

На правах рукописи

Набоженко Максим Витальевич

Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae)  
мировой фауны

Специальность 03.02.05 – Энтомология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологически наук

Санкт-Петербург  
2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра Российской академии наук и Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Дагестанский государственный университет»

Научный консультант: доктор биологических наук Кирейчук Александр Георгиевич

Официальные оппоненты:

Беньковский Андрей Олегович, доктор биологических наук

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, главный научный сотрудник

Негробов Олег Павлович, доктор биологических наук, профессор

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный университет», заведующий кафедрой

Гильденков Михаил Юрьевич, доктор биологических наук, профессор

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Смоленский государственный университет», заведующий кафедрой

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский педагогический государственный университет»

Защита состоится \_\_\_ октября 2019 г. в \_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01, созданного на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук, по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте

Зоологического института РАН: <https://www.zin.ru/boards/00222301/theses.html>

Автореферат разослан « \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2019 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

## Общая характеристика работы

**Актуальность работы и степень разработанности.** Триба *Helopini* относится к семейству *Tenebrionidae* (Coleoptera) и насчитывает в мировой фауне 814 рецентных видов, относящихся к 49 родам. Ареал трибы охватывает Голарктику, Неотропику, Афротропику и Индо-Малайское царство. В Палеарктике триба представлена 41 родом и 655 видами, из которых значительная часть распространена в Средиземноморье, а в Неарктике и в Неотропике – 156 видами из 6 родов, обитающими преимущественно на западе США и в странах Центральной Америки. В подавляющем большинстве эти чернотелки предпочитают умеренный климат, отсутствуют в зонах тундры и тайги. В Палеарктике и Неарктике представители трибы являются одной из наиболее многочисленных и распространенных групп чернотелок.

Группа древняя (известна из палеоцена) и по некоторым особенностям строения похожа на представителей архаичных лесных групп тенебриоидной ветви жуков-чернотелок, однако многие ее таксоны освоили аридные ландшафты, приобретая ряд адаптаций к дефициту влаги. Жуки трибы *Helopini* чаще всего бескрылы и малоподвижны, а их личинки развиваются преимущественно в почве, что делает этих жесткокрылых весьма удобным объектом для фауногенетических исследований. Спектр освоенных *Helopini* ландшафтов очень широк: от тропических дождевых лесов до суровых пустынь Средней Азии и Северной Америки, от равнинных степей Евразии до высокогорий Памиро-Алая, Гиссаро-Дарваза и Гиндукуша. Эта особенность обусловила глубокую полиморфность группы.

Система трибы, подробно разработанная в XIX и начале XX века (Seidlitz, 1896; Reitter, 1922), а потом пересмотренная в середине XX века (Español, 1956), требовала существенной переработки в связи с накоплением новых материалов и появлением новых методов исследований. Кроме того, подробный морфологический анализ трибы ранее не проводился, а для классификации использовались лишь некоторые признаки наружного строения, ряд из которых оказался довольно изменчивым, и лишь в отдельных случаях изучались элементы строения гениталий самцов. Серьезной проблемой оставались необозначенные типовые виды для надвидовых таксонов. Типовые виды многих родов и подродов не были изучены, что создавало и создает большую путаницу при построении системы трибы и обуславливает сборный характер многих таксонов родового ранга. Одна из важнейших проблем – использование нескольких классификаций разными специалистами (Nabozhenko, Löbl, 2008; Masumoto et al., 2017; Bousquet et al., 2018) (достаточно заметить, что в отношении неарктических и неотропических *Helopini* до сих пор используется устаревшая классификация XIX века), что является источником противоречий и предметом многочисленных дискуссий. Причина этих проблем – слабая изученность группы в целом, отсутствие адекватной морфологической базы и ревизий большинства родов, а также наличие многочисленных конвергенций и параллелизмов, что значительно осложняет построение системы и выяснение родственных связей внутри трибы.

Морфологический анализ во многих таксономических работах до сих пор остается на уровне начала XX века. Большинство специалистов для диагностики используются только признаки наружного строения, обычно доступные при осмотре сверху, в редких случаях – контур наружных склеритов эдеагуса самца. Кроме того, среди современных специалистов распространены методы монтирования и фиксации генитального аппарата, которые дают некорректные результаты (Schawaller, 2012; Chifuentes-Ruis, 2014; Masumoto et al., 2017 и многие другие), и поэтому рисунки и фотографии гениталий из многих работ затруднительно использовать для таксономии и определения.

Филогенетические отношения таксонов внутри трибы и положение этой группы в семействе Tenebrionidae до сих пор остаются неизученными. Единственная предварительная филогенетическая модель (Chifuentes-Ruis et al., 2014), выполненная на ограниченном материале, оказалась неудачной. Ископаемые Helopini до последнего времени не были известны, что усложняло выбор модальности признаков. В филогенетических моделях семейства Tenebrionidae, построенных на основе морфологических признаков, Helopini не фигурировали или были представлены единичными американскими таксонами (Doyen, Tschinkel, 1982), а в единственной для Tenebrionidae модели на основе генетических маркеров (Kergoat et al., 2014) использовались данные только по 2 видам рода *Nalassus* и 1 виду рода *Accanthopus*.

Трофические связи, суточная и сезонная активность, влияние экологических факторов на представителей Helopini, их роль в экосистеме, взаимоотношения видов и занимаемые ими экологические ниши до настоящего времени оставались неизученными.

Таким образом, актуальность исследований связана со слабой изученностью морфологии, устаревшими данными палеонтологической летописи, неисследованным образом жизни большинства таксонов, отсутствием обоснованных филогенетических реконструкций для жуков-чернотелок Helopini и несовершенством классификации.

**Цель и задачи работы.** Цель – усовершенствование системы трибы Helopini на основе обширного морфологического анализа имаго и преимагинальных стадий рецентных и ископаемых таксонов, их распространения и образа жизни, уточнение состава трибы, выяснение родственных отношений между различными родами и построение филогенетической модели с использованием морфологических признаков и генетических маркеров, ревизия крупнейших палеарктических и ряда неарктических родов.

В связи с этой целью были поставлены следующие задачи:

1. Обширный анализ внутреннего и наружного строения взрослых жуков и личинок, аргументация модальности признаков, изменчивости и направлений трансформации для дальнейшего использования в филогенетических моделях и классификации.

2. Уточнение и анализ палеонтологической летописи жуков-чернотелок, в том числе и Helopini, определение этапов и направлений диверсификации Tenebrionidae и их основных причин; пересмотр состава ископаемых Helopini и дру-

гих групп чернотелок; обоснование применения этих данных в филогенетических и эволюционных моделях; применение палеонтологических данных для целей филологии и систематики трибы Helopini.

3. Построение филогенетических моделей на основе признаков внешнего и внутреннего строения и генетических маркеров митохондриальной и ядерной ДНК, обоснование монофилии трибы и основных ее монофилетичных ветвей.

4. Усовершенствование классификации трибы с учетом филогенетических реконструкций, уточнение состава подтриб, родов и подродов, видового состава трибы Helopini в объеме мировой фауны, положения трибы в системе Tenebrionidae.

5. Анализ современного распространения родов трибы, состава и распределения таксонов в различных биогеографических царствах, выявление центров таксономического разнообразия Helopini; анализ возможных исторических причин современного распространения представителей трибы.

6. Выявление закономерностей ландшафтно-биотопического распределения Helopini, их трофических связей, сезонной и суточной активности, экологических предпочтений (освещенности, температуры и влажности в различные сезоны и время суток), границ экологических ниш и жизненных стратегий при совместном обитании таксонов, а также обоснование возможности использования Helopini в лихеноиндикации.

