

На правах рукописи



Чиграй Иван Александрович

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

1.5.14. Энтомология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2024

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук **Кирейчук Александр Георгиевич**

Официальные оппоненты:

Легалов Андрей Александрович, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук (ИСиЭЖ СО РАН), заместитель директора по науке

Егоров Леонид Валентинович, кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение «Государственный природный заповедник «Присурский», заместитель директора по науке

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ФГБНУ ВИЗР)

Защита состоится «___» ноября 2024 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.026.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук, <https://www.zin.ru/boards/24.1.026.01/theses.html>

Автореферат разослан «_____» _____ 2024 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Ахметова Лилия Агдасовна

Общая характеристика работы

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

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

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

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

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

В связи с данной целью были поставлены следующие задачи:

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

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

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

Положения, выносимые на защиту:

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

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

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

Апробация результатов. Основные положения работы были представлены и обсуждались на ряде конференций: «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (Грозный, 4–5 ноября 2016 г., Махачкала, 4–7 ноября 2017 г.), на XV Съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.), на отчетной научной сессии ЗИН РАН (15–17 апреля 2019 г.), на семинаре, посвященном памяти Глеба Сергеевича Медведева (октябрь 2019), на Пятом (5th International Tenebrionoidea Symposium, March 5–6, 2018, Prague, Czech Republic) и Шестом (International Tenebrionoidea Virtual Symposium VI, May 21–22, 2021) международных симпозиумах по жукам-чернотелкам.

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

Благодарности и финансовая поддержка. Автор выражает благодарность своим учителям, коллегам, кураторам музеев и друзьям, которые в той или иной мере способствовали выполнению работы: А.Г. Кирейчуку, М.В. Набоженко, М.Г. Волковичу, С.Ю. Синёву, С.А. Белокобыльскому, Б.М. Катаеву, О.Г. Овчинниковой, Л.А. Ахметовой, С.В. Набоженко, И.В. Шохину, Д.Г. Касаткину, Е.Н. Терскову, О.А. Кладковой, Н.Ю. Снеговой, М.Ю. Калашяну, А.М. Шаповалову, В.Ю. Савицкому, Р.А. Хряпину, С.Э. Чернышеву, А.Г. Ковалю, С.О. Какунину, Е. Шпрехер-Юберзакс (Е. Sprecher-Uebersax), О. Мерклу (O. Merkl), Х. Шильхаммеру (H. Schilhammer), С. Бечваршу (S. Bečvář), Б.А. Коротяеву,

А.Г. Мосейко, А.В. Фролову, С.В. Андреевой, Б. Кескину (B. Keskin), Л. Пурчарту (L. Purchart), Л. Секерке (L. Sekerka), А. Грабант (A. Grabant), Д. Сейлю (Gy. Szél), В.Ю. Шматко, К.В. Двадненко, Д.А. Мельникову, О. Егеру (O. Jaeger), К. Нтацопулосу (K. Ntatsopoulos), А. Пападопуло (A. Papadopoulos), Э. Мэтьюсу (E. Matthews), Р. Аальбу (R. Aalbu), Г.М. Абдурахманову.

Некоторые этапы исследования были поддержаны следующими грантами РФФИ: № 18-04-00243-А (2018–2020 гг.), № 19-54-25001 Кипр_а (2019–2021 гг.).

Содержание работы

1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОДТРИБЫ *VLAPTINA*

В главе подробно рассматриваются работы большинства авторов, в той или иной мере изучавших представителей подтрибы *Blaptina*, начиная с работ К. Линнея до сегодняшнего дня.

Имаго. Жуки-чернотелки подтрибы *Blaptina* исследуются с конца XVIII века. Наибольший вклад в изучение подтрибы *Blaptina* и построение ее системы с XVIII и до второй половины XX века внесли И. Фабрициус (J.C. Fabricius, 1775), А.Ж. Солье (Solier, 1848), В. Мочульский (Motschulsky, 1860), Э. Аллар (Allard, 1880, 1881a, 1881b, 1882), Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1893), Э. Рейттер (Reitter, 1887, 1893a, 1893b, 1900, 1909a, 1909b), И. Кёниг (König, 1906), А. Шустер (Schuster, 1914, 1920, 1928), А. Бауэр (Bauer, 1921), Г. Кольбе (Kolbe, 1928), А.В. Богачёв (1934, 1938, 1939, 1947, 1948), П.П. Семёнов-Тян-Шанский (Semenov Tian-Shanskij, Bogatchev, 1936). Во второй половине XX века был произведен пересмотр ранее выполненных таксономических работ. В этот период выходят работы З. Касаба (Kaszab, 1959a, 1959b, 1960, 1968, 1970, 1974), А.В. Богачёва (1934, 1938, 1939, 1947, 1948, 1952, 1958, 1959, 1965, 1976; Богачёв, Медведев, 1974), Н.Г. Скопина (1960, 1961, 1964, 1968). Среди работ второй половины прошлого и начала текущего столетия необходимо выделить публикации Г.С. Медведева (Медведев, 1959, 1965, 1977, 1984, 1989, 1990, 1992a, 1992b, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000, 2001, 2003a, 2003b, 2004, 2007; Медведев, Абдурахманов, 1984; Медведев, Непесова, 1985; Medvedev, Merkl, 2002; Medvedev, Merkl, 2005), Л.С. Черней (2005), И. Лёбла (Löbl et al., 2008). Среди современных исследований по подтрибе *Blaptina* следует выделить работы Г.М. Абдурахманова и М.В. Набоженко (Абдурахманов, Набоженко, 2011), П. Бушара с коллегами (Bouchard et al., 2021), М. Каминьского с коллегами (Kamiński et al., 2021), ряд публикаций с «филогенетическими моделями» подтрибы *Blaptina* (Condamine et al., 2011, 2013; Kergoat et al., 2014; Soldati et al., 2017), а также работы китайских специалистов (Ren et al., 2016; Li et al., 2022, 2023). Ряд результатов исследований по подтрибе *Blaptina* опубликован соискателем.

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

Первые упоминания и изображения личинок *Blaptina* опубликованы в работах Д. Вествуда (Westwood, 1839), Г. Зайдлица (Seidlitz, 1893) и Э. Пэрри (Perris, 1852). Более детальные изображения и описания личинок и куколок видов подтрибы *Blaptina* представлены в работе Д.А. Оглоблина и А.Н. Колобовой (1927). Морфологию и экологию личинок *Blaptina* детально изучал Н.Г. Скопин (1960), выделивший четыре морфоэкологические группы личинок. Подробные описания некоторых личинок *Blaptina* приводятся также в работах С.И. Келейниковой с соавторами (Келейникова, 1963, 1969; Бызова, Келейникова, 1964) и Л.С. Черней (Черней и др., 2004; Черней, 2005). Кроме вышеуказанных публикаций, личинок из родов *Blaps* и *Dila* описывали китайские исследователи (Yu et al., 1993, 1996, 1999; Yu, Zang, 2004; Zang et al., 2005; Li et al., 2022, 2023). Некоторые сведения по биологии и экологии преимагинальных стадий *Blaps nefrauensis nefrauensis* приведены в работе Р. Амари с соавторами (Amari et al., 2022).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В главе подробно рассматриваются методы исследования и использованный материал.

