

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Чтения  
п а м я т и  
Николая Александровича  
Х о л о д к о в с к о г о

Вып. 53

Г.С. Медведев

**Эволюция и система  
жуков-чернотелок трибы *Blaptini*  
(Coleoptera, Tenebrionidae)**

Санкт-Петербург  
2001

**Медведев Г.С. Эволюция и система жуков-чернотелок трибы *Blaptini* (Coleoptera, Tenebrionidae).** Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 53, СПб., 2001. 332 с.

**Medvedev G.S. Evolution and system of darkling beetles of the tribe *Blaptini* (Coleoptera, Tenebrionidae).** Meetings in memory of N.A. Cholodkovsky. Iss. 53. St-Petersburg, 2001. 332 pp.

Редактор *С.Ю. Синёв*  
Ответственный за издание *В.А. Кривохатский*

По постановлению Президиума Российской академии наук ежегодно в марте-апреле проводятся Чтения памяти выдающегося русского зоолога, почетного члена Русского энтомологического общества, профессора Николая Александровича Холодковского (1858-1921).

Настоящий выпуск содержит расширенное изложение доклада Г.С. Медведева, выступившего на проводившихся 31 марта 2000 г. 53-х Чтениях с сообщением о морфогенетических преобразованиях ряда признаков половой системы и гениталий жуков-чернотелок трибы *Blaptini* (Coleoptera, Tenebrionidae). Публикация выпуска поддержана грантами РФФИ 98-04-49763 и ФЦНТП "Биоразнообразие".

ISSN 1606-8858

© Русское энтомологическое общество, 2001

© Г.С. Медведев, 2001

*Г.С. Медведев*

**Система и эволюция жуков–чернотелок  
трибы *Blaptini* (Coleoptera, Tenebrionidae)**

Содержание

Введение.....	4
1. Морфология.....	5
1.1. Общая характеристика трибы .....	5
1.2. Мускулатура головы .....	7
1.3. Строение вершины брюшка самца .....	8
1.4. Строение вершины брюшка самки .....	10
2. Положение трибы <i>Blaptini</i> в системе сем. <i>Tenebrionidae</i> .....	11
3. Систематический обзор подтриб .....	15
3.1. Подтриба <i>Blaptina</i> Latreille, 1817 .....	15
3.2. Подтриба <i>Remipedellina</i> Semenow, 1906 .....	21
3.3. Подтриба <i>Prosodina</i> Skopin, 1960 .....	23
3.4. Подтриба <i>Gnaptorina</i> G.Medvedev, subtrib. n. ....	29
3.5. Подтриба <i>Gnaptorinina</i> G.Medvedev, subtrib. n. ....	31
4. Определительная таблица подтриб и родов .....	33
5. Жизненные стратегии чернотелок трибы <i>Blaptini</i> .....	39
6. Морфо-эволюционные тенденции .....	42
6.1. Усики .....	42
6.2. Эдеагус.....	45
6.2.1. Фаллобаза .....	46
6.2.2. Парамеры .....	51
6.3. Гастральная спикула .....	61
6.4. Яйцеклад .....	67
6.5. Вентральная спикула .....	68
6.6. Половые пути самки .....	70
7. Изолирующие механизмы у чернотелок рода <i>Prosodes</i> .....	79
7.1. Химическая изоляция .....	80
7.2. Механическая изоляция .....	81
8. Таксономические замечания .....	83
Заключение .....	84
Summary .....	85
Литература .....	86
Систематический список родов и видов с указателем рисунков .....	87
Иллюстрации .....	97

## Введение

Триба *Blaptini* – одна из крупных систематических групп семейства чернотелок (*Tenebrionidae*) палеарктической фауны. Она включает 23 рода и около 500 видов. Многие представители трибы *Blaptini*, относящиеся к родам *Blaps* (рис. 1-3), *Dila* (рис. 4), *Dilablaps*, *Coelocnemodes*, *Prosodes* (рис. 5, 6) и др., имеют крупные размеры тела, длина которого может достигать 44 мм. В то же время некоторые обитатели высокогорий относятся к числу мелких форм, длина их тела может быть менее 9 мм (у *Gnaptorina cordicollis* G. Medv. – 8.7-9.3 мм).

Ареал трибы *Blaptini* простирается от атлантического побережья Европы, Азорских и Канарских островов до Японии и Тайваня (рис. 7). Северная граница ареала проходит через Ирландию, Шотландию, южную Норвегию (Осло), среднюю Швецию, затем идет по балтийскому побережью Польши и поворачивает на юго-восток к Киеву. В пределах европейской части России она проходит через Самару, нижнее течение р. Белой (50° с.ш.), огибает с юга Уральские горы. В Сибири представители трибы распространены на север до Омска, Томска, Красноярска, Канска, но не обнаружены на значительной части Предбайкалья. В Забайкалье они проникают до северо-восточного побережья Байкала, Улан-Удэ, Нерчинска. В Монголии *Blaptini* распространены почти до крайнего востока (Медведев, 1990), в Китае – до районов, расположенных к северу от Пекина (*Blaps chinensis* Fald., *Prosodes pekinensis* Farn.). На Дальнем Востоке России и Корейском полуострове виды трибы *Blaptini* не обнаружены. В Японии на островах Хонсю, Сикоку и Кюсю, а также на Тайване обитает *Blaps japonensis* Mars., представленный и в фауне континентального Китая. В Северной Африке виды рода *Blaps*, населяя плато и нагорья, распространены на юг до южной границы Сахары и севера Сомали (Koch, 1970), а в Передней Азии на юге достигают Йемена (Аден), Омана, южных пределов Ирана и Афганистана. В Южной Азии ареал трибы включает Гималаи, Тибетское нагорье, север Вьетнама, где представитель подтрибы *Gnaptoripina* обнаружен уже в пределах Индо-Малайской области в горах на высотах около 2500 м над ур.м.

Автор выражает благодарность д-ру О. Мерклу (Dr. O. Merkl, Будапешт, Венгерский естественно-исторический музей), д-ру Ф. Хике

(Dr. F.Hieke, Берлин, Зоологический музей Университета Гумбольдта) и д-ру Л. Церхе (Dr. L.Zerche, Эберсвальде, Немецкий энтомологический институт) за предоставление на изучение материалов по чернотелкам трибы Vartini.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 98-04-49763) и программы “Биоразнообразие”.

## 1. Морфология

### 1.1. Общая характеристика трибы

**Имаго.** Глаза сильно поперечные, при рассмотрении сбоку узкоовальные, со слабой выемкой посередине переднего края. Передний край наличника слегка дуговидно выемчатый по всей ширине или почти прямой. Мембрана между губой и наличником прикрепляется к наличнику позади его переднего края и снаружи не видна. Усики длинные, редко у специализированных форм короткие (*Remipedella*), 3-й членик усиков продолговатый, 8-10-й членики округлые, удлинненно- или поперечноовальные. Вершинные членики усиков несут конусовидные сенсиллы с притупленной вершиной, многоконусные сенсиллы на них отсутствуют. Тормальные склериты своими внутренними отростками спаяны с основанием верхней губы (рис. 11), у их внутренних концов расположены эпифарингеальные склериты. Краевая щетка верхней губы посередине прервана (только у видов рода *Remipedella* сплошная). Нижняя поверхность верхней губы полностью мембранозная, в передней половине покрыта щетинками. Простека и глоточные отростки мандибул массивные (рис. 12, 13), выступ на дне глотки небольшой. От базального верхнего края мандибул отходит тонкий склеротизованный отросток. Сухожилие отводящей мышцы мандибул (*musculus craniomandibularis externus*) прикреплено к их базальному наружному краю между суставной ямкой и мышцелком на некотором удалении от последнего. Лацинии на вершине с двумя зубцами, из которых нижний короче и тоньше верхнего. Ментум не заполняет всю горловую вырезку, основания нижних челюстей (кардо, стипес) лежат снизу открыто. Прементум не прикрыт снизу ментумом.

Средние тазиковые впадины доходят до внутреннего края эпиплевр надкрылий, трохантин хорошо развит. Эпистерны среднегруди широко примыкают к внутреннему краю эпиплевр надкрылий. Эпиплевры достигают шовного угла, редко наружный край надкрылий у вершины острый. Летательные крылья отсутствуют. Отросток 1-го видимого стернита брюшка между задними тазиками заметно эже тазиковых ямок. Мембраны между 3-м и 4-м, а также между 4-м и 5-м видимыми стернитами брюшка открыты. Подкожная мембрана последних члеников лапок без щетинок (рис. 8-10). Края

подошвенной поверхности члеников лапок несут жесткие щетинки. Подошвенная поверхность базальных члеников передних и средних лапок самца часто с волосяными щеточками или пучками щетинок, иногда только с их остатками в виде плоской кисточки, расположенной на вершинном крае подошвы. У самца вершина внутренней поверхности передних и средних голеней может также иметь участок, густо покрытый мелкими светлыми волосками. Эдеагус неинвертный. Лопasti яйцеклада без гоностилей.

**Личинка.** Тело удлиненное (длина в 5-10 раз превышает ширину в области переднегруди), почти параллельностороннее, несколько сужающееся кзади на протяжении последних сегментов брюшка. Цвет тела сверху от светло-желтого до черно-бурого, при этом отдельные сегменты несут более темные пояски у их заднего края. Щетинки расположены у переднего, заднего и наружных краев сегментов. Голова немного эже переднегруди, глазки отсутствуют или видны как небольшие темные пятна, которые при темной окраске головной капсулы иногда окружены светлым ободком. Эпикраниальный шов короткий, его длина в 3-6 раз меньше длины лба. Фронтальные швы идут к внутреннему краю основания усиков, но не доходят до фронтотемпального шва, иногда на концах ветвятся (*Prosodes*, *Tagona*, *Gnaptor*). Лоб несет одну пару широко расставленных щетинок у переднего края или две пары позади середины. Кнаружи от фронтальных швов головная капсула несет три пары щетинок: одна пара расположена на уровне середины этих швов и две пары – в поперечном ряду на уровне вершины лба. Темя на границе с затылком может нести гребень из щетинок. На наличнике расположено две пары щетинок. На верхней поверхности верхней губы выделяется поперечный ряд щетинок, число которых варьирует от 4 до 12; иногда линейное расположение этих щетинок нарушается. В средней части губы у переднего края расположены две центральные щетинки, которые своими концами направлены вперед и прижаты к поверхности губы. Нижняя поверхность верхней губы несет краевые шипики, расположенные по бокам у ее переднего края, и одну пару шипиков в центре. Срединная полоса нижней поверхности, кроме нескольких сенсилл и центральных шипиков, не несет щетинок. По бокам от этой полосы расположены поля шипиков, которые могут занимать только переднюю часть нижней поверхности либо простираются до ее середины или основания, часто оставляя свободными наружные части. Наружная поверхность мандибул в основании образует слабо склеротизованную и покрытую немногочисленными щетинками выпуклость. В области выпуклости верхняя поверхность мандибул обычно не имеет резкого края, но иногда он выражен четко (*Gnaptor*). Нижнечелюстные щупики 3-члениковые, нижнегубные – 2-члениковые. Склерит гипофаринкса 3-лопастной. Усики 3-члениковые, довольно длинные, расположены на хорошо развитом базальном мембранозном выступе. Передние ноги крупнее средних и задних. Коготок передних ног по длине почти равен голени, его основание слабосклеротизованное. Внутренняя поверхность вертлуга, бедра и голени снабжена гребнем щетинок. Длина 9-го сегмента брюшка не превышает ширину, его вершина более или менее сильно загнута

кверху и вооружена боковыми шипиками либо 2 длинными шипиками на конце. Верхняя поверхность 9-го сегмента в средней части имеет ряд из 4 щетинок, а ее наружные края несут по неправильному продольному ряду шипиков. Анальная подпорка занимает не более половины нижней поверхности сегмента.

## 1.2. Мускулатура головы

Признаки строения некоторых мышц головы имеют существенное значение для понимания границ таксонов и их связей друг с другом. Краниальная мускулатура представителей трибы *Blaptini* имеет ряд своеобразных особенностей, которые отличают этот таксон как от близких, так и далеких в систематическом отношении групп чернотелок. Прежде всего это относится к строению фронтальных мышц гипофаринкса и эпифаринкса. У большинства чернотелок тентириоидного комплекса (*Pimeliini*, *Platyopini*, *Akidini*, *Epitragini*, *Tentyriini*, *Zophosini*, *Erodiini* – рис. 14, *Adesmiini*, *Asidini*, *Lachnogyini*, *Leptodini*, *Stenosini*) и некоторых чернотелок тенебриоидного комплекса (*Diaperini*, *Tenebrionini*, *Cossyphini*) пучки фронтальной мышцы гипофаринкса расположены снаружи от пучков фронтальной мышцы эпифаринкса. В противоположность этому у *Blaptini* они меняют положение на обратное, так что пучки фронтальных мышц гипофаринкса прикрепляются к внутренней стенке головной капсулы конутри от фронтальных мышц эпифаринкса (*Blaps titanus* Mjн., *Dila seriata* Rtt., *D. laevicollis* Gebl. – рис. 15, *Prosodes solskyi* Faust – рис. 16, *Tagona macrophthalma* F.-W., *Gnaptor spinimanus* Pall. – рис. 17, *Itagonia lopatini* G.Medv. – рис. 18). Перечисленные виды относятся к 4 разным подтрибам (*Blaptina*, *Prosodina*, *Gnaptorina* и *Gnaptorinina*), что позволяет говорить о фундаментальном значении признаков строения краниальной мускулатуры для понимания состава трибы в целом. Сходное с *Blaptini* строение краниальной мускулатуры свойственно также некоторым представителям трибы *Opatrini* (*Weisea sabulicola* Sem. – рис. 19, *Penthicus fertilis* Rtt.). В подавляющем большинстве случаев у *Opatrini* пучки фронтальных мышц гипофаринкса расщепляют пучки фронтальных мышц эпифаринкса (*Opatroides punctulatus* Br. – рис. 20), что свидетельствует о генетической близости трибы *Blaptini* к опатроидным чернотелкам.

Если свойственное чернотелкам трибы *Blaptini* расположение фронтальных мышц гипофаринкса и эпифаринкса отмечено также и у отдельных видов трибы *Opatrini*, то строение субментальной мышцы прементума у них строго специфично. Основание этой мышцы крепится на поверхности вальковидного гребня у переднего края субментума, а ее волокна проходят между дорсальными отростками ментума и направляются к базальному краю прементума. У подавляющего большинства чернотелок субментальная мышца прементума имеет веерообразную форму, ее волокна не разделены на пучки и прикрепляются к средней части основания прементума, которое может в этом месте иметь небольшой выступ (*Adesmiini*: *Adesmia karelini* F.-W. – рис. 21,

Pimeliini: *Pimelia cephalotes* Pall. – рис. 22). Только у представителей трибы Vlapitini субментальная мышца прементума состоит из двух пучков, прикрепляющихся к наружным частям основания прементума. Эта особенность ее строения была выявлена при изучении мускулатуры ротового аппарата у целого ряда видов, относящихся к родам *Blaps* (*B. titanus* Mÿn. – рис. 23, *B. rugosa* Gebl., *B. lethifera* Marsh., *B. scutellata* F.-W.), *Dila* (*D. seriata* Rtt.), *Prosodes* (*P. solskyi* Faust, *P. cribrella* Baudi), *Gnaptor* (*G. spinimanus* Pall. – рис. 24) и *Itagonia* (*I. lopatini* G.Medv. – рис. 25).

### 1.3. Строение вершины брюшка самца

**Общее строение.** VII (5-й видимый) стернит брюшка самца полностью прикрывает снизу VIII стернит, VII и VIII тергиты находятся под надкрыльями и в спокойном положении снаружи не видны (рис. 45). Последние тергиты и стерниты соединены длинными мембранами, что позволяет вершине брюшка выдвигаться из-под надкрылий. На базальной мембране VIII стернита снаружи открывается проток непарной железы. Длинная складчатая мембрана связывает VIII тергит с эпипроктотом. Анальное отверстие окружено мембранозной складкой, нижний край которой, заворачивая вперед, переходит в стенку сумки эдеагуса. Верхняя стенка сумки продолжается до базального края эдеагуса, а нижняя – до места выхода семяизвергательного протока. В базальной (по отношению к эдеагусу) половине в сумку впадают протоки двух желез. При выдвигении эдеагуса из брюшка сумка может целиком выворачиваться. Отверстие сумки расположено ниже вершинных лопастей гастральной спиккулы так, что обращенная к эдеагусу мембранозная поверхность лопастей скользит по его верхней и боковым поверхностям. Заворачиваясь вперед, нижний край сумки эдеагуса переходит в мембрану, которая натянута между внутренними краями ветвей гастральной спиккулы.

**Мускулатура эдеагуса и брюшка** (рис. 26, 27). Внутренняя мускулатура эдеагуса включает две пары мышц, обеспечивающих сгибание парамер вниз относительно фаллобазы и возвращение их в исходное положение. Сгибание парамер происходит при сокращении пучков латеральной фаллобазальной мышцы парамер (*M5*). Основания пучков латеральной фаллобазальной мышцы занимают боковую часть внутренней поверхности фаллобазы, а вершины прикрепляются к парамерам на уровне основания их вентральных лопастей. Дорсальная фаллобазальная мышца парамер (*M6*) идет от дорсальной поверхности фаллобазы к основанию парамер, причем линия прикрепления занимает значительную часть последнего. Оба пучка мышцы плотно примыкают друг к другу в дистальной части фаллобазы, но несколько расходятся в ее базальной части. Наличие двух пучков дорсальной фаллобазальной мышцы обусловлено тем, что исходно каждая парамера представляла собой отдельный склерит.

В строении внутренней мускулатуры эдеагуса некоторые отличия от описанного типа установлены у представителей подрода *Diprosodes* рода



*Prosodes* (*P. biformis* Sem., *P. biformiopaca* Rtt. – рис. 28-30), у которых основания пучков латеральной фаллобазальной мышцы парамер прикрепляются не ко всей боковой поверхности полости фаллобазы, а к нижним углам ее основания, образуя здесь короткое сухожилие (рис. 30). Возможно, что эти особенности строения мышцы связаны с сильной укороченностью эдеагуса у видов подрода *Diprosodes*.

Для наружной мускулатуры эдеагуса видов подрода *Diprosodes* характерно наличие короткого пучка мышц, связывающих его основание с передним концом гастральной спикеры (рис. 28-30, *M8*). Сокращение этой мышцы, по-видимому, обеспечивает втягивание эдеагуса в его сумку.

К боковой поверхности сумки эдеагуса крепится крупная мышца, идущая к основанию эдеагуса (рис. 31-33, *M7*). Сокращение этой мышцы обеспечивает выдвигание эдеагуса из брюшка. У *Prosodes biformiopaca* Rtt. из подрода *Diprosodes*, кроме того, найдены пучки парной мышцы, которые связывают наружную стенку сумки эдеагуса с гастральной спикерой, прикрепляясь к ветвям последней в месте их соединения с вершинными лопастями (рис. 33, *M11*).

Ветви гастральной спикеры служат также местом прикрепления мышечных пучков, идущих к месту соединения мембранозных поверхностей стернита и тергита VIII сегмента брюшка (рис. 31, 32, *M9*). Здесь же, у наружного края брюшка, прикрепляется поперечная мышца (*M10*), иногда разделенная на правый и левый пучки сухожильной полоской. От VII стернита к месту сочленения стернита и тергита VIII сегмента брюшка идет мышца, состоящая из двух групп волокон (рис. 31, 32, *M12*). Довольно тонкие пучки волокон связывают место сочленения стернита и тергита VIII сегмента брюшка с передними наружными углами тергита VII сегмента (рис. 31, *M13*).

Базальная часть VIII стернита брюшка занята основаниями пучков, идущих к VII стерниту (рис. 32, *M7*). Одна пара мышечных пучков (*M15*) связывает VII и VIII тергиты брюшка и другая (*M16*) – VII тергит с местом сочленения стернита и тергита VIII сегмента брюшка (рис. 34). Еще две пары мышечных пучков связывают: одна (*M17*) – стернит и тергит VIII сегмента брюшка, другая (*M18*) – VIII стернит и мембрану, расположенную между ветвями гастральной спикеры (рис. 35). От вершинной части VIII стернита крупные пучки мышц идут к ветвям гастральной спикеры, прикрепляясь к ним в месте их соединения с вершинными лопастями (рис. 35, 36, *M19*).

Лопастни гастральной спикеры снабжены тремя парными мышцами (рис. 37). Пучки наиболее крупной мышцы (*M21*) идут от внутренней поверхности лопастей к мембране, расположенной между ветвями гастральной спикеры. Короткая тонкая мышца (*M22*) связывает внутреннюю поверхность лопастей с внутренней поверхностью эпипрокта, а длинная тонкая мышца (*M20*) идет от лопастей к мембранозной стенке вместилища спикеры.

#### 1.4. Строение вершины брюшка самки

**Общее строение.** У самки расположение склеритов и мембран в вершинной части брюшка имеет определенное сходство с таковым у самца (рис. 46). Яйцеклад расположен в глубокой мембранозной сумке, основание которой соединено с основанием парапроктов и проктигера. В частности, сверху от базального края VIII тергита мембрана идет к основанию яйцеклада; снизу мембранозная стенка вагины, заворачиваясь вперед, идет до основания яйцеклада и затем, заворачиваясь назад, идет к заднему краю VIII стернита. Таким образом, в спокойном положении яйцеклад погружен в обширное мембранозное вместилище. Характерно, что место прикрепления мембраны, идущей от VII к VIII стерниту, сильно сдвинуто к основанию VII стернита.

**Мышцы яйцеклада и брюшка.** Мышцы яйцеклада обеспечивают сгибание и разгибание его вершинной части, занятой долями кокситов. Роль этих мышц возрастает с приобретением яйцекладом функций роющего органа, что характерно для представителей подтрибы *Prosodina*.

Основание парапроктов занято тремя парами мышц. На наружной его поверхности начинаются мощные пучки мышцы, идущей к основанию вальвифера (1-я доля кокситов) (рис. 38, *M23*). При сокращении этой мышцы вся вершинная часть яйцеклада загибается вентрально. Сокращение мышцы (*M24*), идущей от переднего конца вентральной спикулы к основанию вершинных долей кокситов, вызывает только сгибание вершинных лопастей яйцеклада по отношению к вальвиферу. Разгибание вершинной части яйцеклада осуществляется при сокращении мышцы (*M25*), пучки которой идут от основания парапроктов к верхней части основания вальвифера. Мощные пучки парной мышцы (*M26*) связывают основание парапрокта с передним концом вентральной спикулы.

Стерниты и тергиты последних сегментов брюшка связывает целый комплекс мышц. Пучки двух парных мышц идут от базального края VII тергита к базальному краю VIII тергита (рис. 39, *M27* и *M28*). У базального края VII тергита расположено также основание мышцы, вершина которой прикрепляется к переднему наружному углу VIII тергита (рис. 40, *M29*). Ряд мышц начинается на склеротизованной или мембранозной поверхности VIII тергита. На мембранозной его поверхности латерально расположено основание мышцы, прикрепляющейся вершиной к наружной части основания VII тергита. Центральная часть VIII тергита занята основаниями пучков двух мышц, идущих к средней и наружной частям переднего края VII тергита (рис. 40, *M30* и *M31*).

У *Prosodes ballionis* Кг. на VIII стерните крепятся пучки парных мышц, идущих ко дну мембранозной камеры яйцеклада. Одна из этих мышц (*M32*) крупная, ее основание занимает вершинную часть VIII стернита; основания двух других мышц (*M33* и *M34*) расположены также в вершинной части VIII стернита, но латеральнее основания первой мышцы (рис. 41). При сокращении указанных мышц яйцеклад втягивается в мембранозную камеру. В

базальной половине VIII стернита расположены основания мышечных пучков, идущих к наружным частям VIII тергита (рис. 41, *M35*). У *Prosodes suturangula* Rtt. на VIII стерните начинаются пучки двух парных мышц, одна из которых (*M36*) гомологична мышце *M32* у *P. ballionis*, другая (*M37*) – мышце *M35* (рис. 42).

Внутренняя склеротизованная поверхность VII тергита брюшка служит местом крепления основания крупной мышцы, идущей к плевральной области VIII сегмента, где она оканчивается у дыхальца (рис. 43, *M38*). Длинные мышечные пучки идут от VII стернита к передним наружным углам VII тергита (рис. 43, *M39*). Латерально на VII стерните расположены основания мышечных пучков, идущих к сочленению VIII тергита и VIII стернита, медиально – основания мышечных пучков, идущих к базальному краю VIII стернита (рис. 44, *M40* и *M41*).

## 2. Положение трибы *Vlartini* в системе сем. *Tenebrionidae*

Триба *Vlartini* относится к тенебриоидному комплексу чернотелок, наиболее общей особенностью представителей которого является наличие брюшных защитных желез. Присутствие этих желез можно установить по такой особенности наружного строения жуков, как развитие открытых мембранозных поверхностей между 3-м и 4-м, а также между 4-м и 5-м видимыми стернитами брюшка. Кроме того, чернотелки тенебриоидного комплекса имеют неинвертный эдеагус, т.е. тегмен у них расположен дорсально, а пенис – вентрально. Для строения личинок чернотелок этой группы характерно то, что расположение щетинок на верхней поверхности мандибул не ограничено только латеральной выпуклостью, как это наблюдается у личинок чернотелок тентириоидного комплекса, а занимает более обширную зону.

Гебин (Gebien, 1911, 1937, 1938) в изданных им каталогах чернотелок помещал трибу *Vlartini* перед неарктической трибой *Eleodini*, около 200 видов которой населяют западную и центральную части Северной Америки от крайнего юга Канады на севере до Мексики на юге. В трибу *Eleodini* включается, как правило, также род *Nycterinus* Eschsch., который насчитывает 10 видов, обитающих в прибрежной зоне среднего Чили (Рета, 1966). Однако у представителей этого рода (*N. rugiceps* Curt.) вершинные членики усиков густо покрыты многоконусными сенсиллами, что неоспоримо сви-

детельствует о принадлежности его к иной ветви тенебриоидного комплекса, чем опатроидные чернотелки, а также трибы *Blartini*, *Platyscelidini* и *Eleodini*. Поскольку род *Nycterinus* не может быть включен в трибу *Eleodini*, последняя должна рассматриваться как таксон, свойственный только фауне Неарктической области.

Более определенное мнение о родстве триб *Blartini* и *Eleodini* высказывал Скопин (1960). На основании изучения личинок некоторых видов рода *Eleodes* из Калифорнии он подверг сомнению необходимость придания *Eleodini* ранга трибы, но считал возможным включение этого таксона в трибу *Blartini* в качестве подтрибы. Скопин утверждает, что виды *Eleodini* являются “безусловно, дериватом бляпоидного корня на американском континенте”.

В тенебриоидном комплексе триба *Blartini* наиболее близка к опатроидным чернотелкам, представляющим собой обширный комплекс триб, а также к палеарктической трибе *Platyscelidini*. У представителей указанных таксонов на члениках усиков никогда не бывают развиты многоконусные сенсиллы, что выделяет их среди других систематических групп тенебриоидного комплекса. Эта особенность строения сенсилл усиков характерна также для представителей триб *Eleodini*, *Toxicini*, *Helopini*, *Cossyphini*, которые, как и *Blartini*, относятся к тенебриоидному комплексу. Близость трибы *Blartini* к опатроидным чернотелкам и трибе *Platyscelidini* подтверждается также строением их ротового аппарата. В частности, только у этих групп в дорсальной стенке глоточных отростков мандибул развит тонкий склеротизованный отросток, идущий назад от внутреннего базального угла мандибул (рис. 12). Характерной особенностью этих чернотелок является также и то, что сухожилие отводящей мышцы у них прикрепляется не рядом с мышцелком, а заметно выше его.

Целый ряд особенностей наружного и внутреннего строения чернотелок трибы *Blartini* позволяет рассматривать их как своеобразную и монофилетическую ветвь сем. *Tenebrionidae*. От ближайших родственных групп – опатроидных чернотелок и трибы *Platyscelidini* – триба *Blartini* отличается комплексом признаков: 1) подкоготковая мембрана последних члеников лапок не несет на своей поверхности 2 щетинок (рис. 8-10); 2) лопасти яйцеклада лишены стилей; 3) внутренний край эпиплевр надкрылий образует утолщенный рубчик; 4) эпистерны среднегруди на значительном протяжении примыкают к внутреннему краю эпиплевр надкрылий и не отделены от них эпимерами; 5) субментальная мышца прементума парная (рис. 23-25) (у всех других чернотелок непарная, веерообразная – рис. 21, 22); 6) пучки

фронтальной мышцы гипофаринкса прикрепляются к внутренней поверхности головной капсулы конутри от фронтальной мышцы эпифаринкса (рис. 15-17). Следует отметить, что если парное строение субментальной мышцы прементума свойственно только видам трибы *Vlaptini*, то такое же, как у них, расположение пучков фронтальных мышц гипофаринкса и эпифаринкса встречается у отдельных видов трибы *Opatrini* (рис. 19).

Предпринимавшиеся ранее попытки определения родственных отношений трибы *Vlaptini* не учитывали большинства отмеченных особенностей строения ее представителей, что существенно влияло на обоснованность выводов.

Наиболее резко триба *Vlaptini* может быть противопоставлена трибам чернотелок тентириоидного комплекса (*Pimeliini*, *Platyopini*, *Asidini*, *Leptodini*, *Stenosini*, *Erodiini* – рис. 14, *Epitragini*, *Tentyriini*, *Adesmiini* и др.), у которых основания пучков фронтальных мышц гипофаринкса расположены латеральнее пучков фронтальных мышц эпифаринкса. Последняя особенность отмечена и у некоторых чернотелок тенебриоидного комплекса (*Tenebrio molitor* L., *Diaperis boleti* L., *Alphitophagus bifasciatus* Say).

Оценивая родственные отношения триб *Vlaptini* и *Eleodini*, следует отметить, что большое внешнее сходство их представителей обусловлено как происхождением обоих таксонов от опатроидных предков, так и обитанием в сходных условиях. При этом *Eleodini* сохраняют признаки опатроидных чернотелок в менее измененном виде. Внутренний край эпиплевр у них не имеет утолщенного рубчика; подкоготковая мембрана несет 2 крепкие щетинки; лопасти яйцеклада снабжены стилиями (рис. 47); эпистерны среднегруди отделены эпимерами от внутреннего края эпиплевр надкрылий; субментальная мышца прементума непарная (веерообразная); основания пучков фронтальной мышцы гипофаринкса расщепляют пучки фронтальной мышцы эпифаринкса. Парамеры у видов трибы *Eleodini* образуют по дополнительному вентральному отростку, что совершенно не свойственно видам какой-либо группы *Vlaptini*.

Значительные отличия *Eleodini* от *Vlaptini* имеются в строении других структур полового аппарата либо связанных с ним образований. В частности, гастральная спикула у видов рода *Eleodes* имеет генерализованный облик (рис. 52, 53), поскольку передние концы ее стержневидных склеритов хотя и сближены, но не слиты, на вершине несут слабо развитые лопасти. В то же время VIII стернит брюшка самца отличается четкой дифференциацией своих структур, имея двухлопастной вершин-

ный край и склеротизованный базальный край (рис. 54). VIII стернит брюшка самки у *Eleodini* снабжен очень коротким общим стволом (рис. 55).

Очевидно, трибы *Vlartini* и *Eleodini* эволюционировали от опатроидных предков по пути освоения открытых пространств в сходных условиях в различных районах земной суши – в палеарктической Евразии и в Северной Америке. При этом предковые формы трибы *Vlartini* испытали более значительные преобразования в строении внутренних и наружных структур, что выделяет их как среди родственных таксонов, так и среди чернотелок в целом. Обитание в сходных условиях и ранняя утрата летательных крыльев обусловили внешнее сходство части *Eleodini* с *Vlartini*, которое возникло на основе параллельного развития ряда черт наружного строения.

При оценке родственных отношений триб *Vlartini* и *Platyscelidini* следует учитывать то, что по большинству важнейших характеристик *Platyscelidini* близки к опатроидным чернотелкам. Обращает на себя внимание значительное сходство строения эдегуса у *Vlartini* и *Platyscelidini*, обусловленное наличием у них сходных тенденций в преобразовании этого органа, в чем определенную роль играл фактор утраты способности к полету и плотное срастание надкрылий по шву. Глубокие отличия *Platyscelidini* от *Vlartini* по строению половых путей самок позволяют считать, что сходство в строении эдегуса у них обусловлено как происхождением тех и других от опатроидных чернотелок, так и независимым развитием сходных признаков. Если у *Vlartini* имеется хорошо развитая сперматека с двумя резервуарами, а непарный яйцевод впадает в вагину в ее средней части или у переднего конца, то у *Platyscelidini* место впадения непарного яйцевода в вагину сильно сдвинуто назад, железа отходит от переднего конца вагины, образуя клапан почти на ее поверхности, и собственно сперматека отсутствует (рис. 56).

Слабую продвинутость *Platyscelidini* обнаруживают в строении вентральной спикулы. Если у *Vlartini* срединный ствол спикулы слит с основанием VIII стернита брюшка, то у *Platyscelidini* он не образует с VIII стернитом монолитную структуру (рис. 57). В то же время гастральная спикула у *Platyscelidini* имеет хорошо развитый общий ствол (рис. 58) подобно тому, как это наблюдается в различных группах трибы *Vlartini*.

Таким образом, трибы *Vlartini* и *Platyscelidini*, связанные в своем происхождении с опатроидными чернотелками, существенно разошлись по уровню развития структур внутреннего и наружного

строения. Вместе с тем, общие тенденции в развитии полового аппарата самцов, а также то обстоятельство, что обе трибы сформировались в горных районах юга палеарктической Азии, дает основание считать, что их предки были более близки друг к другу, чем к Eleodini.

### 3. Систематический обзор подтриб

#### 3.1. Подтриба *Blaptina* Latreille, 1817

Типовой род *Blaps* Fabricius, 1775.

Подтриба включает 8 родов: *Nalepa* Rtt., *Coelocnemodes* Bates, *Caenoblaps* Kcipig, *Dilablaps* A.Bog., *Dila* F.-W., *Protoblaps* G.Medv., *Thaumatoblaps* Kasz. et G.Medv., *Blaps* F. Более четко обособленными являются небольшие роды (*Nalepa*, *Protoblaps*, *Thaumatoblaps*).

Род *Blaps*, самый крупный в подтрибе по числу известных видов, распадается на целый ряд эволюционных ветвей, статус которых требует уточнения. Выводы о его таксономической структуре могут быть сделаны лишь на основе широкого сравнительно-морфологического изучения полового аппарата самцов и самок и выявления ведущих тенденций в эволюции отдельных структур. В связи с неполнотой таких данных здесь целесообразно осветить лишь некоторые вопросы внутривидовой систематики.

Зейдлиц (Seidlitz, 1893) представил систему рода *Blaps* в виде определительной таблицы, но не использовал в ней названия подродов. Наиболее крупные подразделения рода (I и II отделы) характеризуются в этой системе строением подкоготковой пластинки. У видов I отдела она угловидная, заостренная на вершине, у видов II отдела – тупая или округлая на вершине. Оба подразделения следует рассматривать как естественные, т.е. отражающие наличие в роде двух крупных эволюционных ветвей; входящие же в них группы (11 групп в I отделе и 17 – во II) часто включают неродственные виды.

Скопин (1960), изучивший личинок 19 видов рода *Blaps*, считал необходимым выделить подрод *Lithoblaps* Motsch., соответствующий I отделу в системе Зейдлица, в особый род. Это не нашло поддержки в литературе по сем. Tenebrionidae, поскольку жуки видов подрода *Lithoblaps* по важнейшим диагностическим признакам неотделимы от остальных представителей рода *Blaps*.

Различные точки зрения существовали на положение в сис-

Рис. 1. *Blaps faustii* Seidl., самец.



теме трибы *Blartini* подрода *Ablapsis*. Рейттер (Reitter, 1887) описал этот таксон как подрод рода *Blaps*, но несколько позже (Reitter, 1893) придал ему родовой статус. Зейдлиц же (Seidlitz, 1893) полагал, что *Ablapsis* следует включить в род *Prosodes*. Исследование строения гениталий самцов и самок *Ablapsis compressipes* Rtt. (типовой вид подрода, по монотипии) показало, что этот таксон является характерным представителем подтрибы *Blartina*. Вершинная часть яйцеклада (кокситы) у этого вида заметно удлинённая, угловидно сужающаяся к вершине, нижняя поверхность лопастей яйцеклада плоская, фаллобаза эдеагуса лишена следов развития вершинных боковых лопастей. Если *Nalepa* следует рассматривать как особый род, то *Ablapsis* должен быть включен в род *Blaps* в ранге подрода. Строение эдеагуса *B. (Ablapsis) compressipes* весьма своеобразно и сходно с таковым *B. znoikoi* Sem. et A. Bog. и *B. berezowskii* G. Medv. Фаллобаза (рис. 153-157) у этих видов сильно сужена к вершине, параметры (рис. 294-304) небольшие, узкие, на вершине дважды изогнутые дорсально, их верхняя поверхность образует глубокое желобовидное вдавление. Помимо этого, гастральная спикула у них массивная, с крупными вершинными лопастями и длинным общим стволом (рис. 888, 889), 7-й членик усиков длинный, сходный по форме с 6-м (рис. 88), железа VIII стернита брюшка у самца тонкая и длинная.

Виды, вершина параметер у которых отогнута кверху, распространены от центрального Непала на западе до Сино-Тибетских гор на востоке. У *B. lucidula* G. Medv. и *B. gentilis* Fairm., в отличие от *B. compressipes*, *B. znoikoi* и *B. berezowskii*, параметры изогнуты слабее и равномернее, фаллобаза менее сужена к вершине и при рассмотрении сбоку более прямая. У *B. lucidula* строение 7-го членика усиков и форма железы VIII стернита брюшка сходны с таковыми *B. berezowskii*, но ветви гастральной спикулы тонкие (рис. 887).

В настоящее время в подрод *Ablapsis* с уверенностью могут быть включены следующие виды:

*B. (A.) compressipes* Reitter, 1887

*B. (A.) berezowskii* G. Medvedev, 1998

*B. (A.) znoikoi* Semenov Tian-Shanskij et A. Bogatshev, 1936

*B. (A.) lucidula* G. Medvedev, 1998

*B. (A.) gentilis* Fairmaire, 1887

Зейдлиц (Seidlitz, 1893) поместил *B. gentilis* в 14-ю группу II отдела рода *Blaps*. Большая часть видов группы распространена в восточном Средиземноморье и странах Передней Азии, не выходя на востоке за пределы Копетдага. Строение эдеагуса некоторых передне-

Рис. 2. *Blaps scutellata* F.-W., самец.

азиатских видов 14-й группы показывает, что их включение в одну группу с видами из Непала и южных провинций Китая (Юньнань и Сычуань) не соответствует их истинным родственным отношениям.

Что касается рода *Nalepa*, то Рейттер (Reitter, 1887), первоначально поместив этот таксон в роде *Blaps*, позднее (Reitter, 1893) признал его самостоятельность. Своеобразное сочетание признаков у типового вида рода (*N. cylindracea* Rtt.) дало Зейдлицу (Seidlitz, 1893) основание считать его представителем рода *Prosodes*. Эдеагус у него имеет характерное для видов рода *Blaps* строение (рис. 145, 256, 258), фаллобаза лишена каких-либо признаков развития вершинных лопастей, тогда как парапрокты яйцеклада заметно удлиненные, что характерно в основном для представителей подтрибы *Prosodina*. Однако вершинная часть яйцеклада (кокситы) у *N. cylindracea* также удлиненная, снизу плоская, без густого покрова из щетинок, а это свидетельствует о принадлежности его все же к подтрибе *Blaptina*. Следует учитывать, что удлиненные парапрокты и проктигер встречаются у некоторых видов рода *Blaps*, например у *B. tenuicornis* Gebl., а ряд признаков, общих для родов *Nalepa* и *Prosodes*, в подтрибе *Blaptina* встречается и за пределами этих родов. Так, щетка на подошвенной поверхности 1-го членика лапок самца развита не только у *N. cylindracea*, но и у *Blaps tenuicornis* Gebl., *Protoblaps kashkarovi* G.Medv., *Dila laevicollis* Gebl. и др.; щетка на вершине внутренней поверхности передних голеней самца есть у видов, относящихся к родам *Dila*, *Dilablaps* и *Caenoblaps*; крупная верхняя шпора на передних голенях характерна для *Thaumatoablaps marikovskiji* Kasz. et G.Medv.

Близкородственными являются роды *Caenoblaps*, *Dilablaps* и *Dila*, для которых характерно наличие зубца на верхнем крае внутренней поверхности передних бедер в сочетании с присутствием у самцов и самок пучков светлых щетинок на вершинных углах подошвенной поверхности члеников лапок, кроме коготковых. Помимо этого, у видов рассматриваемой группы родов подошвенная поверхность 1-го членика передних лапок самца несет по всему вершинному краю плоскую волосяную кисточку, а вершина внутренней поверхности передних и средних голеней имеет пятновидное скопление густых мелких светлых волосков, что наблюдается также у самцов видов, относящихся к подтрибе *Prosodina* (*Prosodes*). В то же время вершинная часть яйцеклада у видов данной группы родов очень длинная, снизу плоская, без густого покрова из щетинок, т.е. имеет типичное для представителей подтрибы *Blaptina* строение.

Рис. 3. *Blaps felix* Waterh., самец.

К рассматриваемой группе родов примыкает род *Coelocnemodes*, выделяющийся наличием у самца зубца на верхнем и нижнем краях внутренней поверхности передних бедер. Строение яйцеклада у *C. aspericollis* Fairm. сходно с таковым у представителей родов *Caenoblaps*, *Dilablaps* и *Dila*.

Род *Thaumatoblaps* является специализированным производным рода *Blaps*. В качестве укрытий жуки используют норы мокриц, с чем связаны присущая им сильно удлинённая форма тела, а также наличие мощной изогнутой вниз шпоры на вершине передних голеней. У самца *Th. marikovskiji* Kasz. et G.Medv. сохраняется волосяная щётка на стыке 1-го и 2-го стернитов брюшка, которую имеют самцы видов только в пределах рода *Blaps*.

