родовой эндемизм индо-малайской фауны (32%) значительно ниже, чем у других тропических фаун. Всего в Индо-Малайской области распространены 233 вида *Opatrinae*, относящихся к 25 родам. 8 родов и 202 вида эндемичны для нее. Весьма характерно отсутствие эндемичных триб и подтриб. В пределах области существует древний очаг развития

фауны, имеющей общее ядро с эфиопской. Хотя индо-малайская фауна обладает наибольшим сходством с эфиопской, она несравнимо беднее ее. Связь обеих тропических фаун подчеркивается тем, что только в Индостане и Африке существуют очаги родовой дифференциации трибы *Platynotini*. В фауне Индо-Малайской области эта триба представлена 3 родами, из которых *Platynotus* (9 видов) эндемичен для нее, а *Pseudoblaps* (17 видов) почти эндемичен. Помимо этого, Эфиопская и Индо-Малайская области являются центрами наибольшего процветания таких двух крупнейших палеотропических родов, как *Gonoscephalum* и *Mesomorphus*. В Индо-Малайской области род *Gonoscephalum* представлен 119 видами, в том числе 92 эндемичными, а в эфиопской — 75, в том числе 65 эндемичными. Природные условия Индо-Малайской области более всего соответствуют экологическим требованиям этого рода, тяготеющего к тропическим и субтропическим областям с муссонным климатом. Хотя многие виды *Gonoscephalum* встречаются в аридных районах, они не являются там процветающей группой. Жизненный цикл видов *Gonoscephalum*, характеризующийся быстрым прохождением преимагинальных фаз, приспособлен к климату со сменой сухих и влажных периодов года. В пределах Индо-Малайской области богатством фауны *Gonoscephalum* выделяется Индийская подобласть, где встречаются 103 вида этого рода. В Малайской подобласти обитает 25 видов. В Индийской подобласти большая часть видов сконцентрирована в Индостане (72 вида, в том числе 42 эндемичных). Фауна Бирмы содержит 32 вида, в основном общих с фауной Индостана, фауна Индокитая — 23 вида (из них 5 эндемичных). Будучи широко распространенным в Старом Свете, род *Gonoscephalum* совсем не представлен в фауне Америки (кроме одного завезенного вида).

Индо-малайские виды *Mesomorphus* в основном свойственны фауне Индийской подобласти. Немногие виды этого рода проникают отсюда на острова Юго-Восточной Азии в пределы Малайской подобласти. Эфиопский очаг развития этого рода значительно богаче индийского.

Из родов, представленных в индо-малайской фауне, эфиопскими по происхождению являются *Pachypterus*, *Heterotarsus*, *Anemia*. В Малайскую подобласть эти роды почти не проникают. Фауна прибрежной полосы включает роды, обладающие более протяженными ареалами в тропической Азии, Африке, Австралии (*Leichenium* — 1 вид, *Diphysorrhynchus* — 3 вида, *Caedius* — 15 видов).

Индийская подобласть резко отличается от Малайской более богатой и разнообразной фауной *Opatrinae*. Фауна первой из этих подобластей содержит 90% всех видов, обитающих в пределах Индо-Малайской области, фауна второй — лишь 17%. Индийская фауна отличается также более высоким процентом эндемичных видов (соответственно 86 и 44%). Вместе с островами Тайвань и Цейлон в Индийской подобласти встречается 207 видов (из них 180 эндемичных), относящихся к 22 родам (из них 5 эндемичных).

Индийская фауна очень рано испытала сильное влияние эфиопской фауны, поскольку сходство обеих фаун выражается в наличии близких родов и видов. В то же время очень мало общих видов. Помимо этого, обнаруживаются специфические связи со Средиземноморьем (*Polycologastridion*, *Opatroides*, *Brachyesthes*, *Scleron*) и Центральноазиатской подобластью (*Adavius*, *Scleropatrum*). Эндемичные роды, кроме *Platynotus* из *Platynotini*, бедны видами и не играют заметной роли в индийской фауне. Так, *Penthicoides* из Индии содержит 1 вид, *Pocadiopsis* отсюда же — 2 вида и *Trigonophilus* из Индокитая — 2 вида. Более дифференцированы здесь почти эндемичные роды *Pseudoblaps* (17 видов) и *Trigonopoda* (5 ви-

дов). Тесно связан происхождением с индийской фауной род *Reichardtella*, близкий к *Gonoscephalum*. Один из видов этого рода обитает на северных склонах Гималаев (*R. tibetana* Kasz.), а второй — на южных (*R. armata* Kasz.).

Малайская подобласть, отличаясь однородностью экологических условий, имеет небогатую, неглубоко дифференцированную фауну, преобладающее значение в которой имеют представители рода *Gonoscephalum* (25 видов, в том числе 9 эндемичных). Всего фауна подобласти содержит 38 видов и 10 родов. Из этого числа 3 рода и 17 видов эндемичны для нее. Эндемичные роды монотипичны (*Hasticollinum* с Калимантана, *Nesocaedius* с Филиппин и *Coeloecetes* с Малакки) и являются ближайшими производными родов, представленных в индо-малайской фауне.

Австралийская область имеет небогатую, но своеобразную фауну *Opatrinae*. Из 19 родов, представленных в фауне области, 11 эндемичных. Эндемичные виды здесь составляют 80% от общего числа (75 видов из 91). Своеобразие австралийской фауны возрастает к югу по мере ослабления влияния индо-малайской фауны. Папуасская подобласть по характеру фауны является продолжением Малайской подобласти. Из 39 видов, представленных в папуасской фауне, 26 (68%) относятся к роду *Gonoscephalum* (половина из них эндемична). Меланезия, входящая в Папуасскую подобласть, является районом наибольшего разнообразия рода *Diphyrrhynchus* (7 видов). Другой приморский род — *Caedius* — здесь представлен 2 эндемичными видами. В пределах Папуасской подобласти обрываются ареалы некоторых эфиопских (*Opatrinus*) и индо-малайских (*Pseudoblaps*) родов. Влияние фауны Австралии невелико (например, монотипический род *Parahyocis* с Новой Каледонии близок к австралийскому *Hyocis*).

Фауна Австралийской подобласти несет черты длительного самостоятельного развития. Разнообразие экологических условий определило значительную дифференциацию фауны. Последняя включает 15 родов с 52 видами (из них эндемичных соответственно 8 и 49).

Род *Mesomorphus* в Австралии образует небольшой вторичный центр формообразования (всего 5 видов). Сюда же проник и род *Anetia* (1 эндемичный вид). Характерно, что в Малайской подобласти род *Anetia* не обнаружен, а род *Mesomorphus* представлен лишь 2 неэндемичными видами. Род *Gonoscephalum*, представленный в фауне Австралии почти исключительно эндемичными видами (13 видов из 14), играет в ней меньшую роль, чем в фауне Папуасской подобласти. Среди эндемичных родов особую группу составляют роды *Hyocis* (8 видов), *Caediomorpha* (1 вид) и *Sobas* (2 вида), почти полностью замещающие здесь род *Caedius* (1 вид). Триба *Heterocheirini* в Австралии представлена 2 видами рода *Heterocheira*, являющимися специфическими элементами прибрежной фауны. Другой (не литоральный) экологический тип фауны составляют эндемичные роды *Scymena* (2 вида), *Edylius* (1 вид), *Achora* (2 вида), *Adelodemus* (2 вида) и *Cestrinus* (1 вид).

Фауна Новой Зеландии почти лишена представителей подсемейства *Opatrinae*. Кроме эндемичного рода *Actizeta* (1 или 2 вида), отсюда известен 1 вид *Diphyrrhynchus*, общий с Австралией. Характерно отсутствие в этой фауне рода *Gonoscephalum*.

Эфиопская область характеризуется богатейшей фауной подсемейства *Opatrinae*. По числу видов эфиопская фауна несколько уступает палеарктической, но значительно превосходит ее по обилию представленных в ней родов, подтриб и триб. К югу от Сахары в Африке распространено 660 видов, относящихся к 104 родам. Из этого числа 619 ви-



дов и 87 родов эндемичны для этой территории. Богатство эфиопской фауны связано и с длительностью ее преемственного развития на одной территории, и с разнообразием экологических условий, свойственных Африканскому континенту к югу от Сахары. До настоящего времени эфиопская фауна сохранила весьма примитивные группы, экологически связанные с тропическими лесами и древесной растительностью.

На севере Эфиопская область ограничена Сахарой. Фауны к северу и к югу от этой пустыни имеют мало общего. По обе стороны от североафриканских пустынь, а также в них самих встречаются представители триб, имеющих всесветное распространение (*Opatrini*, *Melanimini* и *Leichenini*). Остальные трибы эфиопской фауны являются тропическими или южноафриканскими. Исключение представляет триба *Litoborini*, которая, будучи по происхождению тропической или южноафриканской, имеет в Северо-Западной Африке обособленную часть ареала. Эндемичные эфиопские трибы *Oncotini*, *Loensini*, *Pythiopini* и подтрибы *Emmallina*, *Stizopina* и *Stenolamina* из *Opatrini* не переходят северных границ области. Сахара является непреодолимым препятствием для представителей триб, свойственных также фауне тропических областей Азии (*Heterotarsini*), Австралии (*Heterocheirini*) и даже Америки (*Platynotini*, кроме рода *Opatrinus*, два вида которого по Нилу спускаются до дельты).

