



## **ZOPHOBAS ATRATUS (FABRICIUS, 1775) – NEW GENUS AND SPECIES OF DARKLING BEETLES (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) FOR THE FAUNA OF UKRAINE**

**V.N. Fursov, L.S. Cherney**

*Schmalhausen Institute of Zoology NAS of Ukraine,  
vul. B. Khmelnytskogo, 15, Kyiv-30, 01030, Ukraine  
e-mail: ufensia@gmail.com*

Darkling beetle *Zophobas atratus* (Coleoptera, Tenebrionidae) is recorded here for the first time as a new species for the fauna of Ukraine. Detailed study on morphology of preimaginal stages and biology of this species recently introduced to Ukraine, is given here. *Zophobas atratus* is an important species being easily reared in laboratory cultures and widely distributed in North and South America, Europe, and Asia. Detailed descriptions of all life stages, including egg, young and older larvae, pupa and adult of *Z. atratus* are required for further taxonomical study of the genus *Zophobas*, which isn't yet definitively established. New identification keys for adults and larvae of the genera of tribe Tenebrionini are presented here, based on a comparative analysis of the taxonomic characters of adults and larvae of *Z. atratus* and species from the genera *Tenebrio* and *Neatus*. Comparative analysis of morphology of larva of *Z. atratus* and larvae of the tribe Cteniopodini of close subfamily Alleculinae was conducted here. The subfamily Alleculinae previously had the rank of family Alleculidae, but our analysis confirmed the reliability of its current taxonomic position as subfamily. The study of morphology of larvae of 1st and 2nd instars of *Z. atratus* revealed that they are characterized by special taxonomic structures that are not characteristic for oldest instars of larvae of *Z. atratus*. These characters include absence of spines on caudal segment, presence of a set of 4 setae at posterior margin of tergites of prothorax, metathorax, and 1st to 8th abdominal segments, strongly convex 2nd antennal segment and sensory zone in the form of an open ring on its apex, and etc. Moreover, structure of antenna of larvae of *Z. atratus* is similar to that of oldest larvae of most species of darkling beetles of the fauna of Ukraine. The most distinctive features of *Z. atratus* are: sexual dimorphism in structure of clypeus of adults; filiform sclerotized antenna of larva with a continuous sensory zone at apex of 2nd segment, weakly developed 3rd segment; fusion of sclerotized pleurites of 1st–8th abdominal segments with their tergites; sexual dimorphism in structure of 9th abdominal segment of pupa, and presence of two hooks on apex of its appendages. The data of original study of features of life cycle of *Z. atratus* are given. The pictures and photos of details of morphology of egg, larvae, pupa and adult of *Z. atratus* are presented. It was recorded that life cycle of *Z. atratus* from laying of egg to the emergence of adult continues from 169 up to 181 days. Adults lived maximum up to 206 days. Maturation of eggs in female after copulation continues 10–11 days. Stage of egg continues 7 days, larva – up to 151 days, including pre-pupal period from 6 to 22 days, pupa – from 8 to 21 days. Twelve larval stages of *Z. atratus* were recorded in laboratory culture.

Key words: Coleoptera, Tenebrionidae, *Zophobas atratus*, Ukraine.

## **ZOPHOBAS ATRATUS (FABRICIUS, 1775) – НОВЫЙ ДЛЯ ФАУНЫ УКРАИНЫ РОД И ВИД ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE)**

**В.Н. Фурсов, Л.С. Черней**

*Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, г. Киев-30, 01030, Украина. E-mail: ufensia@gmail.com*

Жук-чернотелка *Z. atratus* впервые отмечен как новый род и вид жуков для фауны Украины, недавно интродуцированный в Украину, но уже широко распространенный в Америке, Европе и Азии. Впервые проведено детальное исследование преимагинальных стадий развития и имаго *Z. atratus* как важного вида, разводимого в лабораторных культурах. Впервые представлены детальные описания яйца, личинок младших и старших

возрастов, куколки и имаго *Z. atratus*, которые необходимы для изучения таксономии и синонимии рода *Zophobas*, которая еще окончательно не установлена. На основании проведенного сравнительного анализа таксономических признаков имаго и личинок *Z. atratus* и видов из родов *Tenebrio* и *Neatus* разработаны определители родов трибы Tenebrionini по имаго и личинкам. Был проведен сравнительный анализ морфологии личинки *Z. atratus* и личинок трибы Steniorodini из подсемейства Alleculinae, которое ранее имело ранг семейства Alleculidae, что подтвердило достоверность таксономического положения этой группы жуков в ранге подсемейства Alleculinae.

Key words: Coleoptera, Tenebrionidae, *Zophobas atratus*, Украина.

***Zophobas atratus* (Fabricius, 1775) – новый для фауны Украины род и вид жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae)**

**В.М. Фурсов, Л.С. Черней**

Жук-чернотелка *Z. atratus* впервые отмеченный как новый род и вид жуков для фауны Украины, нещодавно інтродукований в Україну, але вже широко поширений в Америці, Європі та Азії. Вперше проведено детальне дослідження преімагінальних стадій розвитку і имаго *Z. atratus* як важливого виду, що розводиться в лабораторних культурах. Вперше приведені детальні описи яйця, личинок молодших і старших віків, лялечки та имаго *Z. atratus*, що необхідні для вивчення таксономії і синоніміки роду *Zophobas*, яка ще повністю не встановлена. На основі порівняльного аналізу таксономічних ознак имаго і личинок *Z. atratus* та видів з родів *Tenebrio* і *Neatus* створені визначники родів триби Tenebrionini за имаго та личинками. Був проведений порівняльний аналіз морфології дорослої личинки *Z. atratus* та личинок триби Steniorodini під родини Alleculinae, котра довгий період мала ранг родини Alleculidae, що підтверджує вірогідність нового таксономічного положення цієї групи жуків як під родини Alleculinae.

Ключові слова: Coleoptera, Tenebrionidae, *Zophobas atratus*, Україна.

**Введение.** В 2017 г. среди лабораторных культур насекомых, завезенных в Украину, нами был впервые зарегистрирован неизвестный вид жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae). Проведенное морфологическое определение материала выявило, что жуки относятся к роду *Zophobas* Fabricius, который является новым родом для фауны Украины, а вид определен как *Zophobas atratus* (Fabricius, 1775), как новый для фауны Украины, который относится к трибе Tenebrionini Latreille, 1802 подсемейства Tenebrioninae, Latreille, 1802 (Bysova, Keleinokova, 1964).

В научной литературе по изучению жуков-чернотелок территории бывшего Советского Союза и сопредельных территорий (Medvedev, 1965, 1990; Bysova, Keleinokova, 1964; Angelov, Medvedev, 1981; Medvedev, Nepesova, 1985; Cherney, 2005; Cherney, Fedorenko, 2006; Abdurakhmanov, Nabozhenko, 2011) за последнее столетие этот вид не был указан. В каталоге жуков Палеарктики (Catalogue..., 2008) он также отсутствует.

По литературным данным виды рода *Zophobas* населяют Центральную Америку (Ferrer, Ødegaard, 2005), где обитают в естественных условиях. Для некоторых из них изучены особенности развития, география, трофические связи. Однако, таксономия и синонимика рода окончательно не установлены (Garrido, Gutierrez, 1994; Ferrer et al., 2004; Ferrer, Ødegaard, 2005). Решение вопросов синонимии требует тщательного изучения таксономических признаков не только имаго, но и преімагінальних стадій всіх видів, входящих в его состав.

В 2011 г. *Z. atratus* был интродуцирован в Корею с коммерческой целью (Kim et al., 2015). Было установлено, что в Украине его успешно культивируют на корм животным, в частности с 2015 г. в Киевском национальном зоопарке.

Так как *Z. atratus* не был включен в монографию серии «Фауна Украины. Жуки-чернотелки» (Cherney, 2005), целью настоящего исследования было: изучение морфологических особенностей яйца, личинок, куколки и имаго данного вида; проведение сравнительного анализа таксономических признаков имаго и личинок *Z. atratus* и других видов трибы Tenebrionini в ее новом составе (Catalogue..., 2008); разработка определителей родов трибы по имаго и личинкам (куколки известны не для всех видов); проведение сравнительного анализа морфологии

личинок *Z. atratus* и личинок трибы Cteniopodini Solier, 1835 подсемейства жуков-пыльцеедов Alleculinae Laporte, 1840 (Catalogue..., 2008). В задачу работы входило: изучение особенностей жизненного цикла, экологии и этологии *Z. atratus*, что необходимо для прогнозирования адаптации вида к развитию в условиях Украины, и установления его хозяйственного значения.