Род *Protoblaps* также близок к роду *Blaps*. Строение ряда структур *P. kashkarovi* G.Medv. сочетает как архаичные, так и продвинутые черты. Из архаичных признаков следует отметить наличие волосяных щёток на подошвенной поверхности 1-3-го члеников передних лапок самца, сильную удлинённость 7-го и заметную удлинённость 8-10-го члеников усиков.

Ареал подтрибы *Vlartina* в основном совпадает с ареалом трибы. Возможно, что представители подтрибы *Gnartoginina* распространены в Юго-Восточной Азии несколько шире.

Наиболее дифференцированную фауну на родовом уровне подтриба *Vlartina* имеет в горных областях юга Палеарктики, включая Иранское нагорье, Гималаи и восток Тибетского нагорья.

### 3.2. Подтриба *Remipedellina* Semenov, 1906

Типовой род *Remipedella* Semenov, 1906.

Подтриба включает единственный род *Remipedella* Sem., в котором описаны 2 вида. Один из них (*R. deserti* Sem.) известен из Репетека в Юго-Восточных Каракумах, другой (*R. semenovi* G.Medv.) – из песков юго-западнее Джебела в западной Туркмении (Медведев, 1989).

В трибе *Vlartini* род *Remipedella* выделяется высоким уровнем морфологических адаптаций к обитанию в песках барханного типа. В частности, с этим связаны сильная укороченность усиков, 8-11-й членики которых поперечные; наличие на последних члениках усиков резкой границы между базальной частью, лишённой сенсилл и щети-

Рис. 4. *Dila laevicollis* Gebl.

нок, и вершинной частью, покрытой щетинками и чувствительными конусами с тупыми вершинами; сдвинутость прементума под ментум; наличие сплошной краевой щетки на верхней губе; сильная расширенность задних голеней к вершине, где они покрыты острыми зернами, и др.

Принадлежность рода *Remipedella* к трибе *Vlartini* подтверждают наличие рубчика у внутреннего края эпиплевр, отсутствие гоностилей на вершинных лопастях яйцеклада, а также строение лопастей яйцеклада, резко суженных по сравнению с базальной частью кокситов.

Несмотря на существенные морфологические преобразования многих структур, род *Remipedella* по ряду признаков обнаруживает близкое родство с подтрибой *Vlartina*, с представителями которой его объединяет строение эдеагуса (рис. 316, 317) и яйцеклада (рис. 1010).

### 3.3. Подтриба *Prosodina* Skopin, 1960

Типовой род *Prosodes* Eschscholtz, 1829.

Подтриба включает 2 рода: *Prosodes* Eschsch. и *Tagona* F.-W. Эти роды очень близки, но заметно отличаются друг от друга некоторыми чертами строения, а также особенностями образа жизни.

Виды рода *Tagona* ведут сумеречный и ночной образ жизни, что, наряду со способностью закапываться в толщу песка, является приспособлением к обитанию в песчаных пустынях. Ночной образ жизни определяет сильное развитие глаз, которые очень заметно выступают наружу, так что на уровне глаз голова значительно шире, чем на уровне висков. Наличие крупной шпоры на вершине передних голеней также связано с необходимостью закапываться в песок, чтобы избежать воздействия неблагоприятных факторов среды. Поведение жуков меняется в зависимости от характера места их обитания. Если песок слабо закреплен, то жуки *T. macrophthalma* F.-W. не делают никакого хода, а погружаются прямо в толщу песка, отталкиваясь голенями. Достигнув более влажных слоев песка, они делают небольшую камеру, размеры которой незначительно отличаются от размеров тела жука, и покоятся в ней до наступления периода, благоприятного для активной жизнедеятельности. Весной глубина залегания камеры варьирует от 2 до 10 см. Жуки *T. acuminata* F.-W., обитающие в Каракумах на подвижных грядовых песках, закапываясь, делают косой ход близ кустарников. Для всех видов рода *Tagona* характерны длинные гибкие лапки, что

Рис. 5. *Prosodes solskyi* Faust, самец.



позволяет им взбираться на кусты кандыма и белого саксаула, вегетативными частями которых они питаются, причем в холодный период ночи жуки могут оцепеневать от холода на кустах и лишь с восходом солнца спускаются на поверхность почвы.

Род *Tagona* насчитывает 4 вида, причем наиболее широко распространенный *T. macrophthalma* F.-W. включает 3 подвида. Ареал рода охватывает Восточное Предкавказье, Прикаспийскую низменность, пески на Мангышлаке, Каракумы, Бадхыз, пески Кызылкум, Муюнкум, пески южного Прибалхашья, южного Узбекистана и южного Таджикистана.

Яйцеклад видов рода *Tagona* того же типа, что и у видов рода *Prosodes* (рис. 1092-1095). В частности, базальная часть яйцеклада (парапрокты, проктигер) у *Tagona* длинная, лопасти яйцеклада длинные и узкие, нижняя поверхность яйцеклада в области 2-й и 3-й долей кокситов выпуклая. Наличие длинного парапрокта позволяет достаточно глубоко откладывать яйца. В то же время, вследствие рыхлости субстрата, в который откладываются яйца, уменьшается нагрузка на роющие структуры яйцеклада. Это обусловило вторичную десклеротизацию его вершинных лопастей и их превращение в длинные прямые (не изогнутые на вершине вниз) образования. Слабая склеротизация характерна также для остальных долей кокситов яйцеклада. Отмеченная у видов рода *Tagona* сильная удлиненность базальной части яйцеклада обусловила и значительную длину у них срединного ствола вентральной спикеры (рис. 1185).

В строении эдегуса у разных видов рода *Tagona* наблюдаются заметные отличия. В частности, у *T. acuminata* F.-W. (рис. 235) и *T. longicollis* Brancsik фаллобаза имеет хорошо развитые вершинные боковые лопасти, наличие которых является одним из важнейших признаков представителей подтрибы *Prosodina*, указывающим на их значительную эволюционную продвинутость. Эти лопасти отсутствуют, однако, у *T. macrophthalma* (рис. 234), по степени продвинутости других признаков не уступающего остальным видам. Так, стержневидные склериты у *T. macrophthalma* спаяны друг с другом передними концами (рис. 971), тогда как у *T. acuminata* они только примыкают друг к другу (рис. 972), а резервуары сперматеки более длинные и сильнее извитые. Вполне вероятно, что у *T. macrophthalma* лопасти фаллобазы претерпели редукцию.

Значительные морфологические различия между видами рода *Tagona* и широкое их распространение в пустынях Турана свидетельствует о том, что этот род довольно рано обособился от *Prosodes*. Для

Рис. 6. *Prosodes solskyi* Faust, самка.

его видов характерно сближенное расположение оснований резервуаров и клапана сперматеки, что отражает их слабую эволюционную продвинутость по этому признаку. Такое же состояние свойственно и части подродов рода *Prosodes*: *Oliprosodes*, *Prosodinia* и *Prosodestes*. Первый из этих подродов имеет преимущественно западногималайский ареал, второй – в основном гиндукушский, третий – туранский. *Oliprosodes* и *Prosodinia* не могли дать начало роду *Tagona*, поскольку в строении наружных гениталий и половых путей самки имеют особенности, которые не только не свойственны видам этого рода, но и не могли быть основой для формирования присущих им признаков. В частности, вершинные боковые лопасти фаллобазы в трибе *Blaptini* встречаются только у некоторых видов родов *Prosodes* и *Tagona* и явно имеют общее происхождение. У наиболее архаичных представителей рода *Prosodes* из подрода *Oliprosodes* эти лопасти отсутствуют.

Виды подрода *Prosodinia*, который морфологически значительно обособился от подрода *Oliprosodes* по пути преобразования структур полового аппарата, отличаются наличием весьма своеобразных отростков и выпячиваний на протоке сперматеки. Вряд ли развитие сперматеки у видов рода *Tagona* пошло по пути возврата от такого чрезвычайно сложного устройства к простому трубчатому, что пришлось бы допустить, приняв подрод *Prosodinia* за родительский для *Tagona*. К тому же виды родов *Oliprosodes* и *Prosodinia* обитают в горах на больших высотах, вследствие чего практически исключена возможность освоения ими песчаных пустынь.

Переходя к подроду *Prosodestes*, прежде всего следует отметить, что его ареал простирается от южного Прибалхашья (долина Каратала) и долины Или до юга Таджикистана и северного Афганистана, охватывая низкогорья Тянь-Шаня и Гиссаро-Дарваза и смежные районы пустынь. Для видов этого подрода *Prosodestes*, как и для видов рода *Tagona*, характерны сближенное расположение оснований резервуаров и клапана сперматеки, широкие эпиплевры надкрылий, заметно выступающие глаза, сильно удлинённая верхняя вершинная шпора на передних голених. В пределах подрода *Prosodestes* с видами рода *Tagona* более всего сходна группа видов, включающая *P. pygmaea* Kr., *P. reitteri* Rtt. и *P. kuhitangiana* G.Medv. Последние имеют хорошо развитые вершинные боковые лопасти фаллобазы, слитые только на переднем конце стержневидные склериты гастральной спиккулы, умеренно удлинённые парамеры. Весьма вероятно, что чернотелки, обладавшие указанными чертами строения, и были предками для *Tagona*.

Ареал подтрибы *Prosodina* охватывает юг Украины в пределах

Рис. 7. Ареал трибы Вартіні.

Одесской (включая Причерноморскую низменность на запад до низовьев Дуная), Николаевской, Херсонской, Кировоградской, Днепропетровской, Запорожской, Луганской областей, Крыма, а также юг европейской части России от севера Астраханской области до Ставропольской возвышенности и низовьев Кумы на юге, Прикаспийскую низменность, большую часть Казахстана от его южных границ до Казахского мелкосопочника и южных отрогов Алтая на севере. В Китае подтриба *Prosodina* представлена только видами рода *Prosodes*, известными здесь из китайской части Тянь-Шаня, юга Лессового плато и района, расположенного севернее Пекина (Калган). На юге виды рода *Prosodes* обнаружены в северной части Турции (Амасия) и Месопотамии, населяют восток Эльбурса и Туркмено-Хорасанские горы в Иране, Гиндукуш в Афганистане, а также Пенджабские Гималаи, откуда граница ареала этого рода идет на север и, огибая с запада Таджикский Бадахшан, выходит к Алайской долине и затем достигает Тянь-Шаня.

#### 3.4. Подтриба *Gnaptorina* G. Medvedev, subtrib. n.

Типовой род *Gnaptor* Brullé, 1832.

Состав трибы ограничен типовым родом, в котором известны 2 вида: *G. spinimanus* Pall. и *G. prolixus* Fairm. Ареал *G. spinimanus* охватывает Юго-Восточную и юг Восточной Европы, простираясь на север до линии, идущей от северо-восточного побережья Адриатического моря (Риека) к крайнему югу Словакии (Котарно), границе Польши и Украины на широте Владимира-Волынского и далее к Киеву, югу Харьковской области в районе Изюма, Новочеркасску и Ростову-на-Дону. К югу от этой линии *G. spinimanus* распространен до Греции (Пелопоннес), европейской части Турции (Эдирне) и южного берега Крыма. *G. prolixus* имеет небольшой ареал на юго-западе Турции (хребты Боздаг и Султандаг).

Скопин (1960), учитывая некоторые особенности строения личинок (наличие гребня из щетинок по заднему краю темени, раздвоенность фронтальных швов на передних концах), относил род *Gnaptor* к подтрибе *Prosodina*, хотя и указывал на своеобразие этого рода по ряду личиночных признаков (гребень по заднему краю темени состоит из нескольких рядов; наружный край мандибул без осветленного бугровидного выступа, острый, склеротизованный; хетотаксия верхней поверхности губы богатая; окраска верхней

поверхности тела сплошь темная).

Строение яйцеклада у видов рода *Gnaptor* сочетает в себе признаки, свойственные представителям подтрибы *Blaptina* и *Gnaptorinina*. Короткие базальная (парапрокты и проктигер) и дистальная (кокситы) части придают ему сходство с яйцекладом видов подтрибы *Gnaptorinina*. При рассмотрении сбоку яйцеклад *Gnaptor* угловидно сужен к вершине, его нижняя поверхность в области 2-х и 3-х долей кокситов плоская, не образует шарнирной выпуклости. У *G. spinimanus* лопасти яйцеклада равномерно сужаются к вершине, тогда как у *G. prolixus* внутренний край лопастей дуговидно выемчатый, вершинная часть лопастей и основание 1-х долей кокситов склеротизованы. На основании указанных особенностей можно предполагать, что здесь, как и у видов подтрибы *Blaptina*, дистальная часть яйцеклада используется самкой для откладки яиц в трещины почвы и в рыхлый субстрат.

По строению половых путей самок виды рода *Gnaptor* довольно резко отличаются друг от друга, хотя у обоих видов резервуары сперматеки выглядят как длинные извитые трубчатые образования, а непарный яйцевод впадает в вагину у переднего ее конца. Последний признак характерен также для видов, относящихся к подтрибам *Proso-dina* и *Gnaptorinina*, и отличает их от представителей подтрибы *Blaptina*. Отношение длины железы сперматеки к длине тела у *G. prolixus* и *G. spinimanus* сходно и равно соответственно 0.83 и 0.91. Клапан железы у обоих видов широкий, базальный проток железы соединен с ним очень тонким протоком, не образуя конусовидного впячивания в месте впадения в вершинную поверхность клапана.

Однако если у *G. prolixus* основания резервуаров сперматеки и клапана железы расположены рядом, то у *G. spinimanus* основание 1-го резервуара отделено от оснований 2-го резервуара и клапана длинным участком протока. Наряду с этим отмечается огромное различие между видами в длине главного протока сперматеки, т.е. ее участка от переднего конца вагины до основания 1-го резервуара. У *G. spinimanus* (Крым) длина этого участка протока может достигать 160 мм при длине тела жука 23 мм, т.е. превышать последнюю почти в 7 раз. У *G. prolixus* (Малая Азия) длина основного протока сперматеки равна 1.2 мм при длине тела самки 28 мм, т.е. составляет 0.04 длины ее тела. Сближенное расположение оснований резервуаров и клапана сперматеки, большая толщина и очень незначительная удлиненность основного канала сперматеки у *G. prolixus* демонстрируют примитивное состояние этих структур. Столь существенные морфологические различия между видами рода *Gnaptor* обусловлены либо давностью их обособления друг от

друга, либо высокими темпами эволюционных преобразований структур полового аппарата у более продвинутого вида *G. spinimanus*.

Эдеагус у видов рода *Gnaptor* имеет черты строения, которые можно охарактеризовать как относительно слабо продвинутые. Так, фаллобаза при рассмотрении сбоку равномерно дуговидно изогнута, ее вершинный край лишен признаков формирования боковых лопастей; параметры исходно (у *G. prolixus*) сильно удлинённые, при рассмотрении сверху и сбоку прямо суженные к вершине, разделенной по шву щелевидной вырезкой. В строении гастральной спиккулы прослеживается тенденция к слиянию передних концов стержневидных склеритов (рис. 963, 964). Железа VIII стернита брюшка тонкая, короткая (*G. prolixus* – рис. 1317) или длинная (*G. spinimanus* – рис. 1318).

Таким образом, род *Gnaptor* характеризуется особым сочетанием признаков строения как имаго, так и личинок. Признаки *G. prolixus* отличаются меньшей продвинутой по сравнению с таковыми *G. spinimanus*. Дополнительно можно отметить, что подошвенная поверхность 1-го и 2-го члеников передних лапок самца у *G. prolixus* несет волосные щетки, тогда как у *G. spinimanus* наблюдается их сильная редукция.

### 3.5. Подтриба *Gnaptorinina* G.Medvedev, subtrib. n.

Типовой род *Gnaptorina* Reitter, 1887.

Подтриба включает 11 родов, которые достаточно четко делятся на две группы. В первую группу входят роды *Tagonoides* Fairm., *Itagonia* Rtt., *Gnaptorina* Rtt. и *Montagona* G.Medv. У видов этих родов лопасти яйцеклада от основания почти угловидно сужаются к вершине, где коротко закруглены (рис. 1101-1113); срединный ствол вентральной спиккулы тонкий, слабосклеротизованный (рис. 1186-1191); параметры редко бывают заметно удлинёнными (*Itagonia semenovi* Rtt. – рис. 835; *Gnaptorina cordicollis* G.Medv. – рис. 839).

В пределах первой группы наиболее близки друг к другу роды *Itagonia* и *Gnaptorina*. У представителей обоих родов верхняя шпора на вершине передних голеней очень крупная, изогнутая вниз, пальцевидная, нижняя шпора очень маленькая или отсутствует; внутренняя вершинная шпора задних голеней у самки на конце расширена, лопатчатая (рис. 67). В то же время у *Itagonia* верхний край внутренней поверхности передних бедер в вершинной части образует либо зубец, либо выступ, иногда с заметно закругленным краем. Значительная изменчивость указанного признака сглаживает границу между родами

*Itagonia* и *Gnaptorina*. Так, у некоторых видов рода *Itagonia* внутренняя поверхность передних бедер вооружена не зубцом, а закругленным выступом (*I. lopatini turkestanica* G.Medv.), появление которого намечается у отдельных видов рода *Gnaptorina* (*G. rugosipennis* G.Medv.). Очень сходно у представителей этих родов и строение парамер, широких в основании и более или менее резко суженных в вершинной части (рис. 824-841, 843). Только у *Itagonia bisetosa* G.Medv. (рис. 824) и *I. trisetosa* G.Medv. (рис. 825) парамеры равномерно сужаются к вершине, что характерно и для видов рода *Tagonoides*.

Виды рода *Montagona* имеют характерный для представителей рассматриваемой группы яйцеклад (рис. 1111-1113) с удлиненными и угловидно сужающимися лопастями, однако срединный ствол вентральной спикеры у них хорошо развит и сходен с таковым у видов второй группы (рис. 1191), а парамеры заметно удлиненные, прямо сужающиеся от основания к вершине (рис. 845, 846). Перечисленные особенности строения вентральной спикеры и параметер подчеркивают своеобразие этого рода.

У видов второй группы родов наружные края лопастей яйцеклада в основании почти параллельные, затем резко дуговидно сходящиеся внутрь, срединный ствол вентральной спикеры широкий, жесткий, эпиплевры надкрылий иногда не достигают вершины надкрылий (*Agnaptoria*, большинство видов рода *Asidoblaps*). Ко второй группе родов относятся роды *Pseudognaptoria* Kasz., *Sintagona* G.Medv., *Agnaptoria* Rtt., *Asidoblaps* Fairm., *Nepalindia* G.Medv., *Blaptogonia* G.Medv. и *Colasia* Koch. Род *Pseudognaptoria* включен во вторую группу на основании указаний Касаба (Kaszab, 1977) о его близости к роду *Agnaptoria*. Во второй группе наиболее близки друг к другу роды *Agnaptoria* и *Asidoblaps*, представители которых имеют сходное строение лопастей яйцеклада и эпиплевр, обычно не достигающих шовного угла надкрылий. Для самцов видов обоих родов характерно наличие волосяных щеток на вершине внутренней поверхности передних голеней.

По строению яйцеклада к родам *Agnaptoria* и *Asidoblaps* примыкают роды *Nepalindia* и *Blaptogonia*. Если первые два рода представляют во второй группе восточнотибетскую ветвь, то два последних имеют гималайское распространение. Гималайские роды, однако, обособлены друг от друга больше, чем восточнотибетские. Об этом свидетельствует строение парамер: у видов рода *Blaptogonia* они равномерно сужаются от основания к вершине (рис. 821-823), тогда как у видов рода *Nepalindia* они более резко сужены в вершинной



части (рис. 870-872).

Обособленное место во второй группе занимает род *Colasia*, единственный представитель которого – *C. akisoides* Koch – известен из южного Китая. Лопasti яйцеклада у этого вида имеют округленный вершинный край (рис. 1126), признак, обнаруженный еще лишь у неопisanного представителя подтрибы из Северного Вьетнама.

Ареал подтрибы Gnaptorinina в настоящее время состоит из двух (или нескольких) разобщенных частей. Дизъюнкция связана с распространением рода *Itagonia*, имеющего в этой подтрибе наиболее северное распространение. Разрыв ареала этого рода мог возникнуть вследствие резкого ухудшения климата во время четвертичных оледенений и вымирания популяций или отдельных видов на северо-западе Китая. Изолированный северо-западный участок расположен в Гиссаро-Дарвазе, где обитают 4 вида рода *Itagonia*, один из которых образует на Туркестанском хребте особый подвид. Основной ареал подтрибы занимает обширное пространство, северная граница которого идет по южной кромке центральноазиатских пустынь от хребта Рихтгофена до северной части провинции Шанси и юга Маньчжурии. К югу от этой линии ареал подтрибы охватывает китайские провинции Сычуань и Юньнань и север Вьетнама, откуда узкой полосой через юг Тибета и Гималаи продолжается до Кашмира. Мощный центр дифференциации фауны чернотелок подтрибы Gnaptorinina, относящихся к родам *Gnaptorina*, *Agnaptorina* и *Asidoblaps*, сформировался в восточной части Тибетского нагорья. Один вид рода *Asidoblaps* обнаружен на Тайване.

#### 4. Определительная таблица подтриб и родов

- I(IV). Членики задних и обычно средних лапок сжаты или уплощены с боков, при этом вершинный скат надкрылий в средней части у шва без двух острых бугорков. Если уплощенность члеников лапок выражена не четко, то по крайней мере имеется один из следующих признаков: вершинная шпора на передних голених самки очень крупная, в основании почти такой же ширины, как ширина голени у вершины; вершина парамер расщеплена узкой глубокой щелью; фаллобаза эдеагуса снабжена вершинными боковыми лопастями, вершинная часть яйцеклада (кокситы) при рассмотрении сбоку образуют выпуклую поверхность в основании вершинных лопастей.
- II(III). Передние голени самки на вершине вооружены одной мощной шпорой,

- ширина которой в основании почти такая же, как ширина голени у вершины; у самца одна шпора очень крупная, но заметно уже голени, другая – очень короткая, слабозаметная. Глаза не выступают за наружный край висков. 1-й членик передних лапок простой .....
- ..... **Gnaptorina** G.Medv. (типовой род *Gnaptor* Brullé).
- 1(1). Фаллобаза эдеагуса без следов вершинных боковых лопастей, параметры на вершине расщеплены глубокой щелевидной вырезкой. Дистальная часть яйцеклада при рассмотрении сбоку угловидно сужена к вершине .....
- ..... **Gnaptor** Brullé.
- III(II). Передние голени самца и самки с двумя шпорами, которые могут сильно отличаться друг от друга по длине, но большая шпора в основании значительно уже голени на вершине. Если передние голени на вершине с одной шпорой, то глаза очень крупные, сильно выступают за наружный край висков. Дистальная часть яйцеклада при рассмотрении сбоку образует в основании вершинных лопастей выпуклую поверхность .....
- ..... **Prosodina** Skor. (типовой род *Prosodes* Eschsch.).
- 1(2). Глаза крупные, сильно выступают за наружный край висков, ширина головы на уровне глаз значительно (в 1.3-1.5 раза) превышает ее ширину на уровне щек. У самки и самца голени с одной вершинной шпорой. У самки 1-й членик передних лапок часто топоровидный, сильно уплощен с боков, наружный край подошвенной поверхности остро оттянут, а внутренний – сглажен (рис. 60) .....
- ..... **Tagona** F.-W.
- 2(1). Наружный край глаз не выступает за наружный край висков, которые позади глаз могут быть параллельносторонними или сходить к шейному сужению. 1-й членик передних лапок самки простой. – У самца подошвенная поверхность базальных члеников лапок часто с волосяными щеточками .....
- ..... **Prosodes** Eschsch.
- IV(I). Членики средних и задних лапок не сжаты с боков или, если сжаты (*Remipedella*), то вершинный скат надкрылий посередине несет два острых бугорка, наружный край эпиплевр надкрылий сглажен. – Дистальная часть яйцеклада (кокситы) при рассмотрении сбоку угловидно или клиновидно сужена к вершине. Фаллобаза эдеагуса не образует вершинных боковых лопастей.
- V(VI). Вершинный скат надкрылий круто опадает, в средней части с двумя резкими бугорками у шва. Эпиплевры надкрылий гладкие, их наружный край сглажен. – Усики короткие, своими вершинами едва достигают переднего края переднеспинки. Передний край губы с непрерывающейся посередине краевой щеткой. Средние и задние голени сильно дуговидно изогнутые, задние голени сильно расширены к вершине, покрыты здесь острыми зернышками. Членики средних и задних лапок сильно уплощены, по краям подошвенной поверхности несут длинные светлые щетинки.....
- ..... **Remipedellina** Sem. (типовой род *Remipedella* Sem.).
- 1(1). Тело небольшое, имеет в длину 7.1-9.6 мм. 7-10-й членики усиков

- поперечные. Наружная поверхность передних голеней в вершинной половине гладкая, блестящая ..... **Remipedella** Sem.
- VI(V). Вершинный скат надкрылий в средней части без острых бугорков, наружный край эпиплевр с острым кантиком. Усики своими вершинами явственно заходят за передний край переднеспинки.
- VII(VIII). 7-й членик усиков уже 8-го. Вершинная часть яйцеклада (кокситы) короткая, ее длина снизу в 1-1.4 раза превышает ширину. Лопасты яйцеклада более или менее густо покрыты щетинками. – Вершина надкрылий не образует хвостовидного отростка. Брюшко без рыжего волосяного пятна на границе 1-го и 2-го видимых стернитов .....  
..... **Gnaptorinina** G. Medv. (типовой род *Gnaptorina* Rtt.).
- 1(6). Передние голени на вершине с крупной верхней шпорой (рис. 61-63), нижняя шпора маленькая или не развита.
- 2(3). Верхний край внутренней поверхности передних бедер с зубцевидным или дуговидным выступом у вершины (рис. 64-66). – У самки верхняя вершинная шпора на передних голенях крупная, нижняя отсутствует (рис. 61, 62), у самца верхняя шпора небольшая, но значительно длиннее нижней. Подошвенная поверхность 1-3-го члеников передних лапок, а также 1-го и 2-го члеников средних лапок у самца со светлыми волосяными щеточками. Парамеры прямо сужены к вершине (рис. 824-831). Лопасты яйцеклада угловидно сужены к вершине (рис. 1101, 1104, 1105, 1108, 1109). Вентральная спикула со слабым срединным стволом (рис. 1186-1190) ..... **Itagonia** Rtt.
- 3(2). Верхний край внутренней поверхности передних бедер без зубцевидного или сильного дуговидного выступа.
- 4(5). У самки внутренняя вершинная шпора на задних голенях расширена к вершине, лопатчатая (рис. 67). Парамеры в вершинной половине резко сужены, их наружные края здесь слегка дуговидно выемчатые (рис. 838-841) ..... **Gnaptorina** Rtt.
- 5(4). У самки внутренняя вершинная шпора на задних голенях на вершине лишь слегка расширена. Парамеры равномерно сужаются к вершине (рис. 817, 819) ..... **Tagonoides** Fairm.
- 6(1). Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине.
- 7(8). Верхний край внутренней поверхности передних бедер у вершины с зубцом или угловидным выступом, иногда нерезким, почти дуговидным, при этом брюшко самца на границе 1-го и 2-го стернитов без рыжего волосяного пятна, 7-й членик усиков не шире 8-го. – 1-3-й членики передних лапок, а также 1-й и 2-й членики средних лапок самца на подошвенной поверхности с волосяными щеточками. Тело короткое .....  
..... **Asidoblaps** Fairm.
- 8(7). Верхний край внутренней поверхности передних бедер без зубца или угловидного выступа.
- 9(10). Наружный край эпиплевр сверху виден по всей длине, повторяя форму

- и размер надкрылий. – У самца подошвенная поверхность 1-го членика передних лапок с волосяной щеточкой, 2-й членик передних и 1-й членик средних лапок на вершине подошвенной поверхности с пучком светлых щетинок. Парамеры сильно удлинённые, клиновидно сужающиеся к вершине, на вершине слегка изогнутые вниз (рис. 855, 856) ..... **Montagona** G. Medv.
- 10(9). Наружный край эпиплевр надкрылий сверху виден лишь частично.
- 11(12). Переднеспинка явственно сердцевидная (рис. 68), сильно суженная в основании (наибольшая ширина больше ширины в основании в 1.3 раза). Передний край переднеспинки глубоко дуговидно выемчатый. Наружный край надкрылий (плечевое ребро) очень резкий, верхняя поверхность – плоская. Подошвенная поверхность члеников передних и средних лапок без светлых волосяных щеточек. Длина эдеагуса превышает ширину в 3.3 раза, парамеры очень короткие, равномерно сужающиеся от основания к вершине (рис. 873). Вершинный край лопастей яйцеклада округлый (рис. 1126) ..... **Colasia** Koch.
- 12(11). Один или несколько признаков иные: переднеспинка может быть несердцевидной или слабосердцевидной, передний край переднеспинки может быть прямым или слабовеямчатым; плечевое ребро может быть нерезким; первые членики передних и средних лапок самца могут нести на подошвенной поверхности волосяные щеточки.
- 13(14). Голени сильно утолщенные, при этом средние и задние из них постепенно расширяются от основания к вершине или в вершинной половине параллельносторонние (рис. 70, 71). Голени, бедра и 1-й (иногда также 2-й) членики усиков обычно красные, редко черные, членики лапок темные. – Парамеры удлинённые, в вершинной трети параллельносторонние или слегка расширяющиеся к дистальному концу (рис. 860, 862). Лопаста яйцеклада короткие, их наружные края в основании параллельные, затем резко сходятся внутрь. Эпиплевры надкрылий не доходят до шовного угла ..... **Agnaptoria** Rtt.
- 14(13). Голени не утолщенные, равномерно расширены от основания к вершине. 1-й и 2-й членики усиков темные.
- 15(20). Парамеры в основании широкие, в вершинной части более или менее сильно сужены, поэтому их наружные края здесь хотя бы слабо дуговидно выемчатые (рис. 857, 858, 870-872).
- 16(19). Наружный край эпиплевр надкрылий сверху виден в передней трети, иногда также на вершине. Надкрылья без продольных приподнятых ребер.
- 17(18). Наружный край эпиплевр сверху виден в передней трети и на вершине надкрылий. У самца 1-3-й членики передних лапок и 1-й членик средних лапок на подошвенной поверхности снабжены волосяными щеточками, подошвенная поверхность 2-го членика средних лапок с волосяной кисточкой. Парамеры умеренно удлинённые (длина больше

- ширины в 1.8 раза), резко суженные в вершинной части (рис. 857)  
..... **Pseudognaptorina** Kasz.
- 18(17). Наружный край эпиплевр сверху виден только в передней трети надкрылий. У самца подошвенная поверхность базальных члеников передних и средних лапок без волосяных щеточек или кисточек. Парамеры сильно удлинённые (длина больше ширины в 2.4 раза), почти клиновидно сужающиеся от основания к вершине (рис. 858).....**Sintagona** G.Medv.
- 19(16). Наружный край эпиплевр надкрылий сверху не виден, так как закрыт боковой выпуклой частью надкрылий. Каждое надкрылье между швом и плечевым ребром с двумя приподнятыми гладкими ребрами .....  
..... **Nepalindia** G.Medv.
- 20(15). Наружные края парамер слегка дуговидно сходятся от основания к вершине, не выемчатые (рис. 821-823). – Наружный край эпиплевр надкрылий сверху не виден, закрыт боковой выпуклой частью надкрылий. Плечевое ребро надкрылий не выражено. Между швом и наружным краем надкрылий расположено 5 приподнятых ребер. У самца подошвенная поверхность 1-го членика передних лапок с небольшим пучком светлых щетинок ..... **Blaptogonia** G.Medv.
- VIII(VII). Вершинная часть яйцеклада (кокситы) относительно длинная, ее длина снизу в 1.5-2.3 раза превышает ширину, лопасти яйцеклада покрыты слабозаметными щетинками, обычно выглядят почти голыми. 7-й членик усиков не эже 8-го, часто шире его, но если немного эже, то или вершина надкрылий оттянута в виде хвостовидного отростка, или передний край наличника глубоко дуговидно выемчатый, или фаллобаза сильно сужена к вершине, а парамеры небольшие, на вершине сильно изогнуты вверх, или брюшко на границе 1-го и 2-го видимых стернитов с рыжим щетинистым пятном .....  
..... **Blaptina** Latr. (типовой род *Blaps* F.).
- 1(2). Переднеспинка удлинённая (рис. 72), ее длина превышает ширину в 1.1 раза. Передние голени на вершине с одной шпорой. – Брюшко с рыжим щетинистым пятном на границе 1-го и 2-го видимых стернитов. Тело сильно удлинённое ..... **Thaumatoblaps** Kasz. et G.Medv.
- 2(1). Переднеспинка явственно поперечная. Передние голени на вершине с двумя шпорами.
- 3(4). Из двух шпор на вершине передних голеней нижняя значительно короче верхней. – У самца подошвенная поверхность 1-го и 2-го члеников передних лапок и 1-го членика средних лапок с плоской волосяной кисточкой на вершинном крае ..... **Nalepa** Rtt.
- 4(3). Передние голени на вершине с двумя шпорами, незначительно отличающимися друг от друга по длине.
- 5(12). Верхний край внутренней поверхности передних бедер у вершины с зубцом или угловидным (иногда нерезким на вершине) выступом, при этом у самца брюшко на границе 1-го и 2-го видимых стернитов без рыжего щетинистого пятна.

- 6(7). У самца по одному зубцу расположено на верхнем и нижнем краях внутренней поверхности передних бедер у их вершины, у самки зубец расположен только на верхнем крае внутренней поверхности переднего бедра. – Параметры широкие, равномерно сужающиеся к вершине, все голени самца в основании сильно изогнуты ..... **Coelocnemodes** Bates.
- 7(6). Верхний край внутренней поверхности передних бедер у самца и самки с зубцом, нижний – без зубца.
- 8(9). Надкрылья на вершине с хвостовидным отростком, при этом переднеспинка явственно уплощена вдоль наружных краев. Задние голени самца при рассмотрении с разгибательной стороны сильно S-образно изогнуты. – Зубец на верхнем крае внутренней поверхности передних бедер резкий, на вершине остроугольный. Внутренняя поверхность передних и средних голеней у самца с пятном из светлых мелких волосков у вершины. Подошвенная поверхность 1-4-го членика передних лапок по бокам у вершинного края несет по пучку светлых щетинок. Вершинная часть параметра сильно сужена (рис. 267) ..... **Dilablaps** A. Vog.
- 9(8). Вершина надкрылий без хвостовидного отростка. Если хвостовидный отросток намечен, переднеспинка не уплощена вдоль наружных краев, а задние голени самца не изогнуты S-образно.
- 10(11). Переднеспинка более или менее явственно уплощена вдоль наружных краев, надкрылья всегда без четких продольных бороздок, 7-й членик усиков такой же ширины, как и 8-й, или немного шире его (рис. 77, 78) ..... **Caenoblaps** Kцnig.
- 11(10). Переднеспинка между наружными краями равномерно выпуклая, надкрылья иногда с четкими продольными бороздками, 7-й членик усиков такой же ширины, как 8-й, или значительно шире его. – Тело удлиненное, стройное ..... **Dila** F.-W.
- 12(5). Верхний край внутренней поверхности бедер без зубца или угловидного выступа. Иногда переднее бедро на внутренней поверхности с зубцом, но тогда брюшко самца на границе 1-го и 2-го видимых стернитов с рыжим щетинистым пятном (*Blaps femoralis* F.-W. из Монголии).
- 13(14). У самца подошвенная поверхность 1-3-го члеников передних и 1-го членика средних лапок с цельной волосистой щеткой. Эпиплевры заметно не достигают шовного угла надкрылий, их наружный край сверху виден по всей длине. – 7-й членик усиков сильно удлиненный (длина превышает ширину в 2.8 раза). Срединный ствол вентральной спикеры длинный (рис. 880) ..... **Protoblaps** G. Medv.
- 14(13). У самца подошвенная поверхность 1-3-го члеников передних и 1-го членика средних лапок без волосистых щеток или самое большее волосистые щеточки имеются на подошвенной поверхности 1-го и 2-го члеников передних лапок. – Вершина надкрылий часто с хвостовидным отростком или брюшко самца на стыке 1-го и 2-го видимых стернитов с рыжим щетинистым пятном ..... **Blaps** F.

## 5. Жизненные стратегии чернотелок трибы *Blartini*

Представители трибы *Blartini* на всех стадиях развития тесно связаны с почвой. Такая экологическая особенность и определила, по-видимому, становление этого таксона. Вероятнее всего, уже предки трибы *Blartini* – чернотелки опатроидного корня – утратили способность к полету. Бескрылость, возникающая у обитателей пустынь и гор, ограничивает способность жуков к расселению, но облегчает процесс адаптации к жизни в условиях аридного климата на обширных территориях, занятых пустынями. Существенное значение при утрате крыльев имеет развитие субэлитральной полости, увеличение размеров тела. Эти черты строения жуков важны для удержания влаги в организме в условиях ее дефицита и обеспечивают жукам лучшую защищенность от хищников. Так, обитающий в песчаных пустынях Средней Азии *Blaps faustii* Seidl., имея тело длиной до 4 см и твердые покровы, недоступен как жертва для ящериц и ушастых ежей.

Широкое расселение *Blartini* в Палеарктике в областях, занятых степями, пустынями и горами, связано с тем, что представители этой трибы выработали различные жизненные стратегии и заняли различные экологические ниши. При этом жизненные стратегии одних групп позволяют им представлять населять ландшафты различных типов от песчаных пустынь до высокогорий, а жизненные стратегии других групп обуславливают адаптацию к обитанию в ландшафтах определенного типа.

Наибольшей универсальностью в освоении различных ландшафтов в трибе *Blartini* отличаются представители подтрибы *Blartina*. Ареал рода *Blaps*, самого крупного среди *Blartini*, совпадает с ареалом трибы. Особенностью видов подтрибы *Blartina*, в частности рода *Blaps*, является способность жуков питаться как зелеными частями растений, так и остатками растительного происхождения, детритом. Это снимает ограничения на продолжительность их жизни одним вегетационным сезоном, поэтому жуки могут жить несколько лет, что имеет определенное значение для поддержания численности популяций в природе. В качестве укрытий жуки используют готовые убежища: норы позвоночных животных, различные пустоты в почве, у основания стеблей растений, под крупными камнями, в приземных дуплах. В норах животных жуки могут переживать холодный период года в районах с суровым климатом, в том числе и в высокогорьях. Личинки чаще всего встречаются в жилых и нежилых норах позвоночных животных, в приземных дуплах, в почве у отмирающих корней, в рыхлом субстрате, насыщенном разлагающимися органическими веществами, в пещерах. Пищей им служат различные остатки растительного происхождения, гнилая древесина.

Строение яйцеклада наиболее полно отражает жизненную стратегию чернотелок, в том числе и отдельных ветвей трибы *Blartini*, хотя существенное значение имеют размеры тела, строение ног. Яйцеклад у видов подтрибы *Blartina* не является роющим органом, но активно используется для откладки яиц в рыхлый субстрат, трещины и пустоты в почве, что обуславливает заметную

удлиненность его вершинной части (кокситов), которая имеет клиновидную или угловидную форму при рассмотрении как сверху, так и сбоку, и умеренно склеротизованные покровы. Такой яйцеклад представляет собой довольно гибкий орган, способный выдерживать заметную механическую нагрузку при погружении яиц в почву или трещины в ней. Дальнейшее ослабление склеротизации кокситов наблюдается у обитателей песчаных пустынь. Следует отметить, что базальная часть яйцеклада (парапрокты и проктигер) у видов подтрибы *Blaptina* обычно короткая, очень редко несколько удлиненная (*Nalepa cylindracea* Rtt. – рис. 991).

Сведения об образе жизни видов рода *Remipedella* (подтриба *Remipedellina*) очень ограничены, неизвестной остается их личинка. 19 и 22 V 1974 в Западной Туркмении на высоких грядах барханных песков с кустами кандыма (*Calligonum*) автором были собраны мертвые экземпляры и остатки *R. semenovi* G.Medv. Остатки жуков попадались в толще сыпучего песка, а один экземпляр, умерщвленный пауком (на теле жука были остатки паутины), был обнаружен утром на лишенной растительности поверхности песка. Небольшие размеры тела, короткие усики, наличие гребных и отталкивающих поверхностей на голенях, ослабленность коготков позволяют предполагать, что жуки способны передвигаться в толще сыпучего песка подобно псаммофилам из триб *Erodiini* (*Diaphanidus*, *Ammozoum*) или *Opatrini* (*Weisea*, *Udelela*). Псаммофильные чернотелки трибы *Blaptini* либо используют в качестве укрытий норы грызунов (*Blaps hiemalis* Sem et A.Bog., *B. jakovlevi* Sem. et A.Bog.), либо закапываются в песок иным способом (*Tagona*). Указанные обстоятельства дают основание считать, что образ жизни видов рода *Remipedella*, в сравнении с другими представителями трибы *Blaptini*, отличается значительным своеобразием.

Жизненную стратегию чернотелок подтрибы *Prosodina* можно охарактеризовать как освоение новой для *Blaptini* экологической ниши при резком возрастании роли фитофагии как у личинок, так и взрослых жуков. Освоение новых пищевых ресурсов отразилось на продолжительности жизни жуков, которые, выходя из мест окукливания, живут лишь один вегетационный сезон, питаясь зелеными частями растений, и отмирают по мере выгорания эфемеров. Время отмирания жуков зависит от высотного пояса, к которому приурочен тот или иной вид, завершаясь иногда лишь в августе. В качестве укрытий жуки используют пустоты под камнями, затемненные места у основания мелких кустарников. Личинки живут в верхних слоях почвы, питаясь подземными частями растений.