**Научная новизна.** Впервые сделана ревизия обширной группы чернотелок трибы Helopini в объеме мировой фауны, описано более 100 новых видов Helopini и 26 таксонов надвидовых рангов (в том числе и 2 ископаемых палеогеновых таксона), предложено около 150 новых комбинаций, 61 таксон синонимизирован; разработана морфологическая основа с использованием рецентных и ископаемых таксонов для реконструкции филологии и совершенствования классификации группы; существенно уточнена и проанализирована палеонтологическая летопись семейства Tenebrionidae; получены филогенетические модели с использованием морфологических признаков имаго и личинок, а также генетических маркеров; разработана новая сбалансированная классификация трибы Helopini с учетом морфологии, данных филогенетических реконструкций, распространения и биологических особенностей таксонов; выявлены предположительные палеогеографическая область и время формирования трибы; впервые установлено, что большинство видов Helopini является основными потребителями кустистых и листоватых лишайников среди макробеспозвоночных в Северном полушарии, играя тем самым важнейшую роль во многих экосистемах.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследования вносят существенный вклад в познание крупнейшей группы жуков-чернотелок, их морфологии, филогенетических отношений, систематики, распространения и экологических особенностей. Палеонтологическая летопись семейства Tenebrionidae может быть использована в филогенетических реконструкциях и эволюционных моделях. Выявленные трофические связи Helopini и разработанные методы учета численности, суточной и сезонной активности необходимо применять для совершенствования, а в ряде случаев пересмотра методов лихеноиндикации,

широко используемых в прикладных исследованиях и в природоохранных мероприятиях. Результаты работы можно использовать в учебных курсах лекций и практических занятиях по энтомологии, зоологии беспозвоночных, биогеографии, экологии животных, в палеогеографических и фауногенетических реконструкциях.

**Положения, выносимые на защиту.** 1. Направления трансформации морфологических структур, имеющих важнейшее значение для филогении и систематики трибы *Helorini*. 2. Палеонтологическая летопись *Tenebrionidae* и ее использование в филогенетических и эволюционных моделях. 3. Филогенетические отношения трибы *Helorini* на основании морфологических признаков и генетических маркеров. 4. Обоснование классификации трибы *Helorini*. 5. Географическое распространение, история возможного происхождения и расселения. 6. Трофические связи, ландшафтно-биотопическое распределение, взаимоотношения жизненных форм в таксоценозах чернотелок-лихенофагов и роль *Helorini* в экосистемах.

**Личный вклад** соискателя состоит в том, что в основу диссертации положены оригинальный материал и данные, собранные им на Кавказе, на Ближнем Востоке и в Северной Африке в течение 20 лет, а также самостоятельно изучен и проанализирован обширный материал из 57 научных учреждений со всего мира. Постановка задач, полевые исследования, анализ данных и выводы сделаны соискателем лично. Публикации были выполнены диссертантом самостоятельно или при его существенном непосредственном участии (авторский вклад в опубликованные в соавторстве научные работы составляет не менее 50 %). Весь обработанный материал хранится в упомянутых научных учреждениях, большинство типовых экземпляров описанных автором рецентных таксонов передано на хранение в Зоологический институт РАН.

**Степень достоверности.** Материалы работы изложены в 107 рецензируемых изданиях, в том числе и в 67 статьях, опубликованных в журналах, рекомендованных ВАК РФ. Достоверность всех опубликованных работ была подтверждена независимыми рецензентами, ведущими специалистами по жукам-чернотелкам. Достоверность материала подтверждается его хранением в 57 научных учреждениях и частных коллекциях Евразии и Северной Америки, изображениями типовых экземпляров и их этикеток в статьях. Полученные нами данные по генетическим маркерам занесены в международную базу GenBank. Статистический анализ данных (для экологических исследований) проведен с использованием статистических процедур Microsoft® Office Excel® 2010 и пакета статистических программ Statistica 8.0, лишайники были определены специалистом-лихенологом А.М. Веденевым (Волгоградский социально-педагогический университет, Волгоград). Помимо собственных исследований, автором проанализированы сведения, опубликованные в 490 литературных источниках, ссылки на которые присутствуют в тексте.

**Апробация результатов.** Основные положения работы были представлены и обсуждались на ежегодных международных конференциях «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России» (с 2002 по 2018 г., Махачкала, Нальчик, Грозный, Назрань, Сухум), на XII, XIII, XIV съездах Русского энтомологического общества

(2002, 2007, 2012 гг., Санкт-Петербург, Краснодар), на 72-х Чтениях памяти Н.А. Холодковского (2019 г., ЗИН РАН, Санкт-Петербург), на международной конференции «Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии» (25–29 марта 2013 г., Ростов-на-Дону), на международной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (16–20 мая 2011 г., Санкт-Петербург), на XVI Всероссийском совещании по почвенной зоологии (4–7 октября 2011 г., Азов), на втором и пятом международных симпозиумах по жукам-чернотелкам (Tenebrionidae) (2<sup>nd</sup> International Tenebrionidae Symposium, 10–14 October 2006, Lyon, France; 5<sup>th</sup> International Tenebrionidae Symposium, 5–6 March 2018, Prague, Czech Republic) и на множестве других международных и региональных конференций.

## **Содержание работы**

### **1 История изучения трибы Helopini**

В главе подробно рассматриваются работы большинства авторов, в той или иной мере изучавших представителей трибы Helopini, начиная с работ К. Линнея до сегодняшнего дня. Все исследования укладываются в четыре этапа: 1) конец XVIII – середина XIX века; 2) последняя треть XIX – первая половина XX века; 3) вторая половина XX века; 4) XXI век.

Наибольший вклад в изучение трибы Helopini и построение ее системы внесли в середине XIX века Ф.Н.Л. Лапорт (Laporte de Castelnau, 1840), Г. Кюстер (Küster, 1844–1853), Ж.Т. Лакордер (Lacordaire, 1859), в последней трети XIX – первой половине XX века – Э. Аллар (Allard, 1876, 1877), Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1896) и Э. Рейтгер (1922). Система трибы была пересмотрена М. Антуаном (Antoine, 1949) и Ф. Эспаньолом (Español, 1956, 1961) на основе строения гениталий самцов. Среди отечественных энтомологов существенный вклад в познание Helopini внесли Г.С. Медведев, Н.Г. Скопин, С.М. Яблоков-Хнзорян и А.В. Богачев, ревизовавшие среднеазиатских и закавказских представителей группы, а также М.С. Гиляров с соавторами, впервые использовавший признаки личинок для систематики трибы. Большинство современных исследований по трибе Helopini было опубликовано автором этой работы.

### **2 Материал и методы**

В главе подробно рассматриваются методы исследования и использованный материал.

Методы сбора и обработки материала. Для решения поставленных задач использован материал из 57 учреждений со всего мира, собственные сборы и исследование автора на Кавказе, на Ближнем Востоке и в Северной Африке, сборы российских коллег из Китая, Мексики, Ирана, Ливана. Всего было изучено более 8000 экземпляров имаго, в том числе более 400 типовых, около 50 экземпляров личинок и куколок, изготовлено более 800 постоянных и временных препаратов гениталий самцов и самок, половых протоков самок и крыльев. Морфологические исследования. Применен широкий спектр методов, в том числе и сканирующая электронная и комфокальная микроскопия. Оценку модальности признаков проводили

с учетом морфологических трансформационных рядов и структур древнейших ископаемых палеогеновых представителей чернотелок.

Методы филогенетического анализа на основе морфологических признаков и генетических маркеров. Филогенетический анализ, основанный на морфологических признаках, был сделан методом максимальной парсимонии в программах PAUP 4.0 и TNT. В альтернативных филогенетических моделях использовали генетические маркеры первой субъединицы цитохром-оксидазы *Cox1* мДНК и участок гена мышечного белка *Mrp20* яДНК. Филогенетический анализ на основе генетических последовательностей проводился в программе PAUP\* 4.0b10 (Swofford, 2001) со 100 случайными дополнительными повторными последовательностями и значениями начальной загрузки, рассчитанными со 100 псевдорепликантами. Бэйсовский анализ проводили с использованием программ MrBayes 3.1.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) и MrClade.