2.1. Коллекционные материалы и полевые исследования

В основу работы положены, помимо результатов оригинальных сборов и исследований автора, обширные коллекционные материалы следующих учреждений (кураторы коллекций указаны в скобках): Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия (И.А. Чиграй), Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия (Н.Б. Никитский), Институт зоологии, Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН Армении, Ереван, Армения (М.Ю. Калашян), Hungarian Natural History Museum, Будапешт, Венгрия (Ottó Merkl, Győző Szél), Naturhistorisches Museum Wien, Вена, Австрия (Harald Schillhammer), Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Париж, Франция (Antoine Mantilleri), National Museum in Prague, Прага, Чехия (Jiří Hájek, Lukáš Sekerka), частный музей Станислава Бечварша, Прага, Чехия (Stanislav Bečvář).

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

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

2.2. Методы сбора и обработки материала

Жуков собирали преимущественно вручную на поверхности почвы, под камнями и в норах млекопитающих, реже использовали ловушки Барбера. Всего было изучено более 7000 экземпляров имаго, в том числе более 450 типовых, более 40 экземпляров личинок и куколок, изготовлено более 600 препаратов гениталий самцов и самок, а также препаратов половых протоков самок. Применен широкий спектр методов, в том числе молекулярно-генетический анализ, сканирующая электронная микроскопия и компьютерная томография. Рисунки и фотографии, вошедшие в диссертацию, выполнены автором.

3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК И СТРУКТУРНЫЕ ТРАНСФОРМАЦИИ В ПОДТРИБЕ VLARTINA

В главе представлен детальный морфологический обзор структур имаго, личинок и куколок. Выявлены структуры, важные для диагностики и классификации. У взрослых жуков диагностически существенно строение антенн, ментума, переднеспинки, бедер, голеней и подкоготковых пластин, мукро, волосистой щетки вдоль шва между абдоминальными вентритами 1 и 2, а также гениталий самцов (фаллобаза и парамеры) и самок (яйцеклады), половых протоков самок, а у личинок – детали строения головы и брюшного сегмента IX (*Blaps* и *Lithoblaps*).

Имаго. Антенны. Результаты сравнительного изучения антенн показывают, что ведущей тенденцией преобразования этого органа является трансформация цилиндрических вершинных (8–10) антенномеров в шаровидные и превращение антенномера 7 в их опорную структуру (Рисунок 1). При этом преобразование цилиндрической формы антенномеров в шаровидную сначала, по-видимому, затрагивало 10-й и 9-й антенномеры, а затем 8-й.

Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самца. Вершинные сегменты брюшка самцов в подтрибе *Vlartina* представлены генитальной капсулой, включающей трансформированные склериты брюшных сегментов VIII и IX и генитальный аппарат, или эдеагус. Склериты генитальной капсулы втянуты внутрь брюшка и направляют выдвижение эдеагуса наружу.

Эдеагус состоит из склеритов, телескопически вложенных в генитальную капсулу: непарной фаллобазы и причлененных парных парамер, образующих чехол, в который помещен ствол пениса (Рисунок 2). Эдеагус *Vlartina* неинвертированный, т.е. фаллобаза и парамеры

располагаются дорсально, а пенис – вентрально, что характерно для большинства чернотелок тенебрионидной линии, в то время как у чернотелок пимелоидной линии эдеагус инвертированный, т.е. перевернут на 180° вокруг своей оси. Близкий к исходному типу строения эдеагус для подтрибы *Blaptina*, по-видимому, может характеризоваться следующими признаками: фаллобаза в латеральной проекции слабо изогнута, парамеры в дорсальной и латеральной проекциях выглядят прямыми и равномерно сужаются к вершине, а отверстие для выдвижения пениса, образованное вогнутыми внутренними сторонами парамер, расположено у их вершины.



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

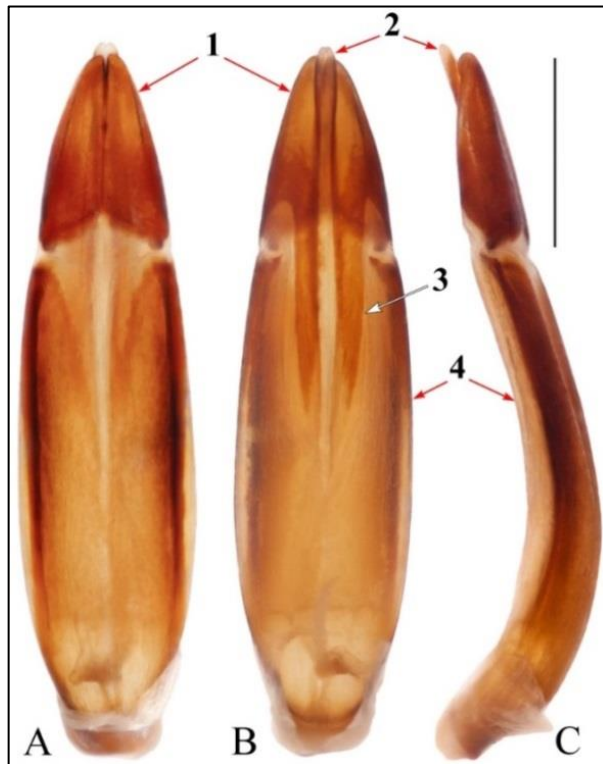


Рисунок 2 – Эдеагус (*Blaps caucasica*): 1 – парамеры (апикальная часть), 2 – пенис, 3 – алы, 4 – фаллобаза (базальная часть), А – вид сверху, В – вид снизу, С – вид сбоку.

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

Гастральная спикула в подтрибе *Blaptina* представляет собой V-образную структуру, состоящую из двух стержневидных склеритов, проксимальные части которых срастаются друг с другом, а дистальные представлены двумя лопастями (Рисунок 3). Строение гастральной спикулы весьма разнообразно среди представителей подтрибы *Blaptina*. Считается, что в исходном строении спикула имеет сближенные, но не сросшиеся проксимальные концы стержневидных склеритов, а ее лопасти слабо склеротизованы и расположены в одной плоскости со стержневидными склеритами. Обособленное друг от друга расположение стержневидных склеритов отмечается у многих чернотелок трибы *Blaptini* и, вероятно, является плезиоморфией для этого таксона (такое состояние гастральной спикулы прослеживается у различных архаичных групп кукуйiformных жуков (Kirejtshuk, 2000)). В дальнейшем происходило срастание проксимальных частей (обычно со следами шва между ними) стержневидных склеритов с образованием общего ствола и усиление их S-образной изогнутости в латеральной проекции, что давало увеличение площади контакта лопастей с эдеагусом. Стержневидные склериты могут быть прямыми или искривленными, а степень их объединения в общий ствол различна. Склериты могут лишь соприкасаться вершинами, также они могут быть сильно сближенными, располагаясь на значительном протяжении параллельно (но не срастаться), а могут полностью сливаться, образуя общий ствол различной длины. Форма лопастей разнообразна: от удлинненно-овальной до округлой и треугольной. В подтрибе *Blaptina* большим разнообразием строения гастральной спикулы отличается род *Blaps*. Производные тергита IX сильно редуцированы до вида маленькой пластинки между лопастями спикулы.