**Материал и методы исследований.** В течение 2017–2018 гг. методом лабораторного разведения были получены и исследованы все стадии развития *Z. atratus*: яйцо, личинки разных возрастов, куколка, и имаго. Исследование морфологических структур вида на всех стадиях развития было проведено на серийном живом и фиксированном материале. Отдельные морфологические структуры изучены путем изготовления временных микроскопических препаратов. Для создания определителя родов трибы Tenebrionini по личинкам изучены и использовались таксономические признаки личинок последнего возраста. Имаго жуков были зафиксированы этил-уксусным эфиром, личинки и куколки – 80% этиловым спиртом, с предварительным погружением на несколько секунд в кипяток. В работе были использованы микроскопы МБС–10, МБИ–3 и Olympus CX40. Исследованный материал хранится в коллекции семейства Tenebrionidae научных фондов Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. Фото выполнены В.Н.Фурсовым на камере Olympus CX4040 и SONY CX-240E. Выражаем благодарность Т.И.Пушкарю за фото жуков на камере Nikon D300 с платформой для макро-стэкинга (Motoslider).

**Результаты исследований.** В результате обработки полученного материала детально изучена и описана морфология яйца, личинок 1-го и 2-го возрастов, взрослой личинки, куколки, и имаго *Z. atratus*. На основе сравнительного анализа таксономических признаков *Z. atratus* с таковыми видов из родов *Tenebrio* Linnaeus, 1758 и *Neatus* J.L. LeConte, 1862, были разработаны приведенные ниже определители родов по имаго и личинкам трибы Tenebrionini в ее новом составе.

### Диагноз трибы Tenebrionini Latreille, 1802

**Имаго.** Тело удлиненное. Передний край наличника с глубокой закругленной вырезкой, слабо дуговидно выемчатый или почти прямой. Клипеальная мембрана не видна или расположена открыто. Ментум не покрывает нижние челюсти. Крылья развиты. Трохантин в средних тазиковых впадинах расположен снаружи. Стернит заднегруди по длине в 2,2–3,1 раза превосходит продольное сечение среднего тазика. У его заднего края (почти параллельно задним тазикам) находится две глубокие или неглубокие поперечные бороздки. Передние голени дуговидно изогнуты внутрь. Межсегментные мембраны между 3–4-м и 4–5-м видимыми стернитами брюшка развиты.

**Личинка.** Верхняя губа с 8 краевыми и 2 дискальными щетинками; передняя пара ног развита сильнее средней и задней пар, задняя поверхность бедра и голени не имеет шипов; 9-й брюшной сегмент конусовидно сужен к вершине, на которой расположено 2 шипа или 2 выроста.

Ареал трибы охватывает все материки, исключая арктическую область Голарктики и Антарктиду.

### Определительная таблица родов трибы Tenebrionini по имаго

- 1(4). Переднеспинка у основания с поперечным валиком, но без поперечной бороздки, концы которой направлены вперед, или же с поперечным валиком или без него, но всегда у основания развита поперечная бороздка, концы которой направлены вперед. Стернит заднегруди с двумя прямыми поперечными бороздками у заднего края. Поверхность надкрылий пересечена рядами щетинконосных или простых точек, или бороздками.

- 2(3). Переднеспинка сердцевидная; при ее основании поверхность образует поперечный валик, но не имеет поперечной бороздки, концы которой направлены вперед. Антенны нитевидные, только 7–8-й членики крупнее других члеников. Стернит заднегруди с двумя глубокими поперечными бороздками у заднего края. На поверхности надкрылий точки в рядах щетинконосные. Претарсус с хорошо развитым склеритом (unguitractor), находящимся у основания коготков. 26–30 мм. Выращивают в разлагающейся древесине яблони, вишни; имаго питаются фруктами, белком вареных яиц ..... *Zophobas* Fabricius
- 3(2). Переднеспинка с незначительно дуговидно выступающими боковыми краями, при ее основании с поперечным валиком или без него, но всегда имеется поперечная бороздка, концы которой направлены вперед. Антенны незначительно утолщаются к вершине. Стернит заднегруди с двумя неглубокими поперечными бороздками у заднего края. Поверхность надкрылий пересечена бороздками или рядами простых точек. Претарсус с незначительно развитым склеритом (unguitractor) у основания коготков. Длина тела 12–18,5 мм. В запасах зерна и зерновых продуктов, в природе — в разлагающейся древесине ..... *Tenebrio* Linnaeus
- 4(1). Переднеспинка у основания не имеет ни поперечного валика, ни поперечной бороздки. Стернит заднегруди с двумя дуговидно изогнутыми поперечными бороздками у заднего края. На поверхности надкрылий точки в рядах прямоугольные, с гранулой на дне. Длина тела 9,0–17 мм. В трухе и под корой дуплистых дубов ..... *Neatus* J.L. Le Conte

#### Определительная таблица родов трибы Tenebrionini по личинкам

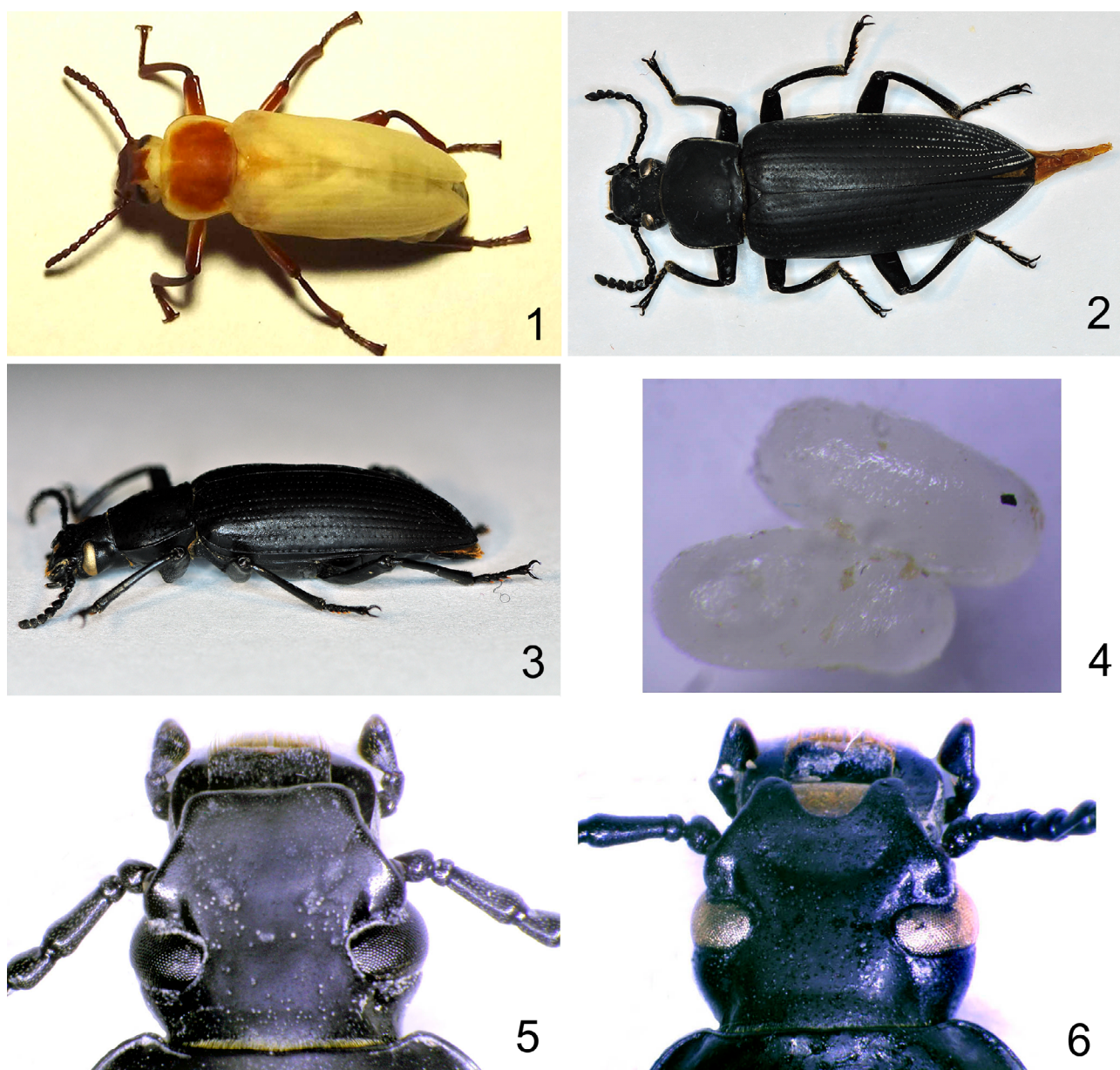
- 1(2). 9-й сегмент брюшка конусовидно сужен к заднему краю. Его вершина закруглена, несет 2 коротких тупых шипа, по бокам и впереди от которых находится по 1 такому же шипу. Позади латеральных рубчиков, или линий, ограничивающих тергиты 1–8-го брюшных сегментов, развиты дуговидные перепончатые бороздки, отделяющие одинаковую часть заднего края тергита и плеурита. 60 мм. .... *Zophobas* Fabricius
- 2(1). 9-й сегмент брюшка вооружен по-другому. Латеральные рубчики, или линии, ограничивающие тергиты 1–8-го брюшных сегментов, почти достигают заднего края сегмента; перепончатые бороздки едва развиты только на поверхности плеуритов.
- 3(4). 9-й брюшной сегмент несет на вершине 2 длинных заостренных склеротизованных выроста, впереди которых вдоль боковых краев расположено по 2 шипа. 30–35 мм. .... *Tenebrio* Linnaeus
- 4(3). 9-й сегмент брюшка, кроме вершинных выростов, вооружен только щетинками ..... *Neatus* J.L. Le Conte