Виды рода *Prosodes* населяют склоны гор с разреженной кустарниковой растительностью либо без нее, предгорья и подгорные равнины. Проникают они и в пустыни (пески Кызылкум), где приурочены к останцовым горам. Жуки и личинки хорошо переносят сухость воздуха, но яйца, отложенные самкой в сильно увлажненную почву, гибнут, что в значительной степени определяет плотность вида в конкретных стациях. Наиболее благоприятные условия для развития личинок создаются при относительной влажности воздуха в почве, равной 60-80%. Личинки развиваются около 3 лет, окукли-



ваются в летний период, а отродившиеся жуки зимуют в почве и лишь весной следующего года начинают вести активный образ жизни. Самки откладывают яйца в почву на глубину 3-5 см. Возможность откладки яиц на такую глубину обеспечивается тем, что яйцеклад у подавляющего большинства видов рода *Prosodes* преобразован в роющий орган. Лопasti яйцеклада у них сильно склеротизованы, но тем не менее могут стираться почти до основания. Граница между 2-ми и 3-ми долями кокситов исчезает, как и граница между этими долями и лопастями, и образуется монолитный отдел вершинной части яйцеклада, состоящий из 2-4-х долей кокситов. Снизу сочленение между 1-ми и 2-ми долями кокситов очень гибкое, а нижняя поверхность 2-х и 3-х долей имеет выпуклую форму, вследствие чего основание 2-х долей может подворачиваться под задний край 1-х долей кокситов. Описанная конструкция яйцеклада позволяет его вершинной части совершать сгибательные и разгибательные движения, при которых лопасти яйцеклада роют почву. Другой особенностью яйцеклада является обычно сильное удлинение его базальной части (парапрокты и проктигер), позволяющее погружать откладываемые яйца глубоко в почву и ведущее к сильному удлинению срединного ствола вентральной спиккулы.

Функции яйцеклада видов рода *Tagona* сходны с таковыми видов рода *Prosodes*, однако откладка яиц в рыхлый субстрат (песок) снижает у них механическую нагрузку на лопасти яйцеклада, что обуславливает ослабление их склеротизации и клиновидное сужение к вершине. Наряду с этим наблюдается сильное удлинение базальной части яйцеклада, обеспечивающее глубокое погружение яйцеклада в толщу песка. Унаследованная от прозодесообразных предков фитофагия у жуков и личинок *Tagona* приобрела в условиях пустыни еще более выраженный характер.

Жизненная стратегия видов рода *Gnaptor*, единственного в подтрибе Gnaptorina, совмещает черты, присущие жизненным стратегиям представителей различных подтриб трибы Blaptini. Так, личинки видов этого рода развиваются в почве и, как и виды рода *Prosodes* (подтриба Prosodina), являются ризофагами. В то же время яйцеклад у них не обладает функциями роющего органа. Его лопасти короткие и широкие, нижняя поверхность кокситов не образует шарнирной выпуклости, а базальная часть, как и у видов подтрибы Gnaptorina, очень короткая.

Представители подтрибы Gnaptorinina являются обитателями высокогорий Гималаев, восточной и южной части Тибетского нагорья (Сычуань, Юньнань), Гиссаро-Дарваза и Северо-Восточного Китая. Касаб (Kaszab, 1977) указывает, что *Blaptogonia zurstrasseni* Kasz. в Гималаях обитает в поясе палеарктических хвойных лесов с участием сосны, пихты и ели, а также в рододендровых лесах на высоте от 3000 до 3600 м над ур.м. По данным М.Г.Волковича, *Nepalindia* sp. встречается в Гималаях (Непал) на высоте около 3000 м над ур.м. под камнями и стволами деревьев во влажном хвойном лесу с зарослями рододендрона (май 2000 г.). А.С.Замотайлов и А.И.Мирошников в Сычуани и Юньнани проводили сборы видов, относящихся к родам *Tagonoi-*

*des*, *Agnaptoria* и *Asidoblaps*, на высотах от 3300 до 4000 м над ур. м. среди зарослей бамбука в условиях очень высокой влажности воздуха (июль-август 1996 г.). По нашим наблюдениям, *Itagonia lopatini* G.Medv. обитает на хребте Петра Первого на высотах от 2500 до 3000 м над ур.м. в зоне снежников, встречаясь под камнями и кустами *Adonis*. На Зеравшанском хребте в районе оз. Искандеркуль *I. gnaptorinoides* Rtt. населяет высоко расположенные части ущелий. Все эти данные свидетельствуют о том, что подтриба *Gnaptorinina* сформировалась как особая ветвь трибы *Blaptini*, адаптированная к жизни в неблагоприятных условиях высокогорий. Отсутствие угрозы высыхания отложенных самкой яиц сводит функции яйцеклада к их простому рассеиванию. В связи с этим покровы яйцеклада слабосклеротизованные, его базальная (парапрокты и проктигер) и дистальная (кокситы) части очень короткие, вершинный край лопастей часто тупой или закругленный, поверхность лопастей густо покрыта щетинками. Такое строение яйцеклада легко объяснимо отсутствием больших механических нагрузок на него при откладке яиц.

С обитанием в высокогорьях связаны и небольшие размеры тела жуков подтрибы *Gnaptorinina*, редко достигающих в длину 15 мм. Небольшие размеры тела, видимо, имеют значение для более быстрого прохождения периода развития личинки. По особенностям образа жизни и внешнему облику представители этой подтрибы сходны с чернотелками трибы *Platyscelidini*, весьма характерной для фауны горных областей Средней и Центральной Азии. Вполне вероятно, что эти группы чернотелок частично замещают друг друга, причем *Platyscelidini* преобладают в более сухих и теплых стациях, а *Gnaptorinina* – в более влажных. Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что в сборах *Gnaptorinina* представители *Platyscelidini* малочисленны или отсутствуют.

## 6. Морфо-эволюционные тенденции

### 6.1. Усики

Сравнительное изучение строения усиков представителей трибы *Blaptini* весьма определенно свидетельствует о том, что различным ветвям рассматриваемого таксона свойственны сходные морфологические преобразования этого органа. Резкие отклонения в строении усиков от типа, близкого к исходному, наблюдаются при освоении отдельными таксонами новых экологических ниш. Большинство представителей трибы *Blaptini* имеет относительно длинные усики, что характерно для бескрылых чернотелок, ведущих открытый образ жизни в период активности, связанной с расселением, питанием и размножением (*Adesmiini*, *Platyopini*, *Pimeliini*). Специфические условия жизни, требующие закапывания в толщу субстрата или проникновения в почву по узким ходам, обуславливают процессы, следствием которых

является укорочение усиков. В частности, короткие усики имеют псаммофильные виды рода *Remipedella* (*R. deserti* Sem., *R. semenovi* G.Medv. – рис. 95), *Blaps hiemalis* Sem. et A.Bog. – рис. 92) и обитатель нор мокриц *Thaumatoblaps marikovskiji* Kasz. et G.Medv. (рис. 94).

Основным сенсорным органом у *Blaptini* служат вершинные (8-11-й) членики усиков, которые густо покрыты мелкими волосками, среди которых расположены конусовидные сенсиллы с тупыми концами. Специфика функций 8-11-го члеников усиков определяет особенности их строения. У большинства видов они резко отличаются формой от остальных члеников усиков, имея округлые очертания, что является одним из важнейших диагностических признаков трибы. Однако в действительности форма 8-10-го члеников усиков у *Blaptini* очень разнообразна даже в пределах одного рода. Наиболее значительные отличия в строении вершинных члеников усиков наблюдаются у видов рода *Blaps* (рис. 81-93). Так, у *B. chinensis* Fald. 8-10-й членики усиков удлиненные, при этом 8-й членик почти цилиндрический, а 9-й и 10-й – более короткие, расширенные к вершине (рис. 85). У других видов этого рода форма 8-10-го члеников обнаруживает все переходы от удлиненно-овальной (*B. znoikoi* Sem. et A.Bog., *B. compressipes* Rtt., *B. helopioides* Seidl., *B. tatsienlua* Schuster) до почти круглой и округлой (*B. lucidula* G.Medv., *B. socia* Seidl., *B. scutellata* F.-W., *B. pruinosa* Fald.). Округлые очертания 8-10-го члеников усиков характерны для представителей различных родов подтрибы *Blaptina* (*Nalepa cylindracea* Rtt. – рис. 73, 74; *Coelocnemodes aspericollis* Fairm. – рис. 75). Процесс преобразования цилиндрического членика в округлый сначала захватывает 9-й и 10-й членики, а затем – 8-й. В частности, у *Caenoblaps baeckmanni* Schuster (рис. 79) и *Protoblaps kashkarovi* G.Medv. (рис. 80) 8-10-й членики грушевидные, но 9-й и 10-й членики короче 8-го, у *Dilablaps paradoxa* A.Bog. (рис. 76) 9-й и 10-й членики удлиненно-овальные, а 8-й членик – еще грушевидный.

Процесс преобразования члеников усиков в округлые и поперечно-овальные ускоряется, как уже было отмечено, в связи с приспособлением отдельных видов подтрибы *Blaptina* к обитанию в песчаных пустынях, необходимостью передвижения в толще песка при завалах убежищ. Сходные направления изменения строения члеников усиков отмечаются у псаммофилов, обитающих в пустынях Средней (*B. jakovlevi* Sem. et A.Bog. – рис. 91, *B. hiemalis* Sem. et A.Bog. – рис. 92) и Центральной (*B. kiritschenkoi* Sem. et A.Bog. – рис. 93) Азии и не связанных близким родством.

В подтрибе *Prosodina* у большинства видов рода *Prosodes* (рис. 96-116) 8-10-й членики усиков слегка поперечно-овальные, однако даже у видов, относящихся к одному подроду, они могут быть удлиненно-овальными (*P. bogatshevi* G.Medv.) или поперечно-овальными (*P. singularis* Rtt.). Виды рода *Tagona* (рис. 117) отличаются от видов рода *Prosodes* менее продвинутым строением усиков, поскольку 8-10-й членики у них имеют удлиненно-овальную форму. Виды рода *Gnaptor* (*G. spinimanus* Pall. – рис. 118, *G. prolixus* Fairm.) имеют поперечно-овальные 8-10-й членики усиков. Продвинутое строение

усиков представителей подтрибы Gnaptorina связана с их роющей деятельностью.

В подтрибе Gnaptorina также, как и в других подтрибах, можно установить разные уровни эволюционной продвинутости в строении усиков (рис. 119-144). Наиболее удлинённые 8-10-й членики усиков отмечены у представителей рода *Asidoblaps*. Отношение длины к ширине 8-10-го члеников усиков у *A. miroshnikovi* G.Medv. составляет соответственно 1.69, 1.42, и 1.33, у *A. zamotailovi* G.Medv. – 1.58, 1.38 и 1.38, у *A. berezowskii* G.Medv. – 1.83, 1.57 и 1.46.

В целом у представителей подтрибы Gnaptorina строение 8-10-го члеников усиков характеризуется тем, что в базальных 2/3 они сужаются более резко, чем в вершинной трети. Такие членики имеют в профиль обратно-грушевидную или чашевидную форму. Обратно-грушевидная форма 8-10-го члеников усиков отмечена у *Nepalindia alpina* Kasz. и *Tagonoides zamotailovi* G.Medv., поперечно-овальная – у многих видов рода *Gnaptorina*, неправильно-округлая у *Colasia akisoides* Koch, ряда видов рода *Itagonia*, видов рода *Montagona*.

Особый интерес представляет процесс преобразования 7-го членика усиков в различных подтрибах трибы Vlaprtini. Этот членик расположен между базальными (1-6-й) и вершинными (8-11-й) члениками. Вершинные членики несут сенсорные функции, тогда как базальные обеспечивают необходимые движения органа в целом. Во всех подтрибах прослеживается тенденция к усилению 7-го членика усиков, слабее всего выраженная в подтрибе Gnaptorina. У представителей последней форма 7-го членика часто не отличается от таковой предшествующих члеников, но может варьировать от сильно удлинённой, цилиндрической (*Tagonoides zamotailovi* Fairm., *Montagona sculpturata* Gebien, *Asidoblaps berezowskii* G.Medv., *Colasia akisoides* Koch, *Itagonia elegans* G.Medv., *I. bisetosa* G.Medv.) до почти округлой (*Gnaptorina kashkarovi* G.Medv., *G. cordicollis* G.Medv.). При этом в большинстве случаев 7-й членик значительно уже 8-го, реже разница в их ширине небольшая (*Itagonia gnaptorinoides* Rtt.). Наиболее продвинутым по пути усиления 7-го членика в подтрибе является род *Gnaptorina*.

У видов подтрибы Vlaprtina (рис. 73-94) 7-й членик усиков может по ширине лишь незначительно уступать 8-му (*Protoblaps kashkarovi* G.Medv., *Blaps znoikoi* Sem. et A.Bog., *Dilablaps paradoxa* A.Bog.), но чаще равен ему (*Nalepa cylindracea* Rtt., *Coelocnemodes aspericollis* Fairm., *Caenoblaps baeckmanni* Schuster, *C. difformis* Künig, *Blaps pruinosa* Fald., *B. tenuicornis* Gebl., *B. lucidula* G.Medv., *B. compressipes* Rtt., *B. helopioides* Seidl.) или значительно шире (*Dila laevicollis* Gebl., *Blaps scutellata* F.-W.).

Строение 7-го членика усиков у представителей подтрибы Prosodina (рис. 96-118) отличается большим разнообразием: он может быть удлинённым или поперечным, округлым или обратнотрапезиевидным, равным по ширине 8-му членику или в различной степени превышающим его. У видов рода *Tagona* 7-й членик усиков значительно длиннее 8-го, но приблизительно равен

ему по ширине (рис. 117). У большинства видов рода *Prosodes* 7-й членик усиков наиболее широкий (рис. 96-116), поскольку несет функцию опорной структуры для 8-11-го члеников, на которых расположены сенсорные образования. Сравнительно редко в роде *Prosodes* сохраняется примитивное строение 7-го членика усиков, когда он имеет удлиненную форму и не отличается по ширине от 8-го членика; такое состояние более характерно для самцов. В качестве примера в данном случае может служить строение этого членика у самцов *P. pekinensis* Fairm. (= *P. kreitneri* Friv.) (рис. 107) и *P. afghanica* Schuster (рис. 99), первый из которых относится к подроду *Prosodes* s. str., второй – к подроду *Prosodinia*.

Различная степень преобразования 7-го членика усиков у самцов и самок связана с тем, что у самцов развита феромонная железа, открывающаяся на мембране VIII стернита брюшка, на секрет которой должен реагировать сенсорный аппарат усиков самки. Географическая изоляция или краевое распространение видов на территории, занятой ареалом соответствующего рода, сопровождается сохранением примитивных черт строения 7-го членика усиков. Так, *P. pekinensis*, населяющий Северный Китай, географически наиболее обособлен от других видов подрода *Prosodes* s. str. и рода *Prosodes* в целом, и характеризуется редукцией железы VIII стернита брюшка у самца (рис. 1311) и слабой продвинутостью строения 7-го членика усиков как у самок (рис. 108), так и особенно у самцов (рис. 107). Сходное положение в подроде *Prosodinia* занимает *P. afghanica*, обитающий в восточной части Афганистана, где проходит граница ареала рода *Prosodes*.

Таким образом, представителям трибы *Blartini* свойственны специфические особенности эволюции антеннальных структур. На ранних этапах формирования таксона функцию носителей сенсорных образований приобрели исключительно 8-11-й членики, что и определило сходные тенденции их эволюции в различных ветвях трибы *Blartini*. Ведущей из этих тенденций явилось преобразование вершинных члеников из удлиненных в округлые. Этот процесс свойствен всем ветвям трибы *Blartini*, но в наиболее продвинутом виде представлен в подтрибе *Prosodina*. Превращение 7-го членика в опорную структуру для 8-11-го члеников стало осуществляться уже после разделения исходного таксона на основные ветви трибы *Blartini*. В частности, этот процесс очень слабо намечен в подтрибе *Gnartoginina*, ярко выражен в подтрибе *Prosodina* и достаточно широко представлен в подтрибе *Blartina*. Сходство развития антеннальных структур в подтрибах *Blartina* и *Prosodina* свидетельствует о их близости друг к другу.

## 6.2. Эдеагус

Выявление тенденций в эволюции структур эдеагуса представляет значительный интерес для понимания механизмов, обеспечивающих сохранение изоляции между видами. В различных ветвях трибы *Blartini* наблюдаются сходные процессы преобразования отдельных частей эдеагуса. Тело жуков-

чернотелок представляет весьма жесткую конструкцию, поэтому копуляция здесь возможна, если изменчивость строения фаллобазы и парамер не выходит за пределы довольно узких рамок. Этим объясняется большое разнообразие в пределах отдельных родов характера изогнутости фаллобазы и парамер, степени их удлинения или укороченности и т.д. Определенные тенденции в преобразовании эдеагуса связаны и с увеличением точности его движений при копуляции и совершенствованием механизмов фиксации в половых путях самки. Особенно большое значение в осуществлении этих функций имеет развитие на фаллобазе вершинных лопастей, формирование на их наружной поверхности ребристости, увеличение S-образной изогнутости вершины парамер, усиление склеротизации вершины пениса с образованием на его поверхности структур в виде острых зерен, поперечных ребрышек и дисков.

Близкий к исходному тип строения эдеагуса характеризуется следующими признаками: парамеры при рассмотрении сверху и сбоку прямо сужаются к вершине, отверстие для выдвижения пениса расположено у вершины парамер, фаллобаза при рассмотрении сбоку прямая или слабо изогнутая, лишена следов развития вершинных лопастей.

Для более четкого понимания особенностей дальнейшей эволюции эдеагуса необходимо рассмотрение направлений преобразования основных его структур (фаллобаза, парамеры, пенис) как в целом, так и каждой из них в отдельности.

### 6.2.1. Фаллобаза

Прежде всего следует отметить, что в процессе эволюции различных групп трибы *Vlartini* возрастает изогнутость фаллобазы, при этом в одних случаях она изогнута равномерно по всей длине, в других случаях - более резко в базальной половине или непосредственно у основания. При выдвижении эдеагуса из мембранозной сумки парамеры, вследствие С-образной изогнутости фаллобазы, совершают поворот вершиной кпереди к копулятивному отверстию самки. Различные преобразования структур эдеагуса у *Vlartini* не отражаются на подвижности парамер. Основание парамер опирается на два выступа, расположенных на внутренней стенке фаллобазы, их сгибание и разгибание осуществляется при сокращении внутренних мышц фаллобазы (рис. 26, 27). Прямую форму фаллобазы сохраняют некоторые представители подтрибы *Vlartina*. Так, прямую фаллобазу имеют *Blaps chinensis* Fald. (рис. 150), *B. pruinosa* Fald. (рис. 148), *B. helopioides* Seidl., едва изогнутую - *Nalepa cylindracea* Rtt. (рис. 145), *Caenoblaps baeckmanni* Schuster, *Coelocnemodes aspericollis* Fairm. (рис. 146), *B. tatsienlua* Schuster (рис. 151), более явно изогнутую - *Caenoblaps difformis* König (рис. 147), *Dilablaps paradoxa* A.Bog., *Dila laevicollis* Gebl., *Protoblaps kashkarovi* G.Medv., *B. lucidula* G.Medv. (рис. 153), довольно сильно изогнутую - *B. felix* Waterh., *B. compressipes* Rtt., *B. znoikoi* Sem. et A.Bog. (рис. 154), *B. berezowskii* G.Medv. (рис. 156), *B. socia* Seidl. (рис. 149), *B. tenuicornis* Gebl. (рис. 152). При этом наиболее сильно

изогнутую фаллобазу имеют виды, относящиеся к подроду *Ablapsis*.

У видов рода *Gnaptor* (подтриба Gnaptorina) фаллобаза изогнута равномерно С-образно, однако у *G. spinimanus* Pall. (рис. 229) ее изгиб выражен заметно сильнее, чем у *G. proluxus* Fairm. В целом по форме фаллобазы подтриба Gnaptorina примыкает к подтрибе Blaptina. Род *Remipedella* (подтриба Remipedellina) по строению эдеагуса (рис. 316, 317) также примыкает к подтрибе Blaptina.

В подтрибе Gnaptorinina (рис. 230-255) степень изогнутости фаллобазы различна у представителей отдельных родов. У видов рода *Tagonoides* (*T. delavayi* Fairm., *T. ampiliata* Fairm., *T. zamotailovi* G.Medv.) фаллобаза при рассмотрении сбоку изогнута более или менее равномерно. Сходное состояние этого признака наблюдается у представителей рода *Montagona* (*M. asperula* Fairm., *M. sculpturata* Gebien) и *Blaptogonia*. Виды рода *Itagonia* могут быть разделены на две группы, у одной из которых фаллобаза довольно сильно и равномерно изогнута (*I. kabaki* G.Medv., *I. gnaptorinoides* Rtt., *I. szetschwana* Schuster), у другой – более резко в базальной трети (*I. elegans* G.Medv., *I. mera* G.Medv., *I. deplanata* Rein., *I. lopatini* G.Medv., *I. semenowi* Rtt.). Резко изогнутая в базальной трети фаллобаза характерна для *Colasia akisoides* Koch (рис. 254, 255).

Особый интерес представляет строение фаллобазы у видов, относящихся к родам *Asidoblaps* (*A. potanini* G.Medv., *A. zamotailovi* G.Medv., *A. miroshnikovi* G.Medv., *A. sinensis* G.Medv., *A. berezowskii* G.Medv., *A. inermis* G.Medv., *A. shamaevi* G.Medv.) (рис. 248-252). Хотя фаллобаза у них слабо изогнута, ее основание с каждой стороны имеет по дуговидной выемке и здесь резко изогнуто. Заслуживает внимание то обстоятельство, что сходный тип строения эдеагуса характерен для многих видов рода *Prosodes*, но у них он может сочетаться с сильной изогнутостью фаллобазы по всей длине.

У видов рода *Asidoblaps* изогнутость фаллобазы может увеличиваться за счет того, что на ее базальном верхнем крае возникает склеротизованный придаток, благодаря которому существенно удлиняется изогнутая часть фаллобазы.

Строение фаллобазы у представителей подтрибы Prosodina отличается большим разнообразием, а также наличием в ряде случаев особых образований, не свойственных видам других подтриб. В частности, у подавляющего большинства видов рода *Prosodes* и некоторых видов рода *Tagona* фаллобаза снабжена вершинными боковыми лопастями, но у ряда представителей подтрибы Prosodina они могут отсутствовать. В пределах рода *Prosodes* отдельные виды очень существенно отличаются по общему облику фаллобазы (рис. 158-253), например по степени ее изогнутости и удлинненности. Сравнительно редко она изогнута слабо и равномерно (*P. peloroides* Rtt., *P. sobolevae* G.Medv., *P. mucronata* Rtt., *P. tshistjakovae* G.Medv., *P. areolata* Rtt.), чаще – более явственно (*P. trisulcata* Bates, *P. laevicostata* G.Medv., *P. scheibei* Schuster, *P. tuxeni* Kasz., *P. simplicithorax* Gridelli, *P. haarlovi* Gridelli, *P. edmundi* Sem., *P. suturangula* Rtt., *P. diversa* Waterh.). У многих видов фаллобаза резко

изогнута в основании, причем в своей большей дистальной части она почти прямая (*P. bucharica* Rtt., *P. dolini* Dadabaev, *P. reflexicollis* Rtt., *P. obliquesulcata* Kr., *P. suturidens* Rtt., *P. diloides* Kr., *P. rugosipennis* G.Medv., *P. oblonga* G.Medv., *P. semenowi vachshiana* G.Medv., *P. phylacoides* F.-W., *P. angulicollis* Kr., *P. quadricostata* Rtt., *P. fallax* Kr., *P. pavlovskii* A.Bog., *P. irinae* Shop., *P. kuhistanica* G.Medv., *P. sogdiana* G.Medv., *P. fleischeri* Rtt., *P. svetlanae* G.Medv. et Mich., *P. michailovi* G.Medv., *P. ovtshinnikovi* G.Medv., *P. tachtaensis* G.Medv., *P. jakesi* Kasz., *P. laticauda* Rtt., *P. kyzylkumensis* G.Medv., *P. galinae* G.Medv., *P. pangazica* G.Medv., *P. ludmilae* G.Medv., *P. mogoltavica* G.Medv., *P. hiekei* G.Medv., *P. kassansaica* G.Medv., *P. przewalskii* Sem., *P. rugulosa nitidula* Motsch.).

В разных подродах рода *Prosodes* прослеживается тенденция к формированию короткого и широкого эдеагуса, причем в этот процесс могут быть вовлечены как все виды подрода (*Nyctipates*: *P. angustata* Zoubk.; *Meropersina*: *P. jakowlewi* Sem., *P. exilis* G. Medv. – рис. 188, *P. cribrella* Baudi; *Hypoprosodes*: *P. minuta* Kr.), так и отдельные его виды (*Uroprosodes*: *P. heydeni* Kr.; *Megaprosodes*: *P. baratovi* G.Medv. – рис. 226). Короткий эдеагус характерен и для малоазиатского вида *P. banghaasi* Rtt. (рис. 187), который был включен Рейттером (Reitter, 1909) в подрод *Prosodes* s. str., однако строение эдеагуса, гастральной спикеры, яйцеграда и половых путей самки указывает на его принадлежность к подроду *Meropersina*. От других видов этого подрода *P. banghaasi* отличается прямыми при рассмотрении сбоку параметрами. Короткий и широкий эдеагус и отсутствие общего ствола гастральной спикеры являются характерными чертами строения видов подрода *Diprosodes* (рис. 192-195).

Противоположные эволюционные преобразования эдеагуса связаны с сильным удлинением фаллобазы и параметра. Особенно характерен этот процесс для представителей подрода *Prosodura* (рис. 232, 233), центральное место в котором занимает *P. semenowi* Rtt., образующий целый ряд подвидов. Существенной особенностью фаллобазы видов этого подрода является ее заметное сужение к основанию. Видам, эдеагус которых имеет сильно удлиненную фаллобазу, свойственно также наличие очень длинного общего ствола гастральной спикеры. По относительной длине этого ствола среди известных видов рода *Prosodes* выделяется *P. brevitarsis* Kr., имеющий и очень длинную фаллобазу (рис. 221), длина которой превышает ширину, измеренную при рассмотрении сбоку, в 7.6 раза (у *P. semenowi vachshiana* G.Medv. – в 6.5 раза, а у *P. laevigata* Baudi – в 2.1 раза). Сильное удлинение фаллобазы у *P. brevitarsis* связано с особенностями строения вагины.

Общий облик фаллобазы в подтрибе *Prosodina* во многом определяется строением вершинных лопастей, которые, как уже указывалось выше, примыкают к параметрам сбоку в их основании и, с одной стороны, ограничивают их движение в горизонтальной плоскости, а с другой - играют важную роль в фиксации эдеагуса в половых путях самки. Отсутствие вершинных лопастей характерно для видов подрода *Oliprosodes* (рис. 158) и части видов подрода *Prosodestes* (рис. 165, 166) из рода *Prosodes*, а также у *Tagona macrophthema* F.-W. (рис. 227) (у *T. acuminata* F.-W. они хорошо развиты – рис. 228).



Таким образом, не только в пределах подтрибы *Prosodina*, но и у видов одного рода наблюдаются существенные различия в строении вершинной части фаллобазы. В связи с этим особый интерес представляет рассмотрение тенденций в ее развитии в различных группах рода *Prosodes*.

Подрод *Uroprosodes* - один из наиболее продвинутых в роде *Prosodes* по строению большинства структур полового аппарата. Однако именно этот подрод включает относительно большое число видов (*P. ballionis* Kr., *P. oblonga* G.Medv., *P. diloides* Kr., *P. suturidens* Rtt.), у которых вершинные лопасти фаллобазы очень слабо развиты. У ряда видов (*P. obliquesulcata* Kr., *P. suturangula* Rtt., *P. rectilineata* A.Bog.) лопасти фаллобазы при рассмотрении сбоку имеют заостренную угловидную форму. Очень своеобразно строение лопастей фаллобазы у *P. heydeni* Kr., у которого они, будучи очень длинными и снабженными ребрышками на внутренней поверхности, расположены почти свободно по бокам от парамер. Поскольку парамеры сильно сужены перед основанием, они не примыкают здесь к лопастям фаллобазы (рис. 713). Особенно сильно лопасти фаллобазы удлинены у *P. brevitarsis* Kr. (рис. 221).

У большинства же видов подрода *Uroprosodes* лопасти фаллобазы хорошо развиты и имеют закругленный вершинный край. Наружная поверхность лопастей фаллобазы может быть гладкая, но в то же время весьма четко выражена тенденция к образованию на ней ребристости, служащей для увеличения жесткости этой структуры и варьирующей от очень тонкой до довольно грубой. Тонкая ребристость на лопастях фаллобазы развита у *P. vincens* Rtt., *P. reflexicollis* Rtt., *P. michailovi* G.Medv., *P. novemcostata* Sem., *P. costifera* Kr., более грубая – у *P. tshikatunovi* Dadabaev. Мощное развитие лопастей фаллобазы, имеющих широко закругленный вершинный край и густую систему жестких ребрышек, наблюдается у группы близкородственных видов подрода *Uroprosodes*, населяющих западные отроги Гиссарского хребта. В эту группу входят *P. tudaensis* G.Medv., *P. tachtaensis* G.Medv. (рис. 222), *P. vereshthaginae* G.Medv., *P. chodzhaksaris* Skop., *P. monticola* G.Medv. Отсутствие ребристости характерно для таких видов, как *P. opaca* A.Bog., *P. hissarica* G.Medv., *P. subpilosa* G.Medv., *P. crassitibia* G.Medv., *P. amathia* Rtt., *P. belousovi* G.Medv., *P. rugicostata* Rtt., *P. altimontana* G.Medv., *P. nalepoides* Rtt., *P. grombcewskii* Sem., *P. dushenkovi* G.Medv., *P. catenulata* Kr., *P. spectabilis* Rtt., *P. arnoldii* G.Medv.

Строение лопастей фаллобазы у представителей подрода *Prosodinia*, в отличие от такового видов подрода *Uroprosodes*, менее варибельно. В частности, у всех видов подрода *Prosodinia* лопасти фаллобазы довольно крупные, а их наружная поверхность обычно имеет более или менее густую тонкую ребристость, реже гладкая (рис. 159-164).

Подрод *Prosodestes* по строению фаллобазы делится на три группы. У видов первой группы (*P. dolini* Dadabaev, *P. grandicollis* Kr., *P. bucharica* Rtt.) лопасти фаллобазы не развиты (рис. 165, 166), у видов второй группы (*P. lindbergi* Kasz.) они небольшие, с гладкой наружной поверхностью (рис. 167), у видов третьей группы (*P. pygmaea* Kr., *P. reitteri* Rtt., *P. kuhitangiana*

G.Medv.) – крупные, с ребристой наружной поверхностью (рис. 168).

Виды рода *Diprosodes* имеют хорошо развитые лопасти фаллобазы, степень развития ребристости на наружной поверхности которых варьирует иногда даже в пределах одного вида. Так, у особой типовой серии *P. lopatini* A.Bog. наружная поверхность фаллобазы может быть гладкой или ребристой. Заметные отличия в строении наружной поверхности лопастей фаллобазы наблюдается у особой разных популяций *P. biformiopaca* Rtt. (рис. 193). Сильная ребристость на наружной поверхности лопастей фаллобазы характерна для *P. kunduzensis* Kasz., *P. biformis* Sem., *P. gymnandra* Sem., *P. sphodroides* Sem. (рис. 193, 195), слабая - для *P. stackelbergi* G.Medv., *P. psammophila* G.Medv., *P. elateroides* Sem. (рис. 194).

У представителей подродов *Prosodes* s. str., *Ferganoprosodes* и *Gebleria* в строении лопастей фаллобазы нет существенных отличий. За немногими исключениями эти структуры хорошо развиты, при этом наружная поверхность лопастей густо покрыта тонкими ребрышками (рис. 169-182). Особое место в подроде *Prosodes* s. str. занимает *P. galinae* G.Medv., поскольку у этого вида лопасти фаллобазы едва намечены и поверхность фаллобазы не имеет следов тонкой ребристости. Аналогичные особенности строения фаллобазы присущи также *P. longicornis* Rtt. (рис. 181).

Подрод *Hypoprosodes* включает один своеобразный по строению эдеагуса вид – *P. minuta* Kr. Эдеагус у него короткий, изогнут в основании, лопасти фаллобазы длинные, с хорошо выраженной ребристостью на наружной поверхности (рис. 183).

Очертания лопастей фаллобазы у всех видов подрода *Lyprosodes* весьма сходны. Сами лопасти относительно короткие и широкие, их вершинный край при рассмотрении сбоку слабо дуговидный (рис. 189-191). Большая часть видов (*P. aciculata* Rtt., *P. pavlovskii* A.Bog., *P. quadricostata* Rtt.) имеет гладкие снаружи лопасти фаллобазы (рис. 189, 191), но у *P. pseudaciculata* Rtt. и *P. fallax* Kr. (рис. 190) их вершина несет 5 ребрышек.

Для всех видов подрода *Prosodoscelis* характерны очень крупные и густо покрытые ребрышками лопасти фаллобазы (рис. 184). У видов подрода *Meropersina* лопасти фаллобазы более широкие, чем у видов предыдущего подрода, а расположенные на них ребрышки иногда заметно отличаются по степени развития. Они могут быть длинными (*P. laevigata* Vaudi – рис. 185), короткими и тонкими (*P. parthenica* G.Medv. – рис. 508), короткими и очень жесткими (*P. amica* G.Medv. - рис. 186, *P. exilis* G.Medv. – рис. 188). В последнем случае край лопастей фаллобазы становится зазубренным. Относительно короткие, но жесткие ребра развиты на очень крупных лопастях фаллобазы у *P. jakowlewi* Sem. и *P. cribrella* Vaudi (рис. 199, 502), относящихся к подроду *Dilopersina*. Напротив, у *P. angustata* Zoubk. (подрод *Nyctipates*) очень крупные лопасти фаллобазы укреплены длинными ребрами (рис. 487).

Представители подрода *Prosodella* отличаются исключительно мощными вершинными боковыми лопастями фаллобазы (рис. 196-200). Сильнее всего система ребрышек развита на них у *P. convergens* Rtt. (рис. 199,

559), *P. divergens* Rtt. (рис. 198, 561) и *P. singularis* Rtt. (рис. 564), слабее – у *P. bogatshevi* G.Medv. (рис. 200, 567), *P. bactriana* Sem. (рис. 197, 553) и *P. bactrianiformis* Rtt. (рис. 556). При этом у *P. bactriana* короткие ребра расположены продольно, а у *P. bactrianiformis* – поперечно (рис. 556).

Виды подрода *Mesoprosodes* сходны друг с другом по признакам строения лопастей фаллобазы, которые всегда хорошо развиты и довольно густо покрыты снаружи ребрышками (рис. 201, 202).

Характерной особенностью видов подрода *Peltarium* являются очень крупные, несколько расширяющиеся от основания к середине лопасти фаллобазы, снаружи густо покрытые длинными ребрышками (рис. 591, 594).

В подродах *Megaprosodes* и *Iranosodes* у части видов возникает ребристость на наружной поверхности фаллобазы. В первом подроде этот признак выражен у *P. pseudalaensis* Skor. (I секция), *P. latitibia* Kasz., *P. baratovi* G.Medv. (рис. 226) и *P. pubistriata* Rtt. (рис. 762) (II секция), во втором – у *P. kaszabi* G.Medv. и *P. laticauda* Rtt. (рис. 227, 228). Гладкую поверхность лопастей фаллобазы в подроде *Megaprosodes* сохраняют *P. kuhistanica* G.Medv., *P. vashgirda* G.Medv., *P. janushevi* G.Medv., *P. oschanini* Sem. и *P. merkli* G.Medv. (I секция), *P. jordanus* Rtt., *P. alaiensis* Kr. и *P. praelonga* Rtt. (II секция) (рис. 718, 734, 740, 743, 749, 754, 757), в подроде *Iranosodes* – *P. diversa* Waterh. (рис. 777).

Хорошо развитые лопасти фаллобазы, вся наружная поверхность которых густо покрыта очень тонкими ребрышками (рис. 230, 231), характерны для представителей подрода *Euryprosodes*.

Виды подрода *Prosodura*, отличающиеся очень сильно удлинненными фаллобазой и параметрами, имеют короткие и лишенные следов ребристости на наружной поверхности лопасти фаллобазы (рис. 232, 233).

Одной из общих особенностей рода *Prosodes* является то, что большинство относящихся к нему видов имеет хорошо развитые лопасти фаллобазы, причем почти все подроды характеризуются определенным типом их строения. Исключение представляет подрод *Uroprosodes*, у видов которого лопасти фаллобазы чрезвычайно разнообразны по форме – от угловидных и лишенных ребристости на наружной поверхности до широких густо покрытых снаружи укрепляющими ребрышками.

## 6.2.2. Параметры

Тенденции преобразования параметров в трибе *Vlartini* очень разнообразны и тесно связаны с процессами, ведущими к усилению роли при копуляции пениса, вершинных лопастей гастральной спикеры и лопастей фаллобазы.

Наиболее примитивное строение параметров характеризуется тем, что при рассмотрении сбоку они прямые или почти прямые, имеют тупую вершину, четко выраженный по всей длине срединный шов; отверстие для выдви-

жения пениса расположено при этом вентрально у вершины. Однако в большинстве случаев примитивные особенности строения эдеагуса сочетаются с чертами, в той или иной степени продвинутыми. Примитивный облик имеет эдеагус видов рода *Prosodes*, относящихся к подроду *Oliprosodes*. Парамеры у них клиновидно сужены к вершине, где оканчиваются тупо, срединный шов короткий, но фаллобаза достаточно явственно изогнута. У *Coelocnemodes aspericollis* Fairm. из подтрибы *Blaptina* фаллобаза слабо изогнута, парамеры прямые, отверстие для выдвигания пениса расположено на их тупой вершине, однако срединный шов парамер очень короткий (рис. 146, 259).

У представителей подтрибы *Blaptina* строение парамер отражает наиболее существенные тенденции в эволюции эдеагуса. Отклонение от исходного состояния может идти в сторону сужения вершинной части парамер, а также ее уплощения в горизонтальной плоскости. Суженные в вершинной части парамеры характерны для многих видов рода *Blaps* (*B. felix* Waterh., *B. tenuicornis* Gebl., *B. helopioides* Seidl., *B. tatsienhua* Schuster), а также для *Nalepa cylindracea* Rtt., *Dilablaps paradoxa* A.Bog. (рис. 256, 267, 282, 286, 288). Уплощенная при рассмотрении сбоку вершинная часть парамер свойственна представителям различных родов подтрибы *Blaptina*, например *Blaps pruinosa* Fald., *Caenoblaps baeckmanni* Schuster, *C. difformis* Kцnig (рис. 278).

Особый тип строения эдеагуса свойствен видам рода *Blaps* из подрода *Ablapsis*. Фаллобаза у них сильно сужена к вершине, а парамеры по сравнению с фаллобазой небольшие и сильно изогнуты вершиной вверх, на верхней стороне имеют глубокое желобовидное вдавление. Наиболее явственно эти особенности выражены у *B. compressipes* Rtt., *B. znoikoi* Sem. et A.Bog. и *B. berezowskii* G.Medv. (рис. 154-157), населяющих Сино-Тибетские горы. Парамеры указанных видов могут сильно отгибаться вниз, что значительно увеличивает изогнутость копулятивного аппарата при его выдвигании и облегчает спаривание. Слабее выражены эти признаки у *B. lucidula* G.Medv. из Сычуани и особенно у *B. socia* Seidl. из Гималаев (рис. 293, 296).

Строение эдеагуса видов рода *Gnaptor*, представляющего подтрибу *Gnaptorina*, сходно с таковым примитивных гималайских видов рода *Prosodes*, относящихся к подроду *Oliprosodes*. Особенно велико сходство в строении фаллобазы и парамер *G. prolixus* Fairm. и *P. trisulcata* Bates. У обоих видов парамеры очень сильно удлинены, клиновидно сужены к вершине, но у *G. prolixus* еще и расщеплены по шву у вершины. У европейского вида *G. spinimanus* Pall. произошло значительное (почти в 1.5 раза по сравнению с малоазиатским *G. prolixus*) укорачивание парамер, которое возместилось усилением С-образной изогнутости фаллобазы (рис. 229).

Как и в подтрибе *Gnaptorina*, в подтрибе *Gnaptorinina* менее продвинутое строение эдеагуса характеризуется сильно удлиненной (клиновидной) формой парамер и слабой изогнутостью фаллобазы. Оно свойственно видам, относящимся к родам *Montagona* (рис. 855, 856) и *Sintagona* (рис. 858, 859), а также отдельным видам родов *Gnaptorina* (*G. cordicollis* G.Medv. – рис. 839) и *Itagonia* (*I. semenowi* Rtt. – рис. 835). Укорачивание фаллобазы и

парамер – одно из важнейших направлений эволюции эдеагуса в подтрибе Gnaptorinina, наиболее четко выраженное у видов таких родов, как *Gnaptorina*, *Itagonia* и *Colasia*. *Colasia akisoides* Koch имеет очень короткие и широкие фаллобазу и парамеры (рис. 254, 273), что следует рассматривать как отражение высокой степени продвинутости этого вида по признакам строения эдеагуса. У представителей родов *Agnaptoria*, *Asidoblaps* и *Nepalindia* эдеагус заметно удлинённый, фаллобаза часто слабо изогнута (рис. 248-253).