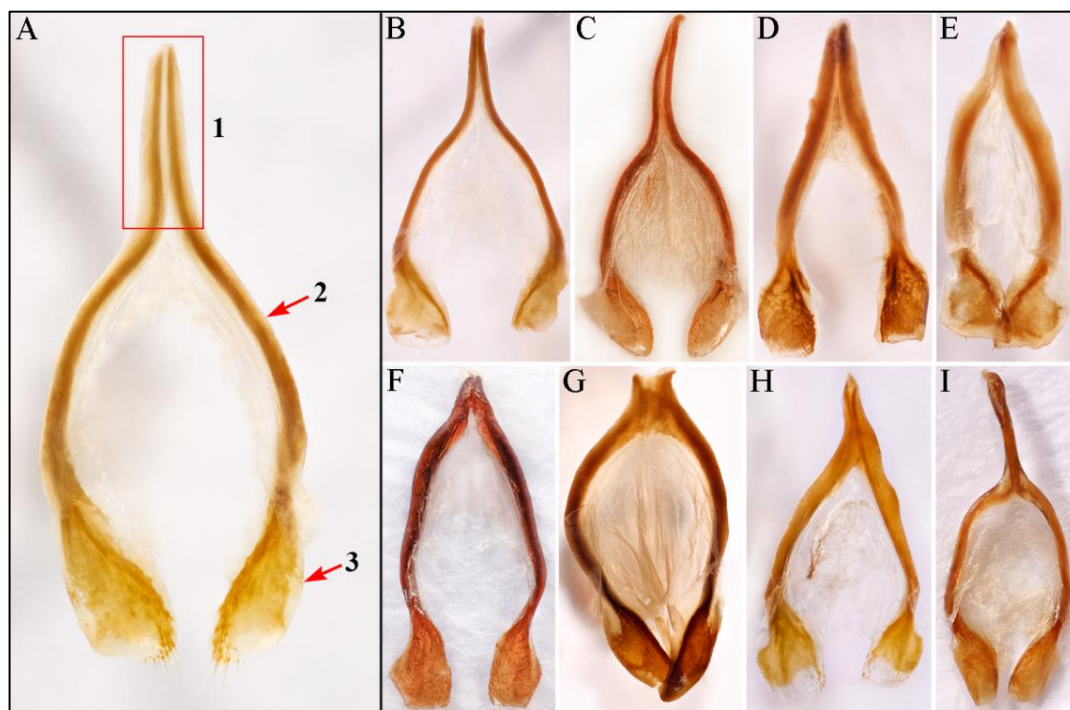


Рисунок 3 – Строение гастральных спикул видов подтрибы *Blaptina*: 1 – общий ствол, 2 – стержневидный склерит, 3 – лопасть, А – *Blaps abbreviata abbreviata*, В – *B. pudika*, С – *B. kovali*, D – *B. deplanata*, E – *B. abbreviata indagator*, F – *Dila kuntzeni*, G – *Lithoblaps ominosa*, H – *Blaps petra*, I – *B. meander*.

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

быть С-образно изогнута по всей длине или резко изогнута у основания либо ближе к парамерам, а степень изогнутости у разных видов подтрибы *Blaptina* может существенно отличаться.

Парамеры. Форма и размеры парамер в подтрибе *Blaptina* достаточно разнообразны (Рисунок 4). Модификации исходного типа строения парамер могут происходить в различных направлениях. Парамеры могут быть сжаты дорсовентрально (у видов подрода *Ablapsis*) или латерально (*Blaps granulipennis*); в дорсальной проекции они бывают прямыми или почти прямыми (*Blaps variolosa*, *B. reflexa*, *B. maeander* и *Lithoblaps turcomanorum*), в различной степени выемчатыми: сильно (*Lithoblaps faustii faustii*), умеренно (*Blaps allardiana*) или слабо (*Blaps kovali*); закругленными: сильно (*Lithoblaps taeniolata*), умеренно (*Lithoblaps persica*) или слабо (*Blaps granulata*); с продольными вдавлениями на боковых сторонах (*Blaps caucasica* и *B. deplanata*). Самое большое разнообразие в строении парамер наблюдается у видов рода *Lithoblaps*. У представителей рода *Blaps*, несмотря на разнообразие деталей строения парамер, их общее строение и форма остаются однотипными, за исключением видов подрода *Ablapsis*, у которых парамеры небольшие относительно фаллобазы, с желобовидно вдавленной у середины дорсальной стороной, при этом парамеры сильно изогнуты. В указанном подроде изогнутость парамер наиболее выражена у *Blaps compressipes* и *B. allardiana*, а наименее – у *B. lucidula* и *B. socia*.

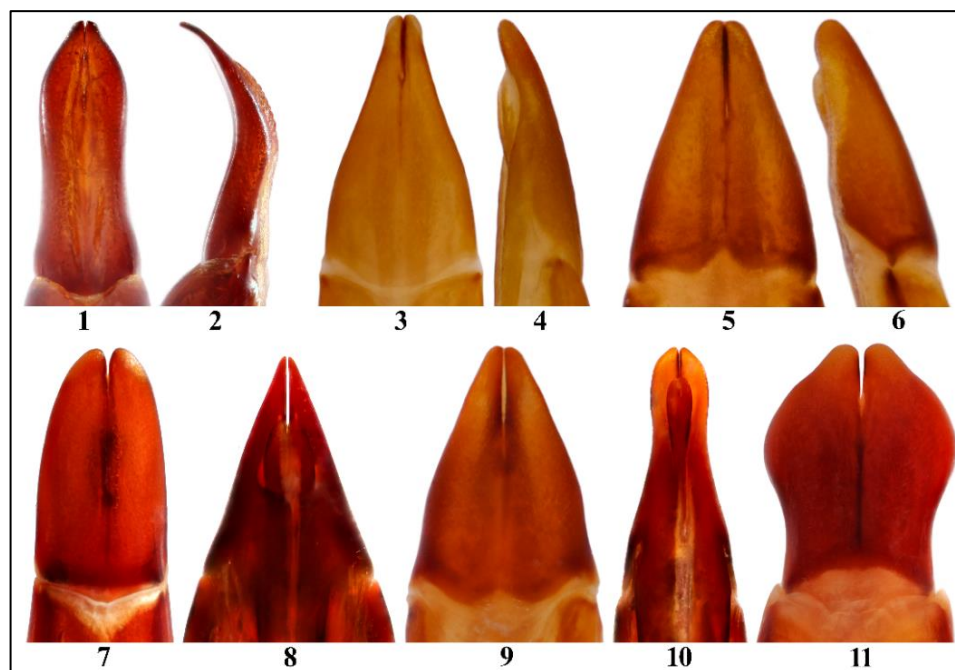


Рисунок 4 – Парамеры представителей подтрибы *Blaptina*: 1, 2 – *Blaps (Ablapsis) allardiana allardiana*, 3, 4 – *B. (Dineria) halophila*, 5, 6 – *B. (Blaps) lethifera*, 7 – *Lithoblaps persica*, 8 – *L. turcomanorum*, 9 – *L. pruinosa*, 10 – *L. faustii faustii*, 11 – *L. taeniolata*.