Методы экологических исследований. Для выявления термо- и гигропреферендумов, трофического спектра и взаимоотношений популяций разных видов были проведены исследования в большинстве регионов Турции, Кавказа и в Марокко (Большой Атлас, Антиатлас). Подсчет численности жуков-чернотелок трибы *Nelopini* осуществлялся методом трансект. Регистрировали время выхода жуков из дневных укрытий и высоту их местоположения на деревьях, численность каждого вида, время начала и прекращения активности. Для контроля локальных температур и влажности воздуха применяли регистраторы TPВ-2, которые представляют собой двухканальный микроконтроллер с полупроводниковым датчиком температуры и датчиком относительной влажности. Статистический анализ данных проведен общепринятыми методами (Лакин, 1990) с использованием статистических процедур Microsoft® Office Excel® 2010 и пакета статистических программ Statistica 8.0. Применяли параметрический (ANOVA) и непараметрический дисперсионный анализ (критерий Краскела – Уоллиса (*K-W*)), *t*-критерий Стьюдента, линейный регрессионный анализ, предварительно проверяя соответствие эмпирических распределений нормальному. Нулевые гипотезы отклоняли на уровне значимости менее 0,05.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность своим учителям, коллегам, кураторам музеев, друзьям и родственникам, которые в той или иной мере способствовали выполнению работы: Г.С. Медведеву, А.Г. Кирейчуку, Г.М. Абдурахманову, Ю.Г. Арзанову, М.Г. Волковичу, Б.А. Коротяеву, А.Л. Лобанову, С.В. Андреевой, В.Н. Прасолову, А.К. Чистяковой, А.В. Ковалёву, А.М. Шаповалову, А.Г. Мосейко, М.-Р.Д. Магомедову, К.З. Омарову, Н.И. Рабазанову, Д.А. Аливердиевой, Н.В. Лебедевой, И.В. Шохину, Д.Г. Касаткину, Э.А. Хачикову, Г.Б. Бахтадзе, Е.Н. Терскову, И.А. Чиграю, С.Н. Чиграй, В.Ю. Шматко, Д.Г. Матишову, К.В. Двадненко, С.В. Набоженко, В. Keskin, N. Alpragut Keskin, Г. Джапошвили, М.Ю. Калашяну, М.Я. Джамбазишвили, Х.А. Алиеву, Э. Гусейнову, А.А. Теймурову, E. Matthews, A.D. Smith, R. Aalbu, В.Я. Набоженко, С.И. Богуте, В.П. Галушко, В.А. Галушко, Н.Б. Никитскому, А.Г. Пономаренко, Е.Э. Перковскому, А.В. Захаренко, Л.С. Черней, В.А. Лобкову, Ю.В. Суворову, O. Merkl, S.M. Blank, M. Baehr, H. Schillhammer, K.-D. Klass, O. Jäger, V. Jaeger, W. Schawaller, M.



Hartmann, A. Nel, A. Mantilleri, M.V.L. Barclay, H. Silfverberg, J. Hájek, L. Sekerka, E. Sprecher, A.-L.-L. Friedman, R. Poggi, P. Leo, J. Ferrer, X. Yang, C. Gröhn, W. Steiner, S. Hervet, H. Yoshitomi, K. Ando, Sh. Nomura, M. Ôhara, А.Г. Коваля, А. Азарова, С.В. Колова, D. Szalóki, V. Tichý, M. Lillig, A. Lasoń, P. Białooki, L. Purchart, Ch. и H. Werner Hoffeins, R. Grimm, S. Bečvář.

Исследование поддержано грантом РФФИ 18-04-00243А и грантом проектной части Госзадания Минобрнауки РФ № 6.2884.2017/ПЧ

### 3 Морфологический очерк

В главе представлен детальный морфологический обзор структур имаго, личинок и куколок, выявлены признаки, имеющие важное таксономическое значение и, предположительно, отражающие филогенетический сигнал, с целью их использования для построения сбалансированной единой классификации трибы. Большинство признаков впервые использовано автором для систематики трибы: внутренний скелет эпикраниума, сенсорные органы покровов, наружное строение и внутренний скелет птероторакса, брюшные вентриты и межсегментные мембраны, многие структуры гениталий самцов, половые протоки самок, детали строения личинок (Набоженко, 2006, 2018; Nabozhenko, 2015; Nabozhenko, Keskin, 2016; Nabozhenko et al., 2016; Nabozhenko, Ando, 2018 и мн. др.). Основное внимание уделено выявлению модальности признаков, в том числе и с учетом строения ископаемых таксонов.

**Строение имаго в трибе Helopini.** Монофилия трибы Helopini поддержана следующими аутопоморфиями: хелопоидный тип брюшных защитных желез и наличие целокопических сенсилл на надкрыльях. Наибольшее значение для высшей систематики трибы имеют: наличие/отсутствие стридуляционного органа и шипов на передних бедрах, ширина эпиплевр, строение VIII внутреннего стернита, эдеагуса, половых протоков и личинок. Эти признаки определяют таксономические границы подтриб (Набоженко, 2018). Внутри подтриб выделяются группы родов по строению эдеагуса самца (Набоженко, 2005) (хелопоидный, нефодиоидный и катомоидный для Helopina; налассоидный и цилиндриноидный (с модификациями) для *Cylindrinotina*), по строению личинок (налассоидные и цилиндриноидные в подтрибе *Cylindrinotina*), в ряде случаев по строению эпиплевр и межсегментных мембран (группа родов *Taurohelops*, *Cylindrinotina*) и ментума (нефодиоидная группа родов, Helopina). Указанные структуры могут использоваться как выражающие филогенетический сигнал.

Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самца. Генитальный аппарат самца в трибе Helopini впервые был использован М. Антуаном (Antoine, 1949) в целях систематики. С тех пор генитальные структуры стали основой для значительного усовершенствования классификации группы (Español, 1956, 1961; Набоженко, 2005, 2006; Nabozhenko, 2015; Keskin, Nabozhenko, 2015; Nabozhenko, Keskin, 2016; Nabozhenko et al., 2016a, b; Ando, Nabozhenko, 2018 и мн. др.). Строение гениталий самца имеет большое значение для филогенетических реконструкций. Генитальный аппарат состоит из вспомогательных склеритов, телескопически вложен-

ных друг в друга (дериваты сегментов VIII и IX: стернит и тергит VIII, гастральная спикула (стернит IX) и сильно редуцированные производные тергита IX), и собственно гениталий (эдеагуса), которые, в свою очередь, состоят из тегмена (в виде плотного футляра с апикальной и базальной долями) и расположенной внутри медиальной доли (копулятивный орган, пенис).

Все многообразие строения эдеагуса в трибе Helopini можно разделить на 3 типа, соответствующих трем подтрибам: эноплопидный, налассоидно-цилиндринотоидный (апикальная доля без шипиков, вентральные отростки апикальной доли короткие и не прикрывают пенис снизу) и хелопиоидный (апикальная доля с шипиками, вентральные отростки апикальной доли очень длинные и полностью прикрывают пенис снизу) (рис. 1). Первый характеризуется наиболее примитивными чертами (сходными с таковыми у архаичной трибы Toxicini подсемейства Tenebrioninae), в том числе и внутренней склеротизованной областью апикальной доли (Набоженко, 2018).

В подтрибе Cyldrinochina (налассоидно-цилиндринотоидный эдеагус) выражены две модификации (Набоженко, 2005; Nabozhenko, Ando, 2018): (1) налассоидный тип (плезиоморфный): эдеагус слабо склеротизованный; апикальная доля с параметрами на самой вершине, между которыми заметен тонкий шов; вершина вытянута в уплощенный с боков киль; поверхность апикальной доли вместе с параметрами пунктирована, в каждой точке расположена очень тонкая и короткая щетинка, направленная к вершине; (2) цилиндринотоидный (апоморфный): эдеагус сильно склеротизованный; апикальная доля без выраженных параметров (шов не выражен); вершина уплощенная дорсовентрально; поверхность апикальной части без пунктировки и щетинок. Преобразование налассоидного эдеагуса в цилиндринотоидный легко прослеживается на примерах видов с промежуточным типом строения. Несмотря на то, что в большинстве случаев цилиндринотоидный эдеагус отражает родственные отношения, в некоторых родах с налассоидным эдеагусом (*Nalassus*, *Zophohelops*, *Ectromopsis*) он также может формироваться независимо.

В подтрибе Helopina (хелопиоидный эдеагус) выражены 3 типа эдеагуса, направленные на большую склеротизацию, локализацию более мощных шипиков апикальной доли и усиление арматурных бакулей медиальной доли (Набоженко, 2006; Nabozhenko, 2015a; Nabozhenko, Keskin, 2016b): 1) наиболее просто устроенный (плезиоморфный) – нефодиоидный (бакули не слитые), но с узко закругленной вершиной медиальной доли (синапоморфия для родов *Nephodinus*); 2) катомоидный (медиальная доля со слитыми бакулями и двумя вершинами или одной сильно закругленной широкой вершиной, апикальная доля с равномерно густо расположенными по всей поверхности маленькими шипиками) – синплезиоморфия для большинства родов подтрибы Helopina; 3) собственно хелопиоидный (медиальная доля со слитыми бакулями и одной острой вершиной, апикальная доля с мощными шипиками, локализованными преимущественно в вершинной трети) – синапоморфия для группы родов *Helops*.