#### *Zophobas atratus* (Fabricius, 1775)

**Имаго** (Рис. 1, 1–3, 5, 6). Голова прогнатическая, наиболее широкая на уровне глаз. Для *Z. atratus* характерен половой диморфизм в строении наличника (Рис. 1, 5–6). Его передний край у самок почти прямой, у самцов – с глубокой закругленной вырезкой, через которую видна клипеальная мембрана и присоединенная к ней верхняя губа. Передняя половина наличника в мелкой густой пунктировке, кзади – точки расположены реже, отдельные из них крупные. Гено-клипеальные швы развиты, фронто-клипеальный – отсутствует. Лоб и затылок в редких плоскодонных ямках со второй ямкой на дне. Виски выпуклые, резко суживаются кзади, покрыты мелкими щетинками. Щеки выпуклые, мелко пунктированы, щечный угол незначительно вдается в поверхность глаза. Глаза выпуклые, дуговидно огибают бока головы. Передний край глаза имеет незначительную выемку, задний – почти прямой, верхний –



закругленный. Верхняя челюсть с желобовидной вершиной, ее режущий край широко закруглен, ограничен сверху и снизу двумя мелкими зубцами. Между всеми склеритами нижней челюсти и нижней губы значительно развиты соединительные мембраны (смотреть живых жуков). Последние членики нижнечелюстных щупиков широко треугольные. Ментум обратно-трапецевидный, с подковообразным вдавлением, концы которого направлены назад. Субментум пятиугольный, в редкой мелкой пунктировке. По бокам от его вершины расположены глубокие бороздки, огибающие кардо максилл. Горловой склерит (gula) у основания колоколовидный, кпереди сужен, не достигает субментума; тенториальные ямки дуговидные.



**Рис. 1.** *Zophobas atratus* Fabr., общий вид, детали строения жука: 1, 2, 3 – самка (1 – молодая, недавно вылупившаяся самка), 4 – яйца, 5 – клипеус самки, 6 – клипеус самца.

**Fig. 1.** *Zophobas atratus* Fabr., habitus, morphological features of adult beetle: 1, 2, 3 – female (1 – young, newly hatched female), 4 – eggs, 5 – clypeus of female, 6 – clypeus of male.

**Антенны** нитевидные, в густой мелкой пунктировке. 7-й и 8-й членики – обратно трапециевидные, самые широкие среди члеников антенны. 1-й членик конусовидно сужен к основанию, его вершина выпуклая, с глубокой выемкой; 2-й – самый короткий, в 4,5 раза короче длины 3-го членика (шаровидное основание 2-го членика вращается в выемке 1-го членика; 3-й – самый длинный, на протяжении 2/3 длины конусовидно расширяется к вершине, в вершинной трети выпуклый; 4–6-й – почти одинаковые, конусовидно сужены к основанию; 9–10-й – поперечные; 11-й – продольный, неравномерно сужен к вершине, в редких щетинках.

**Переднегрудь.** Переднеспинка поперечная, сердцевидная, окаймленная. Ее длина в 1,3 раза короче наибольшей ширины, находящейся впереди середины. Передний край переднеспинки прямой, задний – с двумя выемками по бокам; передние углы закругленные, задние – острые, слабо выступающие. Окаймление переднеспинки тонкое: посередине переднего и заднего краев оно отсутствует; на задних углах – расширенное; на заднем крае расширено к середине каждой выемки. Поверхность переднеспинки выпуклая, матовая, голая, с поперечным валиком у основания, как у *Tenebrio obscurus* Fabricius. Вдоль ее середины неравномерно расположены круглые и овальные, разной величины, плоскодонные ямки со второй ямкой на дне. У середины заднего края пунктировка редкая, простая. Проплевры выпуклые, гладкие. Тергостернальные швы выражены. Стернит переднегруды голый. Его отросток облегал тазики, расширен к заднему краю, не выступает за край переднегруды. Поверхность отростка между тазиками окаймлена и образует конусовидный выступ. Передние тазиковые впадины замкнуты.

**Среднегрудь.** Скутеллум бокаловидный, в редкой простой пунктировке. Передняя часть стернита (смотреть брюшную поверхность жука) горизонтальная, с возвышением у середины переднего края, мелкозернистая, густо опушена; у средних тазиков его поверхность – выпуклая, голая. Между стернитом и эпистернами развиты четкие швы. Наружные отростки среднегруды и заднегруды не сомкнуты: средние тазиковые впадины открытые, в щели тазиковой впадины развит склерит – трохантин.

Надкрылья по длине более чем в 3 раза превосходят длину переднеспинки, матовые, выпуклые, с хорошо развитой субэлитральной камерой. Их общая ширина у основания значительно больше ширины основания переднеспинки; плечевые углы сглажены. Наружные края надкрылий на протяжении более 2/3 их длины слабо дуговидно выступающие, в вершинной четверти – резко суживаются кзади. Поверхность каждого надкрылья пересечена 9 рядами щетинконосных точек; щетинки вершинами направлены назад. 1-й и 2-й ряды сходятся у основания надкрылья. Пришовный (короткий) ряд точек имеется. Эпиплевры достигают шовного угла. Край эпиплевры прижат краем стернитов брюшка. Крылья развиты, но жуки не летают.

**Заднегрудь.** Стернит заднегруды почти в 2,2 раза превосходит продольный диаметр среднего тазика. Его задний край имеет вырезку посередине. Поверхность стернита выпуклая, голая, в тонких косых морщинах, направленных от задних углов к середине и вперед; его боковые края в густых продолговатых точках. Срединная бороздка не достигает средних тазиков. У заднего края (почти параллельно задним тазикам) развиты две глубокие поперечные бороздки.

**Брюшко.** Стерниты голые, в мелкой равномерной простой пунктировке. Стернит 5-го видимого сегмента окаймлен глубокой бороздкой (за исключением переднего края); у передних углов окаймление извивистое. Соединительные перепончатые мембраны между 3–4-м и 4–5-м стернитами брюшка развиты.

**Ноги.** Ноги последней пары самые длинные. Бедро передней и средней пар на половину длины, а задней пары – более чем на половину длины – выступают за боковой край тела. Бедро всех пар ног незначительно утолщены в средней части, средние из них – самые узкие. Бедро передней ноги имеет прямой передний край и дуговидно выступающий задний край, у

средней и задней ног – наоборот: передний край дуговидно выступающий, а задний – прямой. Голени всех пар ног тонкие, у вершины утолщены, у основания слабо изогнуты. Голени передней и средней пар незначительно дуговидно изогнуты, покрыты щетинками. У самок голени передней и средней пар ног у вершины гуще опушены, чем голени задней пары. Шпоры короткие: наружная из них длиннее внутренней. Последний членик лапок конусовидно сужен к основанию, с двумя четкими расходящимися к переднему краю рядами щетинок на подошве. На нижней поверхности претарзуса (pretarsus) у основания коготков развит клиновидный склерит (unguitractor) со щетинками на вершине. Коготки серповидные. Длина тела самца 27–30, самки – 26–27 мм.

**Яйцо** (Рис. 1, 4). Длина 1,7 мм, диаметр 0,7 мм; с параллельными боками, края овально закругленные, поверхность слегка кремовая, блестящая.