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

Вентральная спикера. Даже в пределах одного рода длина ствола вентральной спикеры у различных видов может несколько отличаться, при этом наблюдается корреляция длины вентральной спикеры и длины яйцевода. Отличия также наблюдаются и в хетотаксии данных структур.

Яйцеклад. Признаки яйцекладов важны для диагностики видов и, в некоторой степени, для построения системы подтрибы *Blaptina*. Яйцеклад разделен на парапрокт и коксит, состоящий из четырех парных долей (Рисунок 5). Доли коксита срастаются друг с другом, при этом швы видны только на вентральной и латеральных сторонах, а швы между первой и второй парой снаружи не всегда видны; доли 2 и 3 слитые. Парные доли соединены складчатой мембраной (вульвой), которая может растягиваться при расширении коксита. Парапрокт представляет собой пару расположенных паралатерально склеритов, их края снабжены узкими сильно склеротизованными утолщениями (бакулями), увеличивающими жесткость яйцеклада. Основание первой пары долей коксита также снабжено бакулями. Вершинные лопасти яйцеклада сильно или умеренно склеротизованные, стили отсутствуют. Проксимальная часть яйцеклада у большинства представителей подтрибы *Blaptina* обычно короткая, реже удлинённая (*Nalepa cylindracea*).

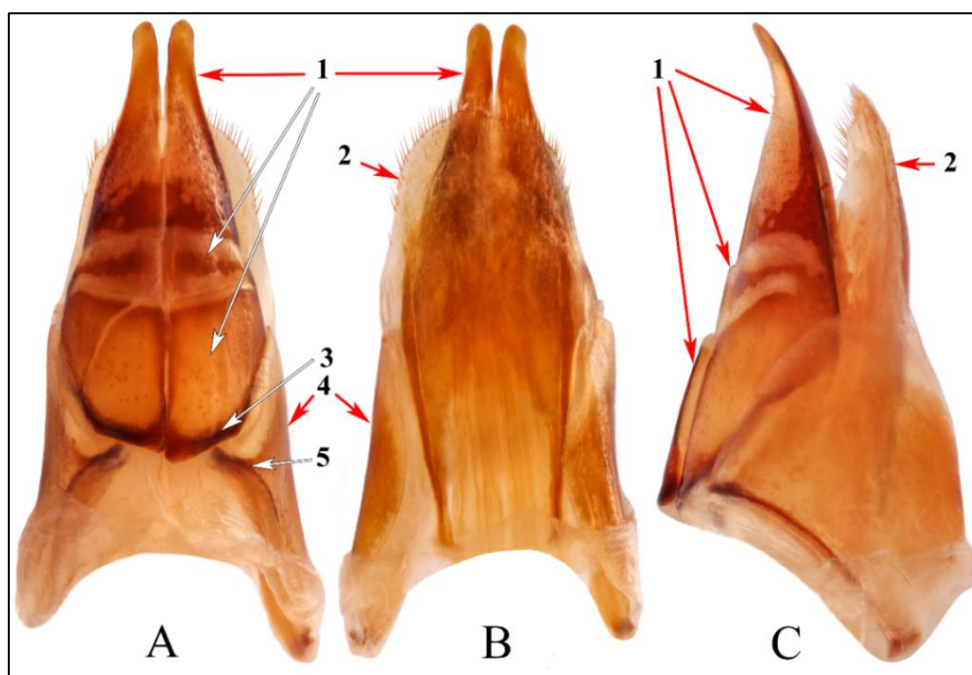


Рисунок 5 – Яйцеклад *Blaps abbreviata*: 1 – доли коксита, 2 – проктигер, 3 – бакули первой доли коксита, 4 – парапрокты, 5 – бакули парапрокта, А – снизу, В – сверху, С – сбоку.

Форма и длина вершинных лопастей может быть различной. Вероятно, исходное строение яйцеклада у видов *Blaptina* характеризовалось короткими лопастями и наличием на них гоностилей. В дальнейшем шло удлинение лопастей и редукция стилей. У ряда видов эти лопасти короткие (*Blaps pudica* и др.), у других – сильно удлинённые (*Medvedevia glebi*). Вершинные лопасти яйцеклада некоторых видов (например, *Blaps halophila* и *B. parvicollis*) дополнены внутренними выростами, вероятно, увеличивающими роющую способность. Автором диссертации (Чиграй, 2017) было выделено четыре морфотипа яйцекладов для кавказских видов из родов *Blaps* и *Lithoblaps*, причем каждый морфотип обнаруживает корреляции с особенностями субстрата, в который самки откладывают яйца: 1-й морфотип – для сыпучего мелкодисперсного кремниевое субстрата (*Blaps araxicola*), 2-й морфотип – для крупнодисперсного карбонатного субстрата (*Blaps parvicollis*), 3-й морфотип – для мягкого субстрата, состоящего из растительных остатков (*Blaps mortisaga*, *B. lethifera*, *B. deplanata*, *B. pudica* и *Lithoblaps taeniolata*), 4-й морфотип – для плотной дерновинной почвы (*Blaps halophila*, *Lithoblaps ominosa* и *L. pruinosa*). Яйцеклады рода *Dila* схожи с таковыми рода *Blaps* и относятся к третьему из вышеуказанных типов, при этом виды *Dila* хорошо отличаются друг от друга характером хетотаксии вершинных лопастей.

Половые протоки самок подтрибы *Blaptina* состоят из вагины с яйцеводом, сперматеки и дистальной железы. Сперматека состоит из основного (базального) протока, двух ответвлений (или одного раздваивающегося), которые принято называть резервуарами, и клапана железы

(Рисунок 6). Основание железы имеет вид прямой или изогнутой трубки, расширяющейся от места соединения с клапаном.