Катомоидный тип строения, вероятно, является исходным (плезиоморфное состояние) в подтрибе Helopina, так как представлен у архаичных рецентных родов и

ископаемых таксонов. Учитывая отчетливую тенденцию к вторичной склеротизации эдеагуса в трибе Helopini, можно предположить, что исходным его типом у предковых форм был налассоидный. Дальнейшая специализация шла в двух направлениях: а) дорсовентральное уплощение апикальной доли и редукция ее пунктировки и щетинок с одновременной склеротизацией (цилиндринотоидный паттерн); б) сначала частичная, а потом полная склеротизация апикальной доли, сильное удлинение вентральных отростков апикальной доли, преобразование щетинок апикальной доли в шипики и поворот их от вершины к основанию (хелопиоидный паттерн).

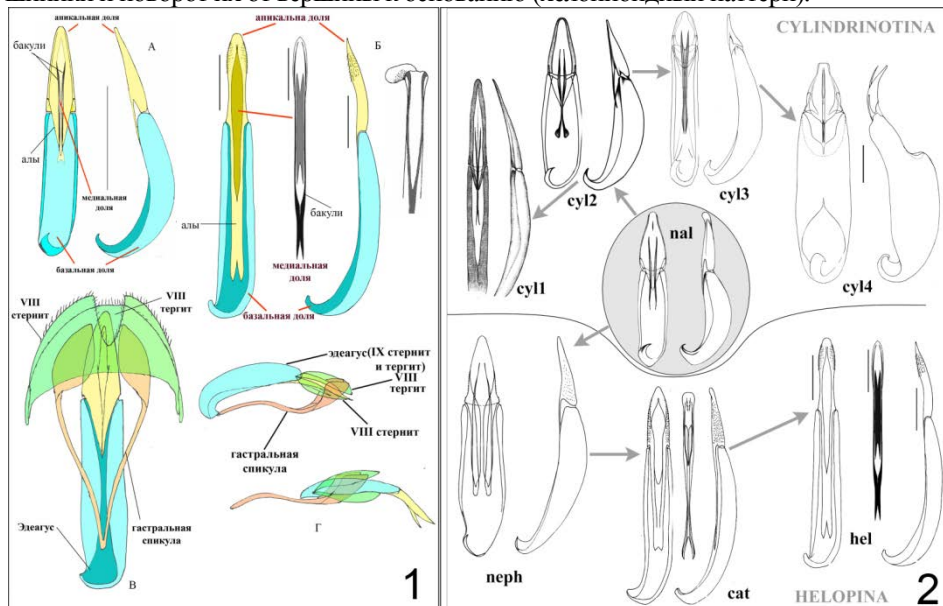


Рисунок 1 – Строение генитального аппарата (1) и преобразование эдеагуса (2) в трибе Helopini. 1: А – подтриба Cyldrinetina, Б – подтриба Helopina; 2: nal – налассоидный, cyl – цилиндринотоидный (cyl1 – *Angustihelops*, cyl2 – *Nalassus* (*Helopondrus*), cyl3 – *Armenohelops*, cyl4 – *Taurohelops*), neph – нефодиоидный, cat – катомоидный, hel – хелопиоидный.

Половые протоки самок играют большую роль в систематике семейства Tenerionidae. Строение половых протоков самок чернотелок и их применение для целей классификации и филогении (в том числе и Helopini) приведены в некоторых обзорных работах (Watt, 1974; Tschinkel, Doyen, 1980; Doyen, 1993; Г.С. Медведев, 2001; Набоженко, 2005; Cifuentes-Ruiz et al., 2014; Nabozhenko, Ando, 2018 и др.). Если рассмотреть весь спектр половых протоков в трибе Helopini, то их признаки можно брать для построения классификации, принимая за основу тип ветвления протоков (первичный или вторичный). Налассоидно-цилиндринотоидный тип половых протоков с одним каналом сперматеки или с множественными каналами вторичного ветвления характерен для подтрибы Cyldrinetina, а хелопиоидный тип

половых протоков с двумя и более каналами первичного ветвления – для подтриб Helopina и Eneoplorina.

Группировки по типу строения сперматеки в подтрибе Cylindrinotina в целом соответствуют таковым по типу строения эдеагуса, с рядом переходных форм и модификаций. Для таксонов с налассоидным типом эдеагуса характерен налассоидный паттерн (сперматека с одним коротким каналом без отростков, железа короткая), для таксонов с цилиндриноидным типом эдеагуса – цилиндриноидный (сперматека с длинным каналом с отростками и длинной железой сперматеки). Весь спектр выделенных вариантов половых протоков отражает полный переход от самой простой (плезиоморфное состояние) налассоидной сперматеки до наиболее сложно устроенной псевдохелопиоидной (Набоженко, 2006) (апоморфное состояние) (рис. 2). Налассоидный вариант характерен для многих тенебрионид из подсемейства Tenebrioninae. Многоканальная сперматека у *Caucasohelops* имеет вторичное ветвление, то есть все каналы образовались из коротких отростков на основном канале сперматеки.

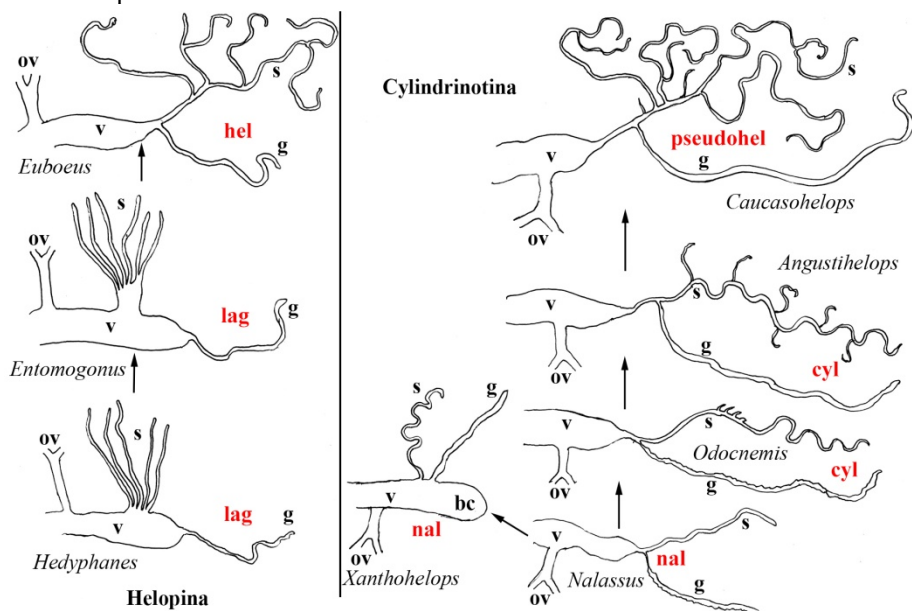


Рисунок 2 – Трансформация половых протоков самок в трибе Helopini и пути формирования многоканальной сперматеки. lag – лагриоидный тип, hel – хелопиоидный тип, nal – налассоидный тип, cyl – цилиндриноидный тип, pseudohel – псевдохелопиоидный тип

У Helopina, в отличие от Cylindrinotina, многоканальная сперматека имеет первичное ветвление, то есть многочисленные каналы в исходном состоянии отходят от вагины и в дальнейшем в месте их впадения из вагины образуется общий ствол для многочисленных ветвей. Плезиоморфным состоянием можно назвать лаг-

риоидный тип половых протоков (сперматека с многочисленными (5–6) длинными неветвящимися каналами, отходящими рядом непосредственно из вагины, одна или две железы без клапана). Остальные модификации, вплоть до образования клапана железы, следует считать апоморфными.