Весьма характерен для некоторых родов подтрибы Gnaptorinina процесс сужения вершинной части парамер, в результате которого их наружные края становятся более или менее сильно дуговидно выемчатыми. Суженные в вершинной части парамеры свойственны видам родов *Gnaptorina*, *Pseudognaptoria*, *Asidoblaps*, *Agnaptoria*, *Nepalindia* (рис. 838, 840, 841, 843, 846, 848, 850, 852, 854, 857, 860, 861, 863, 864-870). В то же время этот процесс совсем не выражен в родах *Blaptogonia*, *Tagonoides* и *Colasia*. Наружные края парамер у относящихся к этим родам видов прямо или слегка дуговидно сходятся к вершине, которая при рассмотрении сбоку коротко закругленная. В роде *Itagonia* обнаруживается определенная тенденция к образованию парамер такого же типа, как в роде *Gnaptorina*. Особенно четко это выражено у таких видов, как *I. lopatini* G.Medv. (рис. 829), *I. deplanata* Rein. (рис. 837) и *I. elegans* G.Medv. (рис. 828), слабее – у *I. mera* G.Medv. (рис. 827). Отсутствие заметных признаков сужения вершинной части парамер характерно для *I. bisetosa* G.Medv. (рис. 814), *I. trisetosa* G.Medv. (рис. 825) и *I. semenowi* Rtt. (рис. 835). У некоторых видов рода *Nepalindia* базальный край отверстия для выдвигания пениса сильнее, чем у других представителей подтрибы Gnaptorinina, сдвинут к основанию парамер, вершина пениса лежит открыто, а парамеры, имея длинную узкую часть в дистальной половине, у вершины заметно расширены (*N. nepalica* Kasz. – рис. 870) либо более резко сужены (*N. dreuxi* Pierre – рис. 872). Наряду с этим, у представителей родов *Asidoblaps* и *Agnaptoria* парамеры при рассмотрении сбоку S-образно изогнуты, что характерно для многих видов рода *Prosodes*, а также для *Gnaptor spinimanus* Pall.

Таким образом, у представителей подтрибы Gnaptorinina прослеживаются определенные тенденции в преобразовании эдеагуса: 1) укорачивание фаллобазы и парамер, сопровождаемое появлением резкой изогнутости фаллобазы в основании; 2) сужение дистальной части парамер; 3) уплощение парамер у вершины, которая при рассмотрении сбоку оказывается не закругленной, а острой; 4) приобретение парамерами S-образной изогнутости. Одни из этих тенденций (1) являются общими для всех подтриб трибы Blaptini, другие (2, 3) – для подтриб Gnaptorinina и Blaptina, третьи (4) – для подтриб Gnaptorinina, Gnaptorina и Prosodina. В отличие от подтрибы Prosodina, в подтрибе Gnaptorinina пенис не подвержен сколько-нибудь заметным преобразованиям, а представителям отдельных родов свойственны различные сочетания продвинутых и примитивных состояний признаков. Наиболее полно продвинутые признаки сочетает в себе строение эдеагуса у видов рода *Gnaptorina*, в то время как близкий к нему род *Itagonia* заметно уступает по уровню реали-

зации отмеченных морфо-эволюционных тенденций.

Сложные процессы преобразования парамер и эдеагуса в целом характерны для представителей подтрибы *Prosodina* и особенно широко проявились в обширном роде *Prosodes*. Как уже отмечалось, в подтрибе *Prosodina* наиболее примитивное строение эдеагуса имеют представители подрода *Oliprosodes* рода *Prosodes*, у которых парамеры длинные, прямо сужающиеся к вершине, и отверстие для выдвижения пениса расположено у вершины парамер. Такие же особенности строения парамер сохранили представители подрода *Prosodestes*. В частности, у *P. grandicollis* Kr., *P. bucharica* Rtt. и *P. dolini* Dadabaev парамеры чрезвычайно сильно удлинены (длина в 3.5-4 раза превышает ширину) и иногда расщеплены по шву у вершины, отверстие для выдвижения пениса расположено у вершины парамер, фаллобаза в основании резко изогнута, а ее лопасти не развиты (рис. 353-361). Виды *P. pygmaea* Kr., *P. reitteri* Rtt. и *P. kuhitangiana* G.Medv., включаемые в подрод *Prosodestes*, также имеют заметно удлинённые парамеры, но снабжены хорошо развитыми вершинными лопастями на фаллобазе. Указанная особенность строения парамер, а также их клювовидная форма при рассмотрении сбоку могут служить основанием для выделения этой группы в особую секцию подрода *Prosodestes*, имеющую переходные признаки к подроду *Prosodinia*.

Виды подрода *Prosodinia* заметно продвинуты по пути приобретения специфических черт строения эдеагуса. Их отличают такие характерные признаки, как клювовидная форма парамер при рассмотрении сбоку, сильно и равномерно изогнутая фаллобаза с очень крупными вершинными лопастями (рис. 326-349).

Обширный комплекс видов, ранее включенных Рейттером (Reitter, 1909) в подроды *Prosodes* s. str., *Pseudoprosodes*, *Lioprosodes*, *Blaptoprosodes* и *Platyprosodes*, по строению эдеагуса и половых путей самки образуют достаточно единую группу и здесь рассматриваются в рамках одного подрода (*Prosodes* s. str.). Большинство его видов сосредоточено в пределах горной системы Тянь-Шаня, хотя отдельные виды распространились в пустынях и полупустынях Средней Азии и юга Казахстана (*P. gracilis* Faust, *P. transfuga* Rtt.), проникли на юго-восток и юг Восточной Европы (*P. obtusa* F.). Представители подрода *Prosodes* s. str. имеют хорошо развитые, но не очень крупные лопасти фаллобазы, покрытые многочисленными тонкими ребрышками; расположенное у вершины парамер отверстие для выдвижения пениса; прямые или слабоизогнутые при рассмотрении сбоку парамеры. В исходном состоянии парамеры были заметно удлинёнными, более или менее равномерно слабо дуговидно сужающимися к вершине при рассмотрении сверху и прямо сужающимися к коротко-закругленной вершине при рассмотрении сбоку. Такое их строение свойственно *P. transfuga* (рис. 370, 372), *P. valida* Rtt. (рис. 373, 374), *P. obtusa* (рис. 375, 377), *P. hetschkoi* Rtt. (рис. 378, 380), *P. edmundi* Sem. (рис. 381, 383), *P. deplanata* Ball. (рис. 384, 385), *P. przewalskii* Sem. (рис. 396, 398).

Довольно большую группу в подроде *Prosodes* s.str. образуют виды,

у которых параметры при рассмотрении сбоку также прямо сужаются к вершине, которая, однако, приобрела остроугольную форму (*P. angustipleuris* Rtt. – рис. 403, *P. brevicauda* Rtt. – рис. 405, *P. gracilis* Faust. – рис. 409, *P. sobolevae* G.Medv., *P. pangazica* G.Medv. – рис. 415, *P. kumbeliana* G.Medv. – рис. 417, *P. rugosicollis* Kr. – рис. 420, *P. zarudnyi* G.Medv. – рис. 423). Дальнейшие преобразования параметра связаны с появлением у них S-образного изгиба (см. сбоку), очень слабо выраженного у *P. mucronata* Rtt. (рис. 426), *P. granulipleuris* G.Medv. (рис. 429), *P. pecirkana* Rtt. (рис. 432), *P. tshistjakovae* G.Medv. (рис. 438), *P. mogoltavica* G.Medv. (рис. 435), *P. hiekei* G.Medv. (рис. 443), *P. rugulosa nitidula* Gebl. (рис. 393), *P. rugulosa degenerata* Sem. (рис. 395) и более явственного у *P. ludmilae* G.Medv. (рис. 441), *P. parallellocollis* Kr. (рис. 446) и *P. longicornis* Kr. (= *P. tenuicornis* G.Medv., **syn.n.**). Незначительно и равномерно изогнуты параметры у *P. kassansaica* G.Medv. (рис. 451), *P. pekinensis* Fairm. (рис. 401), *P. fulminans* Rtt. и *P. blapoides* Rtt; при рассмотрении сбоку они сильно сужены у вершины.

Пенис у видов подрода *Prosodes* s. str. обычно слабосклеротизованный, но у некоторых из них обнаруживаются тенденции к усилению склеротизации его вершинной части, появлению на ней тонкой зернистости (*P. edmundi*) или тонкой ребристости (*P. obtusa*, *P. dilaticollis*, *P. deplanata*).

Весьма обособленное место в подрode *Prosodes* s. str. занимает *P. galinae* G.Medv. (рис. 461-463), место сбора которого (хребет Нуратау) находится за пределом основного ареала подрода. В отличие от других видов, *P. galinae* не имеет на лопастях фаллобазы поперечной тонкой ребристости, сами лопасти очень слабо развиты, параметры равномерно изогнуты, фаллобаза к вершине заметно расширена, вентральная спикула имеет длинный общий ствол, а сперматека имеет волнистый изгиб базального протока железы, что не характерно для остальных представителей подрода.

Строение параметра у видов, относящихся к подродам *Gebleria* (рис. 467-472) и *Ferganoprosodes* (рис. 464-466), не имеет существенных отличий от такового отдельных групп подрода *Prosodes* s. str. Так, параметры у *P. phylacoides* F.-W. (рис. 467-469) и *P. regeli* Sem. очень сходны с параметрами видов группы *P. transfuga* (рис. 370-377).

В большом комплексе подродов *Prosodoscelis*, *Prosodopria*, *Peltarium*, *Mesoprosodes*, *Meropersina* и *Dilopersina* прослеживается тенденция к усилению S-образной изогнутости параметра и процессы, обуславливающие расширение или, наоборот, более резкое их сужение в вершинной половине. В отличие от представителей подрода *Prosodes* s. str., у видов указанных подродов часто формируется вооружение в виде зерен и ребрышек на вершине пениса, а отверстие для выдвижения пениса у них несколько смещено проксимально от вершины параметра. У *P. banghaasi* Rtt., изолированно обитающего на севере Малой Азии, параметры при рассмотрении сбоку лишь слегка изогнуты, при рассмотрении сверху прямо сужены к вершине, вершинная часть пениса покрыта мелкими зернами (рис. 494-496). У видов подрода *Prosodoscelis* для исходного типа строения параметра характерно их равномерное сужение к

вершине и равномерная изогнутость при рассмотрении сбоку (*P. dentimana* Rtt. - рис. 484). Продвинутое строение парамер в этом подроде отличается от исходного тем, что их вершина сужена более резко и при рассмотрении сбоку S-образно изогнута (*P. irinae* Skor. – рис. 481, *P. solskyi* Faust – рис. 478). Преобразования в подроде *Prosodoscelis* затрагивают также строение пениса, вершинная часть которого склеротизируется и образует с каждой стороны по створке с ребристой поверхностью и зазубренным краем. У *P. angustata* Zoubk., относящегося к подроду *Prosodopria*, вершинная часть пениса покрыта острыми зернами (рис. 486, 487). Отсутствие вооружения на пенисе характерно для видов подрода *Mesoprosodes* (рис. 568-588). В то же время у представителей подрода *Peltarium* (*P. karelini* Gebl. – рис. 204, *P. staudingeri* Kr. – рис. 593, 594, *P. baerii* F.-W. – рис. 590, *P. katajevi* G.Medv. – рис. 597, 598) оно хорошо развито в виде грубых зерен. В последнем случае парамеры перед основанием сужены, при рассмотрении сверху имеют копьевидную форму, а при рассмотрении сбоку S-образно изогнуты.

Копьевидные, т.е. суженные перед основанием парамеры свойственны также представителям подродов *Meropersina* (*P. laevigata* Baudi – рис. 488, *P. amica* G.Medv. – рис. 491) и *Dilopersina* (*P. jakowlewi* Sem. – рис. 497, *P. cribrella* Baudi – рис. 500, *P. exilis* G.Medv. – рис. 503, *P. parthenica* G.Medv. – рис. 506). Вершинная часть парамер у видов обоих подродов сильно S-образно изогнута, вершина пениса покрыта зернами. Высокий уровень эволюционной продвинутости структур эдеагуса в подродах *Meropersina* и *Dilopersina* подтверждается также особенностями строения фаллобазы, имеющей крупные вершинные лопасти с ребристой наружной поверхностью, и положением отверстия для выдвигания пениса, которое сильно сдвинуто от вершины к основанию парамер. Следует также отметить, что у всех видов указанных подродов парамеры очень широкие, и пенис часто выдвинут, что свидетельствует о расширении его функций при копуляции.

Строение эдеагуса видов подрода *Prosodella* (рис. 552-567) имеет много общего с таковым *Meropersina* и *Dilopersina*: фаллобаза снабжена мощными вершинными лопастями, парамеры широкие, сужающиеся к основанию, при рассмотрении сбоку их вершина на самом конце изогнута кверху или S-образно; пенис на вершине имеет тонкую ребристость, покрыт также зернами и может очень сильно выдвигаться, чему способствует значительное удлинение к основанию парамер отверстия для его выдвигания. Последняя особенность существенно отличает виды подрода *Prosodella* от видов близких таксонов.

Признаки значительной эволюционной продвинутости присущи строению парамер видов подрода *Lyprosodes*: *P. quadricostata* Rtt. (рис. 509-511), *P. fallax* Kr. (рис. 512-514), *P. aciculata* Rtt. (рис. 515-517), *P. pseudaciculata* Rtt. (рис. 518, 519) и *P. pavlovskii* A.Bog. (рис. 520-522). Их особенностью является то, что они широкие в вершинной части, на нижней поверхности в основании образуют характерную поперечную морщинистость, а отверстие для выдвигания пениса сильно смещено от вершинного края парамер к их средней части. При этом только у *P. quadricostata* парамеры в вершинной



половине плавно сужаются к дистальному концу, у остальных видов их вершинный край широко закруглен. Вершина параметра при рассмотрении сбоку почти всегда сильно S-образно изогнута (довольно слабо – только у *P. fallax*). Весьма своеобразно в подроде *Lyprosodes* строение пениса, вершина которого образует длинный конусовидный мембранозный отросток. К основанию этого отростка примыкают склеротизованные структуры пениса: у *P. fallax* это пластинки с зубчатыми краями; у *P. pavlovskii* – пластинки, покрытые острыми зернами; у *P. aciculata* и *P. pseudaciculata* – длинные острые зерна, у *P. quadricostata* – длинные крючковидные шипы. Таким образом, в подроде *Lyprosodes* отмечается существенное возрастание роли пениса как структуры, обеспечивающей фиксацию эдеагуса в половых путях сумки.

Эволюция параметра у видов подрода *Iranosodes* шла в направлении усиления их базальной части и сужения вершинной части, которая при рассмотрении сбоку более или менее явственно S-образно изогнута; при этом вершина пениса покрыта мелкими зернами, а отверстие для его выдвижения смещено ближе к середине длины параметра. По уровню продвинутости комплекса этих признаков виды рассматриваемого подрода образуют ряд, включающий *P. kaszabi* G.Medv. (рис. 776-778), *P. diversa* Waterh. (рис. 785-787), *P. jakesi* Kasz. (рис. 779-781) и *P. laticauda* Rtt. (рис. 782-784).

Подрод *Prosodura* очень своеобразен как по строению фаллобазы, так и по строению параметра и пениса. Как уже отмечалось, фаллобаза у видов этого подрода очень длинная, сильно сужающаяся к основанию и имеет слабо развитые вершинные лопасти, поверхность которых гладкая. У части видов параметры умеренно удлинены (*P. prosternalis* Rtt. – рис. 804-806, *P. peloroides* Rtt. – рис. 807-809), однако в ряде случаев они сильно (*P. semenowi semenowi* Rtt. – рис. 796, *P. semenowi vachshiana* G.Medv. – рис. 801-803) или даже очень сильно (*P. semenowi sexualis* Kasz. – рис. 797, *P. semenowi darvazica* G.Medv. – рис. 798-800) удлинены. При рассмотрении сбоку параметры на вершине слегка S-образно изогнуты, а сама вершина тупая (*P. semenowi darvazica*, *P. prosternalis*, *P. peloroides*) или острая (*P. semenowi vachshiana*). Характерной особенностью видов подрода *Prosodura* является явственно трехлопастная вершина пениса, причем срединная широкая лопасть мембранозная, а боковые лопасти сильно склеротизованные, густо покрытые зернами. Лишь у одной из форм *P. semenowi*, обнаруженной севернее Душанбе, т.е. значительно западнее основного ареала подрода, граница между склеротизованными лопастями не выражена. Таким образом, представители подрода *Prosodura* выделяются в роде *Prosodes* более продвинутым состоянием структур эдеагуса: сильным удлинением параметра и фаллобазы, усилением склеротизации и зернистости вершинной части пениса. Эти черты строения сочетаются у них со слабо продвинутыми, такими как слабое развитие вершинных лопастей фаллобазы, наличие тупой коротко закругленной вершины параметра.

Подрод *Euryprosodes* по строению параметра обнаруживает сходные черты как с подродом *Megaprosodes* (смещенность отверстия для выдвижения пениса к середине длины параметра), так и отчасти с подродом *Uroprosodes*

(слабая изогнутость вершинной части пениса при рассмотрении сбоку, характерная для некоторых видов последнего). Явственная зернистость на поверхности пениса развита у *P. trifossa* Rtt. (рис. 793); менее заметна она у *P. areolata* Rtt. (рис. 790) и *P. brevipes* Rtt. (рис. 795), отличающегося сильной укороченностью парамер.

Подрод *Megaprosodes* является, если судить по строению эдеагуса его представителей, одной из наиболее продвинутых групп рода *Prosodes*. Подрод четко делится на две группы видов, отличающихся как строением эдеагуса, так и VII стернитом брюшка самки (Медведев, 1997). В секцию I входят *P. striata* Rtt. (типовой вид подрода *Megaprosodes*), *P. kuhistanica* G.Medv., *P. pseudalaensis* Skor., *P. vashgirda* G.Medv., *P. janushevi* G.Medv., *P. oshanini* Sem., *P. merkli* G.Medv., *P. svetlanae* G.Medv. et Mich., в секцию II – *P. alaiensis* Kr., *P. jordanus* Rtt., *P. pubistriata* Rtt., *P. baratovi* G.Medv., *P. praelonga* Rtt. и *P. latitibia* Kasz. Перечисленные виды имеют следующие особенности строения эдеагуса: вершинная часть пениса густо покрыта зернами; отверстие для выдвижения пениса смещено базально за середину длины парамер; вершинная часть парамер, расположенная дистальнее этого отверстия, довольно сильно (секция II – рис. 757-775) или очень сильно (секция I – рис. 733-756) S-образно изогнута. В последнем случае вершина парамер становится пластинчатой.

Подрод *Uroprosodes* – самый крупный в роде *Prosodes* и включает 44 известных вида, строение парамер которых очень разнообразно. По особенностям строения парамер и гастральной спикеры подрод *Uroprosodes* может быть разделен на ряд групп видов. В ряде случаев, однако, даже близкие виды резко отличаются некоторыми деталями строения эдеагуса, что иногда затрудняет проведение четких границ между группами. Как и в других подродах рода *Prosodes*, в подроде *Uroprosodes* эволюционные тенденции в строении эдеагуса выражаются в усилении роли пениса, вершинная часть которого приобретает вооружение в виде острых зерен, а также в увеличении S-образной изогнутости вершины парамер, в их значительном удлинении и расширении по всей длине, в смещении отверстия для выдвижения пениса к середине длины парамер. В частности, довольно длинные парамеры характерны для видов подрода *Uroprosodes*, населяющих хребты, которые замыкают на востоке Ферганскую долину (Ферганский и Алайский хребты) (*P. spectabilis* Rtt. – рис. 599-601, *P. arnoldii* G.Medv. – рис. 602-604, *P. catenulata* Kr. – рис. 605-607). Пенис у этих видов имеет грубо-зернистую скульптуру в вершинной части, парамеры заметно сужены к вершине и не очень резко S-образно изогнуты при рассмотрении сбоку. К этой группе видов примыкают представленный в фауне Алайской долины и Алайского хребта *P. costifera* Kr. (рис. 611-613), а также известный с хребта Петра Первого *P. novemcostata* Sem. (рис. 608-610), парамеры у которых более короткие, но слабее сужены к вершине.

Если на востоке ареала подрода *Uroprosodes* отмечается проникновение его представителей в горные районы к северу от Ферганской долины, то на западе ареал ограничен системой Гиссаро-Дарваза. По строению парамер и степени раздвинутости ветвей гастральной спикеры (см. раздел 6.3.) виды из

Гиссаро-Дарваза распадаются на три блока групп. У видов первой группы первого блока парамеры при рассмотрении сбоку умеренно или слабо S-образно изогнуты. В группу входят *P. rugosicostata* Rtt. (рис. 614-616), *P. rugosipennis* G.Medv. (рис. 617-619), *P. nalepoides* Rtt. (рис. 620-622), *P. grombaczewskii* Sem. (рис. 623-625), *P. opaca* A.Bog. (рис. 626-628), *P. belousovi* G.Medv. (рис. 629-631), *P. dushenkovi* G.Medv. (рис. 632-634), *P. korotyaevi* G.Medv. (рис. 635, 636), *P. kondarensis* Dadabaev (включая f. *varsobiensis* G.Medv., **forma n.**) (рис. 637-641), *P. tshikatunovi* Dadabaev (рис. 642, 643). Парамеры *P. tshikatunovi* при рассмотрении сбоку изогнуты почти равномерно, в то время как у других видов более явно проявляется тенденция к усилению их S-образного изгиба. Свообразно строение парамер у *P. opaca*: в средней части они параллельносторонние, а в основании сильно расширены, хотя в целом значительно уступают по ширине фаллобазе. По строению парамер выделяется также *P. kondarensis*, у которого вершинный край парамер широко закруглен (f. *tyrica*) или прямо срезан (f. *varsobiensis*). У видов второй группы первого блока вершинная часть парамер пластинчато уплощенная, сильно S-образно изогнутая. В эту группу входят *P. crassitibia* G.Medv. (рис. 653-655), *P. subpilosa* G.Medv. (рис. 644-646), *P. hissarica* G.Medv. (рис. 647-652).

Первая группа второго блока объединяет такие близкие виды, как *P. kryzhanovskii* G.Medv. (рис. 671-673), *P. michailovi* G.Medv. (рис. 674-676) и *P. ovshinnikovi* G.Medv. (рис. 677-679). Парамеры у них в основании широкие, в дистальной половине прямо сужающиеся к вершине, которая коротко закруглена и при рассмотрении сбоку умеренно сильно изогнута. У видов второй группы второго блока парамеры более удлиненные, но лишь у *P. altimontana* G.Medv. (рис. 680-682) их вершина пластинчато уплощенная, при рассмотрении сбоку сильно S-образно изогнута. К этой группе относятся *P. glasunowi* Sem. (рис. 656-658), *P. sogdiana* G.Medv. (рис. 659-661), *P. vincens* Rtt. (рис. 662-664), *P. reflexicollis* Rtt. (рис. 665-667), *P. ypsilon* Rtt. (рис. 668-670), *P. amathia* Rtt. (рис. 683-685), *P. fleischeri* Rtt. (рис. 686-688).

Виды третьей группы второго блока имеют слабо развитые или остроугольные вершинные лопасти фаллобазы. Их особенностью является большая ширина парамер, которые обычно также сильно удлинены и при этом более или менее равномерно сужаются от основания к вершине (*P. suturidens* Rtt. – рис. 704-706, *P. suturangula* Rtt. – рис. 707-709, *P. rectilineata* A.Bog. – рис. 701-703) или только в вершинной части (*P. diloides* Kr. – рис. 689-691, *P. ballionis* Kr. – рис. 692-694, *P. obliquesulcata* Kr. – рис. 695-697). У *P. oblonga* G.Medv. (рис. 698-700) парамеры очень широкие и короткие, почти овальные, а у *P. brevitarsis* Kr. (рис. 710-712) они имеют форму лопасти, расширяющейся от основания до середины своей длины. Парамеры большинства видов третьей группы при рассмотрении сбоку коротко S-образно изогнуты, а поверхность пениса зернистая. Чрезвычайно сильная удлиненность фаллобазы и парамер у *P. brevitarsis* связана с наличием у этого вида сложной (двойной) вагины.

Большую сложность представляет вопрос о родственных связях *P. heydeni* Kr. (рис. 713-715), которому свойственно весьма своеобразное строение

как фаллобазы, так и парамер. Отсутствие ребристости на лопастях фаллобазы, их остроугольная форма при рассмотрении сбоку и приуроченность к западным отрогам Гиссаро-Дарваза позволяют сближать этот вид с видами последней группы, хотя короткая и широкая фаллобаза подчеркивает его обособленное положение в системе подрода.

Третий блок представлен одной группой видов, включающей *P. monticola* G.Medv. (рис. 716-718), *P. chodzhaksaris* Skop. (рис. 719-721), *P. tudaensis* G.Medv. (рис. 722-724), *P. tachtaensis* G.Medv. (рис. 725-729), *P. vereshshaginae* G.Medv. (рис. 730-732). Для нее характерны заметно сдвинутое к основанию парамер отверстие для выдвижения пениса, наличие отчетливой зернистости на вершинной части пениса, очень массивные, обычно широкие парамеры и крупные, с ребристой поверхностью лопасти фаллобазы. Форма парамер в пределах группы варьирует от сильно удлинённой до короткой и широкой. Отношение длины парамер к ширине у *P. chodzhaksaris* равно 3.6, у *P. vereshshaginae* – 2.6, у *P. tudaensis* и *P. monticola* – 2.3, у *P. latitibia* – 2.2, у *P. tachtaensis* – 2.1. Укорочение и расширение парамер является одной из важнейших тенденций в эволюции эдеагуса у видов рассматриваемой группы. Определённой закономерности в географическом распространении видов, имеющих удлинённые или короткие парамеры, нет. В частности, хр. Кугитангтау населяют виды, обладающие как сильно удлинёнными (*P. chodzhaksaris*, *P. vereshshaginae*), так и короткими парамерами (*P. monticola*). Заметно отличаются друг от друга виды третьего блока также по степени S-образной изогнутости вершинной части парамер. По совокупности продвинутых признаков эдеагуса среди видов этого блока выделяется *P. tachtaensis*, фаллобаза которого имеет крупные покрытые ребрами вершинные лопасти; при этом парамеры при рассмотрении сбоку сильно уплощены в основании и резко S-образно изогнуты на вершине, а пенис густо покрыт острыми зёрнами (рис. 725-729).

Подрод *Diprosodes* - одна из четко морфологически очерченных групп рода *Prosodes*. Из структур эдеагуса наиболее своеобразное строение здесь имеет пенис, вершинная часть которого сильно склеротизована и образует на своей поверхности поперечные дисковидные гребни. Подобное строение пениса свойственно всем видам подрода, хотя он может быть как довольно тонким (*P. sphodroides* Sem. – рис. 544-546), так и широким (*P. lopatini* A.Bog. – рис. 535-537). У ряда видов (*P. biformis* Sem. – рис. 523-525, *P. sphodroides* – рис. 544-546, *P. stackelbergi* G.Medv. – рис. 541-543, *P. kunduzensis* Kasz. – рис. 532-534, *P. gymnandra* Sem. – рис. 547-549) парамеры на вершине разделены узкой щелью, отсутствующей у *P. elateroides* Sem. (рис. 550), *P. lopatini* (рис. 535) и *P. biformiopaca* Rtt. (рис. 526). Чаще всего парамеры при рассмотрении сверху более резко и почти прямо сужены к вершине в дистальной половине, а при рассмотрении сбоку прямо сужаются к вершине или в дистальной трети слегка изогнуты.

Таким образом, в строении эдеагуса видов подрода *Diprosodes* наиболее заметные преобразования наблюдаются в строении пениса, несущего структуры дисковидной формы, возникающие на основе упорядочивания рас-

положения и слияния расположенных на его вершинной части зерен, и фаллобазы, отличающейся сильной С-образной изогнутостью и наличием хорошо развитых вершинных лопастей с ребристой поверхностью. Все эти морфологические особенности обеспечивают фиксацию эдеагуса в половых путях самки при копуляции. Однако процесс преобразования пениса и расширение его функций, по-видимому, замедлили развитие таких тенденций, как смещение отверстия для выдвигания пениса от вершины параметра к их средней части, срастание параметра по шву, формирование S-образного изгиба вершины параметра.

Одной из особенностей чернотелок трибы *Blartini* является сильное удлинение семяизвергательного канала. В ходе этого процесса канал превращается в очень тонкую трубку, что наиболее характерно для подтриб *Prosodina* и *Gnaptorinina*. Так, у *Prosodes suturidens* Rtt. длина канала составляет 90 мм при длине тела жука 24 мм, а у *Viettagona* sp. (Вьетнам) – 180 мм при длине тела жука 14 мм. В первом случае длина семяизвергательного канала превышает длину тела жука в 3.75, а во втором – в 12.85 раз. Этот показатель сильно отличается от такового у *Blaps lucidula* G.Medv., у которого отношение длины канала к длине тела жука равно всего 0.68 (15 : 22).

### 6.3. Гастральная спикула

По характеру своих функций гастральная спикула (*spiculum gastrale*) тесно связана с половым аппаратом самца. Она состоит из двух стержневидных склеритов, несущих на вершине лопасти. Лопастей отделены от склеритов швом, что говорит об их независимом возникновении в результате склеротизации мембранозных поверхностей. При выдвигании эдеагуса из брюшка лопасти гастральной спикулы прижимают фаллобазу сверху и с боков, вследствие чего эдеагус поворачивается вершиной вперед. Стержневидные склериты соединены двумя мембранами, нижняя из которых направляется к заднему краю VII стернита, а верхняя образует дно мембранозного вместилища эдеагуса, погруженного в свою очередь в мембранозную сумку.

Исходно стержневидные склериты лишь сближены передними концами, лопасти слабо склеротизованы и расположены почти горизонтально. Обособленное расположение стержневидных склеритов отмечается у представителей всех ветвей трибы *Blartini* и было свойственно этому таксону исходно. В процессе эволюции происходит слияние стержневидных склеритов в передней их части с образованием общего ствола, разделяющегося на две ветви. Степень объединения концов стержневидных склеритов в общий ствол очень различна у представителей не только одной подтрибы, но иногда и рода (*Blaps*, *Prosodes*). В одних случаях передние концы этих склеритов сильно сближены, располагаясь на значительном протяжении параллельно, в других – слиты полностью или сохраняют следы слияния в виде продольной бороздки. Продвинутое состояние ветвей гастральной спикулы характеризуется усилением их S-образной изогнутости при рассмотрении сбоку,

благодаря которой увеличивается площадь контакта лопастей с эдеагусом.

Определенная направленность наблюдается в эволюции вершинных лопастей гастральной спикеры. Она выражается в усилении склеротизации лопастей, увеличении их размеров за счет удлинения и расширения, а также изменении их положения от горизонтального к более отвесному. Следствием этого является более эффективное функционирование лопастей как структур, корректирующих движение эдеагуса.

Процессы преобразования затрагивают также строение верхней мембраны гастральной спикеры: у ее заднего края могут появляться склеротизованные участки и формироваться лопастевидные выросты, иногда несущие отдельные щетинки.

В связи с большими отличиями отдельных видов в пределах некоторых родов трибы *Blaptini* по особенностям строения гастральной спикеры существенный интерес представляет оценка вариабельности этой структуры у представителей разных подтриб. Следует отметить, что у чернотелок трибы *Platyscelidini* (*Somocoelia pinguis* Kг. – рис. 58) гастральная спикера имеет хорошо развитый общий ствол без следов слияния склеритов, длинные вершинные лопасти и довольно широко раздвинутые ветви. Таким образом, по степени продвинутости строения гастральной спикеры виды этой трибы сходны с *Blaptini*. Что касается трибы *Eleodini*, то здесь отмечается весьма примитивное строение как стержневидных склеритов, которые лишь слегка изогнуты и слабо связаны друг с другом, так и вершинных лопастей, имеющих небольшие размеры и незначительную склеротизацию своей поверхности (*Eleodes acuticauda* Lec. – рис. 52, *Eleodes* sp. – рис. 53).

В подтрибе *Blaptina* большим разнообразием строения гастральной спикеры отличается наиболее дифференцированный род *Blaps*. У целого ряда видов этого рода (*B. tatsienlua* Schuster – рис. 884, *B. lucidula* G.Medv. – рис. 887) стержневидные склериты не спаяны друг с другом, но перед концом сильно изогнуты и затем идут вперед параллельно друг другу. Такое близкое к исходному строение спикеры сочетается у *B. tatsienlua* с сильной S-образной изогнутостью стержневидных склеритов и наличием крупных вершинных лопастей, а у *B. lucidula* – со значительной утонченностью стержневидных склеритов.

Начальный процесс образования общего ствола гастральной спикеры в роде *Blaps* наблюдается у видов как I отдела (*B. pruinosa* Fald. – рис. 881), так и II отдела (*B. himalaica* Sem. et A.Bog. – рис. 885, *B. helopioides* Seidl. – рис. 882). Хорошо развитый длинный общий ствол спикеры характерен для многих видов этого рода: *B. tenuicornis* Gebl., *B. felix* Waterh. (рис. 890), *B. socia* Seidl. (рис. 886), *B. znoikoi* Sem. et A.Bog. (рис. 888), *B. compressipes* Rtt. (рис. 889), *B. berezowskii* G.Medv., *B. chinensis* Fald. (рис. 883). Особой мощностью отличаются общий ствол и ветви гастральной спикеры у *B. compressipes* и *B. znoikoi* (подрод *Ablapsis*).

Из представителей других родов подтрибы *Blaptina* длинный общий ствол характерен для *Nalepa cylindracea* Rtt. (рис. 877) и *Protoblaps kashkarovi*

Medv., существенно отличающихся по этому признаку от видов таких близких родов, как *Dila* (*D. laevicollis* Gebl. – рис. 879), *Dilablaps* (*D. paradoxa* A. Bog.) и *Caenoblaps* (*C. baeckmanni* Schuster – рис. 878).

В подтрибе Gnaptorina по большинству признаков строения полового аппарата самцов и самок *Gnaptor spinimanus* Pall. значительно более продвинул, чем *G. prolixus* Fairm., однако у него общий ствол гастральной спиккулы едва намечен (рис. 973), в то время как у второго вида он уже вполне оформлен (рис. 974).

Строение гастральной спиккулы у представителей подтрибы Prosodina чрезвычайно разнообразно, и некоторые его варианты не встречаются за пределами этого таксона. У видов рода *Tagona* стержневидные склериты лишь примыкают друг к другу у передних концов (*T. acuminata* – рис. 972) или слиты здесь с образованием лишь зачатка общего ствола (*T. macropthalma* F.-W. – рис. 971), что говорит о раннем обособлении этого рода от *Prosodes*, причем от форм, имевших свободные стержневидные склериты.

Представители отдельных подродов рода *Prosodes* характеризуются некоторыми общими особенностями строения гастральной спиккулы, хотя и могут заметно отличаться друг от друга по степени ее преобразования. Так, в наименее эволюционно продвинутом подроде *Oliprosodes* гастральная спиккула у *P. laevicostata* G. Medv. не имеет развитого общего ствола, а ее ветви равномерно изогнуты (рис. 893); у *P. kuluana* G. Medv. стержневидные склериты в передней части расположены параллельно друг другу, но при этом не слиты, а вершинные лопасти резко обособлены (рис. 894); у *P. trisulcata* Bates формируется общий ствол (рис. 892). При этом у всех видов рассматриваемого подрода стержневидные склериты слабо S-образно изогнуты, а вершинные лопасти крупные.

Общей особенностью гастральной спиккулы видов подрода *Prosodinia* является то, что наружные края ее лопастей сдвинуты внутрь относительно наружных краев стержневидных склеритов, которые при рассмотрении сверху явственно дуговидно выгнуты наружу, а при рассмотрении сбоку сильно S-образно изогнуты (рис. 895-900). В отношении общего ствола спиккулы виды подрода заметно различаются: у некоторых видов (*P. zoltani* G. Medv. – рис. 900) стержневидные склериты на передних концах расположены параллельно, но не слиты друг с другом, у ряда других (*P. tuxeni* Kasz., *P. simplicithorax* Gridelli – рис. 895, *P. undulatipennis* Gridelli, *P. scheibei* Schuster – рис. 899) линия слияния склеритов четко обозначена и, наконец, длинный общий ствол без следов слияния склеритов свойственен *P. calcarata* Rit. (рис. 897), *P. afghanica* Schuster (рис. 898) и *P. brunnea* Kasz.

В подроде *Prosodestes* отмечается сильная удлиненность общего ствола и вершинных лопастей (*P. dolini* Dadabaev – рис. 902), либо общего ствола и ветвей спиккулы (*P. lindbergi* Kasz. – рис. 903). У части видов этого подрода, напротив, общий ствол короткий (*P. kuhitangiana* G. Medv. – рис. 904, *P. pygmaea* Kr.).

Обширный подрод *Prosodes* s. str. включает виды, которые находятся

на разных стадиях формирования общего ствола гастральной спикулы, хотя их объединяет обычно слабая раздвинутость ее ветвей, горизонтальное расположение лопастей и слабая или умеренно сильная склеротизация последних. В подроде входят виды, у которых концы стержневидных склеритов свободны (*P. blapoides* Rtt. – рис. 922) либо соединены близ их переднего среза (*P. rugosicollis* Rtt. – рис. 914). У *P. tshistjakovae* G.Medv. и *P. hiekei* G.Medv. стержневидные склериты не только коротко соединены у передних концов, но и очень слабо изогнуты, что придает им облик, близкий к исходному. У целого ряда видов, относящихся к разным группам (*P. brevicauda* Rtt. – рис. 912, *P. zarudnyi* G.Medv. – рис. 915, *P. sobolevae* G.Medv., *P. ludmilae* G.Medv. – рис. 919, *P. deplanata* Ball. – рис. 909, *P. rugulosa* Gebl. – рис. 910, *P. nitidula* Motsch., *P. hetschkoi* Rtt.), сформировался значительный по длине общий ствол.

Гастральная спикула видов, относящихся к подродам *Ferganoprosodes* (*P. angulicollis* Kr. – рис. 924) и *Hypoprosodes* (*P. minuta* Kr. – рис. 926), такого же типа, как и в предыдущем подроде. Сходство по строению гастральной спикулы с видами *Prosodes* s. str. обнаруживает также *P. phylacoides* F.-W. (рис. 925) из подрода *Gebleria*. Особенно велико оно с *P. hiekei* G.Medv., одним из наименее продвинутых видов в подроде *Prosodes* s. str.

Из особенностей строения гастральной спикулы видов подрода *Lyprosodes* (*P. aciculata* Rtt. – рис. 936, *P. quadricostata* Rtt. – рис. 934, *P. fallax* Kr. – рис. 935) следует отметить развитие мощных общего ствола и его ветвей, а также наличие щетинок на вершинных лопастях. К числу признаков продвинутости строения гастральной спикулы относится очень сильная S-образная изогнутость ее ветвей при рассмотрении сбоку.

У видов подрода *Prosodura* (*P. semenowi* Rtt. – рис. 970) сильная удлиненность общего ствола и вершинных лопастей гастральной спикулы коррелятивно связана с большой относительной длиной эдеагуса.

Виды подрода *Prosodoscelis* по строению гастральной спикулы отчасти сходны с наиболее продвинутыми видами подрода *Prosodes* s. str. Так, стержневидные склериты у них прямые или слабо вогнутые внутрь, слитые (*P. solskyi* Faust., *P. irinae* Skor. – рис. 927) или примыкающие друг к другу (*P. dentimana* Rtt. – рис. 928) только у своих передних концов. Характерны также большая длина вершинных лопастей и плавный переход их наружного края в наружный край стержневидных склеритов. У *P. angustata* Zoubk., представителя подрода *Prosodopria*, гастральная спикула очень сходна с таковой видов подрода *Prosodoscelis*, но наружные края лопастей выступают за наружные края стержневидных склеритов (рис. 929).

Гастральная спикула видов подрода *Meropersina* короткая (что коррелятивно связано с укороченностью эдеагуса), массивная, имеет мощный общий ствол, широко раздвинутые ветви и крупные лопасти, несущие на вершине щетинки (*P. laevigata* Baudi – рис. 930, *P. amica* G.Medv. – рис. 931). Хорошо развитый общий ствол спикулы характерен также для *P. jakowlewi* Sem. (рис. 933) из к подрода *Dilopersina*. У представителей подрода *Prosodella* гастральная спикула имеет заметно удлиненные общий ствол, ветви и вершинные



лопасти; ветви в этом случае слабо раздвинуты и при рассмотрении сбоку дуговидно изогнуты (*P. bactriana* Sem. – рис. 941, *P. convergens* Rtt., *P. divergens* Rtt., *P. bogatshevi* G.Medv.). Особенно длинный общий ствол спикеры имеет *P. bogatshevi*.

Гастральная спикера видов подрода *Mesoprosodes* однотипна и имеет довольно длинный общий ствол, умеренно сильно раздвинутые ветви, длинные вершинные лопасти (*P. fausti* Sem. – рис. 942, *P. turkestanica* Sem. – рис. 943). Такое же строение гастральной спикеры свойственно видам подродов *Peltarium* (*P. baerii* F.-W., *P. kataevi* G.Medv., *P. staudingeri* Kr. – рис. 944, 945) и *Iranosodes* (*P. diversa* Waterh. – рис. 967, *P. laticauda* Rtt. – рис. 966).

Общие особенности строения гастральной спикеры у видов обширного подрода *Uroprosodes* уже были отмечены при обсуждении тенденций в эволюции эдеагуса, поскольку преобразования обеих структур протекали взаимозависимо. На основании строения ветвей гастральной спикеры в подрode были выделены три блока: у видов первого блока ветви гастральной спикеры заметно изогнуты внутрь (рис. 946-948), у видов второго и третьего блоков они умеренно (рис. 949-953) или довольно сильно (рис. 954-957) изогнуты наружу. Изогнутость ветвей спикеры внутрь соответствует менее продвинутому их состоянию. Для видов подрода *Uroprosodes* в целом характерны наличие длинного общего ствола спикеры, обычно сильная изогнутость ее ветвей при рассмотрении сбоку, сильная склеротизация вершинных лопастей, развитие процессов склеротизации мембраны, расположенной между ветвями спикеры. Склеротизация гастральной мембраны наблюдается у *P. catenulata* Kr., у которого к заднему ее краю примыкает участок склеротизации треугольной формы; задний край образует в этом месте два выступа. Участки склеротизации на гастральной мембране обнаружены также у *P. tachtaensis* G.Medv. и *P. diloides* Kr., но особенно ярко выражены они у *P. obliquesulcata* Kr. (рис. 952), у которого задний край мембраны образует две крупные склеротизованные лопасти.

Гастральная спикера у *P. brevitarsis* Kr. представляет особый интерес как пример резкого отклонения ее строения от характерного для других видов в пределах подрода. Общий ствол гастральной спикеры у этого вида чрезвычайно длинный, его длина составляет почти половину длины спикеры (рис. 953). Как уже отмечалось, *P. brevitarsis* имеет также очень длинный эдеагус, что связано с особенностями строения вагины у самки, которая состоит из двух частей (рис. 1326).