Длина базального протока относительно длины тела и форма резервуаров более или менее устойчивы внутри одного вида, но существенно отличаются в границах видовых групп подтрибы. Небольшая длина базального протока сперматеки, по-видимому, является исходным состоянием этой структуры. У ряда видов основной проток сперматеки очень короткий и составляет десятые доли от длины тела жука (*Lithoblaps pruinosa* и *Blaps mortisaga*), у некоторых видов основной проток сперматеки значительно превышает длину тела (*Blaps oblonga*), при этом у различных видов можно обнаружить все промежуточные варианты. Форма резервуаров сперматеки также варьирует и может быть трубковидной, веретеновидной или булавовидной. Резервуары могут быть сходной или разной формы (группа видов *mortisaga* рода *Blaps*), при этом ближайший к вагине резервуар (первый) всегда больше второго. Для кавказских представителей родов *Blaps* и *Lithoblaps* соискателем выделено пять морфотипов половых протоков (Чиграй, 2017) (Рисунок 6): 1-й морфотип характеризуется сравнительно длинным базальным протоком сперматеки и образующими общий проток резервуарами, оба из которых сближены с железой (*Blaps parvicollis*); 2-й морфотип характеризуется отдаленными друг от друга резервуарами, очень коротким базальным протоком сперматеки и очень длинной железой (*Lithoblaps pruinosa*); 3-й морфотип характеризуется длинным базальным протоком сперматеки и такой же по длине железой, тонкими резервуарами, первый из которых значительно длиннее второго (*Blaps araxicola*, *B. kovali* и *B. mortisaga*); 4-й морфотип характеризуется очень длинным базальным протоком сперматеки и длинной железой, тонкими и длинными резервуарами, практически одинаковыми по длине и расположенными далеко друг от друга (*Blaps halophila*, *Lithoblaps taeniolata* и *L. ominosa*); 5-й морфотип характеризуется длинным базальным протоком сперматеки и относительно короткой железой, резервуары сперматеки булавовидные, первый резервуар обычно несколько крупнее второго или они одинакового размера (*Blaps deplanata*, *B. pudica*, *B. verrucosa* и *B. lethifera*).

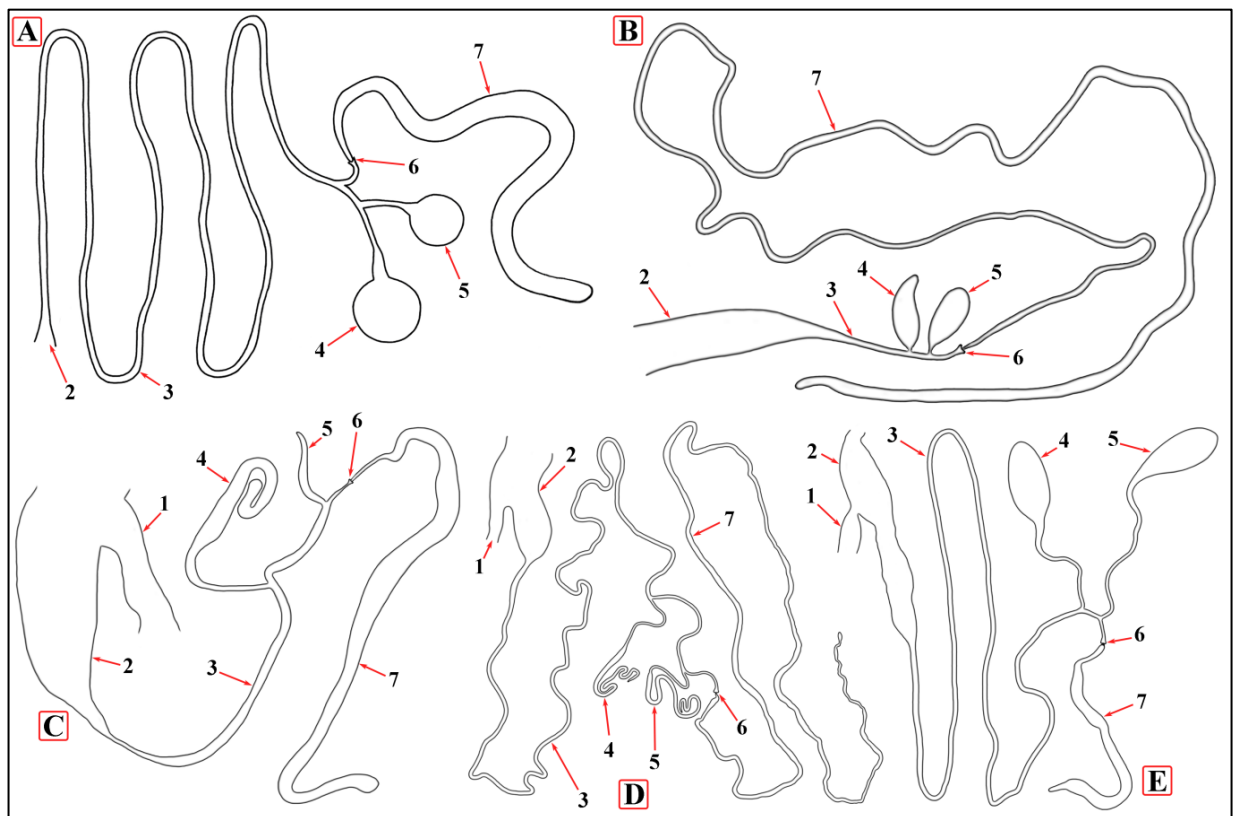


Рисунок 6 – Строение и морфотипы половых протоков самок подтрибы Blaptina: А – 1-й морфотип, В – 2-й морфотип, С – 3-й морфотип, D – 4-й морфотип, Е – 5-й морфотип, 1 – яйцевод, 2 – вагина, 3 – основной проток сперматеки, 4 – первый резервуар сперматеки, 5 – второй резервуар сперматеки, 6 – клапан, 7 – дистальная железа.

Таким образом, основные тенденции изменения половых протоков самок *Blaptina* выражены в удлинении основного протока, а также в утолщении и изменении формы резервуаров и их обособлении друг относительно друга.

Преимагинальные стадии. Личинки. Характерными особенностями строения личинок представителей подтрибы *Blaptina* является присутствие многочисленных шипиков на сегменте брюшка IX и часто наличие хорошо развитого крупного вершинного шиповидного отростка.

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

1. Личинки видов рода *Blaps* из групп 9–17 Зайдлица (отдел II Аллара). Характерные особенности строения таких личинок: сегмент брюшка IX треугольный; внешний край тергита брюшка IX с одним рядом коротких шипиков, а его вершина без длинного шиповидного отростка.

2. Личинки *Blaps* из групп 1–8 Зайдлица (отдел II Аллара). Их характерные особенности строения: верхняя губа с 6–8 короткими щетинками, расположенными в поперечную линию, и двумя симметричными боковыми группами из 5–6 щетинок перед этой линией; шипики на вентральной стороне верхней губы слабо развиты; брюшной сегмент IX округлый; наружный край брюшного тергита IX с одним рядом коротких шипиков, а его вершина с длинным шиповидным отростком и парными шипами.

3. Псаммобионтные личинки рода *Lithoblaps*. Характерные особенности строения этих личинок: верхняя губа с двумя поперечными рядами длинных щетинок на дорсальной стороне, причем задний ряд имеет 10–12 длинных щетинок; сегмент брюшка IX треугольный; наружный край брюшного тергита IX с 2–3 линиями из нескольких шипов; вершина брюшного тергита IX без длинного шиповидного отростка.