В пределах Эфиопской области существует несколько центров интенсивной дифференциации фауны. Саванны и сухие леса тропического пояса имеют более разнообразную фауну, чем влажные экваториальные леса. Однако и на этом фоне различий резко выделяется своеобразием и необыкновенным богатством форм фауна Капской подобласти, северная граница которой проходит от устья Лимпопо к южной границе Анголы. В подобласти представлены все важнейшие типы ландшафтов, свойственные Африканскому континенту в целом, что способствовало концентрации и дифференциации фауны. Всего в Капской подобласти встречаются 354 вида, относящихся к 57 родам. Из этого числа 47 родов и 347 видов эндемичны для подобласти. Основу своеобразия капской фауны создают эндемичные трибы *Oncotini* и *Pythiopini* и подтрибы *Stenolamina* и *Stizopina* (*Opatrini*), почти эндемичные подтрибы *Zadenina* (*Litoborini*), *Gonopina* и *Anomalipina* (*Platynotini*), а также эндемичные группы родов (тригоноподные роды подтрибы *Platynotina*).

Триба *Oncotini* (16 родов с 89 видами) строго эндемична для Южной Африки. Северная граница ареала трибы только слегка заходит за р. Оранжевую на западе и далеко не достигает р. Лимпопо на востоке. Центр разнообразия трибы лежит на юго-западе ареала. Представители трибы населяют горы, степи плато Карру, приморские дюны, но отсутствуют в пустынях Намиб и Калахари. Ареал другой эндемичной трибы — *Pythiopini*, включающей только два рода (*Meglyphus* — 6 видов; *Pythiopus* — 1 вид), расположен на юго-западе подобласти.

Ареал подтрибы *Zadenina*, объединяющей южноафриканские роды *Litoborini*, в значительной степени совпадает с ареалом *Oncotini*. Почти все представители подтрибы *Zadenina* приурочены в Южной Африке к гористым районам, где обитают на участках, покрытых кустарниковой растительностью и разреженными лесами.

Подтриба *Stenolamina* (*Opatrini*), содержащая 1 род *Stenolamus* с 18 видами, свойственна фауне западной части подобласти (кустарниковые и суккулентные пустыни Карру и Намиб). Почти всю Капскую подобласть, кроме восточных, более увлажненных районов, занимает ареал подтрибы *Stizopina*, содержащей 10 родов с 34 видами. В фауне пустыни Намиб триба представлена комплексом псаммофильных родов.

Триба *Platynotina* в капской фауне имеет ряд сильно обособленных групп. Очень своеобразные подтрибы *Gonopina* и *Anomalipina* почти полностью свойственны подобласти, кроме ее более увлажненной юго-восточной части. Однако отдельные виды, избегая влажных экваториальных лесов, проникают до Танганьики и юго-востока Анголы. Подтриба *Gonopina* содержит 2 рода (*Gonopus* — 14 видов, в том числе 11 в фауне подобласти, и монотипический *Stenogonopus*). Единственный род подтрибы *Anomalipina* — *Anomalipus* — включает 41 вид.

Почти эндемичный тригонопоидный комплекс родов из подтрибы *Platynotina* тяготеет к зоне распространения субтропической древесно-кустарниковой ксерофильной растительности на юге и юго-востоке подобласти. Комплекс охватывает 10 родов с 79 видами; центральное место занимают роды *Bantodemus* (28 видов), *Schelodontes* (18 видов), *Melanopterus* (14 видов).

Особенности распределения капской фауны показывают, что она резко отлична от фауны, занимающей территорию к северу от границ Капской подобласти. С остальной частью Эфиопской области капская фауна связана в основном широко распространенными родами (*Gonocerphalum* — 12 видов, *Caedius* — 1 вид, *Dilamus* — 2 вида, *Leichenium* — 1 вид, *Anemia* — 2 вида).

Основу фауны Восточноафриканской подобласти образуют ксерофильные, но не пустынные формы. По разнообразию фауны Восточноафриканская подобласть значительно уступает крайнему югу Африки. Всего в подобласти обитает 216 видов (из них эндемичных 173), относящихся к 42 родам, из которых эндемичных 21. Эндемичные надродовые группы небольшие по объему. В частности, эндемичная триба *Loensini* содержит 1 род *Loensus* с 7 видами, распространенными в районе оз. Танганьика. Эндемичная подтриба *Etmallina* также состоит из одного рода *Etmallus*. 4 вида этого рода распространены на юге подобласти, от Анголы до западной Кении (Рифт-Валли), нигде не пересекая границы влажных экваториальных лесов.

Подтриба *Zadenina*, характерная для капской фауны, в пределах Восточноафриканской подобласти распространена рассеянно. Районы нахождения здесь представителей этой трибы сильно изолированы друг от друга и от основного ареала, что, видимо, свидетельствует об отступлении трибы из тропических частей Африки в современную эпоху. Род *Hanstroemium* имеет один небольшой изолированный участок ареала в юго-западной Анголе (3 вида) и второй — в южном Конго (4 вида). Единственный в трибе *Litoborini* крылатый род *Silvestriellum* представлен в фауне Центральной Африки 2 видами (район озер Танганьика и Виктория). Монотипический род *Gridelliopus* описан с крайнего юга Сомали.

Своеобразие восточноафриканской фауны в значительной степени определяется многочисленными характерными для нее родами, относящимися к подтрибе *Platynotina*. Филогенетически эти роды распадаются на 3 ветви. Наиболее примитивная ветвь опатриноидных *Platynotina* состоит из одного рода *Opatrinus*, которому свойствен транстропический ареал. Многие виды этого рода эвритопны, поскольку их можно встретить как в саванне, так и во влажном экваториальном лесу. Поэтому из 10 видов, обитающих в Восточноафриканской подобласти, только 2 строго эндемичны для нее. Группа анхофтальмоидных родов (*Anchophthalmus* и др.) почти эндемична для района между Танганьикской складкой и восточным берегом Африки. Большинство видов этой группы относится к роду *Anchophthalmus* (26 видов). Окраинные виды *Anchophthalmus* достигают северо-востока Капской области, проникают в сухие

леса южного Конго, но не переходят границ влажных лесов гвинейского типа. Из других родов анхофтальмоидного комплекса *Cosmogaster* и *Oncotiphallops* эндемичны для центра Восточной Африки, *Phallocentrion*, напротив, широко распространился на запад в Гвинейской саванне. Наконец, группа селиноидных родов (*Selinus* и др.) преимущественно свойственна фауне Восточной Африки (от Кении до юга Родезии).

Значение трибы *Opatrini* в восточноафриканской фауне возрастает по направлению от юга к северу и становится особенно заметным в полосе суданских саванн. Для фауны этого района характерно обилие видов рода *Mesomorphus*. Представители рода *Gonoccephalum* сильнее рассеяны по континенту, но большая часть их сосредоточена в Восточноафриканской подобласти (45 видов, из них 31 эндемичный). Транссуданская фауна включает эндемичные (*Trachymetus*), а также общие со Средиземноморьем, Средней Азией и часто с Индостаном роды (*Scleron*, *Scleropatrum*, *Opatroides*). Ряд родов этой фауны в Африке проникает далеко на юг (*Opatropis*, *Dilamus*, *Pachypterus*).

Особую группу в восточноафриканской фауне образуют близкие, большей частью монотипические роды, приуроченные к морским побережьям (*Raynalius* из Сенегала, *Ammidium* из Анголы, *Freyula*, *Corinta*, *Cornopterus* и *Falsammidium* с восточного побережья Африки).

Западноафриканская подобласть имеет довольно бедную фауну *Opatrinae*, что обусловлено однородностью экологических условий, свойственных влажным экваториальным лесам. Влажные леса населяют представители немногих примитивных родов, имеющих в Африке транстропические ареалы (*Opatrinus* и *Heterotarsus*). Особенно беден эндемичными формами бассейн Конго, откуда неизвестно ни одного эндемичного рода. На западе подобласти в экваториальных лесах обитают виды, относящиеся к родам *Monodius*, *Ectateus*, *Selinus*. На юге связь с экваториальными лесами сохраняет род *Angolositus*.

Фауна *Opatrinae* Мадагаскарской подобласти вследствие островного положения сильно обеднена. Всего здесь обитает 36 видов, относящихся к 17 родам. Высокий процент эндемичных видов (90) и низкий процент эндемичных родов (47) обусловлены тем, что в формировании мадагаскарской фауны основную роль играли роды, обладающие большой способностью расселяться через водные преграды благодаря крылатости (*Leichenium*, *Anemia*, *Opatrinus*, *Mesomorphus*, *Gonoccephalum*) или обитающие в прибрежной полосе тропических морей (*Heterocheira*, *Diphyrrhynchus*, *Caedius*). Эндемичные роды (всего 8) принадлежат трибе *Opatrini*. Характерно отсутствие в фауне представителей эндемичных африканских триб и подтриб.

Неарктическая область обладает своеобразной и высоко эндемичной фауной. Из 32 родов, представленных в фауне области, 25 эндемичны для нее. Почти все виды, встречающиеся в области, являются ее эндемиками. Североамериканские *Opatrinae* сконцентрированы преимущественно в умеренно засушливых и пустынных частях Сонорской подобласти. В западных районах сонорская фауна проникает далеко на север в пределы Канадской подобласти, не имеющей самостоятельной фауны *Opatrinae*. На юге Сонорская подобласть охватывает Мексиканское нагорье. В области низинных тропических лесов Центральной Америки фауна *Opatrinae* резко беднеет.