Подрод *Megaprosodes* по строению гастральной спикеры распадается на три группы видов. В первую группу входят *P. vashgirda* G.Medv. (рис. 961), *P. praelonga* Rtt. и *P. kuhistanica* G.Medv., ветви спикеры которых изогнуты внутрь, на значительном протяжении примыкают друг к другу, но разделены бороздкой. Другой тип строения спикеры свойственен *P. alaiensis* Kr. (рис. 965), у которого ветви спикеры дважды волнисто изогнуты, примыкают друг к другу и разделены бороздкой. У видов третьей группы ветви спикеры прямые или дуговидно изогнуты наружу, а общий ствол не имеет продольной бороздки. К этой группе относятся *P. baratovi* G.Medv., *P. svetlanae* G.Medv. et Mich.

(рис. 964), *P. oschanini* Sem. (рис. 963), *P. striata* Rtt. (рис. 958) и *P. merkli* G.Medv. (рис. 962). Разделение подрода *Megaprosodes* на три группы видов по признакам строения гастральной спикулы отличается от такового, проведенного нами на основании строения параметер (см. раздел 6.2.2) и VIII стернита брюшка самки (см. раздел 7.2).

У видов подрода *Euryprosodes* (*P. trifossa* Rtt. – рис. 968, *P. brevipes* Rtt. – рис. 969) гастральная спикула имеет длинный общий ствол, склеротизованные вершинные лопасти и прямые или слегка изогнутые внутрь ветви, т.е. несет черты определенного сходства со спикулой представителей родов *Uroprosodes* и *Megaprosodes*.

Подрод *Diprosodes* наиболее своеобразен по строению гастральной спикулы относящихся к нему видов. Ветви спикулы у них слиты передними концами, приобретая вид дугообразного склерита, задние концы которого переходят в длинные и широкие вершинные лопасти. Общий ствол гастральной спикулы может отсутствовать (*P. biformiopaca occidentalis* G.Medv. – рис. 940) или выглядит как небольшой угловидный выступ (*P. stackelbergi* G.Medv., *P. sphodroides* Sem.). У ряда видов (*P. biformiopaca* Rtt. – рис. 937, *P. lopatini* A.Bog. – рис. 939, *P. kunduzensis* Kasz., *P. biformis* Rtt. – рис. 937) достаточно четко выражены тенденции к образованию общего ствола и к появлению участков склеротизации на гастральной мембране. У *P. lopatini* склеротизованный участок мембраны выступает за ее задний край в виде угловидного отростка (рис. 939), а у *P. psammophila* G.Medv. задний край мембраны образует отросток в виде прямоугольной лопасти, покрытой мелкими щетинками (рис. 930).

Отсутствие или слабое развитие общего ствола гастральной спикулы у видов подрода *Diprosodes* связано с особенностями строения эдеагуса, который у них короткий и сильно дуговидно изогнутый. Значительная склеротизация длинных вершинных лопастей и увеличение угла их наклона к горизонтальной плоскости приводят к образованию довольно жесткой желобовидной структуры, имеющей большое значение для корректировки движения эдеагуса при его выдвигании из мембранозной сумки. Таким образом, отсутствие развитого общего ствола гастральной спикулы у видов подрода *Diprosodes* следует рассматривать не как архаичное ее состояние, а как реализацию особого направления в ее преобразовании, что подтверждается и спецификой строения у них вершинной части пениса.

Чернотелки подтрибы *Gnaptorinina* в целом уступают представителям подтрибы *Prosodina* по уровню продвинутости признаков строения гастральной спикулы. В подтрибе *Gnaptorinina*, например, слабее выражена тенденция к образованию общего ствола, проявляющаяся лишь в плотном слиянии передних концов стержневидных склеритов. Кроме того, у представителей этой подтрибы вершинные лопасти спикулы слабее склеротизованы и расположены более горизонтально. Так, в роде *Itagonia* стержневидные склериты могут быть свободными (*I. kabaki* G.Medv. – рис. 977) или слиты передними концами (*I. bisetosa* G.Medv. – рис. 978, *I. deplanata* Rein. – рис. 980), образуя иногда дуговидную перемычку (*I. mera* G.Medv. –

рис. 977). У *Colasia akisoides* Koch, обладающего очень коротким и широким эдеагусом, ветви спикеры широко раздвинуты и соединены у передних концов (рис. 990).

У видов рода *Gnaptorina* стержневидные склериты бывают свободными (*G. montana* G.Medv.), соединенными на концах дуговидной перемычкой (*G. potanini* Rtt. – рис. 981) или формируют общий ствол со следами слияния склеритов (*G. media* G.Medv., *G. cylindricollis* Rtt., *G. miroshnikovi* G.Medv. – рис. 982) либо без таких следов (*G. filicitiana* Rtt., *G. cordicollis* G.Medv., *G. kashkarovi* G.Medv.).

В тех случаях, когда эдеагус слабо изогнут и сильно удлинён, ветви спикеры в передней части сближены или плотно соединены на значительном протяжении, а затем слабо (*Tagonoides* – рис. 975, *Montagona* – рис. 983, 984) или довольно сильно (*Sintagona* – рис. 985, *Agnaptoria* – рис. 986, *Asidoblaps* – рис. 987, 988, *Nepalindia* – рис. 989) расходятся в стороны.

Оценивая эволюционную продвинутость строения гастральной спикеры в различных ветвях трибы *Vlartini*, необходимо отметить, что даже в пределах крупных родов отдельные виды сильно отличаются друг от друга по состоянию признаков этой структуры. Весьма вероятно, что исходные формы во всех ветвях обладали одинаково примитивным строением гастральной спикеры, и в каждой ветви процессы образования общего ствола, а также склеротизации и увеличения размеров вершинных лопастей протекали независимо. Наиболее значительные преобразования гастральной спикеры наблюдаются у представителей подтрибы *Prosodina*.

#### 6.4. Яйцеклад

Строение яйцеклада у чернотелок трибы *Vlartini* очень тесно связано с особенностями их образа жизни и условиями обитания и уже было охарактеризовано в разделе, посвященном рассмотрению жизненных стратегий. Как уже отмечалось, яйцеклад представителей подтрибы *Prosodina* обладает функциями роющего органа, в связи с чем поверхность 2-х и 3-х долей кокситов приобрела выпуклую форму и способность подгибаться под вершинный край вальвиферов (1-х долей кокситов). У наиболее примитивных представителей рода *Prosodes* из подрода *Oliprosodes* нижняя поверхность этих долей кокситов едва выпуклая, а лопасти яйцеклада длинные. Вероятно, яйцеклад такого типа занимает промежуточное положение между яйцекладами, обладающими и не обладающими функциями роющего органа.

У представителей подтрибы *Prosodina* лопасти яйцеклада несут основную механическую нагрузку при погружении яйцеклада в почву, поэтому выработка их оптимальной длины и степени изогнутости в зависимости от особенностей субстрата в местах обитания видов играли важную роль в эволюции яйцеклада. Так, у видов рода *Tagona*, откладывающих яйца в рыхлый субстрат, лопасти яйцеклада прямые и длинные, тогда как на плотных почвах роющая функция яйцеклада более эффективна при умеренно удлинённых

лопастях. Несходство конкретных условий обитания даже у близких видов обычно является причиной разной скорости преобразования отдельных структур; тем не менее характерно, что в подроде *Prosodes* s.str. сильная удлиненность лопастей часто сочетается с признаками слабой продвинутости строения эде-агуса и гастральной спикулы, т.е. процессы преобразования этих структур у них скоррелированы.

Остается пока невыясненным функциональное значение модификации яйцекада у таких видов, как *P. suturidens* Rtt. и *P. brevitarsis* Kr. Если у большинства видов рода *Prosodes* вершина лопастей яйцекада при рассмотрении сбоку прямая или отогнута вниз (рис. 1070, 1073), то у названных видов она загнута кверху. Вряд ли такой яйцекад утратил функции роющего органа, так как его вершинная часть (кокситы) сильно склеротизована, а у *P. suturidens* лопасти сверху вдавлены и имеют острые края. Возможно, в этом случае при откладке яиц лопасти, разгибаясь, отгребают частицы субстрата.

Весьма существенной особенностью строения брюшка *P. suturidens* и *P. brevitarsis* является наличие короткого ствола гастральной спикулы (рис. 953). Относительно короткий срединный ствол характерен также для целого ряда видов подрода *Uroprosodes*, что дает основание считать *P. suturidens* и *P. brevitarsis* представителями достаточно своеобразной ветви этого подрода.

Удлинение базальной части яйцекада является одним из важнейших элементов преобразования этого органа. В пределах отдельных подродов наблюдается большой разброс чисел, касающихся процентного соотношения длины базальной (парапрокты) и вершинной (кокситы) частей яйцекада. Так, в подроде *Prosodes* s. str. длина базальной части составляет 58-70% от общей длины яйцекада, в подроде *Uroprosodes* – 54-70, в подроде *Megaprosodes* – 57-64 и в подроде *Prosodura* – 55.5%. В подроде *Prosodes* s.str. наиболее короткую базальную часть яйцекада имеют *P. pangazica* G.Medv., *P. edmundi* Sem. и *P. pekinensis* Fairm., наиболее длинную – *P. mucronata* Rtt. В подроде *Uroprosodes* короткая базальная часть яйцекада отличает *P. costifera* Kr., *P. rugosipennis* G.Medv. и *P. obliquesulcata* Kr., у которых она составляет лишь 54-55% от общей длины. Большая длина базальной части яйцекада характерна для видов подрода *Diprosodes* (у *P. sphodroides* Rtt. она достигает 70% от его общей длины).

## 6.5. Вентральная спикула

Вентральная спикула (*spiculum ventrale*) объединяет в единое целое VIII стернит брюшка самки, на котором покоится вершинная часть яйцекада (кокситы), и срединный склерит (срединный ствол), служащий опорой для базальной части яйцекада. Одна пара мышечных пучков связывает передний конец спикулы с задними углами парапроктов, другая пара - с кокситами. Длина вентральной спикулы в трибе *Vlaptini* варьирует в больших пределах и коррелятивно связана с длиной яйцекада. Относительную длину спикулы у

представителей разных родов можно оценить в сравнении с длиной тела жуков, однако мы ограничиваемся отношением длины срединного ствола к общей длине спикеры. Эти данные не вполне точно отражают степень развития срединного ствола, поскольку VIII стернит может, в свою очередь, быть коротким или длинным.

У всех представителей подтриб Gnaptorina и Gnaptorinina срединный ствол короткий, поскольку коротка и базальная часть яйцекада. Отношение длины срединного ствола к длине спикеры у видов этих подтриб колеблется в значительных пределах – от 0.49 (*Gnaptorina potanini* Rtt. – рис. 1190) до 0.71 (*Asidoblaps inermis* G.Medv.), т.е. до значений, не уступающих таковым у видов рода *Prosodes*. Укрепление яйцекада и усиление мышц, связывающих его с вентральной спикерой, обуславливает усиление срединного ствола спикеры. Этот процесс наиболее характерен для видов, относящихся к родам *Asidoblaps* (рис. 1195, 1196), *Agnaptoria* (рис. 1192-1194), *Nepalindia* (рис. 1197), *Colasia* (рис. 1198) и *Montagona* (рис. 1191). У видов рода *Gnaptorina* срединный ствол вентральной спикеры, как и VIII стернит брюшка, представляет собой очень слабое образование (рис. 1183, 1184). Несколько лучше развит срединный ствол у видов рода *Itagonia* (*I. bisetosa* G.Medv. – рис. 1186, *I. gnaptorinoides* Rtt. – рис. 1187, *I. lopatini* G.Medv.), но и у них он представляет собой гибкую, слабо склеротизованную структуру, иногда очень тонкую по всей длине (*I. deplanata* Rein. – рис. 1189).

Вентральная спикера представителей подтрибы Vlaprina всегда имеет хорошо развитый срединный ствол, относительная длина которого варьирует в достаточно широких пределах: он может составлять от 62 до 73% общей длины спикеры. Так, у *Nalepa cylindracea* Rtt. (рис. 1118) его доля равна 62-66%, у *Coelocnemodes aspericollis* Fairm. (рис. 1129) – 67%, у *Blaps tenuicornis* Gebl. (рис. 1136), *B. mortisaga* L., *Caenoblaps baeckmanni* Schuster (рис. 1120) и *C. difformis* Künig – 71%, *Dilablaps paradoxa* A.Bog. – 72%, *Protoblaps kashkarovi* G.Medv. (рис. 1132) и *Dila laevicollis* Gebl. (рис. 1131) – 73%.

Вентральная спикера *Remipedella semenovi* G.Medv. (рис. 1130) (подтриба Remipedellina) сходна с таковой видов рода *Gnaptorina*, но строение эдеагуса и яйцекада у этого вида определенно подчеркивает близость этой подтрибы к Vlaprina.

Подтриба Prosodina выделяется наличием хорошо развитого срединного ствола вентральной спикеры. У видов рода *Tagona* он тонкий и длинный (рис. 1186), что связано с большой длиной базальной части яйцекада, механическая нагрузка на который при погружении в рыхлый субстрат во время откладки яиц уменьшается. Для *T. macrophthalma* F.-W. характерно также заметное удлинение VIII стернита брюшка.

Строение вентральной спикеры у видов рода *Prosodes* чрезвычайно разнообразно и может сильно варьировать в пределах отдельных подродов, поскольку условия обитания и некоторые детали откладки яиц в почву могут иметь видовую специфику. В целом в роде *Prosodes* доля срединного ствола в общей длине вентральной спикеры колеблется от 54 (*P. heydeni* Kt. – рис.

1171) до 77% (*P. transfuga* Rtt. – рис. 1143), при этом в подроде *Oliprosodes* (*P. trisulcata* Bates) она равна 67%, в подроде *Prosodinia* – 72-76, в подроде *Prosodestes* – 66-69, в подроде *Prosodes* s.str. – 68-77, в подроде *Ferganoprosodes* (*P. angulicollis* Kr.) – 68-72, в подроде *Gebleria* (*P. phylacoides* F.-W.) – 74, в подроде *Lyprosodes* – 64-72, в подроде *Hypoprosodes* (*P. minuta* Kr.) – 67, в подроде *Prosodoscelis* – 65-68, в подроде *Prosodopria* (*P. angustata* Zoubk.) – 70, в подроде *Meropersina* – 70-71, в подроде *Peltarium* – 69-71, в подроде *Megaprosodes* – 65-74, в подроде *Uroprosodes* – 54-76, в подроде *Iranosodes* – 71-72, в подроде *Prosodura* – 61-66 и в подроде *Diprosodes* – 66-75%.

## 6.6. Половые пути самки

В трибе *Blartini* наружная мембранозная часть яйцеклада у вершины сверху и снизу образует продольные складки, благодаря которым копулятивное отверстие может сильно расширяться при откладке яиц. Только у видов подрода *Prosodura* (*P. semenowi* Rtt. - рис. 1091) эти складки снизу имеют червеобразную форму. Эктодермальные по происхождению вагина и сперматека в своих отдельных частях более или менее сильно склеротизируются. Процесс склеротизации в большей степени характерен для мембранозных поверхностей сперматеки, в частности для ее резервуаров, чем для вагины. Согласно Чинкелу и Дойену (Tschinkel & Doyen, 1980: Fig. 17), сперматека *Blartini* является производным копулятивной сумки (bursa-derived spermatheca). Однако копулятивная сумка формируется за счет выступа вагины, расположенного перед местом впадения в нее протока железы, тогда как у *Blartini* резервуары впадают в проток сперматеки позади места отхождения протока железы. Таким образом, сперматеку следует считать производным переднего выступа вагины.

Вагина представляет собой трубковидное образование, на переднем конце переходящее в проток сперматеки. Снизу в вагину впадает медиальный яйцевод. По расположению места впадения медиального яйцевода в вагину представители трибы *Blartini* делятся на две группы. К первой группе относятся виды подтрибы *Blartina*, у которых медиальный яйцевод впадает в вагину в ее средней части (рис. 1205, 1218, 1220, 1221, 1224). Исключением в этой подтрибе является *Blaps crassicornis* Fairm. из Кашмира, поскольку у него место впадения медиального яйцевода сдвинуто, как у представителей второй группы, к переднему концу вагины (рис. 1206). Интересно, что проток сперматеки у этого вида имеет необычное для представителей подтрибы *Blartina* строение: он зигзагообразно изогнут и образует в местах излома пальцевидные выросты, что характерно для некоторых видов *Prosodes* s. str. (рис. 1230, 1232). Ко второй группе относятся виды подтриб *Prosodina*, *Gnaptorina* и *Gnaptorinina*, у которых медиальный яйцевод впадает в вагину у ее переднего конца (рис. 1286, 1289). Вероятно, исходным для *Blartini* было строение вагины, отмеченное у видов подтрибы *Blartina*, поскольку оно присуще также представителям трибы *Platyscelidini* (рис. 56). У последних строение половых путей

самки (отсутствие сперматеки) по уровню эволюционной продвинутости значительно уступает чернотелкам рассматриваемой трибы.

В пределах двух указанных типов строение вагины у *Blaptini* достаточно сходно, но у отдельных видов возникают очень резкие отклонения. Одним из таких примеров является строение вагины у *Prosodes brevitarsis* Kr. из подрода *Uroprosodes* (рис. 1325). В данном случае вагина состоит из двух частей, разделенных посередине перетяжкой, причем задняя часть расширена от перетяжки кзади, ее верхняя поверхность уплощена и образует продольные складки, а боковые стенки склеротизованы, темные. Передняя часть вагины имеет обычное для видов рода *Prosodes* строение, медиальный яйцевод впадает в нее у переднего конца. Столь своеобразному строению вагины у *P. brevitarsis* соответствует чрезвычайно сильная удлинненность эдеагуса, что предотвращает гибридизацию между особями этого и других видов при совместном их обитании.

Тенденция к образованию двухкамерной вагины наблюдается также у *Prosodes karelini* Gebl., относящегося к подроду *Peltarium* (рис. 1324). У этого вида вагина состоит из двух продольных камер, разделенных продольной щелью. Верхняя камера укреплена продольными склеротизованными ребрами, особенно плотными вдоль краев щели, а нижняя камера полностью мембранозная и продолжается вперед за передний конец верхней камеры.

Передняя часть вагины, лежащая перед местом впадения в нее медиального яйцевода, обозначается нами как передний выступ вагины. Она может образовывать выросты различной формы. Так, у *Blaps chinensis* Fald. вагина образует большой мешковидный выступ между медиальным яйцеводом и местом отхождения протока сперматеки (рис. 1207). У *Prosodes brunnea* Kasz. передний выступ вагины формирует целую серию выростов сложных очертаний (рис. 1233).

Возникновение сперматеки у предков трибы *Blaptini* представляет собой важный этап в эволюции половой системы самки, следствием которого явилось обособление железы от вагины путем развития между ними нежелезистого протока. Уже на ранних стадиях процесса этот проток формирует резервуары для хранения сперматозоидов, причем для раннего периода развития сперматеки характерны сближенное расположение оснований резервуаров и канала железы, небольшая длина и значительная ширина протока, лежащего между вагиной и основанием резервуаров. Строение сперматеки, близкое к исходному, встречается у представителей различных групп *Blaptini*, что позволяет предполагать независимое протекание процессов преобразования сперматеки в разных ветвях этой трибы.

Следует отметить, что довольно часто четкая граница между вагиной и протоком сперматеки отсутствует. Так, у видов рода *Blaps*, относящихся к подроду *Lithoblaps* из I отдела этого рода, базальная часть протока сперматеки на значительном протяжении имеет большую ширину и выглядит как продолжение вагины (*B. faustii* Seidl. – рис. 1201, *B. titanus* Mÿn. – 1202). В то же время дистальная часть протока сперматеки имеет значительную длину, в 2-

3 раза превышающую длину тела жука. Возможно, большая ширина базальной части протока сперматеки у видов подрода *Lithoblaps* связана с какими-то особенностями переноса спермы в половые пути самки посредством сперматофора, но на данном примере видна еще и тесная связь сперматеки с вагиной в морфологическом плане. Довольно сильная расширенность базальной части протока сперматеки характерна для *B. tenuicornis* Gebl. (рис. 1210), относящегося ко II отделу рода *Blaps*.

Небольшая длина и значительная ширина протока сперматеки являются признаками слабой эволюционной продвинутой этой структуры. Из видов рода *Blaps* такое строение протока сперматеки имеют *B. tatsienlua* Schuster (рис. 1204), *B. clotzeri* F.-W. (рис. 1216), *B. pruinosa* Fald. (рис. 1203). В отличие от этих видов, у *B. chinensis* Gebl. (рис. 1207) проток сперматеки короткий, но тонкий. У *B. crassicornis* Fairm. (рис. 1206) он также короткий, но, как уже отмечалось, приобрел черты значительного сходства с таковым у *Prosodes haarlovi* Grid. (рис. 1232), что является примером параллельного возникновения в разных родах достаточно сложных структур.

В целом в пределах рода *Blaps* наблюдается огромный разрыв между видами по длине протока сперматеки: если у *B. chinensis* отношение длины протока к длине тела равно всего 0.04, то у *B. oblonga* Kr. (рис. 1217) достигает 5.55. У последнего вида столь резкое удлинение протока сперматеки сопровождается превращением его в тонкий канал, а также значительным обособлением друг от друга мест впадения в него резервуаров.

Представители других родов подтрибы *Blaptina* существенно различаются между собой по строению протока сперматеки. Например, у *Dila laevicollis* Gebl. (рис. 1200) он умеренно длинный, а у *Nalepa cylindracea* Rtt. (рис. 1199) – очень длинный, сходный с таковым видов подтрибы *Gnaptorina*.

С точки зрения оценки темпов преобразования половых путей самки особый интерес представляет изучение сперматеки у представителей рода *Gnaptor*, что уже обсуждалось в разделе о строении яйцеклада у *G. spinimanus* Pall. и *G. prolixus* Fairm. Если у *G. prolixus* (рис. 1285) проток сперматеки очень короткий (составляет всего 0.04 длины тела жука), а основания резервуаров и клапана сперматеки сильно сближены, то у *G. spinimanus* (рис. 1284) проток сперматеки превышает длину тела жука в 6.9 раза и основания резервуаров широко расставлены.

Строение протока сперматеки у представителей подтрибы *Prosodina* отличается огромным разнообразием. Эта часть сперматеки может иметь вид длинного или короткого канала, а также образовывать выросты различной формы. Как и у видов рода *Blaps*, в примитивном состоянии проток сперматеки характеризуется слабой удлиненностью, сближенным расположением оснований резервуаров и клапана сперматеки. Кроме того, для этого состояния характерно отсутствие устоявшейся ширины, образование сужений и выступов. Сближенное расположение оснований резервуаров и клапана сперматеки особенно характерно для представителей подродов *Oliprosodes* и *Prosodina*, что сочетается с незавершенностью процесса преобразования



протока сперматеки в канал с постоянной шириной. Однако, если у видов подрода *Oliprosodes* (рис. 1227, 1228) проток сперматеки лишь варьирует по ширине в различных своих частях, то у видов подрода *Prosodinia* он образует ответвления и выросты, приобретая строение, не имеющее, за небольшим исключением, аналогов в трибе *Blaptini* (рис. 1229-1237). Так, у *P. kraatzii* Rtt. (рис. 1229), *P. tuxeni* Kasz., *P. kabakovi* G.Medv. (рис. 1230) и *P. klapperichi* Kasz. проток сперматеки очень короткий и образует, кроме небольших выпячиваний, длинный отросток; у *P. calcarata* Rtt. и *P. haarlovi* Gridelli (рис. 1232) проток коленчато изогнут и несет на наружном крае своих изгибов серии коротких выпячиваний; у *P. brunnea* Kasz. (рис. 1233) проток очень короткий и образует лишь единичные небольшие выступы; у *P. olegi* G.Medv. (рис. 1236) и *P. kabalensis* G.Medv. (рис. 1237) проток образует 1-2 слепых ответвления; у *P. zoltani* G.Medv., *P. afghanica* Schuster (рис. 1234) и *P. scheibei* Schuster проток сперматеки короткий, без ответвлений. Надо сказать, что *P. afghanica* и *P. scheibei* сохраняют в наружном строении, в частности в строении усиков, базальных члеников передних лапок самца и надкрылий, архаичные особенности (Медведев, 1999), и в то же время проток сперматеки у них имеет простое строение. Таким образом, усложненное строение протока сперматеки у видов подрода *Prosodinia* является, очевидно, продвинутым для трибы *Blaptini* состоянием. В связи с этим заслуживает внимания развитие на стенках протока сперматеки у *Blaps crassicornis* Fairm. (рис. 1206) образований, сходных с описанными для представителей подрода *Prosodinia* из рода *Prosodes*, а также наличие у *B. znoikoi* Sem. et A.Vog. (рис. 1209) двух (короткого и длинного) замкнутых ответвлений в основании протока сперматеки, что свидетельствует о значительных потенциальных возможностях формирования дополнительных структур на нем и на переднем выступе вагины.

В пределах подродов рода *Prosodes* отдельные виды могут заметно отличаться друг от друга по строению протока сперматеки, но их объединяют сходные тенденции в развитии этой структуры. Так, у связанных близким родством *Prosodes* s. str. (рис. 1242-1251), *Ferganoprosodes* (рис. 1253), *Gebleria* (рис. 1254) и *Hypoprosodes* (рис. 1255) проток сперматеки не бывает сильно удлиненным или очень узким. Из представителей этих подродов короткий проток сперматеки свойственен *P. angustipleuris* Rtt. (рис. 1246), *P. brevicauda* Rtt., *P. gracilis* Faust (рис. 1247), *P. granulipleuris* G.Medv. (рис. 1248), *P. blapoides* Rtt. (рис. 1250), *P. hiekei* G.Medv. (рис. 1249), средней длины – *P. deplanata* Ball., *P. fulminans* Rtt., *P. mucronata* Rtt., *P. valida* Rtt., *P. obtusa* F. (рис. 1243), *P. transfuga* Rtt. (рис. 1242), *P. tshistjakovae* G.Medv. (рис. 1252), *P. edmundi* Sem. (рис. 1245), сравнительно длинный – *P. galinae* G.Medv. (рис. 1252), *P. strigiventris* Rtt., *P. dilaticollis* Motsch., *P. hetschkoi* Rtt. (рис. 1244), *P. rugulosa* Gebl. Короткий проток сперматеки характерен также для *P. chorassanica* G.Medv. (рис. 1261) из подрода *Dilopersina* и *P. angustata* Zoubk. (рис. 1257) из подрода *Nyctipates*. В подрode *Prosodoscelis* короткий проток сперматеки имеет *P. solskyi* Faust, длинный – *P. dentimana* Rtt. (рис. 1256). У большинства видов подрода *Diprosodes* этот проток узкий и длинный (рис. 1263) и только

у *P. sphodroides* Sem. (рис. 1264) сравнительно короткий. Узкий и длинный проток сперматеки свойственен видам подрода *Lyprosodes* (*P. fallax* Kr., *P. quadricostata* Rtt. – рис. 1262, *P. aciculata* Rtt.).

Значительная часть видов рода *Prosodes* отличается очень длинным и узким протоком сперматеки. Они относятся к под родам *Meropersina* (рис. 1258), *Dilopersina* (рис. 1260), *Meroprosodes* (рис. 1267), *Peltarium* (рис. 1268), *Prosodella* (рис. 1265, 1266), *Uroprosodes* (рис. 1269-1275), *Iranosodes* (рис. 1279), *Megaprosodes* (рис. 1276-1278), *Euryprosodes* (рис. 1280). Наиболее продвинутыми в этой группе представляются под роды *Uroprosodes* и *Megaprosodes*. Так, у *P. rugosipennis* G.Medv. длина протока сперматеки превышает длину тела самки в 2.58 раза, у *P. diloides* Kr. – в 2.86, у *P. nalepoides* Rtt. – в 1.96, у *P. vincens* Rtt. – в 1.95 раза. К двум последним под родам примыкает под род *Prosodura*, выделяющийся тем, что у относящегося к нему вида (*P. semenowi* Rtt. – рис. 1281) проток сперматеки не только длинный, но и широкий.

Виды рода *Tagona* (*T. macrophthalma* F.-W. – рис. 1282, *T. acuminata* F.-W. – рис. 1283) имеют длинный зигзагообразно изогнутый проток сперматеки, превосходя по степени продвинутой этого признака многие виды рода *Prosodes*.

Очень значительное удлинение протока сперматеки наблюдается у представителей подтрибы Gnaptorinina, в том числе у *Itagonia lopatini* G.Medv. (рис. 1286), *Asidoblaps miroshnikovi* G.Medv. (рис. 1289), *Agnaptoria shamaevi* G.Medv. (рис. 1288), *Colasia akisoides* Koch (рис. 1290).

Развитие резервуаров происходило уже на начальных этапах формирования сперматеки. Характерна стабильность их числа (2) во всех группах трибы Vлartini. Отмечен лишь один случай наличия 3-го резервуара у *Blaps jakovlevi* Sem. et A.Bog. (рис. 1213), а у *Prosodes kuhitangiana* G.Medv. (рис. 1241) обнаружено разветвление 1-го резервуара. Раннее появление у Vлartini резервуаров подтверждается как стабильностью их числа у представителей всех родов, так и обычно хорошим развитием этих образований даже у видов с очень коротким протоком сперматеки (*Gnaptor prolixus* Fairm. – рис. 1285, *Blaps tatsienlua* Schuster – рис. 1204, *Prosodes brunnea* Kasz. – рис. 1233).

Трубковидные резервуары следует принять за наиболее близкие к исходному для трибы Vлartini типу строения этих структур, поскольку они представлены во всех подтрибах и, отличаясь простотой строения, могут служить основой для формирования всех других типов резервуаров. Дальнейшее их преобразование идет по пути удлинения и усиления извитости, что иногда компенсирует укороченность протока сперматеки. Так, у *Gnaptor prolixus* Fairm. (рис. 1285), имеющего очень короткий проток сперматеки, резервуары значительно длиннее, чем у *G. spinimanus* Pall. (рис. 1284), проток сперматеки которого чрезвычайно длинный.

У видов подтрибы Gnaptorinina развиты только трубковидные извитые резервуары (рис. 1286-1290), иногда очень длинные (*Asidoblaps miroshnikovi* G.Medv. – рис. 1289). Длина резервуаров может несколько отличаться, что особенно резко выражено у *Itagonia lopatini* G.Medv. (рис. 1286), у которого

1-й резервуар очень широкий, а 2-й короткий и тонкий. Отдельные виды могут различаться по положению оснований резервуаров весьма существенно. Так, у *Colasia akisoides* Koch (рис. 1290) основания резервуаров и клапана сперматеки сближены, а проток сперматеки очень длинный, т.е. наблюдается сочетание примитивного и продвинутого состояния признаков. В роде *Asidoblaps* у одних видов оба резервуара ответвляются от длинного общего основания, а у других (*A. miroshnikovi* G.Medv. – рис. 1289) основание 1-го резервуара отделено длинным протоком от общего основания 2-го резервуара и клапана сперматеки. Последний тип расположения оснований резервуаров характерен также для *Agnaptoria shamaevi* G.Medv. (рис. 1288). Таким образом, в подтрибе Gnaptorinina наблюдается прогрессирующее удлинение протока сперматеки при сохранении общего для всех родов трубковидного строения резервуаров и развитие разных типов взаимного расположения оснований резервуаров и клапана сперматеки – от сильно сближенного до раздвинутого по длине проводящего канала.

В крупных родах трибы Blaptini, относящихся к подтрибам Blaptina и Prosodina, строение резервуаров сперматеки отличается значительным разнообразием. Часть видов рода *Blaps* сохраняет трубковидные простые резервуары (*B. chinensis* Gebl. – рис. 1207, *B. znoikoi* Sem. et A.Bog. – рис. 1209, *B. crassicornis* Fairm. – рис. 1206, *B. tatsienlua* Schuster – рис. 1204, *B. tenuicornis* Gebl. – рис. 1210) или имеет резервуары с более или менее явно выраженной тенденцией к образованию широких вместилищ. Одним из признаков преобразования резервуаров при этом является не только уменьшение их длины, но и появление на их вершине крючковидной изогнутости. Первые шаги в направлении усиления рассматриваемой тенденции у отдельных видов рода *Blaps* могут быть представлены в следующем порядке: *B. helopioides* Seidl. (рис. 1208), *B. clotzeri* F.-W. (рис. 1216), *B. kiritshenkoi* Sem. et A.Bog. (рис. 1212), *B. jakovlevi* Sem. et A.Bog. (рис. 1213), *B. elliptica* Seidl. (рис. 1215), *B. allardiana* Rtt. (рис. 1211), *B. oblonga* Kr. (рис. 1217), *B. titanus* Мйн. (рис. 1202), *B. faustii* Seidl. (рис. 1201), *B. mortisaga* L. (рис. 1214). К этой группе видов относится также *B. japonensis* Mars. (рис. 1205), выделяющийся длинным и очень широким протоком сперматеки.

На следующем этапе образования объемных вместилищ сперматеки резервуары приобретают колбовидную (*B. kashgarensis gobiensis* Friv. – рис. 1225), ретортовидную (*B. felix* Waterh. – рис. 1226) или мешковидную (*B. seriata* F.-W. – рис. 1224) форму, более или менее равномерно сужаясь к основанию. Иногда резервуары имеют эллипсоидную форму и впадают в проток сперматеки, не образуя в основании ножки (*B. pruinosa* Fald. – рис. 1203).

Дальнейший процесс преобразования резервуаров из объемистых удлиненных в шаровидные сопровождается формированием четко обособленной ножки (*B. scutellata* F.-W. – рис. 1220, *B. deplanata* Мйн. – рис. 1221, *B. lethifera* Marsh. – рис. 1218, *B. femoralis femoralis* F.-W. – рис. 1219, *B. hieimalis* Sem. et A.Bog. – рис. 1223).

Таким образом, одной из характерных тенденций в эволюции резервуаров в роде *Blaps* было преобразование у продвинутых форм трубковидных резервуаров в округлые, снабженные четко обособленной ножкой.

Сближенное расположение оснований резервуаров и клапана сперматеки встречается в роде *Blaps* редко и свойственно видам из далеких в систематическом отношении групп (*B. seriata*, *B. tatsienlua*). Редки также случаи, когда оба резервуара образуют одно основание (*B. parvicollis*, *B. femoralis*). У целого ряда видов отмечается очень значительное удаление оснований резервуаров друг от друга по длине канала, что бывает свойственно как видам с коротким протоком сперматеки (*B. clotzeri*), так и с длинным (*B. elliptica*, *B. oblonga*, *B. allardiana*, *B. znoikoi*). Хотя сильное удлинение протока сперматеки часто сопровождается удалением друг от друга оснований резервуаров, строгой коррелятивной связи между этими процессами нет. В подтрибе *Blaptina* это подтверждает строение сперматеки у *Dila laevicollis* Gebl. (рис. 1200), для которого характерны архаичные короткие трубковидные резервуары и короткий клапан, но в то же время канал, соединяющий основания резервуаров, исключительно длинный.

У видов подтрибы *Prosodina* отмечается преобладание трубковидных резервуаров. Среди подродов рода *Prosodes* наиболее резко выделяется *Diprosodes*, для видов которого характерны короткие и широкие резервуары с резкими перетяжками, разделяющими участки округлой, овальной или иной формы (рис. 1263, 1264). У всех видов этого подрода основания резервуаров отделены друг от друга коротким, но четко выраженным протоком.

Преобразование трубковидных резервуаров в других подродах рода *Prosodes* в основном связано с их удлинением и усилением извитости. У архаичных видов подрода *Oliprosodes* резервуары и клапан сперматеки имеют общее основание (*P. laevicostata* G.Medv. – рис. 1228) либо резервуары образуют отдельное общее основание (*P. trisulcata* Bates – рис. 1277), а сами резервуары короткие, изогнутые в вершинной части. Многим видам подрода *Prosodinia* свойственны сходное с видами подрода *Oliprosodes* строение резервуаров и сближенное расположение оснований резервуаров и клапана сперматеки. Более всего примитивному типу соответствует их строение у *P. afghanica* Schuster (рис. 1234). Кроме того, следует отметить большую длину и сильную извитость резервуаров у *P. brunnea* Kasz. (рис. 1233), у которого 2-й резервуар образует в основании ответвление в виде замкнутой петли, а также характерную для *P. kraatzi* Rtt. (рис. 1229) утолщенность резервуаров у вершины, несущей небольшой крючковидный вырост. В подроде *Prosodestes* только у *P. pygmaea* Kr. (рис. 1240) резервуары образуют общее основание, причем 1-й резервуар развит значительно слабее, чем 2-й.

Виды подрода *Prosodes* s.str. обладают в основном короткими резервуарами сперматеки, из которых 1-й значительно короче 2-го. Как правило, основание 1-го резервуара обособлено от общего основания 2-го резервуара и клапана сперматеки. Виды подрода *Prosodes* s.str. могут быть разделены на две группы без определения резких границ между ними. У видов первой

группы резервуары представляют собой короткие, более или менее сильно извитые простые трубки (рис. 1242-1247), тогда как у видов второй группы часть резервуара (хотя бы одного) образует довольно резко отделенную и заметно склеротизованную прямую или изогнутую вершинную емкость удлиненной формы (рис. 1248-1251).

Трубковидные резервуары *P. phylacoides* F.-W. (рис. 1254) из подрода *Gebleria* сходны с таковыми видов первой группы предыдущего подрода, а у *P. angulicollis* Kr. (рис. 1253) из подрода *Ferganoprosodes* и *P. minuta* Kr. (рис. 1255) из подрода *Hypoprosodes* 1-й резервуар не короче 2-го. Помимо этого, у *P. minuta* резервуары образуют общее основание, что также не свойственно представителям подрода *Prosodes* s. str.

Таким образом, в подтрибе *Prosodina* процесс преобразования резервуаров протекал преимущественно в рамках совершенствования этих структур как трубковидных образований. Появление коротких объемных резервуаров в подтрибе отмечено только для подрода *Diprosodes* и отчасти для *Prosodes* s. str. Сравнительно редко (*P. opaca* A.Bog. – рис. 1271, *P. tudaensis* G.Medv.) резервуары образуют общее основание, но довольно часто резервуары впадают в проток сперматеки на значительном удалении друг от друга (*P. catenulata* Kr., *P. costifera* Kr. – рис. 1270, *P. suturangula* Rtt. – рис. 1272, *P. vincens* Rtt.).

При сравнении строения резервуаров у представителей подродов *Prosodes* s. str. и *Prosodoscelis* выявляются признаки их близости. В частности, у видов подрода *Prosodoscelis* 1-й резервуар также заметно слабее 2-го, при этом резервуары короткие или умеренно длинные, иногда (*P. solskyi* Faust.) с четко отграниченным основанием.

Умеренно или иногда слабо удлиненные резервуары характерны для представителей подродов *Nyctipates* (рис. 1257), *Meropersina* (рис. 1258, 1259), *Dilopersina* (рис. 1260, 1261), *Prosodura* (рис. 1281) и *Lyprosodes* (рис. 1262), более удлиненные – для видов, относящихся к подродам *Prosodella* (рис. 1265, 1266), *Mesoprosodes* (рис. 1267), *Peltarium* (рис. 1268), *Uroprosodes* (рис. 1269-1275), *Megaprosodes* (рис. 1276-1278), *Iranosodes* (рис. 1279) и *Euryprosodes* (рис. 1280).

В отношении строения резервуаров видов рода *Tagona* необходимо отметить, что у *T. acuminata* F.-W. (рис. 1283) резервуары довольно короткие, причем основание у них четко отграниченное, тогда как у *T. macrophthalma* F.-W. (рис. 1282) они более удлиненные, а их основание не отделено четкой границей от дистальной части.

Одной из характерных структур сперматеки является ее клапан, к которому прикрепляется основание железы. Морфологически он представляет собой окончание сперматеки, в которую базальнее вершинного края клапана впадают резервуары. Однако часто основание клапана отгибается от протока сперматеки и выглядит как боковая ветвь последнего. Клапан препятствует проникновению сперматозоидов в железу, поскольку основание железы прикрепляется к его расширенной вершинной части, образуя конусовидное сужение с очень маленьким отверстием. Исходно узкая часть конусовидного

основания железы лишь прикреплялась к вершинной поверхности клапана, как это характерно для видов рода *Gnaptor*, но в дальнейшем происходит погружение основания железы в полость клапана, что увеличивает жесткость ее соединения с клапаном.

Относительная длина клапана в пределах отдельных родов трибы *Blartini* колеблется в очень широких пределах. В подтрибе *Blartina* многим видам рода *Blaps*, в том числе *B. tenuicornis* Gebl. (рис. 1210), *B. elliptica* Seidl. (рис. 1215), *B. deplanata* Мйн. (рис. 1221), *B. scutellata* F.-W. (рис. 1220), *B. allardiana* Rtt. (рис. 1211) и др., свойствен очень короткий клапан, а у *B. tatsienlua* Schuster (рис. 1204) он вообще имеет крайне примитивный облик, будучи коротким и одинаковым по ширине от основания до места прикрепления железы. Весьма своеобразно строение клапана сперматеки у *B. chinensis* Fald. (рис. 1207), у которого 2-й резервуар отходит от клапана у его вершины. В противоположность этому у *B. faustii* Seidl. (рис. 1201), *B. titanus* Мйн. (рис. 1202) и *B. mortisaga* L. (рис. 1214) основание клапана очень длинное.

Значительные отличия в строении клапана характерны также для видов рода *Prosodes*, в том числе и относящихся к одному подроду. Большая длина основания клапана свойственна таким видам, как *P. divergens* Rtt., *P. catenulata* Kr., *P. brevitarsis* Kr. (рис. 1273), *P. monticola* G. Medv., *P. oschanini* Sem. (рис. 1277).

Удлинение клапана и преобразование его основания в тонкий канал, существенно отличающийся по ширине от вершинной части, способствуют более эффективному функционированию этой части сперматеки.