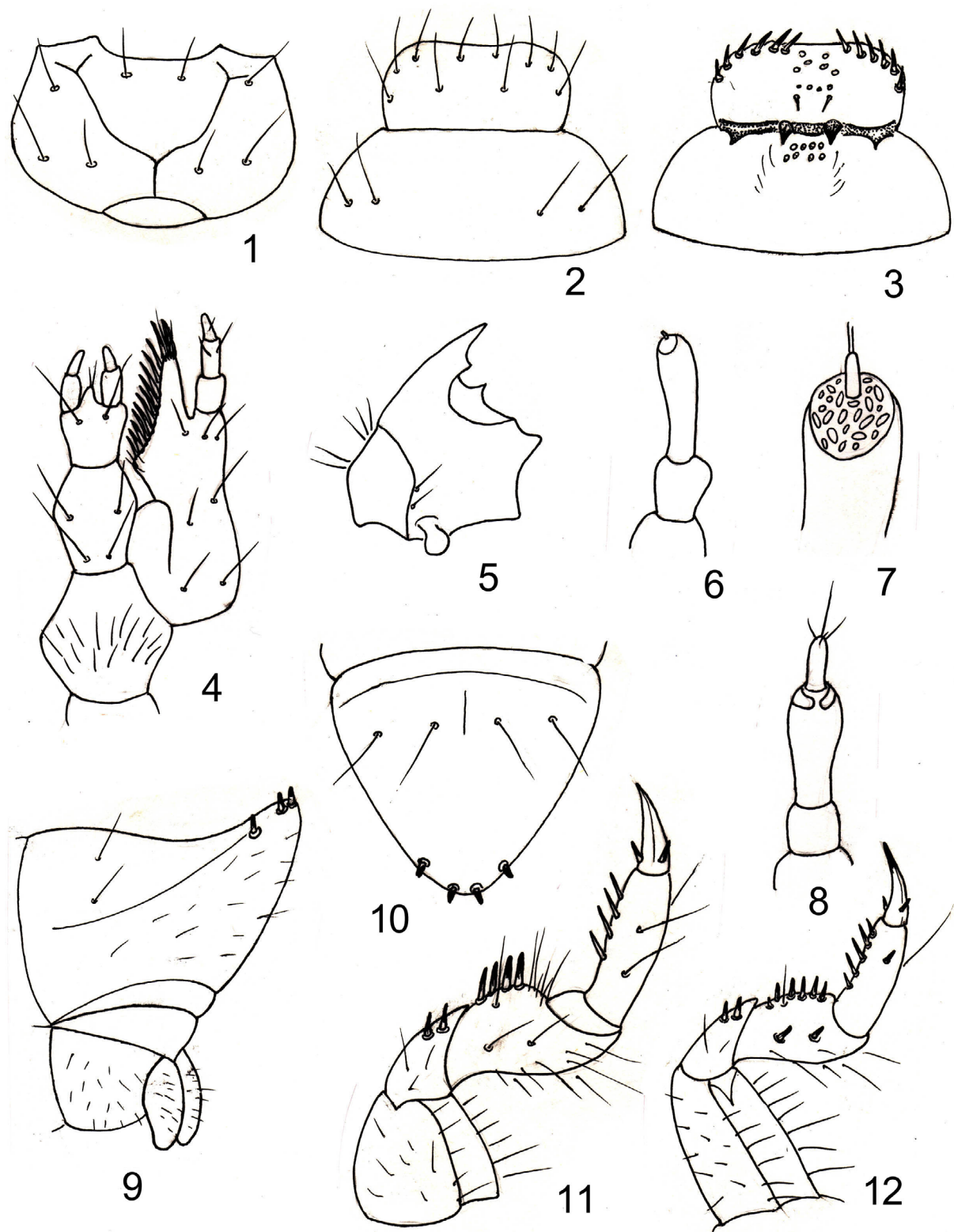
**Личинка** (Рис. 2, 1–12; 5, 2). Длина живых личинок последнего 12-го возраста до 55 мм. Тело выпуклое, почти цилиндрическое, конусовидно сужено от основания 7-го до вершины 9-го брюшного сегмента. Покровы желтые, сильно склеротизованы. Верх головы и тергиты 7–9-го брюшных сегментов темно-бурые.

**Голова.** Головная капсула поперечная, с наибольшей шириной на расстоянии  $1/3$  длины от основания. Длина капсулы в 2 раза короче наибольшей ширины. Эпикраниальный шов составляет  $1/4$  длины капсулы. Лобные швы изогнуты, у переднего края каждый разветвляется на два. Вдоль клипеального шва расположены 2 лобные щетинки, снаружи от разветвлений лобных швов – по 1 щетинке, по бокам эпикраниального шва – по 2 щетинки, образующие поперечный ряд. У основания антенны, на виске, у переднего глазка находится ряд из 8 щетинок. Глазков по 2 с каждой стороны головы: передний состоит из 3, задний – из 2 стигм. Нижняя поверхность капсулы у боковых краев покрыта щетинками. Антенна расположена на перепончатом основании, состоит из 3 члеников: 1-й из них в 1,8 раза короче 2-го, значительно расширен к вершине; 2-й – по длине почти в 4 раза превосходит свой диаметр у основания, незначительно расширен к вершине; 3-й – сдвинут кверху от центра 2-го членика: цилиндрический, по длине в 28–30 раз короче 2-го членика, с 2 щетинками на вершине, не превосходящими его длины. Сенсорная зона занимает всю вершину 2-го членика вокруг 3-го членика. Она представлена многочисленными овальными и круглыми вдавлениями разного размера, между которыми имеются сенсиллы.

**Верхняя губа (labrum)** поперечная, несет 8 краевых (3–2–3) и 2 дискальные щетинки. Наличник трапецевидный, на расстоянии  $1/3$  от его заднего края, парно расположены 4 щетинки. Боковые и задний края наличника дуговидно выступающие. Эпифарингеальная поверхность (т.е. внутренняя поверхность верхней губы и наличника): на ее боковых краях находится по 6 шипов (у личинок 8–10-го возрастов – с каждой стороны имеется только по 3 шипа); вдоль середины развиты 4 группы сенсилл (передняя из них включает 6 сенсилл, околопередняя – 4, щетинконосная – 2, позади торм по-разному расположены 8 сенсилл). Тормы склеротизованы, с 2 зубцами.

**Нижняя губа (labium).** Прементум с 2 щетинками у основания щупиков. Лигула достигает  $1/2$  длины 1-го членика щупика, несет 2 щетинки на вершине, ее внутренняя поверхность опушена. Ментум расширен посередине. У его основания имеется 2 щетинки, у середины каждого бокового края – по 1. На поверхности ментума могут быть развиты несколько мелких щетинок, не имеющих систематического значения. Субментум кувшиновидный, в базальной части покрыт многими щетинками.

**Максиллы (maxilla).** Кардо с 2 щетинками, стипес с 2 щетинками на боковой поверхности и 3 – у основания щупика. Жевательная лопасть не подразделена на галею и лацинию. Вдоль ее жевательной поверхности снизу и сверху расположены ряды шипов (по 11–12 шт. в каждом) и многие щетинки в проксимальной части. Щупик: 2-й членик с 2 щетинками, 3-й – с 1 щетинкой



**Рис. 2.** *Zophobas atratus* Fabr., детали строения личинки: 1 – головная капсула; 2 – верхняя губа и наличник; 3 – эпифарингеальная поверхность; 4 – нижняя губа и нижняя челюсть; 5 – верхняя челюсть; 6–8 – антенна; 9, 10 – 9-й сегмент брюшка (9 – вид сбоку, 10 – вид сверху); 11 – передняя нога; 12 – средняя нога.

**Fig. 2.** *Zophobas atratus* Fabr., morphological features of larva: 1 – head capsule; 2 – labrum and clypeus; 3 – epipharyngeal surface; 4 – labium and maxilla; 5 – mandible; 6–8 – antenna; 9, 10 – 9th abdominal segment (9 – laterally, 10 – dorsally); 11 – fore leg; 12 – mid leg.



снаружи и сенсорной зоной на вершине.

*Мандибулы (mandibula)* склеротизованы, бурые. Вершина мандибулы однозубчатая, полулунная вырезка смещена в вершинную треть (что не характерно для видов украинской фауны). Предвершинные зубцы развиты на ее дорсальном и вентральном режущих краях. Мола выступающая, зубчатая. Область прилегания антенны вогнута, ограничена по верхнему краю двумя группами щетинок: в количестве 3 и 2. У сочленовой впадины находится 2 щетинки.