**Преимагинальные стадии.** Строение личинок в трибе *Helopini* позволяет выделить 2 группы, хелопиоидную (*Helopina*) и цилиндриноидную (*Cylindrinotina*) (таблица 1) (Набоженко, 2005; Nabozhenko, Gurgenzidze, 2006; Puchart, Nabozhenko, 2012); личинки представителей подтрибы *Eporopina* неизвестны. Группы, выделенные на основе типов личинок, в целом соответствуют таковым на основе строения гениталий самца и половых протоков самки. Для личинок трибы характерны мощные саблевидные, загнутые на дорсальную сторону выросты тергита IX и очень крупные лунковидные ямки на тергитах VII и VIII. Согласно мнению С.И. Келейниковой (1963, 1969) личинки *Helopini* несут черты специализации, связанные с переходом большинства *Helopini* к почвенному образу жизни: равномерная склеротизация покровов, саблевидные выросты брюшного сегмента IX, немного более мощная передняя пара ног. Однако каких-либо отличий между почвообитающими и обитающими в древесной трухе личинками *Helopini* нами не выявлено. Кроме того, саблевидные выросты тергита IX не уникальны и широко представлены у лесных видов подсемейства *Stenochiinae*, которые в отличие от *Helopini* имеют неравномерную склеротизацию покровов.

Таблица 1 – Типы строения личинок в трибе *Helopini* (Puchart, Nabozhenko, 2012)

Подтриба <i>Helopina</i>	Брюшной сегмент IX без цилиндрических или конусовидных бугорков в основании концевых саблевидных выростов
Подтриба <i>Cylindrinotina</i>	Брюшной сегмент IX несет небольшие цилиндрические или конусовидные бугорки в основании концевых саблевидных выростов
Налассоидная группа родов	Лабрум на наружной поверхности диска с 8 краевыми хетами
Подгруппа <i>Nalassus</i>	На сегменте IX развито кармановидное углубление впереди каждого саблевидного выроста. Покровы от желтых до желто-коричневых
Подгруппа <i>Xanthomus</i>	Сегмент IX без кармановидных углублений. Покровы белые
Цилидринотоидная группа родов	Лабрум на наружной поверхности диска с 10 краевыми хетами

#### 4 Палеонтологическая летопись *Tenebrionidae*

В главе представлена палеонтологическая летопись семейства *Tenebrionidae* для отдельных ветвей и подсемейств, восполнены пробелы этой летописи, в том числе и данными по трибе *Helopini*, внесены существенные дополнения и изменения

в таксономию ископаемых чернотелок (Kirejtshuk, Nabozhenko, Nel, 2010, 2012; Nabozhenko, Kirejtshuk, 2014, 2017; Nabozhenko et al., 2015, 2016c; Chang et al., 2016; Nabozhenko, Soldati, 2016; Alekseev, Nabozhenko, 2015, 2017; Nabozhenko, Chigray, 2018; Nabozhenko et al., 2019). С помощью данных палеонтологической летописи предложены коррекции в существующие филогенетические и эволюционные модели, основанные на методах молекулярных часов, выявлены несоответствия структур предполагаемого лагриоидного предка тенебрионид с таковыми древнейших чернотелок тенебрионидной линии, обосновано использование палеонтологических данных для целей филогении и систематики трибы Helopini. Многие ископаемые виды, относимые к Tenebrionidae, были неудовлетворительно описаны в XIX веке по очень скудным остаткам, и их положение в отряде Coleoptera не ясно, поэтому основой для анализа служат образцы, таксономическая принадлежность которых не вызывает сомнений.

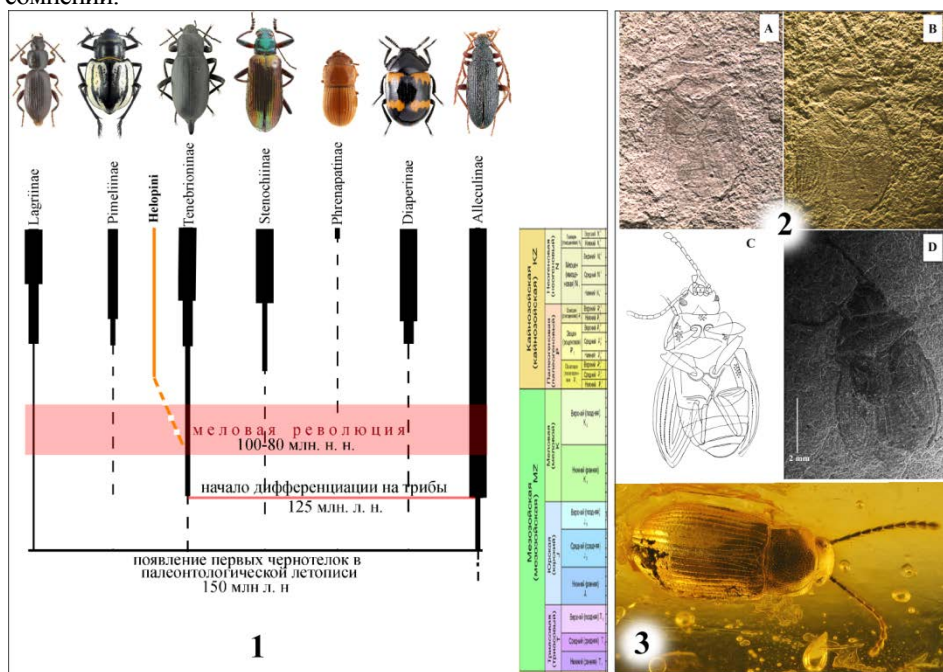


Рисунок 3 – Время появления представителей подсемейств Tenebrionidae в палеонтологической летописи (1) и ископаемые палеогеновые таксоны Helopini: (2) *Cryptohelops menaticus* Nabozhenko et Kirejtshuk, 2014, палеоцен Мена, Франция; (3) *Stenohelops klebsi* Nabozhenko et al., 2016, эоценовый балтийский янтарь.

Древнейшими представителями семейства являются чернотелки тенебрионидной ветви, к которой относятся и Helopini. Представители этой ветви из подсемейств Alleculinae и Tenebrioninae известны из поздней юры (164,7–155,7 млн л. н., Каратау, Казахстан) – раннего мела (125,5–122,5 млн. л. н., Чаомидянь, исяньская свита, Китай). Мезозойские таксоны морфологически незначительно отличаются от

современных, и их можно отнести уже к конкретным подсемействам, трибам, а в ряде случаев подтрибам (Alleculinae: Alleculini: Gonoderina, Steniododini; Tenebrioninae: Alphitobiini). Это свидетельствует о ранней диверсификации по меньшей мере тенебриоидной ветви жуков-чернотелок и морфологическом консерватизме ее представителей. Большой пробел в летописи остается в среднем и позднем мелу, где виды семейства не выявлены (рис. 3).

Один из наиболее информативных временных промежутков – палеоцен (рис. 3). В палеоцене (61–56 млн л. н., Мена, Франция) впервые в летописи появляются специализированные мирмекофильные тенебриониды трибы *Opatrini*, виды трибы *Amarygmini*, ныне преимущественно тропической индо-малайской, а также *Helopini*. Представители всех трех триб, несмотря на то, что относятся к ископаемым родам, обладают чертами специализации, характерными для современных чернотелок этих групп. Так, *Cryptohelops menaticus* (*Helopini*) очень похож на современный род *Stenohelops* s. str. Все эти находки свидетельствуют о гораздо более ранней мезозойской диверсификации различных групп подсемейства Tenebrioninae, в том числе и трибы *Helopini*, сформировавшейся, вероятно, не позднее среднего – позднего мела.