Базальный проток железы заключен в мышечный мешок, при сокращении волокон которого секрет железы поступает в сперматеку. В простейшем случае базальный проток представляет собой гладкую трубку, сужающуюся к основанию, что особенно характерно для видов рода *Gnaptor* (рис. 1284, 1285). В различных группах трибы *Blartini* базальный проток в процессе преобразования несколько вздувается перед узким основанием и затем постепенно сужается дистально. Такая его форма наиболее типична для видов рода *Blaps* (рис. 1201-1226) и ряда подродов рода *Prosodes* (*Prosodes* s.str. – рис. 1242-1257, *Diprosodes* – рис. 1263, 1264).

Дальнейшее совершенствование строения базального протока связано с появлением признаков волнистой изогнутости сначала в базальной и вершинной его частях, а затем и по всей его длине. Эта тенденция обнаруживается в подтрибах *Blartina*, *Prosodina* и *Gnaptorina*, но наиболее широко представлена в роде *Prosodes*. В подтрибе *Blartina* только у *Blaps felix* Waterh. (рис. 1226) базальный проток образует два вздутия, разделенных сужениями. В подтрибе *Gnaptorina* у *Agnaptoria shamaevi* G. Medv. (рис. 1288) проток волнисто изогнут в базальной и дистальной частях, а у *Colasia akisoides* Koch (рис. 1290) он имеет в основании небольшое, отделенное сужением вздутие.

В роде *Prosodes* степень продвинутой строения протока железы у видов, относящихся к различным под родам либо видовым группам, весьма различна. Нередко волнистая изогнутость протока появляется только у от-

дельных видов, что свидетельствует о независимости возникновения у них этого признака. У видов, относящихся к под родам *Oliprosodes*, *Gebleria*, *Hypoprosodes*, *Nyctipates* и *Prosodoscelis*, вздутие в основании протока еще не выражено, а у видов из под родов *Prosodinia*, *Prosodes* s. str., *Ferganoprosodes* и *Diprosodes*, это вздутие хорошо развито, но нет признаков появления волнистой изогнутости протока. Последняя появляется у отдельных видов из под родов *Prosodestes*, *Lyprosodes*, *Meropersina*, *Dilopersina*, *Prosodella*, *Mesoprosodes* и *Prosodura*. Завершающую стадию развития рассматриваемого признака можно наблюдать у представителей под родов *Uroprosodes*, *Megaprosodes*, *Peltarium*, *Iranosodes* и *Euryprosodes*, где базальный проток железы часто выглядит как грубо свитый канат (*P. obliquesulcata* Kr., *P. diloides* Kr., *P. opaca* A. Bog., *P. tudaensis* G. Medv., *P. oschanini* Sem. – рис. 1277, *P. staudingeri* Kr. – рис. 1268, *P. diversa* Waterh., *P. brevipes* Rtt.).

Железа сперматеки исходно была непосредственно связана с вагиной, что характерно для строения половых путей представителей трибы *Platyscelidini* (рис. 56). В ходе развития сперматеки железа обособилась от вагины, что расширило ее функцию как секреторного органа. У представителей трибы *Blartini* строение железы отличается большим разнообразием, выражающимся в колебаниях ее относительной длины. В частности, в роде *Prosodes* отношение длины железы к длине тела жука может колебаться от 0.13 (*P. bactrianiformis* Rtt.) до 1.78 (*P. rugosicollis* Kr.), в роде *Blaps* – от 0.19 (*B. felix* Waterh.) до 1.37 (*B. pruinosus* Fald.), в подтрибе *Gnaptorinina* – от 0.26 (*Itagonia lopatini* G. Medv.) до 0.6 (*Agnaptoria shamaevi* G. Medv.). Короткая железа характерна для представителей таких под родов рода *Prosodes*, как *Nyctipates*, *Prosodella*, *Mesoprosodes* и *Prosodura*, длинная – для представителей под родов *Prosodes* s. str. и *Peltarium*. Вершинная часть железы часто несколько расширена и иногда приобретает вид довольно широкого резервуара (*P. karelini* Gebl., *P. tudaensis* G. Medv., *P. kassansaica* G. Medv. – рис. 1251). Расширения могут возникать также в других частях железы (*P. valida* Rtt.), в некоторых случаях превращаясь в выросты (*P. hiekei* G. Medv.). Сравнительно редко наблюдается ветвление железы, что отмечено у отдельных видов родов *Prosodes* (*P. blapoides* Rtt. – рис. 1250), *Blaps* (*B. titanus* Мйп. – рис. 1202, популяция из Копетдага) и *Nepalindia* (материал из Непала, сборы М.Г. Волковича).

## 7. Изолирующие механизмы у чернотелок рода *Prosodes*

Среднегорья Гиссаро-Дарваза отличаются разнообразием фауны чернотелок, относящихся к роду *Prosodes*. Район перевала Тахта-Карача (Аман-Кутан), расположенный в западной части Зеравшанского хребта к югу от Самарканда, имеет одну из богатейших в Средней Азии фаун этого рода. Здесь встречается 8 видов рода *Prosodes*, 7 из которых относятся к под роду *Uroprosodes* (*P. oblonga* G. Medv., *P. ballionis* Kr., *P. diloides* Kr., *P. heydeni* Kr.,

*P. suturidens* Rtt., *P. obliquesulcata* Kr., *P. brevitarsis* Kr.) и один (*P. staudingeri* Kr.) – к подроду *Peltarium*. Обладая большим внешним сходством, эти виды не дают гибридных форм, что подтверждается изучением обширных коллекционных материалов из рассматриваемого района. Возможно, что некоторые виды здесь пространственно обособлены от других, населяя специфические станции. Однако наблюдения в полевых условиях показывают, что виды одного подрода могут обитать совместно. В частности, у снежников в районе перевала Тахта-Карача в заметном количестве встречаются два вида – *P. obliquesulcata* и *P. ballionis*. У первого из них на надкрыльях имеются косо расположенные ребровидные возвышения, в то время как у второго надкрылья лишены заметных скульптурных образований. Самцы одного из совместно обитающих видов иногда преследуют самок другого вида, однако попыток спаривания не наблюдается: при сокращении расстояния между особями самцы изменяют направление движения. Адекватность поведения в данном случае обеспечивают зрительные сигналы и химические раздражители, выделяемые железами внешней секреции; одни из них несут защитные функции, другие имеют отношение к образованию сперматофора, третьи обеспечивают коммуникацию особей одного вида.

### 7.1. Химическая изоляция

Защитные железы имеют очень крупные резервуары (рис. 1291-1294), расположенные в брюшке самцов и самок вентрально по бокам от задней кишки и гениталий. Резервуары образуют короткий непарный проток, открывающийся у заднего края VII стернита брюшка.

В сумку эдеагуса впадают протоки парной железы (Медведев, 1996), секрет которой, по-видимому, используется при образовании сперматофора. Размеры этой железы очень различны у отдельных видов (рис. 1295-1306), а у некоторых видов рода *Asidoblaps* она развита слабо.

Кроме железы сумки эдеагуса, у самцов имеется непарная железа, проток которой открывается наружу на мембране в основании VIII стернита брюшка. Эта железа обнаружена у представителей различных триб чернотелок (*Adesmiini*, *Pimeliini*, *Helopini*). У *Blaptini* она может сильно отличаться по форме у отдельных видов (рис. 1307-1323). В одних случаях она прямо сужается к вершине (рис. 1311, 1313), в других – образует здесь расширение, заполненное секретом (рис. 1308, 1314), а ее проток может быть широким или тонким, длинным или коротким. Сильная деградация этой железы отмечается у видов, имеющих изолированные от других видов рода ареалы, например, у *Prosodes pekinensis* Fairm. (рис. 1311), распространенного от Ганьсу до района Пекина, и у *Gnaptor prolixus* Fairm. (рис. 1317), населяющего юго-запад Малой Азии. Можно предполагать, что непарная железа в основании VIII стернита брюшка самца вырабатывает видоспецифичные половые аттрактанты; изоляция родственных видов уменьшает адаптивное значение этой железы.



## 7.2. Механическая изоляция

Помимо химической, в системе изолирующих механизмов существенную роль играет механическая изоляция. Известно, что несовместимость копулятивных аппаратов может препятствовать спариванию особей, относящихся к разным видам. Как уже отмечалось, у *Prosodes brevitaris* Kr. вагина очень длинная, разделенная перетяжкой на две части (рис. 1315), чему соответствует очень длинный эдегус. Эти особенности строения полового аппарата самца и самки делают возможным спаривание особей только названного вида. Механическую изоляцию обеспечивает и двухъярусное строение вагины у *P. karelini* Gebl. (рис. 1324). Пластинчатое удлинение и S-образная изогнутость вершины парамер, развитие грубой зернистости или ребристости на вершинной части пениса, формирование лопастей на вершине фаллобазы также определяют специфику закрепления эдегуса в половых путях самки, ограничивая тем самым возможность появления гибридов.

Специфика строения половых путей самки и их соответствие половым структурам самца определяется, очевидно, и процессом переноса спермы посредством сперматофора. По нашим наблюдениям, сперматофор характерен для представителей триб *Blaptini* и *Pimeliini* (*Pisterotarsa gigantea* F.-W., *Platyesia sefirana* Rtt.), относящихся к разным комплексам чернотелок - к тенебрионидному и тенторионидному. Его можно обнаружить в половых путях самки, при этом у видов рода *Prosodes* его задний конец иногда выступает из копулятивного отверстия (в отдельных случаях у одной самки в половых путях находятся два сперматофора).

У видов трибы *Blaptini* сперматофор (рис. 1326-1332) представляет собой трубку, постепенно расширяющуюся кпереди; в переднем выступе вагины он свернут спирально (рис. 1329). Близ места впадения протока сперматеки в вагину сперматофор сужается и переходит в очень тонкую длинную трубку, которая внедрена на большом протяжении в полость протока. Определить степень соответствия длины трубки сперматофора длине протока сперматеки весьма сложно из-за невозможности извлечь ее из этого протока полностью. Механизм формирования сперматофора у *Blaptini* не вполне выяснен. Наиболее вероятно, что вещество, идущее на его образование, секретирует железа, парные протоки которой открываются в сумку эдегуса. При выдвигании эдегуса мембранозная сумка, прикрепляющаяся к его основанию, выворачивается, вследствие чего отверстия протоков железы обращаются не внутрь - к эдегусу, а наружу, располагаясь перед основанием последнего. Таким образом, сперматофор может иметь важное значение как элемент механической изоляции видов.

Для успешного спаривания особей одного вида определенное значение имеет строение ног самцов. У самцов видов рода *Prosodes*, относящихся к под родам *Prosodoscelis* (*P. solskyi* Faust, *P. irinae* Skop.) и *Dilopersina* (*P. jakowlewi* Sem., *P. exilis* G.Medv.), внутренний край передних голеней образует выемку у вершины или выступ с желобовидным вдавлением на

верхней поверхности. Эти структуры позволяют самцу удерживать самку за передний край переднеспинки при копуляции.

Самцы многих видов трибы *Blaptini* имеют на подошвенной поверхности члеников (кроме коготковых) передних и средних лапок волосяные щеточки. Эти образования характерны для самцов лесных чернотелок, а также для многих групп опатроидных чернотелок и особенно для видов трибы *Platyscelidini*. Судя по всему, они унаследованы представителями трибы *Blaptini* от своих предков. В целом для *Blaptini* характерен процесс деградации волосяных щеточек на лапках, что четко прослеживается в подтрибе *Blaptina*. В роде *Prosodes* в одних подродах подошвенные щеточки утратили все виды (*Proso-dinia*, *Prosodestes*), в других (*Prosodes* s. str.) они исчезли только у отдельных видов (*P. pangazica* G. Medv., *P. angustipleuris* Rtt.), но при этом самцы могут сохранять следы щеточек на вершине внутренней поверхности передних и средних голеней. В то же время виды подродов *Prosodella* и *Diprosodes* отличаются присутствием на подошвенной поверхности 1-4-го члеников передних и средних лапок самцов плотных крупных щеточек.

В подтрибе *Gnaptorina* более примитивный малоазиатский вид *Gnaptor prolixus* Fairm. имеет хорошо развитые щеточки на подошвенной поверхности члеников передних и средних лапок, а у продвинутого европейского вида *G. spinimanus* Pall. присутствуют лишь остатки этих образований в виде плоской кисточки на вершинном крае подошвенной поверхности 1-го и 2-го члеников.

У видов подтрибы *Gnaptorina* подошвенная поверхность базальных члеников передних и средних лапок самцов может нести плотные щеточки и пучки светлых щетинок, редко эти образования у самцов отсутствуют (*Colasia akisoides* Koch).

Присутствие щеточек на подошвенной поверхности члеников передних и средних лапок самцов (половой диморфизм) является приспособлением для удержания самки, т.е. представляет одну из важных особенностей вида, обуславливающую специфику поведения относящихся к нему особей.

Возникновение структур, свойственных особям одного пола, играет важную роль в становлении системы изолирующих механизмов. Такие структуры в основном характерны для самцов, но могут появляться также у самок. В частности, у самцов видов рода *Prosodes*, относящихся к I секции подрода *Megaprosodes*, VII (5-й видимый) стернит брюшка имеет обычное для этого рода строение, тогда как у самок он приобрел ковшеобразную форму. У видов II секции подрода *Megaprosodes* особи обоих полов имеют простое строение VII стернита брюшка. Следует отметить, что самки видов I секции сильно отличаются друг от друга по степени преобразования VII стернита. Так, у *P. svetlanae* G. Medv. et Mich. средняя часть VII стернита брюшка заметно выпуклая, в то время как его наружные части уплощены; у *P. merkli* G. Medv. VII стернит при рассмотрении сбоку образует перед вершиной ступенчатое сужение (рис. 1333); у *P. jamushevi* G. Medv., *P. kuhistanica* G. Medv. (рис. 1335) и *P. oschanini* Sem. (рис. 1334) края VII стернита сильно приподняты; у *P. vashgirda* G. Medv. (рис. 1336) VII стернит образует особенно глубокую полость.

Возникновение ковшеобразной формы VII стернита, одной из наиболее своеобразных особенностей строения брюшка самок ряда видов подрода *Megaprosodes*, имеет прямое отношение к совершенствованию процесса копуляции в этой ветви рода *Prosodes*. При копуляции происходит отгибание VII стернита брюшка, прикрывающего снизу вершину яйцеклада и копулятивное отверстие. Положение парамер при этом жестко фиксируется за счет того, что своим вершинным краем они упираются в дно ковшеобразного углубления, облегчая тем самым введение пениса в половые пути самки. С такой функцией парамер связаны сильное удлинение их вершинной части и превращение ее в пластинчатое сильно S-образно изогнутое образование, расположенное дистальнее отверстия для выдвигания пениса. Сходные процессы преобразования первоначально прямых парамер в S-образно изогнутые присущи всем группам трибы *Blaptini*. Слабее всего выражены они в подтрибе *Blaptina*, где более или менее отчетливо проявляются только в подрode *Ablapsis* рода *Blaps* (рис. 299, 302, 304). Однако только в подрode *Megaprosodes* наблюдается столь высокий уровень согласованности преобразования структур у особей разных полов, сопровождаемый расширением функций пениса при копуляции.

## 8. Таксономические замечания

Ранее нами (Медведев, 1996) указывалось, что *Prosodes striata* Rtt. – типовой вид подрода *Megaprosodes* – очень близок к видам секции *Altiprosodes* этого подрода по строению парамер, но отличается от них по строению VII стернита брюшка. Вместе с тем, проведенное недавно изучение синтипов *P. striata*, хранящихся в Венгерском естественно-историческом музее в Будапеште (2 о и 1 о с этикетками: “Kulab Turkest.”, “*P. striata* m. 1892”), показало, что и VII стернит самки этого вида имеет сходное с ними строение. Таким образом, *P. striata* относится к указанной секции как по строению парамер, так и по строению VII стернита брюшка самок, и именно он, а не *P. kuhistanica* G. Medv., является в ней типовым видом. Отсюда следует новая синонимия: секция *Megaprosodes* Reitter, 1909 = секция *Altiprosodes* G. Medvedev, 1977, **syn. n.** Для второго подразделения подрода *Megaprosodes* предлагается следующее название:

### Секция *Montiprosodes* G. Medvedev, **sect. n.**

Типовой вид *Prosodes alaiensis* Kraatz, 1885.

Парамеры в дистальной половине прямо сужены к вершине, которая коротко закруглена. При рассмотрении сбоку парамеры S-образно изогнуты в вершинной части, но не имеют сильно удлиненного пластинчатого конца (рис. 758, 761, 763, 766, 769, 772, 774). VII стернит брюшка самки простой, не ковшеобразный и не явно уплощенный по краям.

Секция включает 5 видов, распространенных в основном в Таджикистане (*P. alaiensis* Kr., *P. jordanus* Rtt., *P. praelonga* Rtt., *P. baratovi* G.Medv., *P. pubistriata* Rtt.), один вид известен из Афганского Бадахшана (*P. latitibia* Kasz.).

## Заключение

Одной из важнейших особенностей эволюции близких по происхождению таксонов является параллельное развитие сходных признаков. Вследствие этого происходит, несмотря на возрастание морфологических различий между таксонами, сохранение черт сходства на основе реализации общих для них морфо-эволюционных тенденций. В связи с этим исключительно большое значение для реконструкции филогении систематических групп имеет установление основных признаков их предка. Можно предположить, что чернотелкам трибы *Vlartini* исходно были свойственны следующие черты строения: тело бескрылое; наружный край эпиплевр образует уплощенный рубчик; передний край наличника слабо дуговидно выемчатый по всей ширине; эпистерны среднегруди широко примыкают к наружному краю эпиплевр надкрылий; сенсиллы на усиках одноконусные, расположены на 8-11 члениках; субментальная мышца прементума парная; пучки фронтальной мышцы гипофаринкса расположены конутри от фронтальных мышц эпифаринкса; фаллобаза эдеагуса при рассмотрении сбоку прямая; параметры прямо сужающиеся к вершине при рассмотрении сверху и сбоку; отверстие для выдвижения пениса расположено у вершины параметр, пенис в вершинной части слабо склеротизован; вершинная часть яйцеклада (кокситы) удлиненная, при рассмотрении сбоку прямо сужающаяся к вершине; лопасти яйцеклада без гоностил; стержневидные склериты гастральной спикулы примыкают друг к другу передними концами, не образуя общего ствола; срединный ствол вентральной спикулы слит с основанием VIII стернита брюшка; проток сперматеки короткий; сперматека снабжена двумя резервуарами; основания резервуаров и клапана сперматеки сближены.

Процесс преобразования 8-10-го члеников усиков из удлиненных в округлые характерен для трибы *Vlartini* в целом, а усиление 7-го членика усиков как опорной структуры для 8-11-го члеников, несущих сенсорные органы, наиболее отчетливо выражено в подтрибах *Vlartina* и *Prosodina*.

Эволюционные изменения в строении эдеагуса протекают в направлении усиления С-образной изогнутости фаллобазы и S-образной изогнутости парамер (при рассмотрении сбоку), смещения отверстия для выдвижения пениса от вершины парамер к их средней части, склеротизации вершинной части пениса с образованием на его поверхности зерен, ребрышек, дисков.

Особенно широко параллелизмы представлены в строении половых путей самок, что выражается в сильном удлинении протока сперматеки и его превращении в тонкий канал, в удлинении основания клапана сперматеки, в резком обособлении оснований резервуаров.

В эволюции гастральной спикеры основным направлением было образование общего ствола и усиление склеротизации вершинных лопастей. Этот процесс хорошо прослеживается во всех подтрибах трибы *Blaptini*.

Параллельное развитие сходных признаков, обусловленное общей направленностью эволюционных преобразований структур и органов, является важным критерием родства в пределах таксономических групп. При этом следует учитывать, что реализация потенциальных возможностей развития тех или иных особенностей строения всегда корректируется отношениями конкретных популяций со средой их обитания. Так, подтриба *Prosodina* по происхождению более близка к подтрибам *Gnaptorina* и *Gnaptorinina*, однако по строению 7-го членика усиков своих представителей примыкает к подтрибе *Blaptina*, что легко объяснить увеличением функциональной нагрузки на сенсорный аппарат усиков при большой подвижности жуков.

Горный юг палеарктической Азии играл важнейшую роль в становлении и эволюции трибы *Blaptini*. В условиях влажных высокогорий восточной части Тибетского нагорья преобладание получило образование мелких форм со значительной дифференцировкой на родовом уровне. Освоение обширных пространств пустынного пояса Палеарктики и засушливых нагорий Средней и Передней Азии обусловило широкое распространение здесь крупных форм с резким уменьшением родового разнообразия в западной части ареала.

## Summary

The geographic range of the tribe *Blaptini* is restricted to the southern Palaearctic. Neither external nor internal adult characters of *Blaptini* give any evidence in support of its close affinity with the Nearctic tribe *Eleodini*. The latter tribe has retained more characters of the opatroid tenebrionids, the ancestors of both tribes, than the *Blaptini*. Similar trends in the evolution of male genitalia in

Blaptini and Platyscelidini reveal their closer affinity to each other than of any of them to Eleodini.

The following features are characteristic of the tribe Blaptini: musculus submentopraementalis is paired; m. frontohypopharyngalis running mediad to the m. frontoepipharyngalis; claw membrane of apical tarsal segments lacking setae; elytral epipleura sharply marginating along inner margin; lobes of ovipositor lacking gonostyli.

Based on the ovipositor structure and the bionomics of adults and larvae, 5 subtribes are distinguished in the Blaptini: Blaptina Latr., Remipedellina Sem., Gnaptorina subtrib. n., Prosodina Scop. and Gnaptorinina subtrib. n. In the large subtribes (Blaptina, Prosodina, Gnaptorinina), the antennae, aedeagus, spiculum gastrale and female genital tubes undergo similar modifications.

The advent of and diversification in the tribe Blaptini proceeded mainly in the southern mountain areas of Palaearctic Asia. Evolution of small forms of Blaptini was the main trend in the humid highlands of eastern part of the Tibet Plateau and Himalayas, whereas mostly large forms are typical of the arid plateaus of the Middle East and Middle Asia.

## Литература

- Медведев Г.С. 1977.** Таксономическое значение антеннальных сенсилл жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // *Тр. Всесоюз. энтомол. общества*, **58** : 61-86.
- Медведев Г.С. 1989.** Новый вид жуков-чернотелок рода *Remipedella* Sem. и положение трибы Remipedellini (Coleoptera, Tenebrionidae) в системе // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, **208** : 90-97.
- Медведев Г.С. 1990.** *Определитель жуков-чернотелок Монголии*. Л. 253 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. **220**).
- Медведев Г.С. 1996.** Новые чернотелки рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae) из Средней Азии. II. Подроды *Meropersina* Rtt., *Dilopersina* Rtt., *Iranosodes* subgen. n., *Prosodura* Rtt., *Megaprosodes* Rtt. и *Prosodella* Rtt. // *Энтомол. обозр.*, **75**, 3 : 596-636.
- Медведев Г.С. 1997.** Новые чернотелки рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae) из Средней Азии. III. Подроды *Prosodinia* Rtt., *Diprosodes* Rtt. и *Ferganoprosodes* subgen. n. // *Энтомол. обозр.*, **76**, 3 : 563-605.
- Медведев Г.С. 1999.** Система жуков-чернотелок рода *Prosodes* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae). I. Подроды *Oliprosodes* Rtt. и *Prosodinia* Rtt. // *Энтомол. обозр.*, **78**, 4 : 849-886.
- Скопин Н.Г. 1960.** Материалы по морфологии и экологии личинок трибы Blaptini (Coleoptera, Tenebrionidae) // *Тр. ин-та зоол. АН КазССР*, **11** : 36-71.
- Gebien H. 1911.** Tenebrionidae – Trictenotomidae // *Coleopterorum Catalogus* (W.Junk & S.Schenkling, Eds.). Berlin. 742 S.

- Gebien H. 1937.** *Catalog der Tenebrioniden (Coleoptera, Heteromera)*. Duino Udino, Publ. Ent. "Petro Rossi". 971 S.
- Gebien H. 1938.** Catalog der Tenebrioniden // *Mitt. Münch. Ent. Ges.*, **28**, 1: 370-401.
- Kaszab Z. 1977.** Tenebrionidae der Nepal-Expeditionen von Dr. J. Martens (1969-1974) (Insecta: Coleoptera) // *Senckenbergiana Biologica*, **57**, 4/6: 241-288.
- Koch C. 1970.** Die Tenebrioniden (Coleoptera) des Archipels von Socotra // *Monitor. Zool. Ital., N.S.*, **3**, 4 : 69-132.
- Pera L.E. 1966.** Catalogo de los Tenebrionidae (Coleoptera) de Chile // *Ent. Arb. Mus. G.Frey*, **17** : 397-453.
- Reitter E. 1887.** Insecta in intere Cl. Cl. Przewalskii in Asia centrali novissime lecta. IX. Tenebrionidae // *Horae Soc. Ent. Ross.*, **21** : 355-389.
- Reitter E. 1893.** Ueber der Genus-Charaktere der Gattungen *Blaps* Fr., *Prosodes* Eschsch. und Verwandten // *Deutsche Ent. Zeit.* **1893** : 313-316.
- Reitter E. 1909.** Neue Revision der Arten der Coleopterengattung *Prosodes* Esch. // *Wien. Ent. Zeit.*, **28** : 113-168.
- Seidlitz G. 1893.** *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, Coleoptera*. Berlin. Bd 5. XXVIII+877 S.
- Tschinkel W.R., Doyen J.T. 1980.** Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female genital tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera) // *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, **9** : 321-368.

## Систематический список родов и видов с указателем рисунков<sup>1</sup>

- Триба **Blaptini** Latreille, 1817  
Подтриба **Blaptina** Latreille, 1817  
Род *Nalepa* Reitter, 1887  
*N. cylindracea* (Reitter, 1887) – рис. 9, 73, 74, 145, 256-258, 877, 991-993, 1128, 1199
- Род *Coelocnemodes* Bates, 1879  
*C. aspericollis* Fairmaire, 1886 – рис. 75, 146, 259-261, 994, 995, 1129  
Род *Caenoblaps* Куниг, 1906  
*C. difformis* Куниг, 1906 – рис. 78, 147, 262, 263, 997  
*C. baeckmanni* Schuster, 1928 – рис. 79, 264-266, 878, 1130  
Род *Dilablaps* A. Bogatshev, 1976  
\**D. paradoxa* A. Bogatshev, 1976 – рис. 76, 267-269, 998, 999  
Род *Dila* Fischer de Waldheim, 1844

<sup>1</sup> Звездочкой отмечены виды, рисунки строения которых сделаны по типовым экземплярам.

- D. laevicollis* Fischer de Waldheim, 1844 – рис. 4, 15, 77, 270, 271, 879, 1000, 1001
- \**D. leptoscelis* Reitter, 1900 – рис. 272, 273  
Род *Protoblaps* G. Medvedev, 1998
- \**P. kashkarovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 80, 274-276, 880, 1002  
Род *Blaps* Fabricius, 1775
- І отдел
- B. faustii* Seidlitz, 1893 – рис. 1, 1201
- B. titanus* Мійнітріїс, 1849 – рис. 23, 1133, 1202
- B. pruinosa* Faldermann, 1836 – рис. 81, 148, 277, 278, 881, 1003, 1203
- ІІ отдел
- B. allardiana* Reitter, 1889 – рис. 1211
- B. berezowskii* G. Medvedev, 1998 – рис. 156, 157, 303, 304
- B. chinensis* Faldermann, 1835 – рис. 85, 150, 285, 883, 1207
- B. clotzeri* Fischer de Waldheim, 1844 – рис. 1216
- \**B. compressipes* Reitter, 1887 – рис. 10, 88, 89, 300-302, 890, 1226
- B. crassicornis* Fairmaire, 1891 – рис. 1206
- B. deplanata* Мійнітріїс, 1832 – рис. 1221
- B. elliptica* Seidlitz, 1893 – рис. 1215
- B. felix* Waterhouse, 1889 – рис. 3, 305-307, 890, 1226
- B. femoralis femoralis* Fischer de Waldheim, 1844 – рис. 1219
- B. helopioides* Seidlitz, 1893 – рис. 83, 282-284, 882, 1208
- B. hiemalis* Semenov Tian-Shanskij et A. Bogatshev, 1940 – рис. 92, 312, 313, 1008, 1139, 1223
- B. himalaica* Blair, 1923 – рис. 289-291, 885
- B. jakovlevi* Semenov Tian-Shanskij et A. Bogatshev, 1936 – рис. 91, 310, 311, 1138, 1213
- B. japonensis* Marseul, 1879 – рис. 1205
- B. kiritshenkoi* Semenov Tian-Shanskij et A. Bogatshev, 1936 – рис. 93, 308, 309, 891, 1009, 1137, 1212, 1296
- B. kashgarensis gobiensis* Frivaldszky, 1889 – рис. 1225
- B. lethifera* Marsham, 1902 – рис. 1215
- \**B. lucidula* G. Medvedev, 1998 – рис. 90, 153, 294-296, 874, 887
- B. marginicollis* Fairmaire, 1891 – рис. 279-281
- B. mortisaga* Linnaeus, 1758 – рис. 1006, 1007, 1134, 1214
- B. oblonga* Kraatz, 1883 – рис. 1217
- B. parvicollis* Zoubkoff, 1829 – рис. 1222
- B. scutellata* Fischer de Waldheim, 1844 – рис. 2, 82, 1135, 1220
- B. seriata* Fischer de Waldheim, 1822 – рис. 1224
- B. socia* Seidlitz, 1893 – рис. 84, 149, 292, 293, 886
- B. tatsienlua* Schuster, 1923 – рис. 86, 151, 286, 287, 884, 1004, 1005, 1204
- B. tenuicornis* Gebler, 1847 – рис. 87, 152, 288, 1136, 1210
- \**B. znoikoi* Semenov Tian-Shanskij et A. Bogatshev, 1936 – рис. 154, 155, 297-299, 888, 1209



- Род *Thaumatochlaps* Kaszab et G. Medvedev, 1984  
*Th. marikovskiji* Kaszab et G. Medvedev, 1984 – рис. 72, 94, 314, 315
- Подтриба **Remipedellina** Semenov, 1906  
Род *Remipedella* Semenov, 1906  
*R. semenovi* G. Medvedev, 1989 – рис. 95, 316, 317
- Подтриба **Prosodina** Skorin, 1960  
Род *Prosodes* Eschscholtz, 1829  
Подрод *Oliprosodes* Reitter, 1909  
*P. trisulcata* Bates, 1879 – рис. 318-320, 892, 1011, 1012, 1227  
\**P. laevicostata* G. Medvedev, 1999 – рис. 158, 321-323, 893, 1228, 1307  
\**P. kuluana* G. Medvedev, 1999 – рис. 96, 324, 325, 894
- Подрод *Prosodina* Reitter, 1909  
*P. kraatzi* Reitter, 1893 – рис. 326, 327, 1229  
*P. tuxeni* Kaszab, 1958 – рис. 159, 328, 329  
\**P. kabakovi* G. Medvedev, 1999 – рис. 97, 1230  
*P. klapperichi* Kaszab, 1960 – рис. 330, 331  
*P. simplicithorax* Gridelli, 1954 – рис. 160, 338, 339, 895  
*P. undulatipennis* Gridelli, 1954 – рис. 334, 335, 1141, 1231  
*P. higginsi* Kaszab, 1956 – рис. 336, 337, 1235  
*P. brunnea* Kaszab, 1960 – рис. 98, 162, 342, 343, 1233  
*P. afghanica* Schuster, 1936 – рис. 99, 100, 344, 345, 898, 1234  
*P. scheibei* Schuster, 1936 – рис. 101, 164, 346, 347, 899  
*P. zoltani* G. Medvedev, 1997 – рис. 102, 103, 349, 900, 1308  
\**P. olegi* G. Medvedev, 1999 – рис. 104, 348, 349, 1236  
*P. kabulensis* G. Medvedev, 1999 – рис. 105, 1237
- Подрод *Prosodestes* Reitter, 1909  
*P. grandicollis* Kraatz, 1883 – рис. 350-352, 1238  
*P. bucharica* Reitter, 1915 – рис. 165, 353-355, 1239  
\**P. dolini* Dadabaev, 1986 – рис. 166, 356-358, 902, 1007, 1008  
\**P. lindbergi* Kaszab, 1969 – рис. 167, 359, 360, 903, 1015, 1016, 1142, 1309  
*P. quadraticollis* Kaszab, 1960 – рис. 361  
*P. pygmaea* Kraatz, 1882 – рис. 362-364, 1240  
*P. reitteri* Reitter, 1909 – рис. 365, 366  
\**P. kuhitangiana* G. Medvedev, 1964 – рис. 168, 367-369, 904, 1232
- Подрод *Prosodes* s. str.  
*P. transfuga* Reitter, 1893 – рис. 370-372, 905, 906, 1021, 1022, 1143, 1242, 1310  
*P. valida* Reitter, 1893 – рис. 373, 374  
*P. obtusa* (Fabricius, 1798) – рис. 375-377, 907, 1023, 1024, 1144, 1243  
*P. edmundi* Semenov, 1894 – рис. 169, 381-383, 908, 1245  
*P. deplanata* Ballion, 1878 – рис. 384, 385, 909, 1146  
*P. dilaticollis* Motschulsky, 1860 – рис. 586-588, 1019, 1020  
*P. hetschkoi* Reitter, 1909 – рис. 378-380, 1145, 1243  
*P. rugulosa rugulosa* Gebler, 1841 – рис. 171, 389, 390, 910, 1025, 1026, 1147

- P. rugulosa nitidula* Motschulsky, 1860 – рис. 391-393  
*P. rugulosa degenerata* Semenow, 1894 – рис. 394-395  
 \**P. przewalskii* Semenow, 1894 – рис. 172, 413-415, 911  
*P. pekinensis* Fairmaire, 1887 (= *P. kreitneri* Frivaldszky, 1889, **syn. n.**) – рис. 107, 108, 399-401, 1027, 1028, 1311  
*P. angustipleuris* Reitter, 1893 – рис. 402, 403, 1246, 1327  
 \**P. brevicauda* Reitter, 1909 – рис. 404, 405, 912  
 \**P. sulcicauda* Reitter, 1893 – рис. 406, 407, 1029, 1030  
*P. gracilis* Faust, 1875 – рис. 408, 409, 913, 1247  
 \**P. sobolevae* G. Medvedev, 1995 – рис. 173, 410-412, 1328  
 \**P. pangazica* G. Medvedev, 1995 – рис. 174, 413-415  
 \**P. kumbeliana* G. Medvedev, 1995 – рис. 416, 417, 1329  
*P. rugosicollis* Kraatz, 1885 – рис. 418-420  
 \**P. zarudnyi* G. Medvedev, 1995 – рис. 421-423, 915, 1031, 1032  
*P. mucronata* Reitter, 1893 – рис. 424-426, 916, 1033, 1034, 1148  
 \**P. granulipleuris* G. Medvedev, 1995 – рис. 106, 427-429, 1248  
 \**P. pecirkana* Reitter, 1909 – рис. 176, 430-432, 917, 918, 1149  
 \**P. mogoltavica* G. Medvedev, 1995 – рис. 433-435  
 \**P. tshistjakovae* G. Medvedev, 1995 – рис. 178, 436-438  
 \**P. ludmilae* G. Medvedev, 1995 – рис. 179, 439-441, 919  
 \**P. hiekei* G. Medvedev, 1995 – рис. 180, 442-443, 920, 1249  
*P. parallelocollis* Kraatz, 1882 – рис. 444-446, 921  
 \**P. longicornis* Kraatz, 1883 (= *P. tenuicornis* G. Medvedev, 1995, **syn. n.**) – рис. 181, 447, 448  
 \**P. kassansaica* G. Medvedev, 1995 – рис. 182, 449-451, 1251, 1330  
*P. fulminans* Reitter, 1893 – рис. 452-454  
*P. blapoides* Reitter, 1893 – рис. 455-457, 922, 1250  
*P. strigiventris* Reitter, 1893 – рис. 458-460, 923  
 \**P. galinae* G. Medvedev, 1995 – рис. 461-463, 1252, 1331  
 Подрод *Ferganoprosodes* G. Medvedev, 1997  
*P. angulicollis* Kraatz, 1883 (= *P. nitida* Kraatz, 1885, **syn. n.**) – рис. 464-466, 924, 1150, 1253  
 Подрод *Gebleria* Motschulsky, 1860  
*P. phylacoides* (Fischer de Waldheim, 1844) – рис. 109, 467-469, 925, 1035, 1036, 1151, 1254  
*P. regeli* Semenow, 1894 – рис. 470-472  
 Подрод *Hypoprosodes* Reitter, 1909  
*P. minuta* Kraatz, 1881 – рис. 183, 473-475, 916, 1037-1039, 1152, 1255  
 Подрод *Prosodoscelis* Reitter, 1909  
*P. solskyi* Faust, 1875 – рис. 5, 6, 16, 476-478, 1153  
 \**P. irinae* Skorin, 1964 – рис. 184, 479-481, 1040, 1041  
*P. dentimana* Reitter, 1909 – рис. 482-484, 1256

- Подрод *Nyctipates* Solier, 1848
- P. angustata* (Zoubkoff, 1833) – рис. 110, 485-487, 929, 1042, 1043, 1154, 1257, 1312
- Подрод *Meropersina* Reitter, 1909
- P. laevigata* Baudi, 1874 – рис. 185, 488-490, 930, 1155, 1326
- \**P. amica* G. Medvedev, 2001 – рис. 186, 491-493, 931
- P. banghaasi* Reitter, 1893 – рис. 187, 932, 1259
- Подрод *Dilopersina* Reitter, 1909
- P. jakowlewi* Semenow, 1894 – рис. 497-499, 933, 1156, 1260
- P. cribrella* Baudi, 1874 – рис. 500-502, 1157
- \**P. exilis* G. Medvedev, 1996 – рис. 188, 503-505, 1048, 1049
- \**P. parthenica* G. Medvedev, 1996 – рис. 506-508
- \**P. emeri* Sumakov, 1901 – рис. 1046, 1047
- \**P. chorassanica* G. Medvedev, 1996 – рис. 1261
- Подрод *Lyprosodes* Reitter, 1909
- P. quadricostata* Reitter, 1893 – рис. 189, 509-511, 934, 1262
- P. fallax* Kraatz, 1886 – рис. 190, 512-514, 935
- P. aciculata* Reitter, 1893 – рис. 515, 517, 936, 1158
- P. pseudaciculata* Reitter, 1909 – рис. 518, 519, 1050, 1051
- \**P. pavlovskii* A. Bogatshev, 1960 – рис. 520-522
- Подрод *Diprosodes* Reitter, 1909
- \**P. biformis* Semenow, 1894 – рис. 192, 523-525, 937, 1054, 1055, 1159
- P. biformiopaca* Reitter, 1909 – рис. 28-30, 33, 193, 526-528, 1052, 1053, 1160, 1263
- \**P. kunduzensis* Kaszab, 1969 – рис. 532-534
- \**P. lopatini* A. Bogatshev, 1960 – рис. 535-537, 939
- \**P. psammophila* G. Medvedev, 1997 – рис. 193, 538-540, 940
- \**P. stackelbergi* G. Medvedev, 1997 – рис. 541-543, 1161
- P. sphodroides* Semenow, 1894 – рис. 195, 544-546, 1244
- P. gymnandra* Semenow, 1894 – рис. 547-549
- \**P. elateroides* Semenow, 1894 – рис. 550, 551
- Подрод *Prosodella* Reitter, 1909
- \**P. bactriana* Semenow, 1894 – рис. 196, 552, 553, 941, 1056, 1057, 1162, 1265
- P. bactrianiformis* Reitter, 1901 – рис. 197, 554-556
- \**P. convergens* Reitter, 1893 – рис. 199, 557-559, 1163
- P. divergens* Reitter, 1893 – рис. 198, 560, 561, 1266
- \**P. triangulipes* Reitter, 1893 – рис. 1058
- P. singularis* Reitter, 1909 – рис. 562-564
- \**P. bogatshevi* G. Medvedev, 1996 – рис. 111, 200, 565-567
- Подрод *Mesoprosodes* G. Medvedev, 1995
- P. nuratensis* Semenow, 1894 – рис. 568-570, 1267
- P. foveicollis* Semenow, 1894 – рис. 571-573, 1059, 1060
- P. fausti* Semenow, 1894 – рис. 574-576, 942
- P. undulata* Kraatz, 1882 – рис. 201, 577-579