Неарктическая фауна развивалась очень изолированно. Если фауны аридных областей Евразии и Африки почти постоянно сохраняли возможности для обмена, то североамериканская ксерофильная фауна с плио-

цена была полностью изолирована. По-видимому, только род *Opatrinus*, представляющий в Америке трибу *Platynotini*, является общим для тропической и субтропической фауны Старого и Нового Света. Будучи умеренно ксерофильным, этот род мог распространиться в Северной и Южной Америке в период, когда существовала связь Европы и Северной Америки через северную Атлантику. В дальнейшем границы ареала рода как на западе, так и на востоке переместились к югу. Однако в Северной Америке отступление было менее значительным и представители рода удержались и в умеренном поясе, обитая местами севернее 40-й (Коннектикут) и даже 47-й параллели (Сиэтл). В Африке по долине Нила род *Opatrinus* достигает лишь 30° с. ш. Большой интерес представляет нахождение на западном побережье США (Вашингтон, Калифорния) представителя трибы *Melanimini*, описанного как *Anemia californica* Horn.

Своеобразие сонорской фауны подчеркивается наличием эндемичных триб *Coniontini* (10 родов со 146 видами) и *Coelini* (3 рода с 9 видами). Эти трибы входят в сильно изолированный комплекс триб, свойственный только фауне Нового Света. Ареал трибы *Coniontini* ограничен западными районами Сонорской подобласти на восток до Техаса, Канзаса, Монтаны и Британской Колумбии. Более половины видов этой трибы относятся к роду *Coniontis*. Представители трибы *Coelini* обитают на крайнем западе подобласти.

Центральноамериканская триба *Branchini*, связанная родством с *Coniontini* и *Coelini*, проникает лишь в южные районы Сонорской подобласти, где представлена 1 видом рода *Branchus*.

Всесветно распространенная триба *Opatrini* в сонорской фауне представлена 16 родами и 104 видами. Почти все виды и 12 родов этой трибы эндемичны для подобласти (преимущественно для ее юго-запада). По количеству видов триба *Opatrini* в Северной Америке уступает комплексу специфических американских триб (*Coniontini*, *Coelini*, *Branchini*). Необходимо отметить, что около половины видов североамериканских *Opatrini* относятся к роду *Blapstinus*, широко распространенному в Центральной и Южной Америке.

Восток Сонорской подобласти значительно беднее запада в отношении состава фауны *Opatrini*.

Неотропическая область почти не уступает Неарктической по разнообразию фауны *Opatrinae*. Всего в фауне области представлено 257 видов, относящихся к 30 родам. Из этого числа 25 родов и почти все виды эндемичны для области. Все неэндемичные роды общи с Сонорской подобластью. Род *Opatrinus* в неотропической фауне представлен 10 видами, т. е. значительно богаче, чем в Северной Америке. Разнообразие природных условий способствовало значительной дифференциации фауны *Opatrinae*, особенно в обширных засушливых районах Чилийско-Патагонской подобласти.

В Чилийско-Патагонской подобласти сосредоточено более половины (60%) видов, обитающих в Неотропической области. Своеобразие фауны этой подобласти подчеркивается не только почти полным видовым эндемизмом, но и наличием в ее составе двух эндемичных триб — *Physogasterini* и *Praocini*. Ареал трибы *Physogasterini* простирается узкой полосой вдоль западного побережья Южной Америки от Перу до средней части Чили, занимая район пустынь и полупустынь. Представители рода *Philorea* (13 видов) сконцентрированы в северной (тропической) части ареала трибы, а представители родов *Pimelosomus* (1 вид), *Physo-*

*gaster* (7 видов) и *Entomochilus* (10 видов) — в южной части. Триба *Praocini* содержит 8 родов со 108 видами. Большая часть видов из этой трибы входит в состав рода *Praocis* (88 видов). Другие группы *Opatrinae* играют небольшую роль в фауне Чилийско-Патагонской подобласти. Всесветный род *Opatrinus* здесь имеет 4 вида, а общеамериканский *Blapstinus* — только 6 видов.

Центральноамериканская подобласть характеризуется низким родовым эндемизмом (эндемичны 4 рода из 10). Некоторое своеобразие фауне придает почти эндемичная триба *Branchini*, содержащая 3 рода с 5 видами. Более половины видов (20) относится к роду *Blapstinus*.

Островная фауна Антильской подобласти содержит 27 видов, относящихся к 8 родам. Эндемичные роды невелики по объему (*Platylus* и *Coenophorus* — по 1 виду и *Selio* — 2 вида). Большая часть видов принадлежит бразильско-антильскому роду *Diastolinus* (11 видов) и общеамериканскому *Blapstinus* (9 видов).

Фауна Бразильской подобласти имеет сходную структуру с фауной Антильской подобласти. Эндемичные трибы в фауне отсутствуют. Господствующее положение занимают роды *Diastolinus* (8 видов), *Blapstinus* (17 видов) и *Trichoton* (5 видов). Последний род не представлен в фауне Антильской подобласти, но проникает в Центральную Америку. Кроме того, бразильская фауна включает 3 эндемичных рода (*Pedonoeces* — 7 видов, *Ctesicles* — 2 вида, *Ostorius* — 1 вид), а также 6 видов всеветного рода *Opatrinus* и 2 вида общеамериканского рода *Ammodonus*.

Фауна *Opatrinae* СССР включает более 140 видов, относящихся к 36 родам. Основные ее особенности были охарактеризованы в разделах, посвященных анализу фауны Палеарктической области.

В связи с этим при рассмотрении фауны *Opatrinae* СССР можно ограничиться сравнением разнообразия видового и родового состава фаун таких крупных регионов, как Средняя Азия и Казахстан, Кавказ, Южная Сибирь и Дальний Восток.

В Средней Азии и Казахстане (без его северной части) обитает более 90 видов *Opatrinae*, принадлежащих к 25 родам. Наиболее богато представлены роды *Penthicus* (более 20 видов), *Cabirutus* (14 видов), *Dissonomus* (8 видов), *Gonoccephalum* (6 видов).

Фауна Кавказа — 19 родов, включающих около 35 видов — весьма неоднородна по своим фаунистическим связям. Эндемизм обнаруживается только на видовом уровне в родах *Dendarus*, *Colpotus*, *Melanesthes*, причем отдельные роды обычно представлены небольшим числом видов. Средиземноморский элемент в фауне Кавказа представлен видами таких родов, как *Dendarus*, *Pedinus*, *Colpotus*, *Opatrum*, *Ammobius*. Более ксерофильные элементы, особенно характерные для фауны Восточного Закавказья, относятся к родам, наиболее полно представленным в Центральноазиатской подобласти (*Scleropatrum*, *Penthicus*, *Dissonomus*), или родам, связанным своим происхождением с пустынной фауной Средиземноморья (*Anemia*, *Scleron*, *Opatroides*, *Clitobius*, *Pachypterus*). Характерно, что виды, относящиеся к последней группе родов, распространены и в Средней Азии.

Горы Южной Сибири населяют в основном представители родов *Penthicus* (6 видов) и *Melanesthes* (5 видов).

Небогатая фауна юга Дальнего Востока — 6 родов, включающих 8 видов — состоит из представителей родов, свойственных фауне Восточной Азии (*Blindus*) или тяготеющих к тропическим областям Старого Света (*Heterotarsus*, *Mesomorphus*, *Gonoccephalum*, *Caedius*).

## ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Подсемейство *Opatrinae* принадлежит тенебриоидному комплексу семейства *Tenebrionidae*. Наиболее четко представители этого комплекса отличаются от других групп, образующих тентириоидный комплекс, строением груди. У чернотелок тенебриоидного комплекса эпимеры среднегруди своим внутренним краем доходят до средних тазиковых впадин, частично включаясь в образование их наружного края. Вследствие этого по бокам эпимеры разделяют стерниты средне- и заднегруди. Представители тентириоидного комплекса характеризуются тем, что только стерниты груди у них со всех сторон ограничивают средние тазиковые впадины.

Многие группы чернотелок тенебриоидного комплекса сохраняют архаичные особенности строения и примитивные черты экологических связей. Подсемейство *Opatrinae* выделяется в этом комплексе как группа, далеко зашедшая по пути приспособления к жизни в условиях дефицита влаги.

Общее направление эволюции *Opatrinae* наметилось еще до того, как от него отделились подсемейства *Blaptinae* и *Platyscelinae*. Оба подсемейства близки к *Opatrinae*, но четко очерчены. Возникнув в Азии, подсемейство *Blaptinae* проникло в Северную Америку, где сейчас представлено особой трибой *Eleodini*. *Eleodini* в Северной Америке и *Blaptini* и *Platyscelinae* в Евразии являются характерными элементами умеренной зоны северного полушария. Предками *Blaptinae* были формы, близкие к современным лесным *Platynotini*.