Следующий крупный палеогеновый временной срез, в котором хорошо представлены Tenebrioninae, относится к среднему – позднему эоцену (компрессионные среднеэоценовые отпечатки Гайзельталя в Германии, среднеэоценовый балтийский янтарь, верхнеэоценовые отложения Флориссент в США). В отложениях Гайзельталя доминируют виды подсемейства Stenochiinae, причем все роды относятся к вымершим таксонам, сходным с современными Cnodalonini, распространенными преимущественно в субтропических и тропических областях земного шара. В балтийском янтаре известны современные роды подсемейств Tenebrioninae (трибы Bolithophagini, Pedinini, Triboliiini, Ulomini, Helopini, Palorini), Diaperinae (Diaperini), Lagriinae (вероятно, мезозойские реликты: вымершая триба Gonialaenini, архаичный род *Yantaroxenus* из трибы Belopini, близкий к американскому тропическому роду *Rhyphasma*; виды из современных родов триб Laenini, Lurporini и Lagriini) и Alleculinae (почти все таксоны относятся к современным родам триб Alleculini и Steniododini, а в ряде случаев и к современным под родам). *Helopini* в балтийском янтаре представлены одним многочисленным видом *Stenohelops klebsi* (Nabozhenko et al., 2016). Этот вид внешне очень похож на *Nalassus* (подтриба *Cylindrinotina*) и первоначально был описан в этом роде. После изучения дополнительного материала он был перенесен в род *Stenohelops* (Nabozhenko et al., in press). В американских позднеэоценовых отложениях Флориссента представлены виды из триб *Opatrini*, *Bolithophagini*, *Amarygmini* (Tenebrioninae), *Diaperini* (Diaperinae) и *Stenosini* (Pimeliinae) (Scudder, 1892; Wickham, 1914). Почти все виды относятся к современным и близким к современным родам. Наименее малочисленны в эоценовых отложениях и янтарях пимелоидные чернотелки, которые известны по двум ксероморфным видам трибы *Asidini* (современных родов *Asida* и *Pelecyphorus*). Примечательно, что оба вида относятся к современным под родам, что свидетельствует о несомненно

более ранней (возможно, раннеэоценовой или позднепалеоценовой) диверсификации этих групп.

Неогеновые тенебриониды широко представлены вымершими видами современных родов, наибольшее число таксонов описано из миоценового доминиканского янтара.

**Использование палеонтологической летописи Tenebrionidae в филогенетических и эволюционных моделях.** В существующих моделях, основанных на методе молекулярных часов (Kergoat et al., 2014), предполагается, что тенебриониды произошли после триассово-юрского массового вымирания, а диверсификация основных ветвей Tenebrionidae происходила в период пангейских и гондванских разломов. С помощью бэйсовского анализа датировок эти авторы установили, что аридно-адаптированные виды диверсифицировались рано, в то время как диверсификация большинства влаголюбивых видов произошла значительно позже. Сложно судить о том, насколько рано диверсифицировались ксерофильные группы чернотелок, поскольку палеонтологические данные о таких группах отсутствуют вплоть до палеоцена Мена (Франция). Можно только предположить, что базальные ветви пимелоидных тенебрионид обособились еще в юре, так как среди современных представителей крупнейшего подсемейства Pimeliinae и небольшого Kuhitangiinae нет мезофильных лесных групп. Однако палеонтологическая летопись и огромное разнообразие как ксероморфных, так и мезоморфных видов и родов в пределах тенебрионидной ветви чернотелок ставят под сомнение значительно более позднюю диверсификацию мезофильных форм. Древнейшие юрские и юрско-меловые чернотелки тенебрионидной ветви относятся к мезофильным группам, при этом к трибам Gonoderini, Stenopodiini (Alleculinae) и Alphotibiini (Tenebrioninae), представленным в современной фауне. Таким образом, дифференциация семейства происходила на ранних этапах, по меньшей мере в юре, независимо от того, были ли предковые формы Tenebrionidae ксерофильными или мезофильными. Кроме того, формирование аридно-адаптированных групп у чернотелок может происходить по геологическим меркам «стремительно». Ярким примером служат таксоны триб Helorini и Vlarini, где даже в одном роде могут быть представлены как архаичные лесные мезофильные, так и ксерофильные пустынные виды.

Анализ строения и состава ископаемых тенебрионид выявил несоответствие реконструкции гипотетического предка тенебрионид (Matthews, Bouchard, 2008) и палеонтологической летописи. Оно состоит в том, что предполагаемый предок, согласно морфологическим работам и филогенетическим моделям (Doyen, Tschinkel, 1982, Doyen, 1993; Matthews, Bouchard, 2008; Matthews et al., 2010), имеет признаки, характерные для лагрионидной ветви, в наибольшей степени для Belorini. Однако древнейшие тенебриониды относятся к тенебрионидной линии и лишь отчасти соответствуют признакам, указанным для лагрионидного предка (из 10 ключевых признаков у гипотетической предковой чернотелки и древнейших ископаемых совпадают только 4). Несоответствие предполагаемого предка Tenebrionidae и ископаемых может быть связано как с неверной интерпретацией анцестральных признаков, так и с недостатком ископаемого материала. В любом случае совершенно очевидно, что



если руководствоваться предположительно доказанной монофилией Tenebrionidae (Kergoat et al., 2014), диверсификация этого семейства на основные ветви подсемейства протекала на самых ранних этапах эволюции чернотелок, а подродовая структура многих родов была сформирована уже к среднему эоцену.

**Использование палеонтологических данных для целей филогении и систематики трибы Helopini.** Сравнение ископаемых чернотелок трибы Helopini с рецентными таксонами позволяет откорректировать филогенетические модели, в первую очередь при выборе полярности признаков. При сопоставлении рецентных и ископаемых Helopini выявлены плезиоморфии в следующих структурах (Nabozhenko, Kirejtshuk, 2014): 1) наличие мембранозных поверхностей в ротовом аппарате, в том числе и «клипео»-лабральной мембраны; 2) крупные сильно поперечные глаза; 3) продольное медиальное возвышение ментума; 4) умеренно треугольно расширенный апикальный максиллярный пальпомер; 5) тонкие, постепенно расширенные от основания к вершине антенны, антенномер 11 слабо удлинённый, веретеновидный (хелопиоидный тип); 6) налассоидный паттерн торакального соединения, с ограниченной подвижностью в латеральном направлении; 7) прогипомеры и простернум перед прококсами очень грубо пунктированы круглыми ямками; 8) катомоидный тип строения эпиплевр; 9) наличие хорошо выраженных стриальных бороздок на надкрыльях; 10) хорошо развитые не выступающие плечевые углы надкрылий; 11) межсегментные мембраны между 3–5 вентритами тонкие, расположены в горизонтальной плоскости; 12) полностью глубоко окаймлённый 5-й абдоминальный вентрит, характерный для всех ископаемых и рецентных видов подтрибы Helopina; 13) катомоидный тип эдеагуса.

## **5 Филогения трибы Helopini**

До настоящих исследований имелась только одна филогенетическая модель для Helopini, основанная на признаках морфологии имаго (Cifuentes-Ruiz et al., 2014), которую можно не принимать во внимание вследствие использования авторами очень ограниченного количества преимущественно американских родов, многочисленных ошибок в интерпретации признаков, недоучета множества важнейших структур и отсутствия какого-либо анализа их модальности. Были предложены филогеографические модели с использованием генетических маркеров *Cox2* для канарских *Nesotes* (Rees et al., 2001a, b) и филогения рода *Armenohelops* (с использованием *Cox1*) (Nabozhenko et al., 2016), родов подтрибы *Cylindrinotina* Анатолии (*Cox1* мДНК и *Mr20* яДНК): *Odocnemis* (Alpagut Keskin et al., 2012; Keskin et al., 2012; Набоженко и др., 2013), *Turkonalassus* и *Nalassus* Турции (Alpagut Keskin et al., 2015; Keskin, Nabozhenko et al., 2018a).

**Филогенетические реконструкции на основании морфологических признаков.** Нами были получены предварительные филогенетические модели на основе морфологических признаков для всех родов трибы с использованием различных программ. Поскольку триба характеризуется наличием множества гомоплазий в различных группах двух подтриб, были сделаны две дополнительные отдельные