- \**P. kyzylkumensis* G. Medvedev, 1995 – рис. 202, 580-582
- P. turkestanica* Semenow, 1894 – рис. 583- 585, 943, 1164
- \**P. karatavica* Skorin, 1966 – рис. 586-588
- Подрод *Peltarium* Fischer de Waldheim, 1844
- P. baerii* Fischer de Waldheim, 1843 – рис. 589-591
- P. staudingeri* Kraatz 1882 – рис. 203, 592-594, 944, 945, 1268
- \**P. karelini* Gebler, 1841 – рис. 204, 205, 595, 1061-1063, 1165, 1324
- \**P. kataevi* G. Medvedev, 1995 – рис. 596-598
- Подрод *Uroprosodes* Reitter, 1909
- P. spectabilis* Reitter, 1893 (= *P. kiritchenkoi* Semenov Tian-Shanskij et A. Bogatshev, 1939, **syn. n.**) – рис. 112, 599-601, 946, 1269
- \**P. arnoldii* G. Medvedev, 1995 – рис. 602-604
- P. catenulata* Kraatz, 1883 – рис. 605-607, 1291, 129
- \**P. novemcostata* Semenow, 1890 – рис. 608-610, 947
- P. costifera* Kraatz, 1886 – рис. 611, 613, 1064, 1065, 1166, 1270
- P. rugicostata* Reitter, 1900 – рис. 614-616
- \**P. rugosipennis* G. Medvedev, 1995 – рис. 206, 617-619
- P. nalepoides* Reitter, 1893 – рис. 207, 620-622, 948
- \**P. grombaczewskii* Semenow, 1894 – рис. 40, 623-625
- \**P. opaca* A. Bogatshev, 1960 – рис. 626-628, 1271
- \**P. belousovi* G. Medvedev, 1996 – рис. 629-631
- \**P. dushenkovi* G. Medvedev, 1996 – рис. 632-634
- \**P. korotyaevi* G. Medvedev, 1997 – рис. 635, 636
- \**P. kondarensis* Dadabaev, 1986 – рис. 208, 637-639
- P. kondarensis* f. *varsobiensis* G. Medvedev, **forma n.** – рис. 640, 641
- P. tshikatunovi* Dadabaev, 1986 – рис. 642, 643
- \**P. subpilosa* G. Medvedev, 1964 – рис. 644-646
- \**P. hissarica hissarica* G. Medvedev, 1995 – рис. 647-649
- \**P. hissarica inopinata* G. Medvedev, 1997 – рис. 650-652, 1298, 1299
- \**P. crassitibia* G. Medvedev, 1995 – рис. 113, 209, 653-655
- P. glasunowi* Semenow, 1894 – рис. 656-658
- \**P. sogdiana* G. Medvedev, 1995 – рис. 240, 659-661
- P. vincens* Reitter, 1900 – рис. 662, 664, 1313
- \**P. reflexicollis* Reitter, 1893 – рис. 31, 32, 34, 35, 37, 212, 665-667
- P. ypsilon* Reitter, 1893 – рис. 668-670
- \**P. kryzhanovskii* G. Medvedev, 1995 – рис. 671-673
- \**P. michailovi* G. Medvedev, 1995 – рис. 674-676
- \**P. ovtshinnikovi* G. Medvedev, 1995 – рис. 676-679
- \**P. danijarovi* G. Medvedev, 1995 – рис. 1066, 1067, 1107
- \**P. altimontana* G. Medvedev, 1995 – рис. 680-682, 949
- P. amathia* Reitter, 1893 – рис. 683-685
- \**P. fleischeri* Reitter, 1894 – рис. 215, 686-688, 950
- P. diloides* Kraatz, 1882 – рис. 216, 689-691

- P. ballionis* Kraatz, 1885 – рис. 46, 692-694, 951  
*P. obliquesulcata* Kraatz, 1882 – рис. 217, 695-697, 952  
 \**P. oblonga* G. Medvedev, 1995 – рис. 218, 698-670, 1168, 1314  
*P. rectilineata* A. Bogatshev, 1960 – рис. 701-703, 1068, 1069  
*P. suturidens* Reitter, 1909 – рис. 219, 704-706, 875, 1169, 1300  
*P. suturangula* Reitter, 1900 – рис. 38, 220, 707-709, 1082, 1083, 1272  
 \**P. brevitarsis* Kraatz, 1882 – рис. 114, 221, 710-712, 943, 1072, 1073, 1170, 1273  
*P. heydeni* Kraatz, 1882 – рис. 713-715, 1171, 1174  
 \**P. monticola* G. Medvedev, 1964 – рис. 716-718, 954, 955  
 \**P. chodzhaksaris* Skopin, 1969 – рис. 719-721, 957, 1275  
 \**P. tudaensis* G. Medvedev, 1995 – рис. 722-724, 1074, 1075  
 \**P. tachaensis tachaensis* G. Medvedev, 1995 – рис. 115, 222, 725-1315  
 \**P. tachaensis umnovi* G. Medvedev, 1995 – рис. 728, 729  
 \**P. vereshtshaginae* G. Medvedev, 1997 – рис. 730-732, 956, 1172  
 Подрод *Megaprosodes* Reitter, 1909  
 I. Секция *Megaprosodes* s. str. (= *Altiprosodes* G. Medvedev, 1977, **syn. n.**)  
*P. striata* Reitter, 1893 – рис. 36, 733-735, 958, 1076, 1077, 1173, 1267  
 \**P. kuhistanica* G. Medvedev, 1996 – рис. 223, 736-738, 959, 1335  
*P. pseudalaiensis* Skopin, 1971 – рис. 739-741, 960  
 \**P. vashgirda* G. Medvedev, 1996 – рис. 742-744, 961, 1174, 1316, 13  
 \**P. janushevi* G. Medvedev, 1996 – рис. 745-747  
 \**P. oschanini* Semenow, 1891 – рис. 224, 748-750, 963, 1078, 1079, 1175, 1277, 1334  
 \**P. merkli* G. Medvedev, 1996 – рис. 751-753, 962, 1301, 1333  
 \**P. svetlanae* G. Medvedev et Michailov, 1978 – рис. 225, 754-756, 964  
 II. Секция *Montiprosodes* G. Medvedev, **sect. n.**  
*P. alaiensis alaiensis* Kraatz, 1885 – рис. 757-759, 965, 1176  
 \**P. alaiensis transmontana* G. Medvedev, 1996 – рис. 760, 761  
 \**P. jardanus* Reitter, 1909 – рис. 762-764  
*P. praelonga* Reitter, 1893 – рис. 765-767  
*P. baratovi* G. Medvedev, 1996 – рис. 226, 768-770, 1080, 1081, 1177, 1278  
*P. pubistriata* Reitter, 1893 – рис. 771, 772  
 \**P. latitibia* Kaszab, 1960 – рис. 773-775  
 Подрод *Iranosodes* G. Medvedev, 1996  
 \**P. kaszabi* G. Medvedev, 1996 – рис. 776-778  
 \**P. jakesi* Kaszab, 1969 – рис. 779-781, 1084, 1085, 1180  
*P. laticauda* Reitter, 1896 – рис. 782-784, 966, 1082, 1083, 1178, 1279  
*P. diversa* Waterhouse, 1889 – рис. 785-787, 967, 1179  
 Подрод *Euryprosodes* Reitter, 1909  
*P. areolata* Reitter, 1893 – рис. 788-790, 1086, 1087, 1181, 1280  
*P. trifossa* Reitter, 1909 – рис. 791-793, 968  
*P. brevipes* Reitter, 1893 – рис. 794, 795, 969, 1088, 1089

- Подрод *Prosodura* Reitter, 1909
- \**P. semenowi semenowi* Reitter, 1893 – рис. 232, 796, 1090, 1091, 1281
- \**P. semenowi sexualis* Kaszab, 1960 – рис. 797
- \**P. semenowi darvazica* G. Medvedev, 1996 – рис. 798-800, 970
- \**P. semenowi vachshiana* G. Medvedev, 1996 – рис. 801-803
- P. prosternalis* Reitter, 1893 – рис. 804-806
- \**P. peloroides* Reitter, 1909 – рис. 807-809
- Род *Tagona* Fischer de Waldheim, 1822
- T. macrophthalma* (Fischer de Waldheim, 1821) – рис. 8, 11-13, 60, 234, 811, 971, 1092, 1185, 1282
- T. acuminata* Fischer de Waldheim, 1822 – рис. 117, 235, 810, 972, 1093, 1283
- Подтриба **Gnaptorina** G. Medvedev, **subtr. n.**
- Род *Gnaptor* Brullé, 1832
- G. spinimanus* (Pallas, 1781) – рис. 17, 59, 118, 336, 812-814, 973, 1096-1098, 1183, 1184, 1318
- G. prolixus* Fairmaire, 1866 – рис. 815, 816, 974, 1099, 1100, 1184, 1285, 1317
- Подтриба **Gnaptorinina** G. Medvedev, **subtr. n.**
- Род *Tagonoides* Fairmaire, 1886
- T. delavayi* Fairmaire, 1886 – рис. 817
- T. ampliata* Fairmaire, 1887 – рис. 818, 975
- \**T. zamotailovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 119, 819, 820, 1302, 1303
- Род *Itagonia* Reitter, 1887
- \**I. bisetosa* G. Medvedev, 1998 – рис. 61, 120, 237, 824, 978, 1101-1103, 1186
- \**I. trisetosa* G. Medvedev, 1998 – рис. 123, 825, 826
- \**I. mera* G. Medvedev, 1998 – рис. 122, 236, 827, 977
- \**I. elegans* G. Medvedev, 1998 – рис. 121, 828, 1319
- \**I. lopatini lopatini* G. Medvedev, 1998 – рис. 18, 25, 62, 66, 125, 829, 830, 1104, 1286, 1304, 1305
- \**I. lopatini turkestanica* G. Medvedev, 1998 – рис. 831, 832
- \**I. kabaki* G. Medvedev, 1998 – рис. 64, 239, 833, 976
- I. gnaptorinoides* Reitter, 1887 – рис. 124, 240, 834, 1105-1107, 1187
- I. semenowi* Reitter, 1889 – рис. 835, 1188
- I. szetschwana* (Schuster, 1923) – рис. 836, 979
- I. deplanata* Reinig, 1931 – рис. 65, 241, 837, 980, 1108, 1189
- Род *Gnaptorina* Reitter, 1887
- G. potanini* Reitter, 1889 – рис. 128, 242
- \**G. cordicollis* G. Medvedev, 1998 – рис. 129, 839
- \**G. montana* G. Medvedev, 1998 – рис. 840
- \**G. media* G. Medvedev, 1998 – рис. 131, 841, 842
- G. kozlovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 126, 243, 843
- \**G. miroshnikovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 132, 244, 844, 982
- \**G. kashkarovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 63, 127, 845
- \**G. rugosipennis* G. Medvedev, 1998 – рис. 133, 846, 847
- \**G. tishkovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 134, 848, 849, 1293

- G. cylindricollis* Reitter, 1889 – рис. 850, 851  
*G. felicitana* Reitter, 1887 – рис. 852, 853  
*G. proxima* Reitter, 1889 – рис. 854  
 Род *Montagona* G. Medvedev, 1998  
*M. asperula* (Fairmaire, 1886) – рис. 135, 246, 855, 983  
*M. sculpturata* (Gebien, 1913) – рис. 136, 247, 856, 984, 1111-1113, 1191, 1320  
 Род *Pseudognaptorina* Kaszab, 1977  
*P. nepalica* Kaszab, 1977 – рис. 857  
 Род *Sintagona* G. Medvedev, 1998  
 \**S. miranda* G. Medvedev, 1998 – рис. 858, 859, 985, 1321  
 Род *Agnaptorina* Reitter, 1887  
*A. rubripes* Reitter, 1887 – рис. 69-71, 137, 248, 860, 1114, 1115, 1192, 1287  
 \**A. zamotailovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 862, 1183  
 \**A. miroshnikovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 863, 986, 1116, 1117, 1194, 1332  
 \**A. shamaevi shamaevi* G. Medvedev, 1999 – рис. 138, 804, 1118, 1119, 1288  
 Род *Asidoblaps* Fairmaire, 1886  
 \**A. zamotailovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 140, 250, 865, 987  
 \**A. potanini* G. Medvedev, 1998 – рис. 251, 866  
 \**A. miroshnikovi* G. Medvedev, 1998 – рис. 252, 867, 988, 1289, 1322  
 \**A. sinensis* G. Medvedev, 1998 – рис. 868, 1120-1122, 1195  
 Род *Nepalindia* G. Medvedev, 1998  
*N. nepalica* (Kaszab, 1973) – рис. 870  
*N. alpina* (Kaszab, 1965) – рис. 143, 871, 989, 1123-1125  
*N. dreuxi* (Pierre, 1965) – рис. 872  
 Род *Blaptogonia* G. Medvedev, 1998  
*B. costulata* (Fairmaire, 1901) – рис. 821  
*B. subcarinata* (Blair, 1927) – рис. 822  
*B. zurstrasseni* (Kaszab, 1977) – рис. 823  
 Род *Colasia* Koch, 1965  
*C. akisoides* Koch, 1965 – рис. 68, 144, 254, 255, 873, 990, 1126, 1127, 1198, 1290, 1323.

#### Обозначения на рисунках

*б.п.ж* – базальный проток железы, *в* – вагина, *в.в* – выросты вагины, *в.л.г* – вершинные лопасти гастральной спикулы, *в.сп* – вентральная спикула, *г.сп* – гастральная спикула, *ж* – железа, *ж.с.э* – железа сумки эдеагуса, *ж.ст* – железа сперматеки, *к.с* – клапан сперматеки, *л.ф* – лопасти фаллобазы, *л.як* – лопасти яйцеклада, *м.в* – молярный выступ, *м.м* – мышечный мешок, *о.п.с* – отростки протока сперматеки, *п* – простека, *п.м* – подкоготковая мембрана, *п.о* – подошвенный отросток коготкового членика лапок, *прк* – парапрокты, *прт* – проктигер, *р.з.ж* – резервуары защитных желез, *р1-р3* – 1-3-й резервуары сперматеки, *с.с* – стержневидные склериты гастральной спи-

кулы, *с.эд* – сумка эдеагуса, *т.ск* – тормальные склериты, *э.ск* – эпифарингеальные склериты, *эд* – эдеагус, *эп* – эпипрокт, *я* – яйцо, *як* – яйцеклад, *Vc-VIIIc* – V-VIII стерниты брюшка, *VIIм-VIIIм* – VII, VIII тергиты брюшка. **Мышцы ротового аппарата:** *M1* – фронтальная мышца эпифаринкса; *M2* – фронтальная мышца гипофаринкса; *M3* – субментальная мышца прементума; *M4* – наружная прементальная мышца нижнегубного щупика. **Мышцы брюшка и полового аппарата самца:** *M5* – латеральная фаллобазальная мышца парамер; *M6* – дорсальная фаллобазальная мышца парамер; *M7* – наружная поверхность сумки эдеагуса – основание эдеагуса; *M8* – передний конец гастральной спикеры – основание эдеагуса; *M9* – боковые ветви гастральной спикеры – место соединения мембранозных поверхностей VIII стернита и VIII тергита у наружного края брюшка; *M10* – поперечная мышца, связывающая между собой наружные края брюшка (места соединения мембранозных поверхностей VIII стернита и VIII тергита); *M11* – линия соединения ветвей гастральной спикеры с вершинными лопастями – боковая поверхность сумки эдеагуса; *M12* – VII стернит – место соединения мембранозных поверхностей VIII стернита и VIII тергита у наружного края брюшка; *M13* – место соединения мембранозных поверхностей VIII стернита и VIII тергита – передние углы VII тергита; *M14* – основание VIII стернита – VII стернит; *M15* – VII тергит – VIII тергит; *M16* – место соединения мембранозных поверхностей VIII стернита и VIII тергита – VII тергит; *M17* – VIII стернит – VIII тергит; *M18* – мембрана между ветвями гастральной спикеры – VIII стернит; *M19* – вершинная часть VIII стернита – вершина ветвей гастральной спикеры; *M20* – лопасти гастральной спикеры – наружная поверхность сумки эдеагуса; *M21* – лопасти гастральной спикеры – мембрана между ветвями гастральной спикеры; *M22* – лопасти гастральной спикеры – эпипрокт. **Мышцы брюшка и полового аппарата самки:** *M23* – основание наружной поверхности парапроктов – основание вальвиферов (1-е доли кокситов); *M24* – передний конец вентральной спикеры – основание вершинных долей кокситов; *M25* – основание парапроктов – верхняя часть основания вальвифера; *M27, M28* – базальный край VII тергита – базальный край VIII тергита; *M29* – базальный край VII тергита – передние наружные углы VIII тергита; *M30* – центральная часть VIII тергита – центральная часть VII тергита; *M31* – центральная часть VIII тергита – наружная часть VII тергита; *M32* – вершинная часть VIII стернита – мембранозная поверхность, образующая дно сумки яйцеклада; *M33, M34, M36* – вершинная половина VIII стернита – мембранозная поверхность, образующая дно сумки яйцеклада; *M35, M37* – базальная половина VIII стернита – наружная часть VIII тергита; *M38* – VII тергит – плевра VIII сегмента; *M39* – VII стернит – передний наружный угол VII тергита; *M40* – наружная часть VII стернита – место соединения мембранозных поверхностей VIII стернита и VIII тергита; *M41* – средняя часть VII стернита – базальный край VIII стернита.



Рис. 8-13. Детали строения головы и ног.  
8, 11-13 – *Tagona macrophthalma* F.-W.; 9 – *Nalepa cylindracea* Rtt.; 10 –  
*Blaps compressipes* Rtt. (8 – вершинная часть 4-го членика задних лапок; 9,  
10 – 4-й членик задней лапки снизу; 11 – верхняя губа сверху; 12, 13 – левая

мандибула сверху и снизу).

Рис. 14-17. Краниальная мускулатура.  
14 – *Ammozoum ferrugineum* F.-W.; 15 – *Dila laevicollis* Gebl.; 16 – *Prosodes*  
98

*solskyi* Faust; 17 – *Gnaptor spinimanus* Pall.

Рис. 18-21. Мускулатура головы.  
18 – *Itagonia lopatini* G.Medv.; 19 – *Weisea sabulicola* Sem.; 20 – *Opatroides punctulatus* Br.; 21 – *Adesmia karelini* F.-W. (18-20 – краниальная

мускулатура; 21 – субментальная мышца прементума).

Рис. 22-25. Субментальная мышца прементума.  
22 – *Pimelia cephalotes* Pall.; 23 – *Blaps titanus* Мйн.; 24 – *Gnaptor*

*spinimanus* Pall.; 25 – *Itagonia lopatini* G.Medv.

Рис. 26-31. Мускулатура эдеагуса и вершинной части брюшка.  
26, 27 – *Prosodes mogoltavica* G.Medv.; 28-30 – *P. biformiorasa* Rtt.;  
31 – *P. reflexicollis* Rtt. (26-28 – эдеагус сверху (26), сбоку (27) и снизу (28);  
29, 30 – основание эдеагуса сбоку и снизу; 31 – эдеагус и вершина брюшка  
сбоку).

Рис. 32-34. Мускулатура вершинной части брюшка.  
32, 34 – *Prosodes reflexicollis* Rtt.; 33 – *P. biformioraca* Rtt.

Рис. 35-37. Мускулатура вершинной части брюшка.  
35, 37 – *Prosodes reflexicollis* Rtt.; 36 – *P. striata* Rtt.

Рис. 38-40. Мускулатура вершинной части брюшка.  
38 – *Prosodes suturangula* Rtt. (яйцеклад); 39 – *P. aciculata* Rtt.;  
40 – *P. grombaczewskii* Sem.



Рис. 41-42. Мускулатура VIII стернита брюшка самки.  
41 – *Prosodes ballionis* Kr.; 42 – *P. suturangula* Rtt.

Рис. 43-45. Мускулатура и общее строение вершинной части брюшка.  
43 – *Prosodes grombcewskii* Sem.; 44 – *P. aciculata* Rtt.; 45 – *P. (Diprosodes)*  
sp. (43, 44 – мускулатура самки, вид снизу; 45 – общее строение, самец).

Рис. 46-53. Вершинная часть брюшка.  
46 – *Prosodes ballionis* Kr., самка, общий вид; 47, 50, 51, 53 – *Eleodes* sp.  
(47 – яйцеклад снизу; 50, 51 – параметры снизу и сбоку; 53 – гастральная  
спикула); 48, 49, 52 – *E. acutangula* Lec. (49 – эдеагус снизу и сбоку;

52 – гастральная спикула).

Рис. 54-58. Вершинная часть брюшка.  
54, 55 – *Eleodes* sp. (54 – VIII стернит брюшка самца, 55 – то же самки); 56,  
58 – *Platyscelis hypolithos* Pall. (56 – половые пути самки, 57 – VIII стернит  
брюшка и вентральная спикула); 58 – *Somocoelia pinguis kuhitangi* Egor.,

гастральная спикула).

Рис. 59-66. Детали строения передних голеней.  
59 – *Gnaptor spinimanus* Pall.; 60 – *Tagona macrophthalma* F.-W.;  
61 – *Itagonia bisetosa* G.Medv.; 62, 66 – *I. lopatini* G.Medv.; 63 – *Gnaptorina kashkarovi* G.Medv.; 64 – *Itagonia kabaki* G.Medv.; 65 – *I. deplanata* Rein.  
(59-63 – шпора на вершине передних голеней самки; 64-65 – зубец на верхнем крае внутренней поверхности передних голеней).

Рис. 67-72. Детали строения ног и переднеспинка.  
67 – *Gnaptorina kashkarovi* G.Medv., шпоры на вершине задних голени  
самки; 68 – *Colasia akisoides* Koch, переднеспинка; 69-71 – *Agnaptoria*  
*rubripes* Rtt., передняя, средняя и задняя голени; 72 – *Thaumatoblaps*  
*marikovskiji* Kasz. et G.Medv., переднеспинка.

Рис. 73-77. Строение усика.  
73, 74 – *Nalepa cylindracea* Rtt.; 75 – *Coelocnemodes aspericollis* Fairm.;  
76 – *Dilablaps paradoxa* A. Vog.; 77 – *Dila laevicollis* Gebl.  
(73, 75-77 – самец; 74 – самка).

Рис. 78-82. Строение усика самца.  
78 – *Caenoblaps difformis* Künig; 79 – *C. baeckmanni* Schuster;  
80 – *Protoblaps kashkarovi* G.Medv.; 81 – *Blaps pruinosa* Fald.;  
82 – *B. scutella* F.-W.



Рис. 83-87. Строение усика.  
83 – *Blaps helopioides* Seidl.; 84 – *B. socia* Seidl.; 85 – *B. chinensis* Fald.;  
86 – *B. tatsienlua* Schuster; 87 – *B. tenuicornis* Gebl.  
(84, 87 – самец; 86 – самка).

Рис. 88-93. Строение усика.  
88, 89 – *Blaps compressipes* Rtt. (88 – самец; 89 – самка); 90 – *B. lucidula*  
G.Medv.; 91 – *B. jakovlevi* Sem. et A.Bog.; 92 – *B. hiemalis* Sem. et A.Bog.;  
93 – *B. kiritshenkoi* Sem. et A.Bog.

Рис. 94-99. Строение усика.  
94 – *Thaumatoblaps marikovskiji* Kasz. et G.Medv.; 95 – *Remipedella semenovi*  
G.Medv.; 96 – *Prosodes kuluana* G.Medv.; 97 – *P. kabakovi* G.Medv.;  
98 – *P. brunnea* Kasz.; 99 – *P. afghanica* Schuster.  
(96, 98, 99 – самец; 97 – самка).

Рис. 100-105. Строение усика.  
100 – *Prosodes afghanica* Schuster; 101 – *P. scheibei* Schuster;  
102, 103 – *P. zoltani* G.Medv.; 104 – *P. olegi* G.Medv.; 105 – *P. kabulensis*  
G.Medv. (100, 103-105 – самка; 101, 102 – самец).

Рис. 106-110. Строение усика.  
106 – *Prosodes granulipleuris* G.Medv.; 107, 108 – *P. pekinensis* Fairm.;  
109 – *P. phylacoides* F.-W.; 110 – *P. angustata* Zoubk.  
(106, 107 – самец; 108-110 – самка).

Рис. 111-116. Строение усика.  
111 – *Prosodes bogatshevi* G.Medv.; 112 – *P. spectabilis* Rtt.;  
113 – *P. crassitibia* G.Medv.; 114 – *P. brevitarsis* Кг.; 115 – *P. tachtaensis*  
G.Medv.; 116 – *P. diversa* Waterh. (111-115 – самец, 116 – самка).

Рис. 117-122. Строение усика самца.  
117 – *Tagona acuminata* F.-W.; 118 – *Gnaptor spinimanus* Pall.;  
119 – *Tagonoides zamotailovi* G.Medv.; 120 – *Itagonia bisetosa* G.Medv.;  
121 – *I. elegans* G.Medv.; 122 – *I. mera* G.Medv.

Рис. 123-126. Строение усика самца.  
123 – *Itagonia trisetosa* G.Medv.; 124 – *I. gnaptorinoides* Rtt.;  
125 – *I. lopatini* G.Medv.; 126 – *Gnaptorina kozlovi* G.Medv.



Рис. 127-133. Строение усика.  
127 – *Gnaptorina kashkarovi* G.Medv.; 128 – *G. potanini* Rtt.;  
129 – *G. cordicollis* G.Medv.; 130 – *G. montana* G.Medv.;  
131 – *G. media* G.Medv.; 132 – *G. miroshnikovi* G.Medv.;  
133 – *G. rugosipennis* G.Medv. (127 – самка; 128-133 – самец).

Рис. 134-139. Строение усика.  
134 – *Gnaptorina tishkovi* G.Medv.; 135 – *Montagona asperula* Fairm.;  
136 – *M. sculpturata* Gebien; 137 – *Agnaptoria rubripes* Rtt.;  
138 – *A. shataevi* G.Medv.; 139 – *A. miroshnikov* G.Medv.  
(134-136, 138, 139 – самец; 137 – самка).

Рис. 140-144. Строение усика самца.  
140 – *Asidoblaps zamotailovi* G.Medv.; 141 – *A. berezowskii* G.Medv.;  
142 – *Asidoblaps* sp.; 143 – *Nepalindia alpina* Kasz.;  
144 – *Colasia akisoides* Koch.

Рис. 145-149. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
145 – *Nalepa cylindracea* Rtt.; 146 – *Coelocnemodes aspericollis* Fairm.;  
147 – *Caenoblaps difformis* Künig; 148 – *Blaps pruinosa* Fald.;  
149 – *B. socia* Seidl.

Рис. 150-155. Строение эдеагуса.  
150 – *Blaps chinensis* Fald.; 151 – *B. tatsienlua* Schuster;  
152 – *B. tenuicornis* Gebl.; 153 – *B. lucidula* G.Medv.; 154,  
155 – *B. znoikoi* Sem. et A.Bog. (150-154 – сбоку; 155 – сверху).

Рис. 156-164. Строение эдеагуса.  
156, 157 – *Blaps berezowskii* G.Medv.; 158 – *Prosodes laevicostata* G.Medv.;  
159 – *P. tuxeni* Kasz., 160 – *P. simplicithorax* Gridelli; 161 – *P. haarlovi*  
Gridelli; 162 – *P. brunnea* Kasz.; 163 – *P. afghanica* Schuster; 164 – *P. scheibei*  
Schuster (156, 158-164 – сбоку; 157 – сверху).

Рис. 165-169. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
165 – *Prosodes bucharica* Rtt.; 166 – *P. dolini* Dadabaev;  
167 – *P. lindbergi* Kasz.; 168 – *P. kuhitangiana* G.Medv.;  
169 – *P. edmundi* Sem.

Рис. 170-174. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
170 – *Prosodes dilaticollis* Motsch.; 171 – *P. rugulosa rugulosa* Gebl.;  
172 – *P. rugulosa nitidula* Motsch.; 173 – *P. sobolevae* G.Medv.;  
174 – *P. pangazica* G.Medv.



Рис. 175-179. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
175 – *Prosodes mucronata* Rtt.; 176 – *P. pecirkana* Rtt.; 177 – *P. mogoltavica*  
G.Medv.; 178 – *P. tshistjakovae* G.Medv.; 179 – *P. ludmilae* G.Medv.

Рис. 180-183. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
180 – *Prosodes hiekei* G.Medv.; 181 – *P. longicornis* Kr.;  
182 – *P. kassansaica* G.Medv.; 183 – *P. minuta* Kr.

Рис. 184-187. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
184 – *Prosodes irinae* Skor.; 185 – *P. laevigata* Baudi; 186 – *P. amica* G.Medv.;  
187 – *P. banghaasi* Rtt.

Рис. 188-195. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
188 – *Prosodes exilis* G.Medv.; 189 – *P. quadricostata* Rtt.; 190 – *P. fallax* Kr.;  
191 – *P. pavlovskii* A.Bog.; 192 – *P. biformis* Sem.; 193 – *P. biformiopaca* Rtt.;  
194 – *P. psammophila* G.Medv.; 195 – *P. sphodroides* Sem.

Рис. 196-199. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
196 – *Prosodes bactriana* Sem.; 197 – *P. bactrianiformis* Rtt.;  
198 – *P. divergens* Rtt.; 199 – *P. convergens* Rtt.

Рис. 200-202. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
200 – *Prosodes bogatshevi* G.Medv.; 201 – *P. undulata* Kr.;  
202 – *P. kyzylkumensis* G.Medv.

Рис. 203-205. Строение эдеагуса.  
203 – *Prosodes staudingeri* Kr.; 204, 205 – *P. karelini* Gebl.  
(203, 204 – сбоку; 205 – снизу).

Рис. 206-209. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
206 – *Prosodes rugosipennis* G.Medv.; 207 – *P. nalepoides* Rtt.;  
208 – *P. kondarensis* Dadabaev; 209 – *P. crassitibia* G.Medv.



Рис. 210-214. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
210 – *Prosodes sogdiana* G.Medv.; 211 – *P. vincens* Rtt.; 212 – *P. reflexicollis*  
Rtt.; 213 – *P. michailovi* G.Medv.; 214 – *P. ovtshinnikovi* G.Medv.

Рис. 215-218. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
215 – *Prosodes fleischeri* Rtt.; 216 – *P. diloides* Kr.; 217 – *P. obliquesulcata* Kr.;  
218 – *P. oblonga* G.Medv.

Рис. 219-222. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
219 – *Prosodes suturidensis* Rtt.; 220 – *P. suturangula* Rtt.;  
221 – *P. brevitarsis* Kr.; 222 – *P. tachtaensis* G.Medv.

Рис. 223-226. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
223 – *Prosodes kuhitangiana* G.Medv.; 224 – *P. oschanini* Sem.;

225 – *P. svetlanae* G.Medv. et Mich.; 226 – *P. baratovi* G.Medv.

Рис. 227-230. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
227 – *Prosodes laticauda* Rtt.; 228 – *P. diversa* Waterh.; 229 – *P. jakesi* Kasz.;  
230 – *P. areolata* Rtt.

Рис. 231-235. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
231 – *Prosodes brevipes* Rtt.; 232 – *P. semenowi* Rtt.; 233 – *P. peloroides* Rtt.;  
234 – *Tagona macrophthalma* F.-W.; 235 – *T. acuminata* F.-W.

Рис. 236-245. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
236 – *Gnaptor spinimanus* Pall.; 237 – *Itagonia bisetosa* G.Medv.;  
238 – *I. mera* G.Medv.; 239 – *I. kabaki* G.Medv.; 240 – *I. gnaptorinoides* Rtt.;  
241 – *I. deplanata* Rein.; 242 – *Gnaptorina potanini* Rtt.; 243 – *G. kozlovi*  
G.Medv.; 244 – *G. miroshnikovi* G.Medv.; 245 – *G. montana* G.Medv.

Рис. 246-250. Строение эдеагуса, вид сбоку.  
246 – *Montagona asperula* Fairm.; 247 – *M. sculpturata* Gebien;  
248 – *Agnaptoria rubripes* Rtt.; 249 – *A. miroshnikovi* G.Medv.;  
250 – *Asidoblaps zamotailovi* G.Medv.



Рис. 251-255. Строение эдеагуса.  
251 – *Asidoblaps potanini* G.Medv.; 252 – *A. miroshnikovi* G.Medv.;  
253 – *Nepalindia alpina* Kasz.; 254, 255 – *Colasia akisoides* Koch  
(251-254 – сбоку, 255 – сверху).

Рис. 256-266. Строение парамер.  
256-258 – *Nalepa cylindracea* Rtt.; 259-261 – *Coelocnemodes aspericollis*  
Fairm.; 262, 263 – *Caenoblaps difformis* Kцmig; 264-266 – *Caenoblaps*  
*baeckmanii* Schuster (256, 259, 262, 264 – сверху; 257, 260, 263, 265 – снизу;  
258, 261, 266 – сбоку).

Рис. 267-276. Строение парамер.  
267-269 – *Dilablaps paradoxa* A.Bog.; 270, 271 – *Dila laevicollis* Gebl.;  
272, 273 – *D. leptoscelis* Rtt.; 274-276 – *Protoblaps kashkarovi* G.Medv.  
(267, 270, 272, 274 – сверху; 268, 275 – снизу; 269, 271, 273, 276 – сбоку).

Рис. 277-291. Строение парамер.  
277, 278 – *Blaps pruinosa* Fald.; 279-281 – *B. marginicollis* Fairm.; 282-284 –  
*B. helopioides* Seidl.; 285 – *B. chinensis* Fald.; 286, 287 – *B. tatsienlua*  
Schuster; 288 – *B. tenuicornis* Gebl.; 289-291 – *B. himalaica* Blair (277, 279,  
282, 285, 286, 288, 289 – сверху; 278, 280, 283, 287, 290 – снизу; 281, 284,  
291 – сбоку).

Рис. 292-307. Строение парамер.  
292, 304 – *B. berezowskii* G.Medv.; 294-256 – *B. lucidula* G.Medv.;  
297-299 – *B. znoikoi* Sem. et A.Bog.; 300-302 – *B. compressipes* Rtt.;  
303, 304 – *B. berezowskii* G.Medv.; 305-307 – *B. felix* Waterh.  
(292, 294, 297, 300, 303, 305 – сверху; 293, 295, 298, 301, 306 – снизу;

296, 299, 302, 304, 307 – сбоку).

Рис. 308-315. Строение парамер.

308, 309 – *Blaps kiritshenkoi* Sem. et A.Bog.; 312, 313 – *B. hiemalis* Sem. et A.Bog.; 314, 315 – *Thaumatoblaps marikovskiji* Kasz. et G.Medv.  
(308, 310, 312, 314 – сверху; 309, 311, 313, 315 – сбоку).

Рис. 316-325. Строение парамер.  
316, 317 – *Remipedella semenovi* G.Medv.; 318-320 – *Prosodes trisulcata*  
Bates; 321-323 – *P. laevicostata* G.Medv.; 324, 325 – *P. kuluana* G.Medv.  
(316, 318, 321, 324 – сверху; 317, 319, 322 – снизу; 320, 323, 325 – сбоку).

Рис. 326-333. Строение парамер.  
326, 327 – *Prosodes kraatzi* Rtt.; 328, 329 – *P. tuxeni* Kasz.;  
330, 331 – *P. klapperichi* Kasz.; 332, 333 – *P. calcarata* Rtt.  
(326, 328, 330, 332 – сверху; 327, 329, 331, 333 – сбоку).



Рис. 334-341. Строение парамер.  
334, 335 – *Prosodes undulatipennis* Gridelli; 336, 337 – *P. higginsi* Kasz.; 338,  
339 – *P. simplicithorax* Gridelli; 340, 341 – *P. haarlovi* Gridelli (334, 336, 338,  
340 – сверху; 335, 337, 339, 341 – сбоку).

Рис. 342-349а. Строение парамер.  
342, 343 – *Prosodes brunnea* Kasz.; 344, 345 – *P. afghanica* Schuster; 346, 347  
– *P. scheibei* Schuster; 348-349 – *P. olegi* G.Medv.; 349а – *P. zoltani* G.Medv.  
(342, 344, 346, 348, 349а – сверху; 343 – снизу; 345, 347, 349 – сбоку).

Рис. 350-361. Строение парамер.  
350-352 – *Prosodes grandicollis* Kr.; 353-355 – *P. bucharica* Rtt.;  
356-358 – *P. dolini* Dadabaev; 359, 360 – *P. lindbergi* Kasz.;  
361 – *P. quadraticollis* Kasz. (350, 353, 356, 359, 361 – сверху;  
351, 354, 357 – снизу; 352, 355, 358, 360 – сбоку).

Рис. 362-369. Строение парамер.  
362-364 – *Prosodes pugmaea* Kr.; 365, 366 – *P. reitteri* Rtt.;  
367-369 – *P. kuhitangiana* G.Medv. (362, 365, 367 – сверху;  
363, 368 – снизу; 364 366, 369 – сбоку).

Рис. 370-380. Строение парамер.  
370-372 – *Prosodes transfuga* Rtt.; 373, 374 – *P. valida* Rtt.;  
375-377 – *P. obtusa* F.; 378-380 – *P. hetschkoi* Rtt. (370, 373, 375, 378 –  
сверху; 372, 376, 379 – снизу; 372, 374, 377, 380 – сбоку).

Рис. 381-390. Строение парамер.  
381-383 – *P. edmundi* Sem.; 384, 385 – *P. deplanata* Ball.;  
386-388 – *P. dilaticollis* Motsch.; 389, 390 – *P. rugulosa rugulosa* Gebl.  
(381, 384, 386, 389 – сверху; 382, 387, 390 – снизу; 383, 385, 388 – сбоку).

Рис. 391-401. Строение парамер.  
391-393 – *Prosodes rugulosa nitidula* Motsch.; 394, 395 – *P. rugulosa*  
*degenerata* Sem.; 396-398 – *P. przewalskii* Sem.; 399-401 – *P. pekinensis*  
Fairm. (391, 394, 396, 399 – сверху; 392, 397, 400 – снизу;  
393, 395, 398, 401 – сбоку).

Рис. 402-409. Строение парамер.  
402, 403 – *Prosodes angustipleuris* Rtt.; 404, 405 – *P. brevicauda* Rtt.;  
406, 407 – *P. sulcicauda* Rtt.; 408, 409 – *P. gracilis* Faust.  
(402, 404, 406, 408 – сверху; 403, 405, 407, 409 – сбоку).



Рис. 410-420. Строение парамер.  
410-412 – *Prosodes sobolevae* G.Medv.; 413-415 – *P. pangazica* G.Medv.;  
416, 417 – *P. kumbeiliana* G.Medv.; 418-420 – *P. rugosicollis* Kr.  
(410, 413, 416, 418 – сверху; 411, 414, 419 – снизу;  
412, 415, 417, 420 – сбоку).

Рис. 421-429. Строение парамер.  
421-423 – *Prosodes zarudnyi* G.Medv.; 424-426 – *P. mucronata* Rtt.;  
427-429 – *P. granulipleuris* G.Medv. (421, 424, 427 – сверху;  
422, 425, 428 – снизу; 423, 426, 429 – сбоку).

Рис. 430-438. Строение папемер.  
430-432 – *Prosodes pecirkana* Rtt.; 433-435 – *P. mogoltavica* G.Medv.;  
436-438 – *P. tshistjakovae* G.Medv. (430, 433, 436 – сверху;  
431, 434, 437 – снизу; 432, 435, 438 – сбоку).

Рис. 439-448. Строение парамер.  
439-441 – *Prosodes ludmilae* G.Medv.; 442, 443 – *P. hiekei* G.Medv.;  
444-446 – *P. parallelocollis* Kr.; 447, 448 – *P. longicornis* Kr.  
(439, 442, 444, 447 – сверху; 440, 445, 448 – снизу;  
441, 443, 446 – сбоку).

Рис. 449-460. Строение парамер.  
449-451 – *Prosodes kassansaica* G.Medv.; 452-454 – *P. fulminans* Rtt.;  
455-457 – *P. blapoides* Rtt.; 458-460 – *P. strigiventris* Rtt.  
(449, 452, 455, 458 – сверху; 450, 453, 456, 459 – снизу;  
451, 454, 457, 460 – сбоку).

Рис. 461-472. Строение парамер.  
461-463 – *Prosodes galinae* G.Medv.; 464-466 – *P. angulicollis* Kr.;  
467-469 – *P. phylacoides* F.-W.; 470-472 – *P. regeli* Sem.  
(461, 464, 467, 470 – сверху; 462, 465, 468, 471 – снизу;

463, 466, 469, 472 – сбоку).

Рис. 473-481. Строение папемер.  
473-475 – *Prosodes minuta* Кр.; 476-478 – *P. solskyi* Faust; 479-481 – *P. irinae*

Скор. (473, 476, 479 – сверху; 474, 477, 480 – снизу, 475, 478, 481 – сбоку).

Рис. 482-487. Строение парамер.  
482-484 – *Prosodes dentimana* Rtt.; 485-487 – *P. angustata* Zoubk. (482, 485 –



сверху; 483, 486 – снизу; 484-487 – сбоку).

Рис. 488-496. Строение пармер.  
488-490 – *Prosodes laevigata* Vaud.; 491-493 – *P. tajanae* A. Vog.;  
494-496 – *P. banghaasi* Rtt. (488, 491, 494 – сверху; 489, 402, 495 – снизу;  
490, 493, 496 – сбоку).

Рис. 497-508. Строение парамер.  
497-499 – *Prosodes jakowlewi* Sem.; 500-502 – *P. cribrella* Baudi;  
503-505 – *P. exilis* G.Medv.; 506-508 – *P. parthenica* G.Medv. (497, 500, 503,

506 – сверху; 498, 501, 504, 507 – снизу; 499, 502, 505, 508 – сбоку).

Рис. 509-514. Строение парамер.  
509-511 – *Prosodes quadricostata* Rtt.; 512-514 – *P. fallax* Kt.  
(509, 512 – сверху; 510, 513 – снизу; 516, 514 – сбоку).

Рис. 515-522. Строение парамер.  
515-517 – *Prosodes aciculata* Rtt.; 518, 519 – *P. pseudaciculata* Rtt.;  
520-522 – *P. pavlovskii* A.Вог. (515, 520 – сверху; 516, 518, 521 – снизу;

517, 519, 522 – сбоку).

Рис. 523-530. Строение памер.  
523-525 – *Prosodes biformis* Sem.; 526-528 – *P. biformioraca biformioraca*  
Rtt.; 529, 530 – *P. biformioraca occidentalis* G.Medv. (523, 526, 529 – сверху;

524, 527 – снизу; 525, 528, 530 – сбоку).

Рис. 531-537. Строение парамер.

531 – *Prosodes biformioraca saganiana* G.Medv.; 532-534 – *P. kunduzensis*  
Kasz.; 535-537 – *P. lopatini* A.Vog. (531, 532, 535 -сверху; 533, 536 – снизу;

534, 537 – сбоку).

Рис. 538-546. Строение парамер.  
538-540 – *Prosodes psammophila* G.Medv.; 541-543 – *P. stackelbergi* G.Medv.;  
544-546 – *P. sphodroides* Sem. (538, 541, 544 – сверху; 539, 542, 545 – снизу;  
540, 543, 546 – сбоку).

Рис. 547-556. Строение парамер.  
547-549 – *Prosodes gymnandra* Sem.; 550, 551 – *P. elateroides* Sem.;  
552, 553 – *P. bactriana* Sem.; 554-556 – *P. bactriniformis* Rtt.  
(547, 550, 552, 554 – сверху; 549, 551, 553, 556 – сбоку).



Рис. 557-559. Строение парамер *Prosodes convergens* Rtt.  
(557 – сверху; 558 – снизу; 559 – сбоку).