Более стенотопные *Platyscelinae* интенсивно радиировали в горных областях Азии. Вопреки распространенному мнению, *Platyscelinae* не являются переходной группой от *Opatrinae* к *Blaptinae*. Клипеальная мембрана у *Platyscelinae* прикрепляется к переднему краю наличника и поэтому расположена открыто, что не характерно для *Opatrinae* и *Blaptinae*, но нередко встречается у групп, не приспособленных или слабо приспособленных к жизни в аридных условиях (*Helopini*, *Diaperini*). Копулятивному аппарату самцов у *Platyscelinae* свойственны прогрессивные черты строения, сближающие эту группу с *Blaptinae* (слияние парамер, увеличение относительных размеров базальной части тегмена эдеагуса). Обособление *Platyscelinae* от общего ствола, судя по строению гениталий самца и положению клипеальной мембраны, произошло почти одновременно с разделением азиатских *Blaptini* на две ветви — подтрибы *Blaptina* и *Gnaptorina*. Следует отметить, что многие *Gnaptorina* сохранили различия в строении ног самцов и самок, что сближает их с *Platyscelinae* и *Opatrinae*. Однако строение субментальной мышцы прементума (наличие двух пучков этой мышцы) не оставляет сомнений в принадлежности подтрибы *Gnaptorina* к трибе *Blaptini*. Экологически *Platyscelinae* замещают *Opatrinae* в верхнем, более холодном, поясе гор.

Глубокая морфологическая и экологическая дифференциация подсемейства *Opatrinae* обусловлена существованием древних фаун, приуроченных к различным типам ландшафтов. Первичным источником формирования различных экологических фаун были группы *Opatrinae*, свойственные сухим разреженным лесам, которые, в сущности, были важнейшим экологическим фактором, обусловившим возникновение самой группы *Opatrinae* из мезофильных лесных элементов.

Умеренно ксерофильные формы *Opatrinae*, приуроченные к пространствам с разреженной древесной и кустарниковой растительностью, в противоположность обитателям пустынь и полупустынь обладают большим

набором примитивных особенностей внутреннего и наружного строения. Так, для их наружного строения характерен резкий половой диморфизм. Самцы в большинстве случаев имеют расширенные передние и нередко средние лапки, голени и бедра у них несут волосяные щетки, зубцы и выросты. Реже вторичные половые признаки бывают выражены в строении усиков. Наряду с этим строение копулятивного аппарата самцов отличается сложностью. Эдеагус, кроме хорошо развитого тегмена и срединного склерита, снабжен одной или несколькими парами особых склеритов (лациний), связанных с основанием срединного склерита. *Platynotini*, *Litoborini*, *Loensini*, *Pythiopini*, *Dendarini* и *Pedinini* относятся к группе *Opatrinae*, в эдеагусе которых развиты лацинии. *Oncotini* также примыкают к этой группе, хотя их эдеагус и утратил лацинии.

В последние эпохи наиболее важным моментом в эволюции *Opatrinae* было освоение новой арены жизни на обширных пространствах формировавшихся пустынь и полупустынь. Приспособление к более суровым условиям жизни существенно отразилось на всем облике *Opatrinae*. Общей чертой групп, тяготеющих к аридным зонам, является исчезновение различий между полами в строении ног, упрощение структуры копулятивного аппарата самцов. Наибольшего прогресса в этом направлении эволюции достигли *Opatrini*, *Pachypterini*, *Melanimini* и *Dissonomini*. У представителей этих триб самцы и самки имеют сходно устроенные ноги, срединный склерит эдеагуса утратил лацинии. Немногие *Opatrini* еще сохраняют вторичные половые признаки (например, расширенные лапки у самцов некоторых видов *Mesomorphus*, а также у самцов всех видов рода *Dilamus*), еще реже в эдеагусе обнаруживаются структуры, сходные по положению с лациниями (некоторые виды *Gonocerphalum*). Причины упрощения копулятивного аппарата самцов у отмеченных групп *Opatrinae* не ясны, но связь этого явления с экологическими факторами не вызывает сомнения.

Аридные и полуаридные зоны, существовавшие в пределах древнего Средиземья, были областью формирования важнейших родов, относящихся к трибам *Opatrini*, *Pachypterini* и *Melanimini*. Отсюда *Opatrini* и *Melanimini* распространились в Австралию, на крайний юг Африки и в Америку. Западная часть древнего Средиземья была областью наиболее интенсивной родовой и видовой дифференциации упомянутых триб. Такие группы, как подтриба *Sclerina* и *Opatrina*, до настоящего времени сохраняют в своем географическом распределении наиболее определенное тяготение к западной части древнего Средиземья.

На одном из ранних этапов развития трибы *Opatrini* от нее отделилась своеобразная ветвь обитателей берегов морей. В настоящее время эта группа объединяет около 20 родов (центральные из них — *Caedius* и *Clitobius*), распространенных от западных берегов Африки до Австралии и юга Курильских островов (*Caedius*). С развитием песчаных пустынь в Сахаре и Средней Азии некоторые элементы фауны прибрежных песчаных дюн адаптировались к жизни в континентальных условиях, образовав здесь особые роды (*Adavius*, *Psammestus* и др.).

## КЛАССИФИКАЦИЯ

Вопросы естественной классификации *Opatrinae* запутаны и сложны. До начала 40-х годов нынешнего столетия весь многообразный комплекс *Opatrinae* делился на две трибы — *Pedinini* и *Opatrini*. В основу этого деления было положено строение передних лапок самцов: у *Pedinini* самцы имеют расширенные членики передних лапок, у *Opatrini* лапки

у обоих полов узкие. Искусственность этой системы очевидна, поскольку известны многочисленные примеры, когда не все виды даже одного рода имеют сходные различия между самцами и самками.

Различные системы (Solier, 1834; Lacordaire, 1859; Leconte, 1862; Seidlitz, 1893; Reitter, 1938) в основном касались ранга низших таксономических единиц, вносили усовершенствования по отдельным спорным вопросам, отчленяли неродственные или далекие группы. Зейдлиц (Seidlitz, 1893) выделил внутри *Pedinini* подтрибу *Platyscelina*, которую позже Рейттер (Reitter, 1904) рассматривал как особую трибу, более близкую к *Blaptini*, чем к *Pedinini*. Монография Рейттера (Reitter, 1904) в наиболее полном виде обобщила результаты разработки системы *Opatrinae* в XIX столетии.

Триба *Pedinini* в схеме Рейттера имела два подразделения — подтрибы *Pedinina* и *Dendarina*; триба *Opatrini* состояла из 5 подтриб — *Phylacina* (*Bioplanina*), *Sclerina*, *Melanimonina*, *Opatrina* и *Leichenina*. Этой же схемы придерживался и Рейхардт (1936), опубликовавший ревизию палеарктических *Opatrinae*.

Новый подход к классификации *Opatrinae* наметился лишь после того, как для ее разработки стали шире привлекать признаки строения полового аппарата самцов. В 1937 г. Эспаньол (Espeñol) опубликовал результаты исследования строения гениталий самцов у видов подрода *Dendarus* s. str. Здесь же им был сделан вывод, что роды *Dendarus*, *Iso-cerus* и *Heliopathes* из *Pedinini* и роды *Bioplanes* и *Micrositus*, относимые ранее к *Opatrini*, образуют естественную группу в трибе *Pedinini*. В дальнейшем этот же автор (Espeñol, 1945) исследовал гениталии самцов представителей наиболее важных палеарктических родов подсемейства *Opatrinae* в широком смысле. Предложенная им новая система палеарктических *Opatrinae* почти полностью была основана на признаках строения гениталий самцов. Согласно схеме Эспаньола, триба *Opatrini* характеризовалась отсутствием лациний срединного склерита эдегуса и в этом отношении противостояла трибам *Litoborini*, *Pedinini* и *Dendarini*. Последние 3 трибы Эспаньол разделил на основании степени слитости вершинной и базальной частей тегмена эдегуса и соотношения размеров этих частей. Состав трибы *Pedinini* был ограничен 3 палеарктическими родами (*Pedinus*, *Colpotus*, *Cabirutus*). Триба *Litoborina* объединила большинство родов прежней подтрибы *Bioplanina*, за исключением родов *Bioplanes* и *Micrositus*, которые, как уже указывалось, были включены в трибу *Dendarini*. Роды *Dilamus*, *Pseudolamus* и *Pachypterus*, включавшиеся раньше в трибу *Pedinini* на основании строения лапок самцов, были помещены Эспаньолом в трибу *Opatrini*.

Система Эспаньола была создана на основании изучения палеарктических групп *Opatrinae*. Распространение ее принципов на мировую фауну представляет сложную задачу, так как требует изучения гениталий самцов большого числа видов.

Работы Коха (Koch, 1951, 1956) по *Opatrinae* Южной Африки и Конго восполнили этот пробел фактически для всего Африканского континента. На базе системы Эспаньола Кох построил более широкую систему с привлечением для ее обоснования комплекса признаков как наружного, так и внутреннего строения. В частности, им обращено внимание на строение поверхности горла, образующего у *Oncotini* и *Platynotini* стридуляционный орган. В строении гениталий самцов Кох большое систематическое значение придал форме и положению промежуточного склерита, расположенного у некоторых *Opatrinae* (*Opatrini*, *Heterotarsini*, *Heterocheirini*) в основании парамер. У *Opatrini* и *Heterotarsini* этот склерит



расположен только дорсально, что дает основание ставить эти трибы в системе рядом. Форма этого склерита у *Heterocheirini* очень своеобразна и свидетельствует о более отдаленном родстве как с *Opatrini*, так и с *Heterotarsini*.

Строение гениталий самцов подтвердило самостоятельность и большое своеобразие триб *Melanimini* и *Leichenini*, включавшихся раньше в трибу *Opatrini* как подтрибы. Вопрос о родственных связях этих триб в подсемействе *Opatrinae* остался открытым.