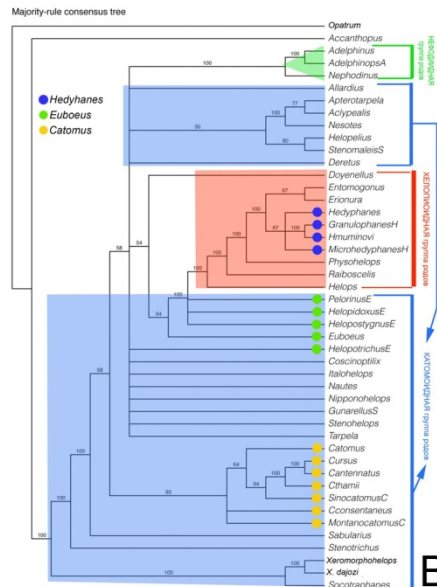
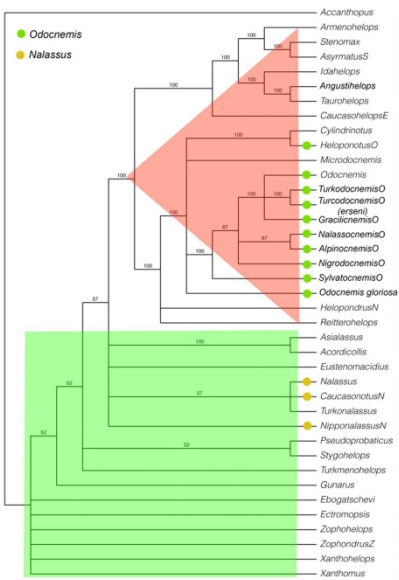
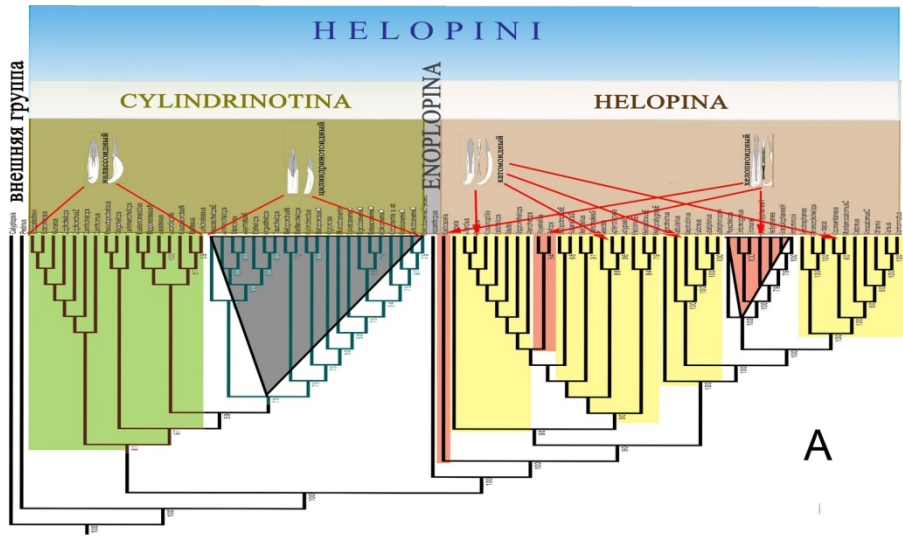


Рисунок 4 – Филогенетические реконструкции на основе морфологических признаков (максимальная парсимония). А – для всей трибы Helopini (PAUP\* 4.0b10); Б – для подтрибы Cylindrinotina (TNT); В – для подтрибы Helopina (TNT).

матрицы и кладограммы для подтриб Helopina и Cylindrinotina с учетом того, что монофилия этих подтриб подтверждена с помощью молекулярно-генетических методов. Всего было выбрано 97 признаков (имаго и личинок) для родов из триб

Helopini (ингруппа), Opatrini (аутгруппа, Tenebrioninae, *Opatrum*) и Tentyriini (аутгруппа, Pimeliinae, *Calypsoptis*). Для снижения влияния гомоплазий были построены отдельные реконструкции для подтриб Helopina и Cyldrinotina, в которых аутгруппой выступал род *Accanthopus* (подтриба Enoplorina).

В предлагаемой модели (рис. 4А) четко выделяются две ветви трибы Helopini: подтриба Cyldrinotina (монофилетичная) и кластер Helopina + Enoplorina (также монофилетичный). Монофилия подтрибы Cyldrinotina поддерживается следующими признаками: апикальная доля эдегуса без шипиков, алы апикальной доли прикрывают лишь половину или меньше половины базальной доли; эпифаринкс без выемки посередине; брюшной вентрит 5 с одинарным торцевым окаймлением; вершины голеней с длинными щетинками вокруг торцевой части. Монофилия клады Helopina + Enoplorina поддерживается двумя синапоморфиями: сперматека более чем с одним каналом; склеротизованная часть эпифаринкса с глубокой треугольной выемкой посередине переднего края. Монофилия Helopina поддержана синапоморфиями: апикальная доля эдегуса с шипиками или жесткими щетинками, алы апикальной доли полностью прикрывают базальную долю; абдоминальный вентрит 5 с двойным окаймлением; вершины голеней с короткими шипиками вокруг торцевой части. Подтриба Enoplorina является сестринской группой и занимает базальное положение по отношению к Helopina. Два ее вида из рода *Accanthopus* обладают рядом плезиоморфий в строении гастральной спикулы (ветви не слитые и не соединенные мембраной) и стернита VIII самца (без глубокой вырезки в середине). С другой стороны, *Accanthopus* характеризуется аутапоморфиями (наличием зубцов на внутренней стороне бедер).

Филогенетические отношения в подтрибе Cyldrinotina (рис. 4Б). Выделяется клада цилиндриноидных родов, монофилия которой поддержана синапоморфиями: цилиндриноидный тип эдегуса; антенномеры у самца не более утолщенные, чем у самки (отсутствие полового диморфизма в строении антенн). Цилидринотоидные роды делятся на две клады: в одну входят группы с немодифицированным цилиндриноидным эдегусом (*Cyldrinotus* + *Odocnemis* + *Microdocnemis*) + *Nalassus* (*Helopondrus*) и *Reitterohelops*, а во вторую (*Armenohelops*, *Stenomax*, *Idahelops*, *Angustihelops* и *Taurohelops*) – с модифицированным. Монофилия *Cyldrinotus* + *Odocnemis* + *Microdocnemis* основывается на синапоморфии: зубцы на внутренней стороне передних голеней самца. Группа налассоидных таксонов парафилиетичная согласно предложенной модели, и их филогенетические отношения остаются неясными. Ряд из них (*Asialassus*, *Eustenomacidius*, *Nalassus*, *Turkonalassus*) находится в базальном положении относительно монофилетичной группы цилиндриноидных родов, при этом *Nalassus* в модели выступает как полифилетичная группа, а *Turkonalassus* в одной кладе с под родами *Nalassus*. Полифилетичность *Nalassus* допускается признаками под рода *Nipponalassus*, который действительно имеет существенные отличия от остальных под родов и обладает рядом аутапоморфий в строении брюшного внутреннего стернита VIII, брюшных вентритов, густым отграниченным опушением метавентрита и брюшных вентритов 1–3, а также волосяной щеткой на трохантерах. Тем не менее этот род имеет смысл пока оставить в

составе *Nalassus* до получения данных по генетическим маркерам. Родовой статус *Turkonalassus* обоснован данными молекулярно-генетического анализа. Остальные налассоидные роды расположены в виде отдельных, независимых «филогенетических» линий, и их родственные отношения остаются неясными на предложенной модели, хотя по меньшей мере генетическое сходство родов *Nalassus* и *Xanthomus* не вызывает сомнений. В ряде случаев близость таксонов на кладограмме носит случайный характер (например *Pseudoprobaticus* и *Stygohelops*), не отражающий родство между группами.

Филогенетические отношения в подтрибе Helopina (рис. 4B). Среди Helopina только две ветви являются монофилетичными, и их близкое родство не вызывает сомнения:

1. *Adelphinus* и *Nephodinus* объединяются синапоморфиями – адельфиноидная форма тела, ментум без медиального возвышения и слабо склеротизованный в передней части, алы медиальной доли эдеагуса не слитые в основании. Оба рода дистанцированы от остальных Helopini и по образу жизни. Это хорошо летающие фотофильные виды, хортобионты, фитофаги.
2. Вторая монофилетическая клада объединяет палеарктические хелопиоидные роды (роды с хелопиоидным типом эдеагуса). Сходным строением эдеагуса обладает неарктический род *Doyenellus*, который, вероятно, имеет отдаленные родственные связи с хелопиоидными родами (особенно с *Helops*, так как половые протоки самок у *Doyenellus* и у *Helops* с клапаном железы), обнаруживая при этом ряд плезиоморфий: слабо склеротизованный (но уникальный в трибе Helopini по строению узких, отделенных от остальной части лопастевидных вершин) внутренний стернит VIII самца, междурядье 8 соединяется с краем надкрылий у вершины, а загнутый верхний край эпиплевр не достигает вершины надкрылий. Аутопоморфия этого рода выражена в строении очень широких и повернутых в вертикальной плоскости межсегментных мембран между 3–5 абдоминальными вентритами самцов.