4. Личинки рода *Dila*. Похожи на личинок первой группы (см. выше), но отличаются от них меньшими размерами тела и слабо заметными волосками на внутренней поверхности прементума.

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

4. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОДТРИБЫ BLAPTINA

В главе дан критический анализ различных классификаций подтрибы *Blaptina* со второй половины XIX века. Предложена новая сбалансированная классификация, приведены и аргументированы все таксономические изменения, выполненные автором диссертации.

4.1. Положение трибы Blaptini в системе семейства Tenebrionidae

Целый ряд особенностей наружного и внутреннего строения чернотелок трибы *Blaptini* позволяет рассматривать их как обособленную ветвь семейства *Tenebrionidae* (Медведев, 2001). От ближайших родственных групп – опатроидных чернотелок и трибы *Platyscelidini* – триба *Blaptini* отличается следующим комплексом признаков: подкоготковая мембрана последних члеников лапок без двух щетинок; лопасти яйцеклада (четвертая доля кокситов) без стилей или пучка сенсилл (остатков редуцированных стилей); внутренний край эпиплевр надкрылий образует утолщенный рубчик; мезэпистерны примыкают на значительном протяжении к внутреннему краю эпиплевр надкрылий и не отделены от них мезэпимерами; субментальная мышца прементума парная; пучки фронтальной мышцы гипофаринкса прикреплены к эпикраниуму внутри от фронтальной мышцы эпифаринкса (Медведев, 1960, 2001).

По представлениям М. Каминьского с соавторами (Kamiński et al., 2021), трибу *Blaptini* следует сближать с трибами *Amphidorini* (= *Eleodini*), *Dendarini*, *Pedinini*, *Platynotini*, *Platyscelidini* и *Opatrini*. Комплекс перечисленных триб на основании молекулярных данных и строения имаго и личинок включен указанными авторами в подсемейство *Blaptinae*, которое

может диагностироваться по следующим структурным особенностям: имаго – антенны лишены сложных (звездчатых) сенсиллярных комплексов («antennae lacking compound/stellate sensoria»); прококсовые впадины закрыты снаружи и изнутри; мембрана между абдоминальными вентритами 3–5 видна; парные брюшные защитные железы хорошо развитые и удлиненные; личинки – ноги увеличенные (вследствие приспособления к рытью), а брюшной тергит IX без урогомф.

4.2. Положение и состав подтрибы *Blaptina*

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

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

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

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

1. В упомянутой монографии китайские виды трибы *Blaptini* были проанализированы на основе 30 признаков (Ren et al., 2016: Fig. 13) и разделены на три «ветви», соответствующие подтрибам *Prosodina*, *Blaptina* и *Gnaptorinina*. При этом, как видно из предложенной в этой публикации кладограммы, роды *Coelocnemodes*, *Dila* и *Hoplitoblaps* не могут быть выделены в отдельную трибу, а должны быть оставлены в составе подтрибы *Blaptina*. Также в этой кладограмме род *Thaumatoblaps* сближается не с родом *Blaps*, а с родами *Coelocnemodes*, *Dila* и *Hoplitoblaps*, несмотря на наличие у самцов *Thaumatoblaps* щетки волосков на абдоминальных вентритах; таксон *Ablapsis* (ныне подрод в роде *Blaps*) значительно удален в кладограмме от рода *Blaps*, что едва ли соответствует действительности. Кроме того, вторая кладограмма для трибы *Blaptini*, предложенная в этой же работе и построенная на основании признаков строения защитных брюшных желез, показывает совершенно иные ветвления для родов трибы *Blaptini*, чем первая: подтриба *Gnaptorinina* представлена как полифилетический таксон, а род *Thaumatoblaps* сильно удален в кладограмме как от рода *Dila*, так и от рода *Blaps*, тогда как *Thaumatoblaps* и *Blaps* определенно близкородственны. Очевидно, такие результаты связаны с методологически некорректным использованием кладистического метода (недостаточное число признаков, взятых для построения данной кладограммы).

2. Единственный представитель рода *Hoplitoblaps*, *H. fallaciosa*, остался не изученным авторами вышеуказанной монографии (Ren et al., 2016) (по личному сообщению первого автора), а для матрицы, подготовленной для дальнейшего получения кладограммы, и для

определяющей таблицы использовались признаки, взятые из первоописания этого вида, что позволяет допускать некорректные интерпретации состояний некоторых признаков.

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

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

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

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

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

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

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

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

Э. Аллар (Allard, 1880, 1881a, 1881b, 1882) включил в трибу «*Blapsides*» шесть родов из Восточного полушария (*Tagona*, *Gnaptor*, *Blaps*, *Prosodes*, *Dila* и *Leptomorpha*) и два из Западного (*Eleodes* и *Nycterinus*). Также Аллар (Allard, 1881a) ревизовал состав рода *Blaps*: понизил ранг некоторых родовых таксонов Мочульского (*Uroblaps*, *Lithoblaps*, *Rhizoblaps*, *Blapisa*, *Platyblaps*, *Blapimorpha*, *Dineria* и *Agroblaps*) до подродов рода *Blaps*, выделил в составе последнего новый подрод (*Leptocolena*) и разделил *Blaps* на два отдела («*première*» и «*deuxième*») по строению подкоготковой пластинки. У видов первого отдела подкоготковая пластинка острая на вершине, у второго – широко закругленная или прямая.

Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1893) внес изменения в систему Аллара и выделил несколько групп в каждом из двух предложенных последним автором отделов: 11 групп в первом отделе и 17 групп во втором. Отделы, выделенные Алларом, как показали дальнейшие исследования, в определенной мере отражают родственные отношения, в то время как группы, предложенные

Зайдлищем внутри каждого из отделов Аллара, в основном объединяют виды, которые часто не обнаруживают явного родства.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

В публикации по китайским видам подтрибы Blaptina (Li et al., 2023) *Ablapsis compressipes* в кладограмме находится в составе рода *Blaps*, причем рядом с *Blaps brevis* и *Blaps apicecostata*, т.е. с видами, относимыми к подроду *Prosoblapsia*.