Исключительный интерес для понимания взаимоотношений средиземноморской и эфиопской фаун представляет установленный Кохом факт наличия родственных групп, принадлежащих одной трибе, в Северной и Южной Африке. В частности, южноафриканская подтриба *Zadenina* была сближена Кохом со средиземноморскими подтрибами *Litoborina* и *Melambina* (*Litoborini*). Средиземноморскую часть ареала трибы *Litoborini* Кох рассматривает как реликтовую, сохранившуюся после разрыва в области Сахары единого общеафриканского ареала. Следует отметить, что *Litoborini* определенно тяготеют к ландшафтам средиземноморского типа и поэтому являются процветающими группами на крайнем юге и на крайнем северо-западе Африки. Тропическая Африка, по-видимому, никогда не имела богатой фауны *Litoborini*, но для расселения через экваториальные районы существовали относительно благоприятные периоды, о которых свидетельствуют изолированные участки ареала этой трибы в Центральной Африке. Появление североафриканских пустынь ограничило распространение *Litoborini* в африканской части Средиземноморья, поскольку эта триба, как и ряд других типичных средиземноморских групп (*Dendarini*, *Pedinini*), не дала ксерофильной ветви (за исключением монотипического рода *Bermejoina* из Западной Сахары).

Триба *Loensini*, установленная Кохом для рода *Loensus* из Центральной Африки, близка к *Litoborini*, что также подтверждает существование древних фаунистических связей между севером и югом Африки, через ее экваториальные районы. Характерной особенностью *Litoborini* и *Loensini* является полное слияние базальной и вершинной частей тегмена эдеагуса, что наблюдается также и у *Leichenini*. Однако эта черта сходства скорее возникла у обеих групп независимо. *Leichenini* — древние специфические обитатели песчаных почв, у которых, как и у других неродственных псаммофильных групп, очень далеко зашел процесс преобразования копулятивного аппарата (например, также у *Melanimini*). Наличие в эдеагусе *Leichenini* лациний срединного склерита дает основание ставить эту трибу рядом с *Litoborini*, *Dendarini*, *Pedinini* и др., а не с *Opatrini* и *Heterotarsini*. Особенности экологии *Leichenini* (отсутствие в пустынях) также склоняет к этому выводу.

Средиземноморские трибы *Dendarini* и *Pedinini* не обнаруживают очень близких родственных связей в эфиопской фауне, хотя и берут начало от ствола, общего с распространенными в Африке *Platynotini*, *Litoborini*, *Loensini*. Кроме того, небольшая триба *Pythiopini*, представленная на юго-западе Африки 2 родами, по некоторым признакам может быть сближена с *Pedinini* (наличие 2 торчащих щетинок на стерните переднегруди) или с *Dendarini* (сильное развитие отростка 1-го стернита брюшка). Строение ложных эпилевр и форма глаз также позволяют сближать эти 3 трибы.

В своих выводах Кох опирался на данные, полученные на основании изучения африканской фауны. Систематика некоторых широко распространенных триб осталась недоработанной. В частности, это относится к трибе *Opatrini*, охватывающей почти половину видов и родов подсемейства *Opatrinae*. Если подтрибы *Stenolamina*, *Stizopina*, *Emmallina*

и *Sclerina* представляют четко очерченные группы, то подтриба *Opatrina*, включающая более 90% видов и почти такой же процент родов трибы *Opatrini*, оказалась сборной.

Эспаньол (Español, 1958), вновь обратившийся к вопросам системы *Opatrinae* уже после выхода упомянутых работ Коха, не смог на базе принципов, созданных им самим и развитых Кохом, заметно продвинуть разработку системы подтрибы *Opatrina*.

Дополнительные данные, видимо, могли быть получены на основании изучения гениталий самцов и генитальных сегментов обоих полов в целом, а также строения ротового аппарата и внутренних органов.

Исследование генитального сегмента у самцов целого ряда видов *Dissonomus* и *Aphaleria* показало, что оба рода занимают весьма обособленное положение в системе *Opatrinae*. У обоих родов 9-й стернит брюшка сильно уклоняется по строению склеритов от того, что свойственно другим группам *Opatrinae*. К этому же необходимо добавить своеобразное строение самих гениталий, более сходное с таковым *Platyscelinae* или *Blaptinae*, а также строение метэндостернита (рис. 45). Все эти особенности дают основание рассматривать оба рода как представителей самостоятельной трибы *Dissonomini*, trib. n.

Триба *Pachypterini*, trib. n., установленная для родов *Pachypterus* и *Pseudolamus*, ближе всего стоит к *Opatrini*, хотя и резко отклоняется от нее строением тегмена эдеагуса, лишено промежуточного склерита, и генитального сегмента самки.

Очень поверхностная изученность представителей подтрибы *Opatrina* Индо-Малайской, Австралийской, Неарктической и Неотропической областей затрудняет выделение внутри нее родовых группировок, поскольку неясен их объем. Поэтому выделяемые ниже группы следует рассматривать пока только как особые направления эволюции.

Род *Gonoccephalum* является центральным в самой обширной группе, включающей роды, для которых характерен прямо обрубленный или широко закругленный на вершине отросток 1-го стернита брюшка. В тропических и субтропических областях господствует фауна, менее специализированная, чем в пустынях и полупустынях, а также в горах Центрально-азиатской подобласти (*Penthicus*, *Melanesthes* и др.). Менее специализированные роды (*Gonoccephalum*, *Mesomorphus*) обладают большой способностью к расселению.

Вторая группа родов характеризуется угловидной формой отростка 1-го стернита брюшка. Эволюция этой группы, включающей роды *Clitobius*, *Caedius*, *Brachyesthes* и др., вначале определилась связью с прибрежными, а затем и континентальными песками.

Род *Dilamus*, хотя он и не может быть отделен от остальных *Opatrina* по строению гениталий или метэндостернита, очень своеобразен и безусловно представляет самостоятельную линию развития. Особенно выделяется этот род уплощенной формой тела, хорошо развитыми висками, особым типом жилкования крыльев, строением ног. Габитуально род *Dilamus* сходен с южноафриканским родом *Stenolamus*, с которым его сближает также строение ног самца, хорошо развитые виски.

Специальный интерес представляет родовой состав трибы *Melanimini*. Кроме родов *Melanimon* и *Anemia*, Рейттер (Reitter, 1904) включил в установленную им подтрибу *Melanimonina* роды *Cnemeplatia* и *Psilachnopus* на основании строения у них ложных эпиплевр. Строение ротового аппарата и метэндостернита свидетельствует о бесспорной принадлежности родов *Melanimon*, *Dolamara* и *Anemia* к подсемейству *Opatrinae*. Для всех 3 родов характерен далеко зашедший процесс упрощения копуля-

тивного аппарата самца, своеобразный тип жилкования (задняя кубитальная жилка присоединяется к передней кубитальной непосредственно своим основанием, поперечные жилки между ними отсутствуют). Но еще Чики (Csiki, 1953) отметил, что род *Cnemeplatia* принадлежит к тентириоидной группе подсемейств, поскольку стерниты средне- и заднегруди у этого рода замыкают средние тазиковые впадины без участия эпимер.

Исследование ротового аппарата *Cnemeplatia* показало, что этот род никаких близких связей с *Opatrinae* не имеет, но может быть поставлен рядом с подсемейством *Lachnogyinae*. *C. atropos* Costa имеет тонкие острые мандибулы, тонкие саблевидные отростки торм, что характерно для *Lachnogyinae* и *Stenosinae*, но совершенно несвойственно *Opatrinae*. Нижние челюсти и нижняя губа покрыты плоскими длинными щетинками, характерными для *Lachnogyinae*. Передние голени *Cnemeplatia*, а также всех примыкающих родов имеют длинные шпоры, что также не встречается у *Opatrinae* (кроме американских псаммофильных *Coelini*). Таким образом, роды *Cnemeplatia*, *Philhammus*, *Lepidocnemeplatia*, *Alaudes* принадлежат к особой трибе *Cnemeplatini* Csiki, 1953, входящей в подсемейство *Lachnogyinae*.

Строение груди исключает также сближение рода *Idisia* с какими-либо группами *Opatrinae*. Род *Idisia*, имеющий такое же строение средне- и заднегруди, как чернотелки тентириоидного комплекса, уклоняется по ряду признаков от семейства *Tenebrionidae*. В частности, передние тазиковые впадины у *Idisia* не замкнуты, шпоры нерезко отличаются от других шиповидных придатков, что скорее всего является результатом экологической специализации. Копулятивный аппарат самца очень своеобразен, поскольку пенис расположен открыто на полностью сросшихся парамерах. Ротовой аппарат устроен сходно с таковым *Cnemeplatia*, что и указывает на положение этого рода в системе чернотелок рядом с подсемейством *Lachnogyinae*.