*Сегменты груди.* Тергит переднегруди имеет бурое окаймление вдоль всего периметра. На тергитах средне- и заднегруди такое окаймление отсутствует у переднего края. На поверхности тергитов груди более или менее развиты бурые пятна. Тергит переднегруди несет у переднего края по бокам по 2 щетинки и поперечный ряд из 6 щетинок у основания. Сегменты среднегруди и заднегруди имеют одинаковый волосяной покров: у передних углов тергита находится по 1 щетинке, у основания – ряд из 6 щетинок. Плейриты грудных сегментов покрыты щетинками.

*Сегменты брюшка. Тергиты и плейриты.* Плейриты 1–8-го брюшных сегментов склеротизованы и бесшовно сращены с тергитом, что обеспечивает жесткость тела на сжатие. Внешне тергит ограничен от плейритов продольными латеральными жесткими бурыми рубчиками (или линиями). Задний конец каждого рубчика направлен на середину дуговидной перепончатой (светлой) бороздки, отделяющей часть заднего края плейрита и часть заднего края тергита, чем обеспечивается гибкость тела. У переднего края тергитов брюшных сегментов расположен неправильный ряд овальных бурых пятен (по 4 пятна по бокам от середины), а у боковых краев продольно расположено по одному бурому (или неокрашенному) каплевидному утолщению. У большинства личинок тергиты 6–9-го сегментов – бурые, у отдельных особей в бурый цвет окрашены все тергиты и описанные пятна просматриваются нечетко. Тергиты 1–7-го сегментов лишены волосяного покрова. 8-й сегмент несет по 1 щетинке у задних углов тергита и множество мелких щетинок вдоль заднего края. Основание тергитов имеет бурую окраску (личинки выглядят поперечно-полосатыми). Плейриты 1-го брюшного сегмента имеют по 3 щетинки у переднего наружного угла, а плейриты 8-го сегмента – по 1 щетинке у заднего наружного угла.

*Стерниты.* Стерниты 1–7-го брюшных сегментов имеют по 1 щетинке у каждого угла; кроме того, передний край 1-го стернита покрыт многими щетинками; стернит 8-го сегмента несет по 1 щетинке у передних углов и 4 щетинки вдоль заднего края. На поверхности 1–7-го стернитов трапециевидно расположено по 4 бурых пятна.

*Дыхальца.* Грудные дыхальца удлинено-овальные, косо расположены на плейритах среднегруди. Они щелевидные, находятся в углублениях, образованных перитремой. Размер грудного дыхальца более чем в два раза превосходит размер 1-го брюшного дыхальца. Брюшные дыхальца овальные, уменьшаются в размере от первой до последней пары.

*9-й сегмент* конусовидно сужен кзади, уплощен передвершиной. Его вершина закругленная, загнута кверху, вооружена 2 короткими шипами, по бокам и впереди от которых имеется еще по 1 шипу. Дорсальная поверхность сегмента бурая, несет поперечный ряд из 4 щетинок. 1/4–1/3 его поверхности у основания светлая, покрыта мелкими щетинками. Его подогнутая, поверхность также бурая, покрыта длинными щетинками. Стернит короче 1/2 длины 9-го сегмента, опушен; лопасти подталкивателя сзади покрыты щетинками.

*Ноги.* Длина ног укорачивается от передней к задней паре, при этом длина тазиков увеличивается к задней паре. Передние ноги наиболее развиты. Ноги всех пар несут по 2 шипа на коготке, по 2 шипа у вершины вертлуга, имеют голую наружную поверхность тазика, ограниченную продольными рядами щетинок. *Передняя пара:* бедро: на внутренней поверхности несет ряд из 4–5 тупых шипов, к которому сзади примыкает 1 щетинка, и группу тонких щетинок; на его задней поверхности продольно расположены 2 длинные щетинки; голень: на внутренней поверхности имеет продольный ряд из 4–5 шипов, на задней – две

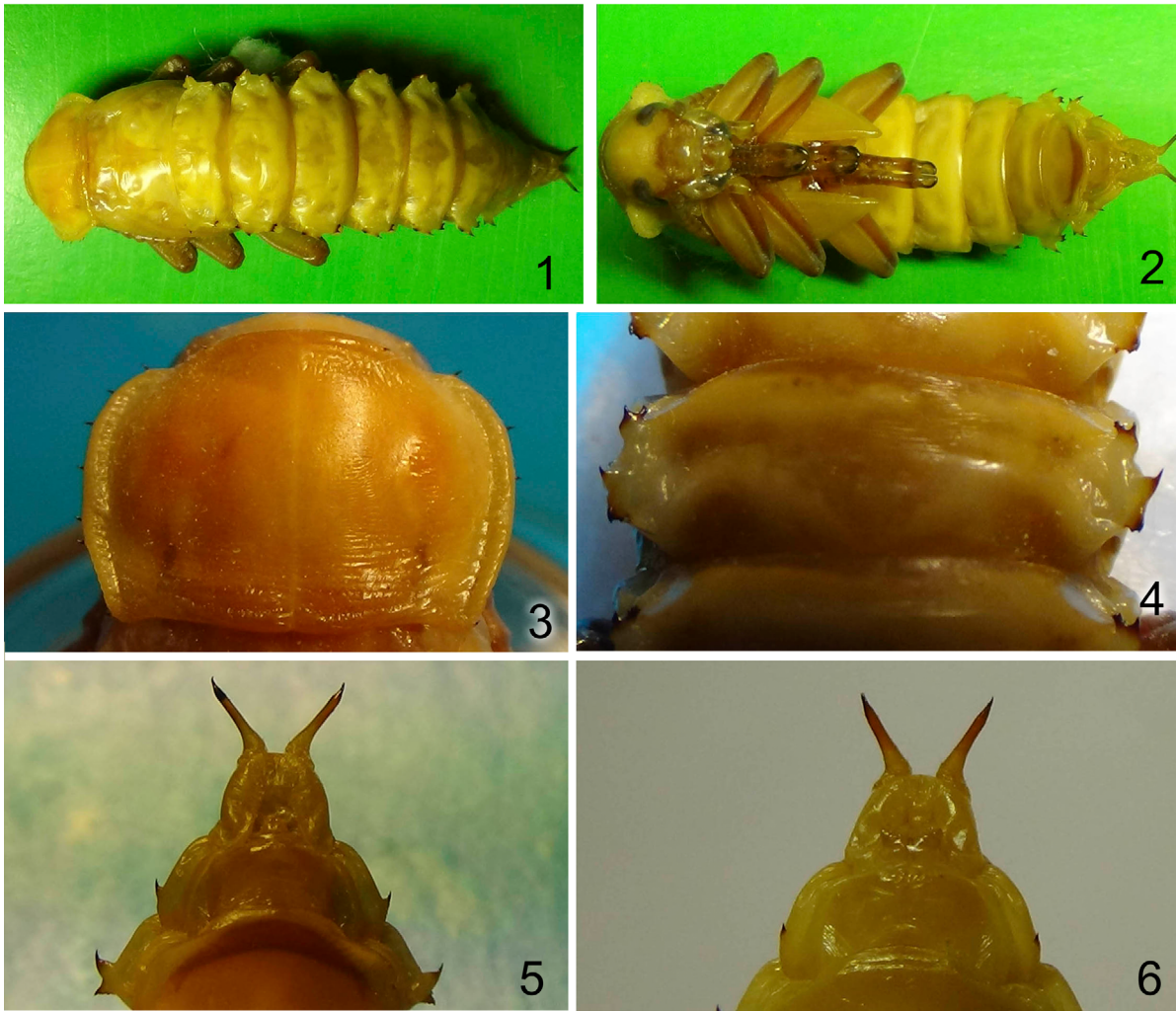
продольно расположенных щетинок. *Средняя и задняя пары* (их вооружение менее постоянно): бедро: на внутренней поверхности имеет ряд из 5–6 шипов, на задней – 2 шипа; голень: на внутренней поверхности несет ряд из 3–5 шипов, на задней – 1 шип.