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

Protoblaps Bauer, 1921. Бауэр в предложенном им подроде *Protoblaps* (род *Blaps*) выделял 17 видовых групп, в основном без указания входящих в них видов. Поскольку семь видов явно отнесены автором в этот подрод (*Blaps prolongata*, *B. glabrata*, *B. emoda*, *B. crassicornis*, *B. rugulipennis*, *B. chinensis* и *B. tentyrioides*), то один из них, *B. tentyrioides*, обозначен типовым видом подрода *Protoblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

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

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

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

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

Род *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 ранее включал 15 видов, распространенных в горных районах Юго-Восточной Турции, Ирака, Ирана и Центральной Азии (Тянь-Шань, Памиро-Алай, Западные Гималаи и Тибет) (Löbl et al., 2008; Ren et al., 2016). Последняя ревизия рода, включавшего в то время семь видов, была сделана Э. Рейттером (Reitter, 1900). Позже было описано еще несколько видов из Ирана (Reitter, 1909; Schuster, 1914), с Западных Гималаев (Blair, 1913), из Средней Азии (Семенов, Богачёв, 1940), Афганистана (Kaszab, 1960, 1970) и Китая (Ren, Li, 2001; Ren et al., 2016; Li et al., 2023). Некоторые фаунистические данные по иранским видам рода *Dila* были опубликованы В. Кюнельтом (Kühnelt, 1957) и Р. Гриммом

(Grimm, 2015), а по биологии и распространению типового вида рода *Dila laevicollis* – Н.Г. Скопиным (1961, 1968).

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

Вместе с тем существенных различий между *Caenoblaps* и *Dila* не удалось обнаружить. По мнению Г.С. Медведева и О. Меркла (Медведев, 2000; Medvedev, Merkl, 2002), представители рода *Caenoblaps* отличаются от видов рода *Dila* более широким телом, уплощенными (отогнутыми) боковыми сторонами переднеспинки, надкрыльями без продольных борозд и строением антенномера 7, который такой же ширины или только немного шире (у *Caenoblaps*) или значительно шире (у *Dila*), чем антенномер 8. Однако изменчивость этих признаков не позволяет считать эти таксоны достаточно обособленными родами. Так, *Caenoblaps baeckmanni* и *C. kulzeri* не имеют уплощенных (отогнутых) боковых сторон переднеспинки. Первый вид обладает узким телом (в результате чего появилось синонимичное название этого вида – *Dila daghestanica* (Медведев, Абдурахманов, 1984)), а таксон *Dila transversecordata* из Турции не отличается формой тела от других «широкотелых» видов *Caenoblaps*. Кроме того, только у некоторых азиатских видов рода *Dila* антенномер 7 отчетливо шире 8-го. Строение гениталий самцов и самок, а также половых протоков самок *Caenoblaps* и *Dila* сходно (Медведев, 2001; A systematic review..., 2019), и оба рода несколько отличаются от других близких родов строением этих структур. Это стало причиной синонимизации названий *Dila* и *Caenoblaps* (A systematic review..., 2019).

5. БИОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОДТРИБЫ VLAPTINA

5.1. Биотопическая приуроченность и биология

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

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

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

Суточная активность и жизненные формы. Большинство взрослых жуков подтрибы Vlaprina ведет сумеречный и ночной образ жизни, что позволяет им избегать дневных высоких

температур и таким образом приспосабливаться к обитанию в аридном климате. Даже у «дневных» видов (например, *Blaps parvicollis*) суточная активность приходится на раннее утро.

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

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

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

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

Экология личинок и куколок. Личинки подтрибы *Blaptina* чаще встречаются в жилых и нежилых норах, в приземных дуплах, у корней, в рыхлом субстрате, насыщенном органикой. Пищей им служат подземные мягкие части растений, растительные остатки, гнилая древесина. Без пищи крупные личинки могут прожить 2–3 недели. Личинки хорошо переносят сухость почвы, при этом не перенося высокую влажность (Оглоблин, Колобова, 1927). Продолжительность развития личинки до окукливания у видов рода *Blaps* обычно составляет один или два года. За несколько месяцев до окукливания личинки практически перестают питаться. Последние несколько дней до окукливания они находятся неподвижно в предварительно подготовленной подземной камере. Стадия куколки длится около двух недель.

5.2. Общее распространение подтрибы *Blaptina*

В подглаве представлено распространение подтрибы и родов, обсуждается состав фауны *Blaptina* различных биогеографических царств, выделены центры разнообразия группы.

Ареал подтрибы *Blaptina* включает Палеарктическое, Индо-Малайское и Афротропическое царства. Северная граница ареала подтрибы проходит через Ирландию, Шотландию, юг Скандинавского полуострова и Финляндию до Санкт-Петербурга, затем поворачивает на юго-восток к Москве и идет далее до Самары, огибает с юга Уральские горы. В Сибири представители подтрибы распространены на севере до Омска, Томска, Красноярска и Канска. В Забайкалье они проникают до северо-восточного побережья Байкала. В Монголии распространены почти до крайнего востока (Медведев, 1990), в Китае – до районов, расположенных к северу от Пекина. В Японии на островах Хонсю, Сикоку и Кюсю, а также на Тайване обитает *Blaps japonensis*, представленный и в фауне континентального Китая. В Северной Африке виды *Blaptina* распространены на юг до южной границы Сахары и севера Сомали, а в Передней Азии на юге достигают Йемена, Омана, южных пределов Ирана, Пакистана и Афганистана. В Южной Азии ареал подтрибы включает Гималаи, Тибет, север Таиланда.

5.3. Географическое распространение родов

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

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

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

Dilablaps. Единственный представитель рода обитает в Таджикистане.

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

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

Medvedevia. Единственный представитель рода обитает в Восточном Афганистане.

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

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

Thaioblaps. Единственный представитель рода обитает в Северном Таиланде.

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

5.4. Фауна подтрибы *Blaptina* различных биогеографических регионов

При анализе ареалов таксоны с неясным систематическим положением не учитывались.

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

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

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

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

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

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

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

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

подрода, *Blaps lar*, встречается в Сетийской области и имеет северотуркестано-ферганский тип ареала.

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

5.6. Эндемизм

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

5.7. Общие выводы по распространению подтрибы *Blaptina*

Большая часть таксонов подтрибы (около 96 %) обитает в Палеарктике, некоторые (около 4 %) встречаются в Афротропическом и Индо-Малайском царствах. В Палеарктике большая часть видов имеет сетийский или гесперийско-сетийский ареалы. Наибольшее родовое и видовое разнообразие наблюдается в восточной половине Ирано-Туранской подобласти и в Центральноазиатской подобласти (горные и пустынные районы Средней Азии, горные районы Китая).

В диверсификации подтрибы *Blaptina* отражается динамика формирования горных систем, связанных со Средиземноморьем, пустынных и горных областей Ближнего и Среднего Востока, Средней и Центральной Азии. Появление этой группы и все этапы филогенеза, по-видимому, проходили на территориях вокруг Тетиса в течение кайнозоя. Ф. Кондамин с соавторами (Condamine et al., 2013) допускает возможность возникновения подтрибы до раннего олигоцена, хотя в контексте общего фауногенеза наземной биоты это должно было произойти, скорее всего, в эоцене, если не в палеоцене. Все этапы филогенеза этой подтрибы сопряжены с геологическими и климатическими изменениями, происходившими на обширной территории, которая традиционно понимается как Древнее Средиземье. Особенно важные факторы филогенеза подтрибы, по-видимому, следует определять процессами орогенеза и общей аридизацией этой огромной территории. Эта гипотеза получит развитие в ходе дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

После детального сравнения строения различных органов имаго и личинок разработана сбалансированная непротиворечивая классификация подтрибы *Blaptina*. Описаны новый род и 11 новых для науки видов, восстановлена самостоятельность одного рода и двух видов, один таксон понижен до подрода, предложены новые комбинации для 105 видов и подвидов, синонимизированы одна подтриба, пять родов, два подрода и семь видов, предложены типовые виды для ряда таксонов родовой группы, обозначены лектотипы для трех видов; разработаны определительные таблицы для родов подтрибы и видов рода *Blaps* Восточной Европы, России, Кавказа, Закавказья, Западного, Центрального и Южного Казахстана, а также представителей рода *Dila* Кавказа, Турции и сопредельных территорий Ирана; составлены каталог таксонов трибы *Blaptini* Палеарктики и систематический список таксонов подтрибы *Blaptina* мировой фауны.