Эндемичные трибы Нового Света (*Physogasterini*, *Praocini*, *Branchini*, *Coniontini*, *Coelini*) образуют очень обособленный комплекс внутри подсемейства *Opatrinae*.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алейникова М. М. и Н. М. Утробина. 1964. Фауна чернотелок (*Tenebrionidae*) и их размещение в Среднем Поволжье. Почвенная фауна Среднего Поволжья : 52—66.
- Богачев А. В. и О. Л. Крыжановский. 1960. Новые и малоизвестные виды чернотелок (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*) из западной Туркмении. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXVII : 264—275.
- Бызова Ю. Б. и С. И. Келейникова. 1964. Семейство *Tenebrionidae* — чернотелки. В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. Изд. «Наука», М. : 463—496.
- Волгин В. И. 1951. Значение крыловых структур в систематике жуков-чернотелок (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*). Автореф. дисс. Зоол. инст. АН СССР : 1—11.
- Добровольский Б. В., А. В. Пономаренко. 1965. Химическая борьба с вредными насекомыми в почве. Изд. Моск. унив. : 1—130.
- Знаменский А. В. 1926. Насекомые, вредящие полеводству. Часть 1. Вредители зерновых злаков. Тр. Полтавск. с.-х. опытн. ст., Энтомол. отдел., 50 : 1—296.
- Келейникова С. И. 1961. К познанию личинок подсемейства *Opatrinae* (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*) Западного Казахстана. Сб. тр. Зоол. музея МГУ, VIII : 159—164.
- Келейникова С. И. 1966. Описания личинок некоторых палеарктических родов жуков-чернотелок трибы *Pedinini* (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*). Энтомол. обзор., XLV, 3 : 589—598.
- [Криницкий И.] Krynicky I. 1832. Enumeratio Coleopterorum Rossiae meridionalis et praecipue in Universitatis Caesariae Charkoviensis circulo obve-

- nientium quae annorum 1827—1831 spatio observavit. Bull. Soc. Impér. Natur. Moscou, IV : 65—179.
- Л и н д е м а н К. Э. 1888. Насекомые вредители табака в Бессарабии. Bull. Soc. Nat. Mosc. (n. s.), II, 2 : 54—56.
- М е д в е д е в Г. С. 1958. Материалы по фауне и стациальному распределению чернотелок (*Coleoptera, Tenebrionidae*) Бадхыза. Изв. АН Туркм. ССР, 5 : 60—68.
- М е д в е д е в Г. С. 1959. Род *Aphaleria* Rtt. (*Coleoptera, Tenebrionidae*) и его положение в системе. Энтотомол. обзор., XXXVIII, 1 : 219—222.
- М е д в е д е в Г. С. 1964. Новые формы чернотелок (*Coleoptera, Tenebrionidae*) из Средней Азии. Энтотомол. обзор., XLIII, 3 : 651—661.
- М е д в е д е в Г. С. 1965. Типы адаптаций строения ног пустынных чернотелок (*Coleoptera, Tenebrionidae*). Энтотомол. обзор., XLIV, 4 : 803—826.
- М е д в е д е в Г. С. 1968. Новый вид рода *Pseudoblaps* Guérin (*Coleoptera, Tenebrionidae*) из Ирана. Энтотомол. обзор., XLVII : 178—180.
- Н е п е с о в а М. Г. 1965. Биология хлопковой чернотелки — *Opatroides punctulatus* Brullé (*Coleoptera, Tenebrionidae*) и описание ее личинки. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол., 2 : 57—63.
- О г л о б л и н Д. А. и А. Н. К о л о б о в а. 1927. Жуки-чернотелки (*Tenebrionidae*) и их личинки, вредящие полеводству. Тр. Полтавск. с.-х. опытн. ст. : 1—60.
- Р е й х а р д т А. Н. 1936а. Жуки-чернотелки трибы *Opatrini* Палеарктической области. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР, 19 : 1—224.
- Р е й х а р д т А. Н. 1936б. Обзор видов рода *Pedinus* Latr. СССР и Дальнего Востока (*Coleoptera, Tenebrionidae*). Тр. Зоол. инст. АН СССР, III : 669—692.
- Р с й х а р д т А. Н. 1937. Определительная таблица видов рода *Pedinus* Latr. СССР и Дальнего Востока (*Coleoptera, Tenebrionidae*). Тр. Зоол. инст. АН СССР, IV : 743—747.
- С а м е д о в Н. Г. 1963. Фауна и биология жуков, вредящих сельскохозяйственным культурам в Азербайджане. Баку : 1—384.
- С к о п и н Н. Г. 1961а. Материалы по фауне и экологии чернотелок (*Coleoptera, Tenebrionidae*) Юго-Восточного Казахстана. Тр. Н.-иссл. инст. защ. раст. Казахск. ССР, VI : 172—208.
- [С к о п и н Н. Г.] S k o p i n N. G. 1961б. Neue Tenebrioniden (*Coleoptera*) aus Zentralasien II, nebst einigen systematischen sowie synonymischen Bemerkungen. Ann. Histor.-Natur. Musei Hungarici, 53 : 381—406.
- С к о п и н Н. Г. 1964. Материалы по фауне чернотелок (*Coleoptera, Tenebrionidae*) Мангышлака и северо-западного Устюрта. Тр. Н.-иссл. инст. защ. раст. Казахск. ССР, VIII : 272—297.
- [С к о п и н Н. Г.] N. G. S k o p i n. 1966. Neue Tenebrioniden (*Coleoptera*) aus Zentralasien IV., nebst einigen systematischen sowie synonymischen Bemerkungen. Ann. Hist.-Natur. Musei Nation. Hungarici, 58 : 325—342.
- Т о к г а е в Т. 1959. Материалы к фауне чернотелок (*Tenebrionidae*) Туркмении. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Туркм. ССР, IV : 54—63.
- Щ е л к а н о в ц е в Я. П. 1927. Кукурузный медляк на свекловичных плантациях Воронежской губернии летом 1925 г. Защ. раст. от вред., IV, 2 : 219—222.
- A h r e n s A. 1814. Fauna Insectorum Europae. Halle, 2.
- A m o r e - F r a c a s s i A. 1907. Gen. *Colpotus* Muls. et Rey. Tavola sinottica e descrizione delle specie appartenenti alla fauna europea, caucasica e circummediterranea. Natur. Sicil., XIX, 8—9 : 177—199.
- A n d r e s A. 1926. *Mesomorphus murinus* (*Tenebrion. Col.*) ein Rebschädling in Aegypten. Anzeig. Schädlingsk., II, 11 : 149—150.
- A n t o i n e M. 1941. Notes d'entomologie marocaine (XXIIe note). Les *Litoborinae* du Maroc (*Col. Teneb.*). Bull. Soc. Sci. Natur. Maroc, XXI : 19—52.
- A n t o i n e M. 1942. Notes d'entomologie marocaine. XXXII. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire, Algiers, 33 : 19—30.
- A r d o i n P. 1965. Les espèces africaines du genre *Pachypterus* H. Lucas (*Col. Tenebrionidae*). Bull. Soc. Entom. France, 70, 5 et 6 : 124—134.
- A r d o i n P. 1966. Nouvelles espèces africaines du genre *Pachypterus* Lucas (*Tenebrionidae—Coleoptera*). Entom. Arb. Mus. Frey, 17 : 333—337.
- B a u d i F. 1875а. Catalogo dei Tenebrioniti della fauna europea e circummediterranea appartenenti alle collezioni del Museo Civico di Genova. Parte seconda. Ann. Mus. Civico Stor. Natur. Genova, VII : 684—703.
- B a u d i F. 1875b. Coleotteri Tenebrioniti delle collezioni Italiane. Bull. Soc. Entom. Italiana, VII : 137—165.