**Личинка 1-го возраста.** Длина тела 2,0 мм. Верхняя губа с 2 дистальными щетинками, наличник с 4 парно расположенными щетинками. Головная капсула несет 2 лобные щетинки у клипеального шва, по 1 щетинке у верхних краев глаз и 2 затылочные щетинки. Длина перепончатого основания, 1-го и 3-го члеников антенны почти одинаковые. 2-й членик колбовидно выпуклый у вершины, его длина почти в 2,5 раза превосходит длину 1-го членика. Сенсорная зона, находящаяся на вершине 2-го членика, имеет вид перепончатого незамкнутого кольца (не типична для взрослых личинок этого вида, но типична для взрослых личинок большинства видов украинской фауны). 3-й членик расположен посередине вершины 2-го членика (отличается по морфологии и расположению от 3-го членика взрослой личинки и сходен по строению и расположению с таковым большинства видов украинской фауны): параллельно-сторонний, с вершинной щетинкой почти в 2 раза превосходящей его длину; последняя окружена 3 сенсиллами.

**Сегменты тела.** Тергит переднегруди несет по 1 щетинке у передних и задних углов. Тергиты переднегруди, заднегруди и 1–8-го брюшных сегментов имеют по 4 длинные щетинки, расположенные вдоль заднего края (они образуют продольные ряды на теле и создают его опушенность). 9-й сегмент конусовидно сужен к заостренной вершине (имеет вид равностороннего треугольника). Впереди вершины развиты 2 щетинки, позади его середины находится поперечный ряд из 4 щетинок (постоянный признак). Коготок у всех пар ног с 2 шипами (постоянный признак).

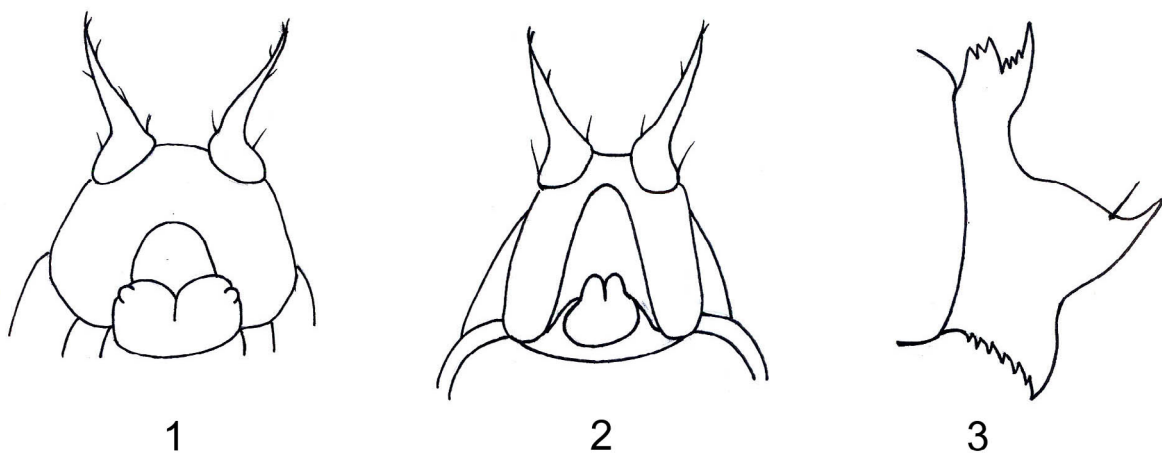
**Личинка 2-го возраста.** Антенна, как у личинки 1-го возраста. Ноги. Вертлуги всех пар с 2 шипами у вершины (постоянный признак). Передняя пара: бедро на внутренней поверхности несет 1 щетинку и 2 шипа; голень на внутренней поверхности имеет продольно расположенные 1 щетинку и 2 шипа. Средняя и задняя пары ног имеют такое же вооружение. Кроме того, бедро на задней поверхности вооружено двумя продольно расположенными шипами (постоянный признак), голень – имеет на задней поверхности 1 шип, находящийся у основания (постоянный признак). 9-й сегмент с 4 парно расположенными крепкими щетинками у вершины и поперечным рядом, состоящим из 4 щетинок.

**Куколка** (Рис. 3, 1–6; 4, 1–3; 5, 1). Тело дуговидно изогнуто, его длина 3,0–3,7 см, покровы желтые. Начиная с 3-го сегмента, брюшко резко суживается к заднему краю. Голова полностью подогнута на вентральную поверхность тела. Верхняя губа с глубокой v-образной вырезкой на переднем крае. У ее передних углов развито по 1 щетинке. В отличие от имаго, передний край наличника у куколок самцов и самок почти прямой. На его боковых поверхностях имеется по 1 щетинке. Глаза выпуклые, охватывают бока головы, почти достигая максилл. Вдоль переднего края глаза расположен ряд мелких редких щетинок. Последний членик нижнечелюстного щупика топоровидный, у его основания снаружи развита 1 щетинка. Мандибула несет 2 щетинки у основания и 1 – у вершины, снаружи. Переднегрудь поперечная, с закругленными боковыми краями, наиболее расширена посередине передней половины (Рис. 3, 3). Ее длина в 1,3 раза короче наибольшей ширины. Поверхность тергита переднеспинки выпуклая, со светлой бороздкой вдоль середины. На торце его боковых краев расположено по 6–7 шипов, каждый из которых сопровождает щетинка. По бокам у переднего и у заднего краев тергита расположено по 1 шипу (со щетинкой у основания), направленных в стороны: передние из них направлены назад, а задние – вперед. Основание переднеспинки с двумя выемками, задние углы острые, слабо выступающие за основание. Тергиты среднегруди, заднегруди и 1–8-го брюшных сегментов голые. У боковых краев тергитов 1–7-го брюшных сегментов развиты двухлопастные выросты (Рис. 3, 4; 4, 3): одна из лопастей представлена двумя крыловидно расходящимися зубцами,



**Рис. 3.** *Zophobas atratus* Fabr., куколка: 1 – вид сверху; 2 – вид снизу; 3 – переднегрудь; 4 – тергит брюшного сегмента; 5, 6 – 9-й сегмент брюшка, вид снизу (5 – самца, 6 – самки).

**Fig. 3.** *Zophobas atratus* Fabr., pupa: 1 – dorsal view; 2 – ventral view; 3 – prothorax; 4 – tergite of abdominal segment; 5, 6 – 9-th abdominal segment, ventral view (5 – male, 6 – female).



**Рис. 4.** *Zophobas atratus* Fabr., куколка: 1, 2 – 9-й сегмент брюшка, вид снизу (1 – самки, 2 – самца), 3 – вырост на боковом крае тергита.

**Fig. 4.** *Zophobas atratus* Fabr., pupa: 1, 2 – 9-th abdominal segment, ventral view (1 – female, 2 – male), 3 – extension on the lateral side of tergite.

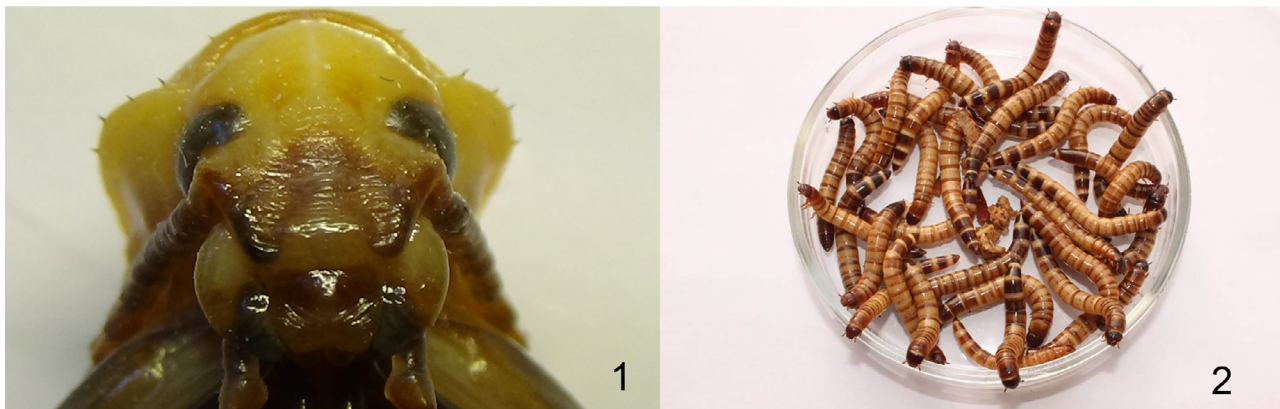


Рис. 5. *Zophobas atratus* Fabr.: 1 – голова куколки самца, вид снизу, 2 – лабораторная культура личинок.

Fig. 5. *Zophobas atratus* Fabr.: 1 – head of male pupa, ventral view, 2 – laboratory culture of larvae.