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

ВЫВОДЫ

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

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

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

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

ПРИЛОЖЕНИЯ

В приложениях даны три определительные таблицы, систематический список таксонов подтрибы *Blaptina* и четыре рисунка.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Чиграй, И.А. Новый вид рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) из Западной Турции / И.А. Чиграй, М.В. Набоженко, Б. Кескин // Вестник Южного научного центра. – 2015. – Т. 11, вып. 2. – С. 63–65.
2. Морфологическое разнообразие и распространение *Blaps scabriuscula* Ménétériés, 1832 (Coleoptera: Tenebrionidae) / И.А. Чиграй, Г.М. Абдурахманов, М.В. Набоженко, В.Ю. Шматко // Юг России: экология, развитие. – 2015. – Т. 10, вып. 4. – С. 59–68. – DOI: 10.18470/1992-1098-2015-4-59-68
3. On *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Western Kazakhstan with description of a new species from Tyuleniy Archipelago (Caspian Sea) / I.A. Chigray, G.M. Abdurakhmanov, M.V. Nabozhenko, A.M. Shapovalov // Zootaxa. – 2016. – Vol. 4173, No 1. – P. 1–17. – DOI: 10.11646/zootaxa.4173.1.1

4. Chigray, I.A. To the knowledge of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran and Transcaucasia / I.A. Chigray, M.V. Nabozhenko // *Annales Zoologici*. – 2016. – Vol. 66, No 2. – P. 267–275. – DOI: 10.3161/00034541ANZ2016.66.2.007
5. Little known darkling beetle *Blaps scabiosa* Baudi di Selve, 1874 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptini): taxonomy, morphology, and distribution / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray, R. Poggi, L. Soldati // *Entomological Review*. – 2019. – Vol. 99, No 7. – P. 1035–1041. – DOI: 10.1134/S0013873819070157
6. Chigray, I.A. A new genus and species of darkling beetles of the tribe Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Afghanistan and taxonomic changes in the tribe / I.A. Chigray // *Entomological Review*. – 2019. – Vol. 99, No 7. – P. 914–923. – DOI: 10.1134/S0013873819070054
7. A systematic review of the genus *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 (= *Caenoblaps* König, 1906, syn. n.) (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Caucasus, Turkey and boundary territories of Iran / I.A. Chigray, M.V. Nabozhenko, G.M. Abdurakhmanov, B. Keskin // *Insect Systematics & Evolution*. – 2019. – Vol. 51, No 4. – P. 1–30. – DOI 10.1163/1876312X-00001006
8. Chigray, I.A. A new species of darkling beetles of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkmenistan and Iran. / I.A. Chigray // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2020. – Т. 16, вып. 2. – С. 311–318. – DOI: 10.23885/181433262020162-311318
9. Chigray, I.A. A review of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae) of Central and South Kazakhstan with description of two new species / I.A. Chigray, A.V. Ivanov // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2020. – Vol. 66, No 2. – P. 111–162. – DOI: 10.17109/AZH.66.2.111.2020
10. A key to Russian and Eastern European species of *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptinae) with the description of a new species from the North Caucasus supported by morphological and molecular data / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray, K. Ntatsopoulos, A. Papadopoulou // *Zootaxa*. – 2022. – Vol. 5116, No 2. – P. 267–291. – DOI: 10.11646/zootaxa.5116.2.5
11. Chigray, I.A. The supraspecific structure of the subtribe Blaptina Leach, 1815 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptinae) / I.A. Chigray, A.G. Kirejtshuk // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2023. – Vol. 69, No 3. – P. 213–245. – DOI: 10.17109/AZH.69.3.213.2023

В прочих изданиях:

12. Nabozhenko, M.V. Additions to the catalogue of darkling beetles of the Caucasus / M.V. Nabozhenko, G.M. Abdurakhmanov, I.A. Chigray // *Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: материалы XVIII Международной научной конференции*. Ч. 2 (4–5 ноября 2016 г., Грозный). – Грозный: Академия наук Чеченской Республики, 2016. – С. 291–292.
13. Чиграй, И.А. Строение и таксономическое значение яйцекладов и половых протоков видов рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) / И.А. Чиграй // *XV Съезд Русского энтомологического общества (Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.): материалы съезда*. – Новосибирск: Гарамонд, 2017. – С. 535–536.
14. К познанию рода *Caenoblaps* König, 1906 (Coleoptera, Tenebrionidae) / И.А. Чиграй, Г.М. Абдурахманов, М.В. Набоженко, Б. Кескин // *Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: материалы XIX Международной научной конференции с элементами научной школы молодых ученых (4–7 ноября 2017 г., Махачкала)*. – Махачкала: ИПЭ РД, 2017. – С. 529–530.
15. Chigray, I.A. Taxonomic significance of the ovipositor and female genital tubes in the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Caucasus / I.A. Chigray,

- M.V. Nabozhenko, G.M. Abdurakhmanov // 5th International Tenebrionoidea Symposium (March 5–6, 2018, Prague, Czech Republic): book of abstracts. – Prague, 2021. – P. 25.
16. Чиграй, И.А. Об обособленности родов *Blaps* и *Lithoblaps* (Coleoptera, Tenebrionidae) / И.А. Чиграй // Отчётная научная сессия ЗИН РАН по итогам работ 2018 г. (15–17 апреля 2019 г., Санкт-Петербург): тезисы докладов. – Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2019. – С. 44–46.
 17. Nabozhenko, M.V. Tenebrionidae: Blaptini. New Nomenclatural and Taxonomic Acts, and Comments / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5: Tenebrionoidea. – Leiden: Brill, 2020. – P. 24–26. – DOI: 10.1163/9789004434998_002
 18. Nabozhenko, M.V. Tribe Blaptini Leach, 1815 / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5: Tenebrionoidea. – Leiden: Brill, 2020. – P. 268–296. – DOI: 10.1163/9789004434998_004
 19. Chigray, I.A. Problems of the subgeneric structure of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) / I.A. Chigray // International Tenebrionoidea Virtual Symposium VI (May 21–22, 2021): book of abstracts. – 2021. – P. 25.