- B a u d i F. 1876. Europaeae et circummediterraneae faunae Tenebrionidum specierum. Deutsch. Entom. Zeitschr., XX : 225—267.
- B a u d i F. 1877. Coleotteri Tenebrioniti delle collezioni Italiane. Bull. Soc. Entom. Italiana, IX : 93—142.
- B l a c k b r u n T. 1907. Further notes on Australian *Coleoptera* with descriptions of new genera and species, XXXVII. South Austral. Proc. Royl. Soc., 31 : 231—299.
- B l a i r K. G. 1928. *Heteromera, Bostrychoidea, Malacodermata* and *Buprestidae*. Insects of Samoa. London. Brit. Mus. (Nat. Hist.), 4, 2 : 67—109.
- B r a n c s i k C. 1899. Aliquot *Coleoptera* nova Russiae asiaticae. Jahresheft Naturwiss. Vereine Trencsiner Comitatus, XXI—XXII : 97—106.
- C a r t e r H. J. 1920. Notes on some Australian *Tenebrionidae*, with descriptions of new species; also of a new genus and species *Buprestidae*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 45 : 222—249.
- C a r t e r H. J. 1922. Australian *Coleoptera*: Notes and new species. II. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 47 : 65—82.
- C h a t a n a y J. 1913. Caractères distinctifs des genres *Mesomorphus* Seidl. et *Gonocephalum* Chevr. Bull. Soc. Entom. France : 114—117.
- C o s t a A. 1847. Descrizione di alcuni Coleotteri. Ann. Accad. Aspir. Nat., 2<sup>a</sup> serie, 1 : 1—144.
- C s i k i E. 1953. Ueber neue und bekannte Coleopteren aus Ungarn und angränzenden Ländern. Ann. Hist.-Nat. Mus. Hungarici (N. S.), 3 : 115—135.
- D e s b r o c h e r s d e s L o g e s J. 1881. Insectes Coléoptères du nord de l'Afrique nouveaux ou peu connus (1. mémoire. Tenebrionides). Bull. Acad. Hippone, 16 : 51—168.
- D e s b r o c h e r s d e s L o g e s J. 1901. Faunule des Coléoptères de la France et de la Corse. *Tenebrionidae*. Frelon, X : 37—96.
- E s p a ñ o l F. 1937. Assaig monografic del subgenre *Dendarus* s. str. Treballs Mus. Cienc. Nat. Barcelona, XI : 1—89.
- E s p a ñ o l F. 1944. Nuevos datos para el conocimiento de los Tenebrionidós (*Col.*) del Sáhara Español. Eos, XX, 1—2 : 7—30.
- E s p a ñ o l F. 1945a. Nuevos comentarios sistematicos sobre la subfamilia *Opatrinae* Reitt. con la descripcion de un nuevo representante del Sáhara Español (*Col. Tenebrionidae*). Eos, XX, 3—4 : 213—232, lam. XII—XVII.
- E s p a ñ o l F. 1945b. Revision de los *Phylan* ibéricos (*Col. Tenebrionidae*). Eos, XXI, 3—4 : 297—357.
- E s p a ñ o l F. 1953. Los *Colpotus* del Mediterraneo Occidental (*Col. Tenebrionidae*). Eos, XXIX, 2—4 : 123—142.
- E s p a ñ o l F. 1958. Sobre los principales divisiones propuestas por Koch para los *Opatrinae* pan-africanos (*Col. Tenebrionidae*). Eos, XXXIV, 2 : 99—116.
- E v e r t s E. 1925. *Coleoptera* Neerlandica. Nieuwe naamlijst der in Nederland en het omliggend gebied voorkommende schildvleugelige insecten. Zutphen : 1—140.
- F a b r i c i u s J. Ch. 1775. Systema entomologiae, systems insectorum classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. Flensburgi et Lipsiae : 1—832.
- F a i r m a i r e L. 1891. Description de Coleopteres de l'interieur de la Chine (suite, 6<sup>e</sup> partie). Extr. Compt. rend. Soc. Entom. Belg. : 1—19.
- F a i r m a i r e L. 1894. Hétéromères du Bengale. Ann. Soc. Entom. Belg., XXXVIII : 16—43.
- F a i r m a i r e L. 1896. Hétéromères de l'Inde recueillis par M. Andrewes. Ann. Soc. Entom. Belg., 40 : 6—62.
- F a i r m a i r e L. 1897. Description de Coleopteres nouveaux de la Malaisie, de l'Inde et de la Chine. Not. Leyden Mus., XIX : 209—233.
- F a l d e r m a n n F. 1835. Coleopterorum ab illustrissimo Bungio in China boreali, Mongolia et montibus altaicis collectorum, nec non ab illustrissimo Turczaninoffio et Stschukino e provincia Irkutsk missorum illustrationes. Mém. Acad. St.-Péterb. Sav. étr., 2 : 337—464.
- F a l d e r m a n n F. 1837. Fauna entomologica Trans-caucasica. *Coleoptera*, Pars II : 1—433.
- F a u s t J. 1875. Beiträge zur Kenntniss der Käfer des Europäischen und Asiatischen Russlands mit Einschluss der Küsten des Kaspischen Meers. Horae Soc. Entom. Ross., XI : 163—299.
- F i s c h e r d e W a l d h e i m. 1821. Lettre à Pander : 1—15.
- F i s c h e r d e W a l d h e i m. 1823—1824. Entomographia Imperii Rossici. II : XX + 264.
- F r e u d e H. 1952. Beitrag zur Kenntnis der Tenebrionidenfauna Cyperns. Mitteil. Münchn. Entom. Gesellsch., 42 : 117—124.

- G e b i e n H. 1910. *Tenebrionidae*. II. In: W. J u n k et S. S c h e n k l i n g. *Coleopterorum Catalogus*, 18, 22 : 167—354.
- G e b i e n H. 1920. Die Tenebrioniden Westafrikas. *Archiv. für Naturg.*, A, 85, 6 : 1—256.
- G e b i e n H. 1938. Katalog der Tenebrioniden. Teil II. 16. *Pedinini* : 410—445. *Mitteil. Münchn. Entom. Gesellsch.*, XXVIII : 291—314, 397—445.
- G e o r g e R. A. 1930. The discovery of what is passibly the larva of an introduced Tenebrionid, *Leichenum variegatum* Küst. *Proc. Entom. Soc. Washing.*, 32, 7 : 122—124.
- G e r m a r E. F. 1894. Insectorum species novae aut minus cognitae descriptionibus illustratae. *Coleoptera*. Halae : 1—624.
- G u é r i n - M é n e v i l l e F. E. 1829—1838. *Iconographie du règne animal de G. Cuvier*. Paris, 7 : 1—156.
- G u é r i n - M é n e v i l l e F. E. 1834. *Matériaux pour une classification des Mélasomes*. *Magasin Zoologie*, Paris : 1—39.
- H a y a s h i N. 1966. A contribution to the knowledge of the larve of *Tenebrionidae* occurring in Japan (*Coleoptera, Cucujoidea*). *Insecta Matsumurana*, Sapporo, 1 : 41.
- H e y d e n L. 1905. Über das wahre Vaterland einiger *Tenebrionidae* (*Coleopt.*). *Wien. Entom. Zeitung*, XXIV : 154.
- H o r i o n A. 1956. Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer. *Heteromera*. *Entom. Arb. Mus. G. Frey*, V : 1—336.
- J a c q u e l i n d u V a l C. 1859. *Genera des Coléoptères d'Europe*, 3. Paris : 1—500.
- K a s z a b Z. 1938. Beiträge zur Kenntnis der Tenebrioniden-Fauna Kleinasiens. *Folia Entom. Hungarica*, V, 1—4 : 2—7.
- K a s z a b Z. 1939. Zoologische Ergebnisse der ersten (VI—X 1936) und zweiten (V—VIII 1937) Forschungsreise N. Vasvári's in Kleinasien. II. Schwarzkäfer (*Tenebrionidae*). *Mathem. u. Naturwiss. Anz. Ungar. Akad. Wiss.*, LVIII : 581—590.
- K a s z a b Z. 1941. Neue orientalische Tenebrioniden. *Arb. morph. u. taxon. Entom. aus Berlin-Dahlem*, 8, 2 : 118—127.
- K a s z a b Z. 1960. Die Tenebrioniden Afghanistans auf Grund der Ergebnisse der Sammelreise des Herrn J. Klapperich in den Jahren 1952/53 (*Col.*). *Entom. Arb. Mus. Frey*, 11 : 1—179.
- K a s z a b Z. 1961a. Neue Tenebrioniden (*Coleoptera*) aus der Zoologischen Staatssammlung in München. *Mitt. Münchn. Entomol. Gesellsch.*, 51. Jahrg. : 213—230.
- K a s z a b Z. 1961b. Ergebnisse der Deutschen Afghanistan-Expedition 1956 der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe. *Beitr. Naturk. Forsch. SW.-Deutschl.*, XIX, 3 : 235—238.
- K a s z a b Z. 1961c. Zwei neue Tenebrioniden (*Coleoptera*) aus Arabien und Kleinasien. *Abhandl. u. Berichte aus dem Staatl. Museum für Tierk. in Dresden*, 26, 20 : 169—175.
- K a s z a b Z. 1961d. Wissenschaftliche Ergebnisse der von Dr. F. Schmid in Pakistan und in Iran gesammelten Tenebrioniden (*Coleoptera*). *Miscelanea Zoologica*, I, IV. Barcelona : 3—9.
- K a s z a b Z. 1963a. Die paläarktischen und orientalischen Arten der Gattung *Mesomorphus* Seidl. (*Coleoptera, Tenebrionidae*). *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae*, IX, 3—4 : 333—354.
- K a s z a b Z. 1963b. Angaben zur Kenntnis der Tenebrioniden des Tschadsee-Gebietes, nebst einer Revision der afrikanischen *Mesomorphus*-Arten (*Coleoptera*). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, LXVII, 3—4 : 341—387.
- K a s z a b Z. 1963c. Ergebnisse der österreichischen Iran-Expedition 1949/50. X. Fünf neue Tenebrioniden aus Iran. *Anz. der math.-naturw. Klasse der österreich. Akad. der Wiss.*, 5 : 1—8.
- K a s z a b Z. 1964. Über die Tenebrioniden einiger japanischen Inseln (*Coleoptera*). *Entom. Rev. Japan.*, XVI, 2 : 39—49.
- K a s z a b Z. 1965. Österreichische entomologische Expedition nach Persien und Afghanistan. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien.*, 68 : 667—670.
- K a s z a b Z. 1967. *Coleoptera: Tenebrionidae* der Mongolisch-Deutschen biologischen Expedition 1964. *Mitt. Zool. Museum Berlin*, 43, 1 : 3—33.
- K o c h C. 1935. Wissenschaftliche Ergebnisse der entomologischen Expedition Seiner Durchlaucht des Fürsten A. Della Torre e Tasso nach Aegypten und auf die Halbinsel Sinai. VII. *Tenebrionidae*. *Bull. Soc. Roy. Entom. d'Egypte* : 2—111.
- K o c h C. 1936. Neue Tenebrioniden aus dem östlichen Mediterran-Gebiet. *Publ. Mus. Entom. «Petro Rossi», Duino*, 1 : 291—301.
- K o c h C. 1944. Die Tenebrioniden Kretas (*Col.*). *Mitteil. Münchn. Entom. Gesellsch.*, 34, 2 : 255—263.