передний из которых зазубрен, задний – несет 1 щетинку у основания сзади; вторая лопасть сложно рассечена, направлена кзади. Стерниты брюшных сегментов голые. В передней части плейритов 1–6-го сегментов расположено щелевидное дыхальце, ограниченное выступающей поперечно-овальной перитремой. Надкрылья подогнуты на вентральную поверхность тела, голые. 2/3 поверхности каждого надкрылья покрыта бедрами и голеньями передней и средней пар ног, его вершинная 1/3, наоборот, покрывает бедро и голень задней ноги. Ноги. Бедро и голень каждой пары ног сомкнуты в одной плоскости, несут редкие щетинки на передней поверхности. Бедро задней пары ног выступают за боковые края брюшка.

9-й сегмент несет два конусовидных выроста (Рис. 3, 5–6). Вершина выроста тонкая, склеротизована, заканчивается двумя крючками. Вырост несет 2 щетинки перед вершиной, 1 – у основания на дорсальной поверхности снаружи, 1 – у основания на его вентральной поверхности. На вентральной поверхности сегмента находится видоизмененный подталкиватель личинки. Для вида характерен половой диморфизм в его строении. У куколок самок он занимает 1/3 длины сегмента и представлен двумя выпуклостями, расходящимися от общего основания. У куколок самцов он развит слабо, имеет конусовидную вершину, лопасти сомкнуты.

### Сравнительный анализ морфологических структур

**Имаго** (Рис. 1, 1–3). Для имаго чернотелок украинской фауны не отмечен половой диморфизм в строении наличника, характерный для *Z. atratus*, а именно: у самок передний край наличника прямой, у самцов – с глубокой вырезкой, достигающей 1/3 его длины; в вырезке развита клипеальная мембрана, с которой сочленена верхняя губа. Две глубокие поперечные бороздки у заднего края стернита заднегруди *Z. atratus*, слабее развиты у видов родов *Tenebrio* и *Neatus* украинской фауны, а также у видов из родов *Upis* Fabricius, 1792 – *U. ceramboides* (Linnaeus, 1758) и *Menepphilus* Mulsant, 1854 – *M. cylindricus cylindricus* (Herbst, 1784), выведенных (что спорно) из этой трибы в подсемейство Stenochiinae Kirby, 1837 (Catalogue..., 2008). Сравнительный анализ морфологии претарзуса показывает, что клиновидный склерит (unguitractor), находящийся у основания коготков и к которому крепится сухожилие сгибателя претарзуса, менее развит у видов родов *Tenebrio* и *Neatus* из этой трибы, чем у *Z. atratus*. Он также развит у выше названных видов из родов *Upis* и *Menepphilus*. Наличие склерита unguitractor у пыльцеедов *Cteniopinus* Seidlitz, 1896, *Cteniopus* Solier, 1835, *Omophlus* Dejean, 1834 и *Podonta* Solier, 1835 трибы Cteniopodini Solier, 1835 подсемейства Alleculinae подтверждает достоверность нового таксономического положения этой группы насекомых в современной системе жуков (Catalogue..., 2008). Оригинальность мофологии *Z. atratus* заключается в том, что склериты



нижней губы, нижних челюстей и претарзуса (смотреть живых жуков) сочленены сильно развитыми мембранами, обеспечивающими подвижность этих структур, что важно при передвижении большого насекомого в толще субстрата.

**Личинки** (Рис. 2, 1–12; 5, 2). Сравнительный анализ строения 1–8-го брюшных сегментов взрослой личинки *Z. atratus*, у которой плеириты склеротизованы и сращены с тергитом, близко строению личинок палеарктических родов жуков-пыльцеедов *Cteniopinus* Seidlitz, 1896, *Cteniopis* Solier, 1835, *Omophlus* Dejean, 1834 и *Podonta* Solier, 1835 трибы Cteniopodini Solier, 1835 подсемейства Alleculinae Laporte, 1840, которое длительный период имело ранг семейства Alleculidae (Borchmann, 1910; Ogloblin, Znoiko, 1950 и др.). По данным Д.А. Оглоблина и Д.В. Знойко (Ogloblin, Znoiko, 1950) у личинок указанных родов 1–8-й или 2–8-й брюшные сегменты не имеют плевральных швов; склериты каждого сегмента сращены в единое склеротизованное кольцо. Этим подтверждается достоверность нового таксономического положения жуков-пыльцеедов в ранге подсемейства Alleculinae в семействе Tenebrionidae (Catalogue..., 2008). Среди остальных видов чернотелок украинской фауны отсутствие плевральных швов характерно только для 8-го брюшного сегмента личинки *Uloma culinaris* (Linnaeus, 1758) (Cherney, 2005).

Личинки 1-го и 2-го возрастов *Z. atratus* значительно отличаются по морфологическим структурам от взрослых личинок этого вида. Так, их антенны имеют типичное строение для взрослых личинок большинства видов украинской фауны, но абсолютно отличаются от антенн взрослых личинок *Z. atratus* по морфологии 2-го и 3-го члеников и сенсорной зоны. В частности, сенсорная зона у взрослых личинок занимает всю вершину 2-го членика, а у личинок 1–2-го возрастов она имеет вид незамкнутого перепончатого кольца. Тергиты 1–7-го брюшных сегментов у взрослых личинок не имеют волосяного покрова, у личинок младших возрастов – несут по 4 щетинки вдоль заднего края; 9-й брюшной сегмент у них не имеет шипов.

**Куколка** (Рис. 3, 1–6; 4, 1–3; 5, 1). Для этой стадии *Z. atratus* характерен половой диморфизм в строении 9-го сегмента, что ранее отмечено нами для куколок родов *Alphitobius* Stephens, 1829 и *Ulomoides* Blackburn, 1888 трибы Alphitobiini Reitter, 1917 этого же подсемейства (Cherney, Zelinskaya, 2017). Оригинальными для *Z. atratus* являются двухлопастные выросты на боковых краях тергитов 1–7-го брюшных сегментов и вершинные выросты 9-го сегмента, вооруженные двумя крючками каждый.

### Особенности развития лабораторной культуры *Z. atratus*

Изучение особенностей жизненного цикла и этологии *Z. atratus* является необходимым для прогнозирования адаптации вида к экологическим условиям Украины и установления его хозяйственного значения. Предварительные данные, полученные нами по этой проблеме, позволили усомниться в литературной информации о прохождении личинками *Z. atratus* 18 возрастов (Kim et al., 2015).

Установлено, что копуляция имаго проходит в дневное, сумеречное и ночное время, и продолжается около минуты. Копулирующие пары *Z. atratus* были помещены в отдельные садки 13.02.2018 г. и проведены следующие оригинальные наблюдения:

**Пара №1:** 24.02.2018 г. обнаружены свежееотложенные яйца. То есть, созревание яйца в половых органах самки продолжалось 10–11 суток. Всего отложено 36 яиц; по 1 в порах хлеба, также группами по 2, 3, 4 и 12 яиц были приклеены к частям крупы. Стадия яйца продолжалась 7 суток.

**Пара №2:** 26.03.2018 г. самец погиб, самка в течение более месяца не отложила яиц, хотя копуляции этой пары были отмечены 13.02.2018 г. и 08.03.2018 г. Вероятно, самец стерилен.

**Пара №3:** К оставшейся самке 29.03.2018 г. был посажен другой самец. Учет личинок, проведенный 16.06.2018 г. показал, что в течение 80 дней имаго копулировали и откладывали

яйца 8 раз. Получено 27 личинок 2–11-го возрастов с длиной тела: 5,0 мм (1 экз.), 10,0 мм (2 экз.), 25,0 мм (1 экз.), 30,0 мм (1 экз.), 35,0 мм (4 экз.), 40,0 мм (4 экз.), 45,0 мм (3 экз.), 50,0 мм (11 экз.).

*Пара №4:* с 13.02.2018 г. по 13.05.2018 г. имаго копулировали и откладывали яйца 9 раз. Получено 24 личинки: 1 – 3,0 мм (1-й возраст), 2 – 9,0 мм (3-й возр.), 2 – 12,0 мм (4-й возр.), 3 – 16,0 мм (5-й возр.), 2 – 20,0 мм (6-й возр.), 2 – 25,0 мм (7-й возр.), 3 – 28,0 мм (8-й возр.), 6 – 30,0 мм (9-й возр.), 3 – 36,0 мм (10-й возр.). Личинки были отсажены в отдельный садок, где 18.06. 2018 г. их было обнаружено 14 экз. с длиной тела 30–35 мм (4 экз.), 40,0 мм (8 экз.), 48 мм (2 экз.), а 28.06.2018 г. – 11 экз. с длиной тела 50,0 мм (11-й возр.). Исчезновение 13 личинок свидетельствует про характерный для них каннибализм. Отмечено их питание куколками и шкурками. К стадии предкуколки личинки выросли до 55,0 мм (12-й возр.).