Рис. 560-567. Строение парамер.  
560, 561 – *P. divergens* Rtt.; 562-564 – *P. singularis* Rtt.;  
565-567 – *P. bogatshevi* G.Medv.  
(560, 562, 565 – сверху; 563, 566 – снизу; 561, 564, 567 – сбоку).

Рис. 568-576. Строение парамер.  
568-570 – *Prosodes nuratensis* Sem.; 571-573 – *P. foveicollis* Sem.;  
574-576 – *P. fausti* Sem. (568, 571, 574 – сверху; 569, 572, 575 – снизу;  
570, 573, 576 – сбоку).

Рис. 577-585. Строение парамер.  
577-579 – *Prosodes undulata* Kr.; 580-582 – *P. kuzylkumensis* G.Medv.;  
583-585 – *P. turkestanica* Sem. (577, 680, 583 – сверху; 578, 581, 584 – снизу;  
579, 582, 585 – сбоку).

Рис. 586-594. Строение парамер.  
586-588 – *Prosodes karatavica* Skor.; 589-591 – *P. baerii* F.-W.;  
592-594 – *P. staudingeri* Rtt. (686, 589, 592 – сверху; 587, 590, 593 – снизу;  
588, 591, 594 – сбоку).

Рис. 595-601. Строение парамер.  
595 – *Prosodes karelini* Gebl.; 596-598 – *P. kataevi* G.Medv.;  
599-601 – *P. spectabilis* Rtt. (595, 596, 599 – сверху; 597, 600 – снизу;

598, 601 – сбоку).

Рис.602-607. Строение пармер.  
602-604 – *Prosodes arnoldii* G.Medv.; 605-607 – *P. catenulata* Kt.  
(602, 605 – сверху; 603, 606 – снизу; 604, 607 – сбоку).

Рис.608-613. Строение парамер.  
608-610 – *Prosodes novemcostata* Sem.; 611-613 – *P. costifera* Kr.  
(608, 611 -сверху; 609, 612 – снизу; 610, 613 – сбоку).



Рис. 614-619. Строение памер.  
614-616 – *Prosodes rugicostata* Rtt.; 617-619 – *P. rugosipennis* G.Medv.  
(614, 617 -сверху; 615, 618 – снизу; 616, 619 – сбоку).

Рис. 620-625. Строение парамер.  
620-622 – *Prosodes nalepoides* Rtt.; 623-625 – *P. grobczewskii* Sem.  
(620, 623 – сверху; 621, 624 – снизу; 622, 625 – сбоку).

Рис. 626-631. Строение парамер.  
626-628 – *Prosodes opaca* A.Wog.; 629-631 – *P. belousovi* G.Medv.  
(626, 629 – сверху; 627, 630 – снизу; 628, 631 – сбоку).

Рис. 632-639. Строение парамер.  
632-634 – *Prosodes dushenkovi* G.Medv.; 635, 636 – *P. korotyaevi* G.Medv.;  
637-639 – *P. kondarensis* Dadabaev, f. typica (632, 635, 637 – сверху;  
633, 638 – снизу; 634, 636, 639 – сбоку).

Рис. 640-646. Строение парамер.  
640, 641 – *Prosodes kondarensis* f. *varsobiensis* G.Medv.;  
642, 643 – *P. tshikatunovi* Dadabaev; 644-646 – *P. subpilosa* G.Medv.  
(640, 642, 644 – сверху; 641, 645 – снизу; 643, 646 – сбоку).

Рис. 647-652. Строение парамер.  
647-649 – *P. hissarica hissarica* G.Medv.; 650-652 – *P. hissarica inopinata*  
G.Medv. (647, 650 – сверху; 648, 651 – снизу; 649, 652 – сбоку).

Рис. 653-661. Строение папемер.  
653-655 – *Prosodes crassitibia* G.Medv.; 656-658 – *P. glasunowi* Sem.;  
659-661 – *P. sogdiana* G.Medv. (653, 656, 659 – сверху;  
654, 657, 660 – снизу; 655, 658, 661 – сбоку).

Рис. 662-670. Строение парамер.  
662-664 – *Prosodes vincens* Rtt.; 665-667 – *P. reflexicollis* Rtt.;  
668-670 – *P. ypsilon* Rtt. (662, 665, 658 – сверху; 663, 666, 669 – снизу;  
664, 667, 670 – сбоку).



Рис. 671-676. Строение парамер.  
671-673 – *Prosodes kryzhanovskii* G.Medv.; 674-676 – *P. michailovi* G.Medv.  
(671, 674 – сверху; 672, 675 – снизу; 673, 676 – сбоку).

Рис. 677-685. Строение парамер.  
677-679 – *Prosodes ovshinnikovi* G.Medv.; 680-682 – *P. altimontana* G.Medv.;  
683-685 – *P. amathia* Rtt. (677, 680, 683 – сверху; 678, 681, 684 – снизу;  
679, 682, 685 – сбоку).

Рис. 686-691. Строение памер.  
686-688 – *Prosodes fleischeri* Rtt.; 689-691 – *P. diloides* Kr.

(686, 689 – сверху; 687, 690 – снизу; 688, 691 – сбоку).

Рис. 692-697. Строение парамер.  
692-694 – *Prosodes ballionis* Kr.; 695-697 – *P. obliquesulcata* Kr.

(692, 695 – сверху; 693, 696 – снизу; 694, 697 – сбоку).

Рис. 698-703. Строение парамер.  
698-670 – *Prosodes oblonga* G.Medv.; 701-703 – *P. rectilineata* A.Bog.

(698, 701 – сверху; 699, 702 – снизу; 700, 703 – сбоку).

Рис. 704-709. Строение парамер.  
704-706 – *Prosodes suturidens* Rtt.; 707-709 – *P. suturangula* Rtt.

(704, 707 – сверху; 705, 708 – снизу; 706, 709 – сбоку).

Рис. 710-715. Строение папемер.  
710-712 – *Prosodes brevitarsis* Кр.; 713-715 – *P. heydeni* Кр.

(710, 713 – сверху; 711, 714 – снизу; 712, 715 – сбоку).

Рис. 716-721. Строение парамер.

716-718 – *Prosodes monticola* G.Medv.; 719-721 – *P. chodzhaksaris* Skop.



(716, 719 – сверху; 717, 720 – снизу; 718, 721 – сбоку).

Рис. 722-727. Строение памер.  
722-724 – *Prosodes tudaensis* G.Medv.; 725-727 – *P. tachtaensis tachtaensis*

G.Medv. (722, 725 – сверху; 723, 726 – снизу; 724, 723 – сбоку).

Рис. 728-732. Строение парамер.

728, 729 – *Prosodes tachtaensis umnovi* G.Medv.; 730-732 – *P. vereshtshaginae*

G.Medv. (728, 730 – сверху; 731 – снизу; 729, 732 – сбоку).

Рис. 733-738. Строение парамер.  
733-735 – *Prosodes striata* Rtt.; 736-738 – *P. kuhistanica* G.Medv.  
(733, 736 – сверху; 734, 737 – снизу; 735, 738 – сбоку).

Рис. 739-744. Строение парамер.  
739-741 – *Prosodes pseudalaiensis* Skor.; 742-744 – *P. vashgirda* G.Medv.  
(739, 742 – сверху; 740, 743 – снизу; 741, 744 – сбоку).

Рис. 745-753. Строение парамер.  
745-747 – *Prosodes janushevi* G.Medv.; 748-750 – *P. oschanini* Sem.;  
751-753 – *P. merkli* G.Medv. (745, 748, 751 – сверху; 746, 749, 752 – снизу;  
747, 750, 753 – сбоку).

Рис. 754-759. Строение парамер.  
754-756 – *Prosodes svetlanae* G.Medv. et Mich.; 757-759 – *P. alaiensis*  
*alaiensis* Кг. (754, 757 – сверху; 755, 758 – снизу; 756, 759 – сбоку).

Рис. 760-764. Строение папемер.  
760, 761 – *Prosodes alaiensis transmontana* G.Medv.;  
762-764 – *P. jordanus* Rtt. (760, 762 – сверху; 763 – снизу; 761, 764 – сбоку).

Рис. 765-770. Строение парамер.  
765-767 – *Prosodes praelonga* Rtt.; 768-770 – *P. baratovi* G.Medv.  
(765, 768 – сверху; 766, 769 – снизу; 767, 770 – сбоку).



Рис. 771-775. Строение па́рамер.  
771, 772 – *Prosodes pubistriata* Rtt.; 773-775 – *P. latitibia* Kasz.  
(771, 773 – сверху; 774 – снизу, 772, 775 – сбоку).

Рис. 776-781. Строение парамер.  
776-778 – *Prosodes kaszabi* G.Medv.; 779-781 – *P. jakesi* Kasz.  
(776, 779 – сверху; 777, 780 – снизу; 778, 781 – сбоку).

Рис. 782-787. Строение памер.  
782-784 – *Prosodes laticauda* Rtt.; 785-787 – *P. diversa* Waterh.

(782, 785 -сверху; 783, 786 – снизу; 784, 787 – сбоку).

Рис. 788-795. Строение парамер.  
788-790 – *Prosodes areolata* Rtt.; 791-793 – *P. trifossa* Rtt.;  
794, 795 – *P. brevipes* Rtt. (788, 791, 794 – сверху; 789, 792, 795 – снизу;  
790, 793 – сбоку).

Рис. 796-803. Строение папемер.  
796 – *Prosodes semenowi semenowi* Rtt.; 797 – *P. semenowi sexualis* Kasz.;  
798-800 – *P. semenowi darvazica* G.Medv.; 801-803 – *P. semenowi vachshiana*  
G.Medv. (796, 797, 798, 801 – сверху; 789, 792 – снизу; 803, 806 – сбоку).

Рис. 804-809. Строение парамер.  
804-806 – *Prosodes prosternalis* Rtt.; 807-809 – *P. peloroides* Rtt.  
(804, 807 – сверху; 805, 808 – снизу; 806, 809 – сбоку).

Рис. 810-816. Строение парамер.  
810 – *Tagona acuminata* F.-W.; 811 – *T. macrophthalma* F.-W.;  
812-814 – *Gnaptor spinimanus* Pall.; 815, 816 – *G. prolixus* Fairm.  
(810-812, 815 – сверху; 813 – снизу; 814, 816 – сбоку).

Рис. 817-832. Строение парамер.  
817 – *Tagonoides delavayi* Fairm.; 818 – *T. ampliata* Fairm.;  
819, 820 – *T. zamotailovi* G.Medv.; 821 – *Blaptogonia costulata* Fairm.;  
822 – *B. subcarinata* Blair; 823 – *B. zurstrasseni* Kasz.;  
824 – *Itagonia bisetosa* G.Medv.; 825, 826 – *I. trisetosa* G.Medv.;  
827 – *I. mera* G.Medv.; 828 – *I. elegans* G.Medv.; 829, 830 – *I. lopatini*  
*lopatini* G.Medv.; 831, 832 – *I. lopatini turkestanica* G.Medv.  
(817-819, 821-825, 827-829, 831 – сверху; 820, 826, 830, 832 – сбоку).



Рис. 833-843. Строение парамер.  
833 – *Itagonia kabaki* G.Medv.; 834 – *I. gnaptorinoides* Rtt.;  
835 – *I. semenowi* Rtt.; 836 – *I. szetschwana* Schuster;  
837 – *I. deplanata* Rein.; 838 – *Gnaptorina potanini* Rtt.;  
839 – *G. cordicollis* G.Medv.; 840 – *G. montana* G.Medv.;  
841, 842 – *G. media* G.Medv.; 843 – *G. kozlovi* G.Medv.  
(833-841, 843 – сверху; 842 – сбоку).

Рис. 844-857. Строение парамер.  
844 – *Gnaptorina miroshnikovi* G.Medv.; 845 – *G. kashkarovi* G.Medv.;  
846, 847 – *G. rugosipennis* G.Medv.; 848, 849 – *G. tishkovi* G.Medv.;  
850, 851 – *G. cylindricollis* Rtt.; 852, 853 – *G. felicitana* Rtt.;  
854 – *G. proxima* Rtt.; 855 – *Montagona asperula* Fairm.;  
856 – *M. sculpturata* Gebien; 857 – *Pseudognaptorina nepalica* Kasz.  
(844-846, 848, 850, 852, 854-857 – сверху; 847, 851, 853 – сбоку;

849 – снизу).

Рис. 858-865. Строение парамер.  
858, 859 – *Sintagona miranda* G.Medv.; 860 – *Agnaptoria rubripes* Rtt.;  
861, 862 – *A. zamotailovi* G.Medv.; 863 – *A. miroshnikovi* G.Medv.;  
864 – *A. shamaevi* G.Medv.; 865 – *Asidoblaps zamotailovi* G.Medv.  
(858, 860, 861, 863-865 – сверху; 859, 862 – сбоку).

Рис. 866-873. Строение парамер.  
866 – *Asidoblaps potanini* G.Medv.; 867 – *A. miroshnikovi* G.Medv.;  
868 – *A. sinensis* G.Medv.; 869 – *A. berezowskii* G.Medv.;  
870 – *Nepalindia nepalica* Kasz.; 871 – *N. alpina* Kasz.;  
872 – *N. dreuxi* Pierre; 873 – *Colasia akisodes* Koch.

Рис. 874-876. Эдегус и семяизвергательный канал.  
874 – *Blaps lucidula* G.Medv.; 875 – *Prosodes suturidens* Rtt.;  
876 – *Asidoblaps* sp. (Вьетнам).

Рис. 877-882. Гастральная спикула.  
877 – *Nalepa cylindracea* Rtt.; 878 – *Caenoblaps baeckmanni* Schuster;  
879 – *Dila laevicollis* Gebl.; 880 – *Protoblaps kashkarovi* G.Medv.;  
881 – *Blaps pruinosa* Fald.; 882 – *B. helopioides* Seidl.

Рис.883-887. Гастральная спикула.  
883 – *Blaps chinensis* Fald.; 884 – *B. tatsienhua* Schuster;  
885 – *B. himalaica* Blair; 886 – *B. socia* Seidl.; 887 – *B. lucidula* G.Medv.

Рис. 888-891. Гастральная спикула.  
888 – *Blaps znoikoi* Sem. et A.Bog.; 889 – *B. compressipes* Rtt.;  
890 – *B. felix* Waterh.; 891 – *B. kiritshenkoi* Sem. et A.Bog.



Рис. 892-895. Гастральная спикула.  
892 – *Prosodes trisulcata* Bates; 893 – *P. laevicostata* G.Medv.;  
894 – *P. kuluana* G.Medv.; 895 – *P. simplicithorax* Gridelli.

Рис. 896-899. Гастральная спикула.  
896, 897 – *Prosodes calcarata* Rtt. (896 – снизу; 897 – сбоку);  
898 – *P. afghanica* Schuster; 899 – *P. scheibei* Schuster.

Рис. 900-904. Гастральная спикула.  
900 – *Prosodes zoltani* G.Medv.; 901 – *P. bucharica* Rtt.; 902 – *P. dolini*  
Dadabaev; 903 – *P. lindbergi* Kasz.; 904 – *P. kuhitangiana* G.Medv.

Рис. 905-908. Гастральная спикула.  
905, 906 – *Prosodes transfuga* Rtt. (905 – снизу; 906 – сбоку);  
907 – *P. obtusa* F.; 908 – *P. edmundi* Sem.

Рис. 909-912. Гастральная спикола.  
909 – *Prosodes deplanata* Ball.; 910 – *P. rugulosa* Gebl.;  
911 – *P. przewalskii* Sem.; 912 – *P. brevicauda* Rtt.

Рис. 913-916. Гастральная спикула.  
913 – *Prosodes gracilis* Faust; 914 – *P. rugosicollis* Kr.;  
915 – *P. zarudnyi* G.Medv.; 916 – *P. mucronata* Rtt.

Рис. 917-921. Гастральная спикула.  
917, 918 – *Prosodes pecirkana* Rtt. (917 – снизу; 918 – сбоку);  
919 – *P. ludmilae* G.Medv.; 920 – *P. hiekei* G.Medv.; 921 – *P. parallelcollis* Kr.

Рис. 922-926. Гастральная спикула.  
922 – *Prosodes blapoides* Rtt.; 923 – *P. strigivenris* Rtt.;  
924 – *P. angulicollis* Kr.; 925 – *P. phylacoides* F.-W.; 926 – *P. minuta* Kr.



Рис. 927-931. Гастральная спикула.  
927 – *Prosodes irinae* Skop.; 928 – *P. dentimana* Rtt.;  
929 – *P. angustata* Zoubk.; 930 – *P. laevigata* Baudi; 931 – *P. tatjanae* A.Bog.

Рис. 932-936. Гастральная спикула.  
932 – *Prosodes banghaasi* Rtt.; 933 – *P. jakowlewi* Sem.;  
934 – *P. quadricostata* Rtt.; 935 – *P. fallax* Kr.; 936 – *P. aciculata* Rtt.

Рис 937-941. Гастральная спикула.  
937 – *Prosodes biformis* Sem.; 938 – *P. biformioraca occidentalis* G.Medv.;  
939 – *P. lopatini* A.Bog.; 940 – *P. psammophila* G.Medv.

Рис. 942-946. Гастральная спикула.  
942 – *Prosodes fausti* Sem.; 943 – *P. turkestanica* Sem.;  
944, 945 – *P. staudingeri* Kr. (944 – снизу; 945 – сбоку);  
946 – *P. spectabilis* Rtt.

Рис. 947-950. Гастральная спикула.  
947 – *Prosodes novemcostata* Sem.; 948 – *P. nalepoides* Rtt.;  
949 – *P. altimontana* G.Medv.; 950 – *P. fleischeri* Rtt.

Рис. 951-957. Гастральная спикула.  
951 – *Prosodes ballionis* Kr.; 952 – *P. obliquesulcata* Kr.;  
953 – *P. brevitarsis* Kr.; 954, 955 – *P. monticola* G.Medv. (954 – снизу;  
955 – сбоку); 956 – *P. vereshthaginae* G.Medv.; 957 – *P. chodzhaksaris* Skop.

Рис. 958-965. Гастральная спикула.  
958 – *Prosodes striata* Rtt.; 959 – *P. kuhistanica* G.Medv.;  
960 – *P. pseudaciculata* Rtt.; 961 – *P.vashgirda* G.Medv.;  
962 – *P. merkli* G.Medv.; 963 – *P. oschanini* Sem.;  
964 – *P. svetlanae* G.Medv. et Mich.; 965 – *P. alaiensis* Kr.

Рис. 966-970. Гастральная спикула.  
966 – *Prosodes laticauda* Rtt.; 967 – *P. diversa* Waterh.; 968 – *P. trifossa* Rtt.;  
969 – *P. brevipes* Rtt.



Рис. 971-977. Гастральная спикула.  
971 – *Tagona macrophthalma* F.-W.; 972 – *T. acuminata* F.-W.;  
973 – *Gnaptor spinimanus* Pall.; 974 – *G. prolixus* Fairm.; 975 – *Tagonoides  
ampliata* Fairm.; 976 – *Itagonia kabaki* G.Medv.; 977 – *I. mera* G.Medv.

Рис. 978-985. Гастральная спикула.  
978 – *Itagonia bisetosa* G.Medv.; 979 – *I. szetschwana* Schuster;  
980 – *I. deplanata* Rein.; 981 – *Gnaptorina potanini* Rtt.;  
982 – *G. miroshnikovi* G.Medv.; 983 – *Montagona asperula* Fairm.;  
984 – *M. sculpturata* Gebien; 985 – *Sintagona miranda* G.Medv.

Рис. 986-990. Гастральная спикула.  
986 – *Agnaptoria miroshnikovi* G.Medv.; 987 – *Asidoblaps zamotailovi*  
G.Medv.; 988 – *A. miroshnikovi* G.Medv.; 989 – *Nepalindia alpina* Kasz.;  
990 – *Colasia akisoides* Koch.

Рис. 991-997. Яйцеклад.  
991-993 – *Nalepa cylindracea* Rtt.; 994, 995 – *Coelocnemodes aspericollis*  
Fairm.; 996, 997 – *Caenoblaps difformis* Купиг (991, 994, 996 – сверху;  
992 – снизу; 993, 995, 997 – сбоку).

Рис. 998-1003. Яйцеклад.  
998, 999 – *Dilablaps paradoxa* A. Bog.; 1000, 1001 – *Dila laevicollis* Gebl.;  
1002 – *Protoblaps kashkarovi* G. Medv.; 1003 – *Blaps pruinosa* Fald.  
(998, 1000, 1002 – сверху; 999, 1001, 1003 – сбоку).

Рис. 1004-1009. Яйцеклад.  
1004, 1005 – *Blaps taitienlua* Schuster; 1006, 1007 – *B. mortisaga* L.;  
1008 – *B. hiemalis* Sem. et A. Bog.; 1009 – *B. kiritshenkoi* Sem. et A. Bog.  
(1004, 1006, 1008, 1009 – сверху; 1005, 1007 – сбоку).

Рис. 1010-1016. Яйцеклад.  
1010 – *Remipedella semenovi* G.Medv.; 1011, 1012 – *Prosodes trisulcata* Bates;  
1013, 1014 – *P. calcarata* Rtt.; 1015, 1016 – *P. lindbergi* Kasz.  
(1010 – снизу; 1011,1013, 1015 – сверху; 1012, 1014 – сбоку).

Рис. 1017-1022. Яйцеклад.  
1017, 1018 – *Prosodes dolini* Dadabaev; 1019, 1020 – *P. dilaticollis* Motsch.;  
1021, 1022 – *P. transfuga* Rtt. (1017, 1019, 1021 – сверху;  
1018, 1020, 1022 – сбоку).



Рис. 1023-1028. Яйцеклад.  
1023, 1024 – *Prosodes obtusa* Fabr.; 1025, 1026 – *P. rugulosa* Gebl.;  
1027, 1028 – *P. pekinensis* Fairm. (1023, 1025, 1027 – сверху,  
1024, 1026, 1028 – сбоку).

Рис. 1029-1034. Яйцеклад.  
1029, 1030 – *Prosodes sulcicauda* Rtt.; 1031, 1032 – *P. zarudnyi* G.Medv.;  
1033, 1034 – *P. mucronata* Rtt. (1029, 1031, 1033 – сверху;  
1030, 1032, 1034 – сбоку).

Рис. 1035-1039. Яйцеклад.  
1035, 1036 – *P. phylacoides* F.-W.; 1037-1039 – *P. minuta* Kr.  
(1035, 1037 – сверху; 1036, 1038, 1039 – сбоку).

Рис. 1040-1045. Яйцеклад.  
1040, 1041 – *Prosodes irinae* Skor.; 1042, 1043 – *P. angustata* Zoubk.;  
1044, 1045 – *P. laevigata* Baudi (1040, 1042, 1044 – сверху;  
1041, 1043, 1045 – сбоку).

Рис. 1046-1051. Яйцеклад.  
1046, 1047 – *Prosodes emeri* Sum.; 1048, 1049 – *P. exilis* G.Medv.;  
1050, 1051 – *P. pseudaciculata* Rtt. (1046, 1048, 1050 – сверху;  
1047, 1049, 1051 – сбоку).

Рис. 1052-1058. Яйцеклад.  
1052, 1053 – *Prosodes biformiorasa* Rtt.; 1054, 1055 – *P. biformis* Sem.;  
1056, 1057 – *P. bactriana* Sem.; 1058 – *P. triangulipes* Rtt.  
(1052, 1054, 1056 – сверху; 1053, 1055, 1057, 1058 – сбоку).

Рис. 1059-1063. Яйцеклад.  
1059, 1060 – *Prosodes foveicollis* Sem.; 1061-1063 – *P. karelini* Gebl.  
(1059, 1061 – сверху; 1060, 1063 – сбоку; 1062 – снизу).

Рис. 1064-1969. Яйцеклад.  
1064, 1065 – *Prosodes costifera* Кт.; 1066, 1067 – *P. danijarovi* G.Medv.;  
1068, 1069 – *P. rectilineata* A.Vog. (1064, 1066, 1068 – сверху; 1065 – снизу;  
1067; 1069 – сбоку).



Рис. 1070-1073, Яйцеклад.  
1070, 1071 – *Prosodes suturidens* Rtt.; 1072, 1073 – *P. brevitarsis* Кг.  
(1070, 1072 – снизу; 1071, 1073 – сбоку).

Рис. 1074-1079. Яйцеклад.  
1074, 1075 – *Prosodes tudaensis* G.Medv.; 1076, 1077 – *P. striata* Rtt.;  
1078, 1079 – *P. oschanini* Sem. (1074, 1076, 1078 – сверху;  
1075, 1077, 1079 – сбоку).

Рис. 1080-1085. Яйцеклад.  
1080, 1081 – *Prosodes baratovi* G.Medv.; 1082, 1083 – *P. laticauda* Rtt.;  
1084, 1085 – *P. jakesi* Kasz. (1080, 1082, 1084 – сверху;  
1081, 1083, 1085 – сбоку).

Рис. 1086-1091. Яйцеклад.  
1086, 1087 – *Prosodes areolata* Rtt.; 1088, 1089 – *P. brevipes* Rtt.;  
1090, 1091 – *P. semenowi* Rtt. (1086, 1088, 1090 – сверху;  
1087, 1089, 1091 – сбоку).

Рис. 1092-1098. Яйцеклад.  
1092 – *Tagona macrophthalma* F.-W.; 1093-1095 – *T. acuminata* F.-W.;  
1096-1098 – *Gnaptor spinimanus* Pall. (1092, 1093, 1096 – сверху;  
1094, 1097 – снизу; 1095, 1098 – сбоку).

Рис. 1099-1104. Яйцеклад.  
1099, 1100 – *Gnaptor prolixus* Fairm.; 1101-1103 – *Itagonia bisetosa* G.Medv.;  
1104 – *I. lopatini* G.Medv. (1099, 1102, 1104 –снизу; 1100, 1103 – сбоку;  
1101 – сверху).

Рис. 1105-1112. Яйцеклад.  
1105-1107 – *Itagonia gnaptorinoides* Rtt.; 1108 – *I. deplanata* Rein.;  
1109, 1110 – *Gnaptorina potanini* Rtt.;  
1111, 1112 – *Montagona sculpturata* Gebien.

(1105, 1111 – сверху; 1106, 1108, 1109, 1112 – снизу; 1107, 1110 – сбоку).

Рис. 1113-1119. Яйцеклад.

1113 – *Montagona sculpturata* Gebien; 1114, 1115 – *Agnaptoria rubripes* Rtt.;  
1116, 1117 – *A. miroshnikovi* G.Medv.; 1118, 1119 – *A. shamaevi* G.Medv.



(1113, 1115, 1117, 1119 – сбоку; 1114, 1116 – снизу; 1118 – сверху).

Рис. 1120-1127. Яйцеклад.  
1120-1122 – *Asidoblaps sinensis* G.Medv.;  
1123-1125 – *Nepalindia alpina* Kasz.; 1126, 1127 – *Colasia akisoides* Koch.  
(1120, 1123 – сверху; 1121, 1124, 1126 – снизу; 1122, 1125, 1127 – сбоку).

Рис. 1128-1133. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1128 – *Nalepa cylindracea* Rtt.; 1129 – *Coelocnemes aspericollis* Fairm.;  
1130 – *Caenoblaps baeckmanni* Schuster; 1131 – *Dila laevicollis* Gebl.;  
1132 – *Protoblaps kashkarovi* G.Medv.; 1133 – *Blaps titanus* M̄in.

Рис. 1134-1139. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1134 – *Blaps mortisaga* L.; 1135 – *B. scutellata* F.-W.;  
1136 – *B. tenuicornis* Gebl.; 1137 – *B. kiritshenkoi* Sem. et A.Bog.;  
1138 – *B. jakovlevi* Sem. et A.Bog.; 1139 – *B. hiemalis* Sem. et A.Bog.

Рис. 1140-1145. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1140 – *Remipedella semenovi* G.Medv.; 1141 – *Prosodes undulatipennis*  
Gridelli; 1142 – *P. lindbergi* Kasz.; 1143 – *P. transfuga* Rtt.; 1144 – *P. obtusa* F.;  
1145 – *P. hetschkoi* Rtt.

Рис. 1146-1150. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1146 – *Prosodes deplanata* Ball.; 1147 – *P. rugulosa* Gebl.;  
1148 – *P. mucronata* Rtt.; 1149 – *P. pecirkana* Rtt.; 1150 – *P. angulicollis* Kr.

Рис. 1151-1156. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1151 – *Prosodes phylacoides* F.-W.; 1152 – *P. minuta* Kr.;  
1153 – *P. solskyi* Faust; 1154 – *P. angustata* Zoubk.;  
1155 – *P. laevigata* Baudi; 1156 – *P. jakowlewi* Sem.

Рис. 1157-1162. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1157 – *Prosodes cribrella* Baudi; 1158 – *P. aciculata* Rtt.;  
1159 – *P. biformis* Sem.; 1160 – *P. biformiopaca* Rtt.;  
1161 – *P. sphodroides* Sem.; 1162 – *P. bactriana* Sem.

Рис. 1163-1167. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1163 – *Prosodes convergens* Rtt.; 1164 – *P. turkestanica* Sem.;  
1165 – *P. karelini* Gebl.; 1166 – *P. costifera* Kr.;



1167 – *P. danijarovi* G.Medv.

Рис. 1168-1172. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1168 – *Prosodes oblonga* G.Medv.; 1169 – *P. suturidens* Rtt.;  
1170 – *P. brevitarsis* Kr.; 1171 – *P. heydeni* Kr.;  
1172 – *P. vereshthaginae* G.Medv.

Рис. 1173-1178. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1173 – *Prosodes striata* Rtt.; 1174 – *P. vashgirda* G.Medv.;  
1175 – *P. oschanini* Sem.; 1176 – *P. alaiensis* Kr.;

1177 – *P. baratovi* G.Medv.; 1178 – *P. laticauda* Rtt.

Рис. 1179-1185. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1179 – *Prosodes diversa* Waterh.; 1180 – *P. jakesi* Kasz.;  
1181 – *P. areolata* Rtt.; 1182 – *P. semenowi* Rtt.;  
1183 – *Gnaptor spinimanus* Pall.; 1184 – *G. prolixus* Fairm.;  
1185 – *Tagona macrophthalma* F.-W.

Рис. 1186-1191. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1186 – *Itagonia bisetosa* G.Medv.; 1187 – *I. gnaptorinoides* Rtt.;  
1188 – *I. semenowi* Rtt.; 1189 – *I. deplanata* Rein.;  
1190 – *Gnaptorina potanini* Rtt.; 1191 – *Montagona sculpturata* Gebien.

Рис. 1192-1198. VIII стернит брюшка самки и вентральная спикула.  
1192 – *Agnaptoria rubripes* Rtt.; 1193 – *A. zamotailovi* G.Medv.;  
1194 – *A. miroshnikovi* G.Medv.; 1195 – *Asidoblaps sinensis* G.Medv.;  
1196 – *A. berezowskii* G.Medv.; 1197 – *Nepalindia alpina* Kasz.;  
1198 – *Colasia akisoides* Koch.

Рис. 1199-1200. Половые пути самки.  
1199 – *Nalepa cylindracea* Rtt.; 1200 – *Dila laevicollis* Gebl.

Рис. 1201-1202. Половые пути самки.  
1201 – *Blaps faustii* Seidl.; 1202 – *B. titanus* Мйп.

Рис. 1203-1204. Половые пути самки.  
1203 – *Blaps pruinosa* Fald.; 1204 – *B. tatsienlua* Schuster.



Рис. 1205-1206. Половые пути самки.  
1205 – *Blaps japonensis* Mars.; 1206 – *B. crassicornis* Fairm.

Рис. 1207-1208. Половые пути самки.  
1207 – *Blaps chinensis* Fald.; 1208 – *B. helopioides* Seidl.

Рис. 1209-1210. Половые пути самки.  
1209 – *Blaps znoikoi* Sem. et A.Bog.; 1210 – *B. tenuicornis* Gebl.

Рис. 1211-1212. Половые пути самки.  
1211 – *Blaps allardiana* Rtt.; 1212 – *B. kiritshenkoi* Sem. et A.Bog.

Рис. 1213-1215. Половые пути самки.  
1213 – *Blaps jakovlevi* Sem. et A. Bog.; 1214 – *B. mortisaga* L.;  
1215 – *B. elliptica* Seidl.

Рис. 1216-1217. Половые пути самки.  
1216 – *Blaps clotzeri* F.-W.; 1217 – *B. oblonga* Kr.

Рис. 1218-1219. Половые пути самки.  
1218 – *Blaps lethifera* Marsh.; 1219 – *B. femoralis femoralis* F.-W.

Рис. 1220-1221. Половые пути самки.  
1220 – *Blaps scutellata* F.-W.; 1221 – *B. deplanata* Мйп.



Рис. 1222-1224. Половые пути самки.  
1222 – *Blaps parvicollis* Zoubk.; 1223 – *B. hiemalis* Sem. et A. Bog.  
(рисунок железы уменьшен – 0.57); 1224 – *B. seriata* F.-W.

Рис. 1225-1226. Половые пути самки.  
1225 – *Blaps kashgarensis gobiensis* Friv.; 1226 – *B. felix* Waterh.

Рис. 1227-1228. Половые пути самки.  
1227 – *Prosodes trisulcata* Bates; 1228 – *P. laevicostata* G.Medv.

Рис. 1229-1230. Половые пути самки.  
1229 – *Prosodes kraatzi* Rtt.; 1230 – *P. kabakovi* G.Medv.

Рис. 1231-1232. Половые пути самки.  
1231 – *Prosodes undulatipennis* Gridelli; 1232 – *P. haarlovi* Gridelli.

Рис. 1233-1234. Половые пути самки.  
1233 – *Prosodes brunnea* Kasz.; 1234 – *P. afghanica* Schuster.

Рис. 1235-1236. Половые пути самки.  
1235 – *Prosodes higginsi* Kasz.; 1236 – *P. olegi* G.Medv.

Рис. 1237-1238. Половые пути самки.  
1237 – *Prosodes kabulensis* G.Medv.; 1238 – *P. grandicollis* Кт.



Рис. 1239-1240. Половые пути самки.  
1239 – *Prosodes bucharica* Rtt.; 1240 – *P. pygmaea* Kr.

Рис. 1241-1242. Половые пути самки.  
1241 – *Prosodes kuhitangiana* G.Medv.; 1242 – *P. transfuga* Rtt. (рисунок  
железы уменьшен – 0.57).

Рис. 1243-1244. Половые пути самки.  
1243 – *Prosodes obtusa* Fabr. (рисунок железы уменьшен – 0.57);  
1244 – *P. hetschkoi* Rtt.

Рис. 1245-1246. Половые пути самки.  
1245 – *Prosodes edmundi* Sem.; 1246 – *P. angustipleuris* Rtt.

Рис. 1247-1248. Половые пути самки.  
1247 – *Prosodes gracilis* Faust; 1248 – *P. granulipleuris* G.Medv.

Рис. 1249-1250. Половые пути самки.  
1249 – *Prosodes hiekei* G.Medv.; 1250 – *P. blapoides* Rtt.

Рис. 1251-1252. Половые пути самки.  
1251 – *Prosodes kassansaica* G.Medv.; 1252 – *P. galinae* G.Medv.  
(рисунок железы уменьшен – 0.57).

Рис. 1253-1254. Половые пути самки.  
1253 – *Prosodes angulicollis* Kr.; 1254 – *P. phylacoides* F.-W.



Рис. 1255-1256. Половые пути самки.  
1255 – *Prosodes minuta* Кг. (рисунок железы уменьшен – 0.57);  
1256 – *P. dentimana* Rtt.

Рис. 1257-1258. Половые пути самки.  
1257 – *Prosodes angustata* Zoubk.; 1258 – *P. laevigata* Baudi.

Рис. 1259-1260. Половые пути самки.  
1259 – *Prosodes banghaasi* Rtt.; 1260 – *P. jakowlewi* Sem.  
(рисунок железы уменьшен – 0.57).

Рис. 1261-1262. Половые пути самки.  
1261 – *Prosodes chorassanica* G.Medv.; 1262 – *P. quadricostata* Rtt.

Рис. 1263-1264. Половые пути самки.  
1263 – *Prosodes biformioraca* Rtt. (рисунок железы уменьшен – 0.57);  
1264 – *P. sphodroides* Sem.

Рис. 1265-1266. Половые пути самки.  
1265 – *Prosodes bactriana* Sem.; 1266 – *P. divergens* Rtt.

Рис. 1267-1268. Половые пути самки.  
1267 – *Prosodes nuratensis* Sem.; 1268 – *P. staudingeri* Kr.  
(рисунок железы уменьшен – 0.57).

Рис. 1269-1270. Половые пути самки.  
1269 – *Prosodes spectabilis* Rtt.; 1270 – *P. costifera* Kr.



Рис. 1271-1272. Половые пути самки.  
1271 – *Prosodes opaca* A.Вог.; 1272 – *P. suturangula* Rtt.

Рис. 1273-1274. Половые пути самки.  
1273 – *Prosodes brevitarsis* Кт.; 1274 – *P. heydeni* Кт.  
(рисунок железы уменьшен – 0.57).

Рис. 1275-1276. Половые пути самки.  
1275 – *Prosodes chodzhaksaris* Skop.; 1276 – *P. striata* Rtt.

Рис. 1277-1278. Половые пути самки.  
1277 – *Prosodes oschanini* Sem.; 1278 – *P. baratovi* G.Medv.

Рис. 1279-1280. Половые пути самки.  
1279 – *Prosodes laticauda* Rtt.; 1280 – *P. areolata* Rtt.

Рис. 1281. *Prosodes semenowi* Rtt., половые пути самки.

Рис. 1282-1283. Половые пути самки.  
1282 – *Tagona macrophthalma* F.-W.; 1283 – *T. acuminata* F.-W.

Рис. 1284-1285. Половые пути самки.  
1284 – *Gnaptor spinimanus* Pall.; 1285 – *G. prolixus* Fairm.



Рис. 1286-1288. Половые пути самки.  
1286 – *Itagonia lopatini* G.Medv.; 1287 – *Agnaptoria rubripes* Rtt.;  
1288 – *A. shamaevi* G.Medv.;

Рис. 1289-1290. Половые пути самки.  
1289 – *Asidoblaps miroshnikovi* G.Medv.; 1290 – *Colasia akisoides* Koch.

Рис. 1291-1294. Брюшные защитные железы.  
1291 – *Prosodes catenulata* Kr., самец; 1292 – *Itagonia deplanata* Rein.,  
самка; 1293 – *Gnaptorina tishkovi* G. Medv., самец;  
1294 – ?*Blaptogonia* sp. (Вьетнам), самка.

Рис. 1295-1299. Железа сумки эдеагуса.  
1295 – *Dila laevicollis* Gebl.; 1296 – *Blaps kiritshenkoi* Sem. et A. Bog.;  
1297 – *Prosodes catenulata* Kr.; 1298, 1299 – *P. hissarica inopinata* G. Medv.  
(1298 – снизу; 1299 – сбоку).

Рис. 1300-1306. Железа сумки эдеагуса.  
1300 – *Prosodes suturidens* Rtt.; 1301 – *P. merkli* G.Medv.;  
1302, 1303 – *Tagonoides zamotailovi* G.Medv.;  
1304, 1305 – *Itagonia lopatini* G.Medv.; 1306 – *Gnaptorina potanini* Rtt.  
(1302, 1304 – снизу; 1303, 1305 – сбоку).

Рис. 1307-1313. Железа VIII стернита брюшка самца.  
1307 – *Prosodes laevicostata* G.Medv.; 1308 – *P. zoltani* G.Medv.;  
1309 – *P. lindbergi* Kasz.; 1310 – *P. transfuga* Rtt.;  
1311 – *P. pekinensis* Fairm.; 1312 – *P. angustata* Zoubk.;  
1313 – *P. vincens* Rtt.

Рис. 1314-1319. Железа VIII стернита брюшка самца.  
1314 – *Prosodes oblonga* G.Medv.; 1315 – *P. tachtaensis* G.Medv.;  
1316 – *P. vashgirda* G.Medv.; 1317 – *Gnaptor prolixus* Fairm.;  
1318 – *G. spinimanus* Pall.; 1319 – *Itagonia elegans* G.Medv.

Рис. 1320-1325. Железа VIII стернита брюшка самца и вагина.  
1320 – *Montagona sculpturata* Gebien; 1321 – *Sintagona miranda* G.Medv.;  
1322 – *Asidoblaps miroshnikovi* G.Medv.; 1323 – *Colasia akisoides* Koch;  
1324 – *Prosodes karelini* Gebl.; 1325 – *P. brevitarsis* Kr.  
(1320-1323 – железа VIII стернита брюшка самца; 1324, 1325 – вагина).



Рис. 1326-1329. Сперматофор.  
1326 – *Prosodes laevigata* Baudi; 1327 – *P. angustipleuris* Rtt.;  
1328 – *P. sobolevae* G.Medv.; 1329 – *P. kumbeliana* G.Medv.

Рис. 1330-1332. Сперматофор.  
1330 – *Prosodes kassansaica* G.Medv.; 1331 – *P. galinae* G.Medv.;  
1332 – *Agnaptoria miroshnikovi* G.Medv.

Рис. 1333-1336. VII стернит брюшка самки.  
1333 – *Prosodes merkli* G.Medv.; 1334 – *P. oschanini* Sem.;  
1335 – *P. kuhistanica* G.Medv.; 1336 – *P. vashgirda* G.Medv.

Глеб Сергеевич Медведев

**Эволюция и система  
жуков-чернотелок трибы *Blaptini*  
(Coleoptera, Tenebrionidae)**

Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 53.  
Доклад на пятьдесят третьих ежегодных чтениях 31 марта 2000 г.

Утверждено к печати  
Президиумом  
Русского энтомологического общества  
31.03.2000

Изготовитель оригинал-макета *В.А. Кривохатский*

---

Подписано к печати 29.12.2000  
Печать офсетная. Бумага офсетная. Гарнитура Courier New.  
Формат 60x84  $\frac{1}{16}$ . Печ. л. 20.75. Тираж 250 экз.

---

Русское энтомологическое общество  
Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1