- K o c h C. 1948. Beitrag zur Kenntnis der Tribus *Litoborini* der Tenebrioniden-Unterfamilie der *Opatrinae*. Eos, XXIV : 403—433.
- K o c h C. 1953. The *Tenebrionidae* of Southern Africa. XXIV. New Portuguese East African species collected by Dr. A. J. Barbosa. Rev. Faculd. Cienc. Lisboa, III : 239—310.
- K o c h C. 1954. Die Tenebrioniden des südlichen Africas. XV. Revision der *Oncotini* nov. trib. *Opatrinae* (= *Psectropini* Kaszab p. p.). Arkiv Zool., 7, 1 : 1—96.
- K o c h C. 1955. The *Tenebrionidae* of Southern Africa. XXV. New, forgotten and palaearctic genera and species of *Opatrinae*. Ann. Transv. Mus., XXII : 419—476.
- K o c h C. 1956. *Tenebrionidae* (Coleoptera, Polyphaga). II. *Opatrinae*. First: *Platynotini*, *Litoborini* and *Loensini*. Exploration du Parc National de l'Upemba, 40 : 1—472.
- K o c h e r L. 1958. Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc. Fasc. VI: Ténébrionides. Trav. l'Inst. Sci. Chérif., Série zool., 12 : 1—185.
- L a c o r d a i r e J. Th. 1859. Genera des Coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes. Histor. Nat. Insect., V : 1—750.
- L a p o r t e d e C a s t e l n a u F. 1840. Histoire naturelle des insectes Coléoptères. Paris, 2 : 1—564.
- L a t r e i l l e C. 1796. Précis des caractères génériques des insectes, disposés dans un ordre naturel. Paris : XIII+201.
- L a t r e i l l e C. 1829. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction l'anatomie comparée, éd. 2, V (suite et fin des insectes) : XXII+556.
- L e c o n t e J. L. 1862. Classification of the *Coleoptera* of North America. Smits. Miscell. Coll. Washington, 3, 3 : XXV+286.
- L e c o n t e J. L. and G. H. H o r n. 1883. Classification of the *Coleoptera* of North America. Smits. Miscell. Coll. Washington, 507 : XXXVIII+567.
- L i n n é C. 1767. Systema Naturae. Ed. XII, Holmiae, 1, 2 : 533—1327.
- L u c a s H. 1849. Histoire naturelle des animaux articulés. Exploration scientifique de l'Algérie. 2. Insectes. Paris : 1—590.
- M a r c u z z i G. y L. R a m p a z z o. 1960. Contributo alla conoscenza delle forme larvali dei Tenebrionidi (*Col. Heteromera*). Eos, XXXVI, 1 : 63—117.
- M a r s e u l S.-A. 1876. Coléoptères du Japon recueillis par M. Georges Lewis. Énumération des Hétéromères avec la description des espèces nouvelles. Ann. Soc. Entom. France, 6 : 93—142.
- M é n é t r i é s E. 1832. Catalogue raisonné des objets de zoologie recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse enterpris par ordre de s. m. l'empereur. Acad. des sciences, St.-Pétersbourg : XXXIII+272.
- M é n é t r i é s E. 1849. Catalogue des insectes recueillis par feu M. Lehmann, avec les descriptions des nouvelles espèces. Coléoptères pentamères. Mém. l'Acad. Impér. Sci. d. St.-Péterb., ser. 6, VI : 217—328.
- M ü l l e r J. 1920. *Tenebrionidae* Dalmatiae. Verhandl. Zool.-botan. Gesellsch. in Wien, LXX, 3—5 : 132—224.
- M u l s a n t E. et Cl. R e y. 1853. Essai d'une division des derniers Mélasomes. Opuscles Entomologiques, IV : 1—242.
- M u l s a n t E. et Cl. R e y. 1854. Essai d'une division des derniers Mélasomes. Opuscles Entomologiques, V : 9—255.
- M u l s a n t E. et Cl. R e y. 1859. Essai d'une division des derniers Mélasomes. Opuscles Entomologiques, X : 1—160.
- P a n z e r G. 1795. Entomologia Germanica exhibens insecta per Germaniam indigena. Norimbergae : 1—370.
- P e r r i s E. 1877. Larves de Coléoptères. Histoire naturelle des Coléoptères de France. Paris : 1—590.
- P i e r r e F. 1958. Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental. Publ. Centre Recher. Sahar., Série biol., Paris, 1 : 1—332.
- R e i c h e L. et F. S a u l c y. 1857. Espèces nouvelles ou peu connues de Coléoptères, recueillies par M. G. de Saulcy membre de l'Institut, dans son voyage en Orient. Ann. Soc. Entom. France, Série III, 5 : 169—276.
- R e i t t e r E. 1887. Neue Coleopteren aus Europa, den angrenzenden Ländern und Sibirien, mit Bemerkungen über bekannte Arten. Deutsch. Entom. Zeitschr., XXXI : 32—528.
- R e i t t e r E. 1889. *Insecta*, a cl. G. N. Potanin in China et in Mongolia novissime lecta. XIII. *Tenebrionidae*. Horae Soc. Entom. Ross., XXIII : 678—710.
- R e i t t e r E. 1891. Dritter Beitrag zur Coleopterenfauna des russischen Reiches. Wien. Entom. Zeitung, X : 221—224.

- Reitter E. 1896. Abbildungen mit Beschreibungen zehn neuer Coleopteren aus der palaearktischen Fauna. Wien. Entom. Zeitung, XV : 233—240.
- Reitter E. 1898. Neue Coleopteren aus Europa und den angrenzenden Ländern. Deutsch. Entom. Zeitschr., Heft II : 337—360.
- Reitter E. 1904. Bestimmungs-Tabelle der europäischen Coleopteren. LIII. Heft. *Tenebrionidae* (III. Theil). *Lachnogyini*, *Akidini*, *Pedinini*, *Opatrini* und *Trachyscelini*. Verhandl. naturforsch. Verein. in Brünn, XLII : 25—189.
- Reitter E. 1911. Fauna Germanica, 3. Stuttgart : 1—436.
- Ripper W. 1934. Die tierischen Schädlinge des Feldbaues im Jahre 1934. Neuheit. Pflanzensch., 28, 1 : 7—8.
- Schulze L. 1963a. The *Tenebrionidae* of Southern Africa. XXXIII. — Description of the larvae of *Gonopus tibialis* Fabricius and *Gonopus agrestis* Fahraeus (*Gonopina*, sensu Koch 1956). Sci. Pap. Namib. Des. Res. Sta., Pretoria, 17 : 1—12.
- Schulze L. 1963b. The *Tenebrionidae* of Southern Africa. XXXVIII. On the morphology of the larvae of some *Stizopina* (*Coleoptera*, *Opatrini*). Sci. Pap. Namib. Des. Res. Sta., Pretoria, 19 : 1—23.
- Schuster A. 1915. Neue paläarktischen *Tenebrionidae* (*Col.*). I. Blätt., 11, 4—6 : 86—92.
- Schuster A. 1922. Die paläarktischen Tenebrioniden des Deutschen Entomologischen Institutes. II. (*Col.*). Entom. Mitteil., Berlin, 11 : 47—50. III : 212—213.
- Schuster A. 1927—1932. *Tenebrionidae*. In: A. Winkler, Catalogus Coleopterorum regionis palaearticae. Wien : 914—1024.
- Schuster A. 1936. Die Tenebrioniden (*Col.*) — Ausbeute von Prof. Dr. Franz Werner und Kustos Dr. Otto Wettstein von den Griechischen, Ägäischen Inseln und dem italienischen Dodekanes in den Jahren 1934 und 1935. Sitzungsber. Akad. Wissensch. in Wien. Mathem.-naturw. Klasse, I, 145, 3—4 : 65—80.
- Schuster A. 1940. Über drei neue asiatische Tenebrioniden (*Col. Tenebr.*). Mitteil. Münchn. Entom. Gesellsch., XXX, 3 : 861—866.
- Seidlitz G. 1893. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. *Coleoptera*, V, 1 : XXVIII + 877.
- Serville J. G. A. 1825. In A. G. Olivier: Encyclopédie méthodique, 10 : 1—833.
- Solier A. J. J. 1834. Essai d'une division des Coléoptères Hétéromères, et d'une monographie de la famille des Collaptérides. Ann. Soc. Entom. France, 3 : 479—636.
- Solsky S. 1870. Coléoptères de la Sibirie orientale. Horae Soc. Entom. Ross., VII : 334—406.
- Steiner P. 1937. Beiträge zur Kenntnis der Schädlingsfauna Kleinasiens. V. Ueber einige wenig bekannte Kleinschädlinge der Zuckerrübe in der Türkei. Zeitschr. angew. Entom., 24, 1 : 1—24.
- Stephens J. F. 1832. Illustrations of British Entomology. *Coleoptera*, V. London : 1—447.
- Strand E. 1929. Zoological and paleontological nomenclatorial notes. Acta Univ. Latviensis, Riga, 20 : 1—29.
- Waltl J. 1838. Beiträge zur Kenntnis der Coleopteren der Turkey. Isis, VI : 449—472.
- Xambeu C. 1898. Moeurs et métamorphoses des Insectes. Ann. Soc. Linn. Lyon, 56 : 57—60.
- Xambeu C. 1900. Moeurs et métamorphoses des Insectes. 9e mémoire Deuxième partie. Rev. Entom. France, 19 : 1—56.
- Xambeu C. 1902. Moeurs et métamorphoses des Insectes. Suite. Mélanges entomologiques. Ann. Soc. Linn. Lyon, 49 : 1—53.