*Линька личинки* проходит за несколько секунд. Наблюдение за линяющими личинками 5-го возраста показало, что тотчас после освобождения от старых покровов длина тела особи увеличивалась на 3,0–3,1 мм, а его диаметр – на 1/4, покровы были почти белыми, личинки – очень подвижными. На серийном материале установлено, что стадия личинки продолжалась до 151 суток.

*Предкуколочный период (prepupa).* Личинки последнего возраста, за несколько суток перед окукливанием, выходят на поверхность субстрата, прекращают питаться, становятся неподвижными. Продолжительность этого периода зависит от температуры и влажности окружающей среды. В лабораторных опытах в 2018 г. в течение января при температуре воздуха 21°–23° предкуколочный период продолжался от 6–10 до 13–22 суток, в июле – при температуре воздуха 28°–30° – 7–8 суток.

*Стадия куколки.* В тех же условиях в течение января развитие 55% куколок продолжалось 19–21 суток, а 45% превращались в имаго за 11–16 суток; в течение июля–августа стадия куколки продолжалась 8–12 суток.

### Выводы

Впервые для фауны Украины детально изучена морфология интродуцированного вида *Z. atratus* (Coleoptera, Tenebrionidae) на всех стадиях развития, а также некоторые особенности его жизненного цикла. Так как таксономия и синонимика рода *Zophobas* до настоящего времени окончательно не разработаны, результаты настоящего исследования станут подспорьем для фундаментального решения этой проблемы.

Сравнительный анализ морфологии личинок 1–2-го возрастов *Z. atratus* свидетельствует про то, что им свойственны структуры, не характерные для взрослых личинок этого вида. Более того, выпуклый у вершины 2-й членик антенны и сенсорная зона в виде незамкнутого перепончатого кольца, не характерные взрослым личинкам *Z. atratus*, типичны для взрослых личинок большинства видов жуков-чернотелок украинской фауны.

Сравнительный анализ морфологии 1–8-го брюшных сегментов личинки *Z. atratus*, у которой плеуриты сращены с тергитом, и личинок родов *Cteniopinus* Seidlitz, 1896, *Cteniopus* Solier, 1835, *Omophlus* Dejean, 1834 и *Podonta* Solier, 1835 трибы Cteniopodini Solier, 1835 смежного подсемейства Alleculinae Laporte, 1840, у которых склериты каждого сегмента сращены в единое склеротизованное кольцо, подтверждает достоверность его нового таксономического положения в семействе Tenebrionidae (Catalogue..., 2008); в более ранних классификациях Coleoptera группа жуков-пыльцеедов имела ранг семейства (Borchmann, 1910; Ogloblin, Znoiko, 1950, Medvedev, 1965 и др.).

Оригинальными таксономическими структурами *Z. atratus* являются: половой диморфизм в строении наличника имаго; нитевидные склеротизованные антенны личинки со сплошной сенсорной зоной на вершине 2-го и слабо развитым 3-м члеником; склеротизация плеуритов 1–8-го брюшных сегментов и срастание их с тергитами, чем обеспечивается жесткость тела

личинки на сжатие; половой диморфизм в строении 9-го сегмента брюшка куколки, а также наличие двух крючков на вершине его выростов.

Установлено, что в лабораторных условиях (при различных температурах) жизненный цикл *Z. atratus* от откладки яйца до отрождения имаго составляет от 169 до 181 суток, а максимальная продолжительность жизни имаго *Z. atratus* — 206 суток. После копуляции созревание яйца в половых органах самки продолжается 10–11 суток. Стадия яйца продолжается 7 суток, стадия личинки – до 151 суток, в том числе предкуколочный период — от 6 до 22 суток, стадия куколки – от 8 до 21 суток. Установлено наличие 12-ти возрастов личинки *Z. atratus*.

### Литература

- Abdurakhmanov, H.M. and Nabozhenko, M.V., 2001. Identification keys and catalog of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae s. str.) Caucasus and the south of the European part of Russia Moscow: KMK Press. (in Russian: Абдурахманов, Г.М. и Набоженко, М.В. Определитель и каталог жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae s. str.) Кавказа и юга европейской части России.)
- Anhelov, P.A. and Medvedev, H.S., 1981. Darkling beetle (Coleoptera, Tenebrionidae) of Bulgaria. Entomologicheskoe obozrenie, 60 (2): 302–315. (in Russian: Ангелов П.А. и Медведев Г.С. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) Болгарии).
- Borchmann, F. 1910. Coleopterorum Catalogus. Pars 3: Alleculidae / In: Junk, W. and Schenkling, S. eds. Berlin.
- Bysova, Yu.B. and Keleinokova, S.I., 1964. Family Tenebrionidae – Darkling beetles. In: Hyliarov, M.S., ed. Identification key of insect larvae living in the soil. Moscow: Nauka: 463–496 (in Russian: Бызова, Ю.Б. и Келейникова, С.И. Семейство Tenebrionidae – Чернотелки.)
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. In: Löbl, I., Smetana, A., eds., 2008. Stenstrup: Apollo Books.
- Chernei, L.S., 2005. Fauna of Ukraine. Vol. 19, Issue 10. Coleoptera. Kyiv: Naukova Dumka (in Russian: Черней, Л.С. Фауна Украины. Т. 19, вып. 10. Жесткокрылые.)
- Chernei, L.S. and Fedorenko, V.P., 2006. Identification keys of darkling beetles of fauna of Ukraine (imago, larvae, pupae). Kyiv: Kolobig Publ. (in Russian: Черней, Л.С. и Федоренко, В.П. Определитель жуков-чернотелок фауны Украины (имаго, личинки, куколки).)
- Chernei, L.S. and Zelinskaya, T.S., 2017. Morphological peculiarities of preimaginal stages and biology of species of genus *Alphitobius* Stephens 1829, confirming new taxonomical structure of the tribe Alphitobiini Reitter, 1917 (Coleoptera, Tenebrionidae). Ukrainian Entomological Journal, 1 (12): 20–34. (in Russian: Черней, Л.С. и Зелинская, Т.С. Морфологические особенности преимагинальных стадий и биология видов рода, *Alphitobius* Stephens 1829, подтверждающие новый таксономический состав трибы Alphitobiini Reitter, 1917 (Coleoptera, Tenebrionidae).)
- Ferrer, J., Barclay, M.V.L. and Hancock E.G., 2004. Discovery on lost J.C. Fabricius (1775) and A.G. Olivier (1795) types of Coleoptera in the Hunterian Museum, University of Glasgow, Scotland. Annales Zoologici, 54 (4): 775–781.
- Ferrer, J. and Ødegaard, F., 2005. New species of darkling beetles from Central America with systematic notes (Coleoptera, Tenebrionidae). Annales Zoologici, 55 (4): 633–661.
- Garrido, O.H. and Gutierrez, E., 1994. Variability of *Zophobas rugipes* Kirsch (Coleoptera: Tenebrionidae: Tenebrionini) in Cuba. Insecta Mundi, 8 (3–4): 243–245.
- Kim, S.Y., Kim, H.G., Song, S.H. and Kim, N.J., 2015. Developmental characteristics of *Zophobas atratus* (Coleoptera: Tenebrionidae) larvae in different instars. Int. J. Indust. Entomol, 30 (2): 45–49.
- Medvedev, H.S., 1965. Identification key of insects of the European part of the USSR. Vol. II. Coleoptera and Strepsiptera. Moscow, Leningrad: Nauka. (in Russian: Медведев, Г.С. Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые.)
- Medvedev, H.S., 1990. Identification key of darkling beetles of Mongolia. St.Petersburg: Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Vol. 220. (in Russian: Медведев, Г.С. Определитель жуков-чернотелок Монголии.)
- Medvedev, H.S. and Nepesova, M.H., 1985. Identification key of darkling beetles of Turkmenistan. Ashhabad: Yilyim. (in Russian: Медведев, Г.С. и Непесова, М.Г. Определитель жуков-чернотелок Туркменистана.)
- Ogloblin, D.A. and Znoiko, D.V., 1950. Fauna of the USSR. Beetles (Coleoptera). Vol. XVIII, Issue 8. Family Alleculidae, Part. 2. Moscow, Leningrad: Nauka. (in Russian: Оглоблин, Д.А. и Знойко, Д.В. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. XVIII. Вып. 8. Пыльцееды (Сем. Alleculidae).)