Филогенетические отношения многих родов подтрибы Helopina не ясны, и эти роды относятся к базальным катомоидным ветвям в подтрибе Helopina. Так, *Allardius*, *Coscinoptilix*, *Tarpela*, *Nautes*, *Nipponohelops*, *Deretus*, *Stenohelops* и *Italohelops* обладают множеством синплезиоморфий: хелопиоидная форма тела, катомоидный тип эдеагуса, немодифицированные надкрылья (междурядья не килевидные) с постепенно сужающимися и не достигающими вершины эпиплеврами, ментум без медиального выроста, простой внутренний стернит VIII самца без областей четкой арматурной склеротизации, простые не изогнутые передние и средние голени без очень густой линии щеток, с простым опушением из светлых волосков. Американские *Coscinoptilix*, *Tarpela* и *Nautes*, вероятно, являются родственными родами (Steiner, 2009), так как различия между ними незначительны и состоят в степени развития задних крыльев и окраске. Так же нет существенных различий между японским родом *Nipponohelops* и неарктическими родами.

**Филогенетические реконструкции на основании генетических маркеров.** Наиболее удачная реконструкция получилась после анализа последователь-

ностей структурного гена мышечного белка Mr20 (рис. 5). Результаты этого анализа во многом соответствуют таковым в модели на основе морфологических признаков и поддерживают разделение трибы Helopini на три подтрибы: Enoplorina, Helopina и Cyldrintrina. Род *Accanthopus* (Enoplorina) расположен в базальном положении по отношению к подтрибам Helopina и Cyldrintrina, что полностью поддерживается комплексом признаков, не характерных для последних двух подтриб, в том числе и примитивным строением VIII стернита самца и гастральной спикеры.

В подтрибе Helopina четко выделяются две монфилиетичные линии, катомидная и хелопоидная, соответствующие строению гениталий самца. Адельфиноидные роды не были включены в анализ ввиду отсутствия спиртового материала.

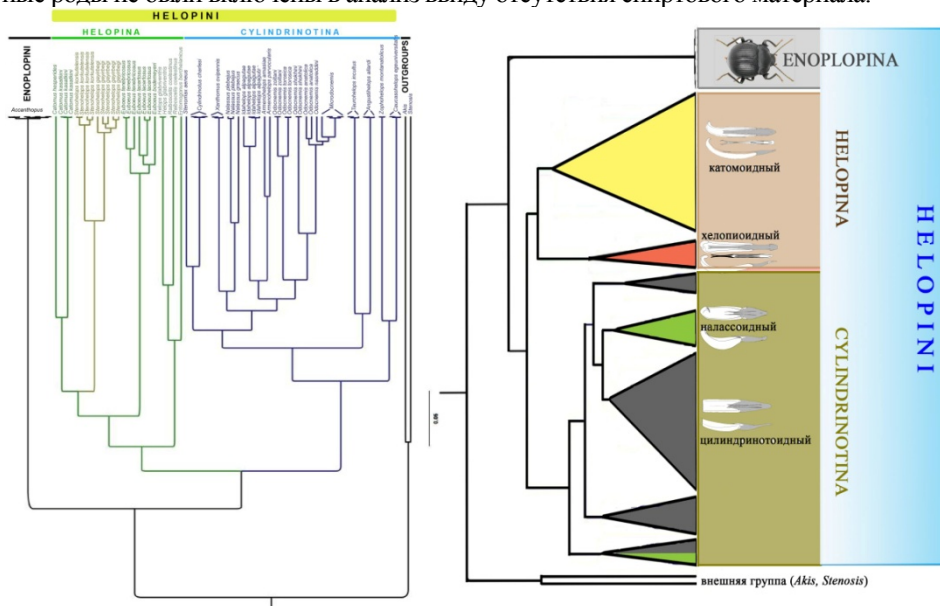


Рисунок 5 – Филогенетическое дерево (слева) и упрощенная схема (справа). Модель филогенетических отношений в трибе Helopini, полученная при анализе гена мышечного белка Mr20 (ядНК) в программе PAUP\* 4.0b10 со 100 случайными дополнительными повторными последовательностями и значениями начальной загрузки, рассчитанными со 100 псевдорепликантами.

В подтрибе Cyldrintrina не подтверждается монофилиетичность группы цилиндриноидных родов. Это можно объяснить независимым формированием цилиндриноидного типа полового аппарата в различных родах подтрибы. Так, среди налассоидных родов встречаются генетически близкие таксоны с цилиндриноидным типом гениталий. Таким образом, разделение родов с налассоидным и цилиндриноидным строением эдеагуса остается формальным, до получения более обширного генетического материала. В этой модели, так же как и в основанной на морфологических признаках, подтверждается близость родов *Taurohelops* и *Angustihelops*, имеющих довольно большую генетическую дистанцию от остальных

Cylindrinotina. На всех филогенетических моделях род *Zophohelops* расположен базально по отношению к другим Cylindrinotina, и филогенетическая реконструкция свидетельствует о большой генетической дистанции между ним и другими родами подтрибы.

Для улучшения системы трибы можно учитывать данные реконструкции на основе генетического маркера Mr20, по крайней мере для классификации на уровне подтриб, а также для классификации подтрибы Helopina, в то время как для группирования «родственных» таксонов в подтрибе Cylindrinotina целесообразнее учитывать результаты модели на основе морфологических признаков. Такая классификация на данный момент будет более сбалансированной, пока мы не получим дополнительных данных по генетическим маркерам.

## 6 Классификация трибы

В главе дан критический анализ различных классификаций трибы Helopini (или подсемейства Helopinae) начиная со второй половины XIX века. Предложена новая сбалансированная классификация с учетом филогенетических реконструкций. Приведены и аргументированы все таксономические изменения последних лет, диагнозы трибы, подтриб и групп родов, обсуждается положение трибы Helopini в системе жуков-чернотелок.

Ранние классификации трибы Ф.Н.Л. Лапорта (Laporte de Castelnau, 1840), А.Ж. Солье (Solier, 1848) и Ж.-Б.А. Лакордера (Lacordaire, 1859) в дальнейшем не нашли поддержки среди энтомологов. До настоящего времени специалисты из разных стран руководствовались различными классификациями, в том числе и устаревшими системами XIX века. Так, система Helopini интерпретировалась в рамках четырех основных классификаций, используемых независимо специалистами из разных регионов, причем применялась только часть системы и только для фауны Helopini конкретного региона (Набоженко, 2018):

1. Система Аллара (Allard, 1876, 1877), в которой роды искусственно были разделены на две группы по длине метавентрита, а потом по форме и блеску тела, использовалась восточноазиатскими и некоторыми европейскими специалистами только для восточноазиатских Helopini, где большинство видов было отнесено к центральноамериканскому роду *Tarpela* Bates, 1870. Остальные роды ими не рассматривались.

2. Модифицированная система Зайдлица (Seidlitz, 1896), в которой первоначально большинство видов Helopini было помещено в род *Helops* Fabricius, 1775 sensu lato, используют американские коллеги, которые, как и в середине XX века, признают только 3 рода, обитающих в пределах Нового Света, а другие роды, выделенные в XIX веке для американских Helopini европейскими энтомологами, автоматически и без объяснений были синонимизированы с *Helops* s. l.

3. Система Helopini s. str. Рейттера (Reitter, 1922), где множество групп рассматривалось в ранге подродов в составе обширного сборного рода *Cylindrinotus*, использовалась до недавнего времени большинством отечественных и некоторыми европейскими исследователями.

4. Наиболее обоснованная система Антуана (Antoine, 1949) и Эспаньола (Español, 1956), основанная на строении гениталий самца, использовалась западно-европейскими специалистами и в общих чертах принимается для настоящего исследования (Набоженко, 2005; Nabozhenko, Ando, 2018). До недавнего времени эта классификация применялась только в многочисленных работах по западнопалеарктическим Helopini, однако недавно была унифицирована для Helopini в объеме мировой фауны (Nabozhenko et al., 2016; Nabozhenko, Ando, 2018; Bousquet et al., 2018; Набоженко, 2018).

С учетом всех аспектов современных данных нами была предложена усовершенствованная классификация трибы (Nabozhenko, 2008), включающая 2 подтрибы: Helopina, Cyldrinitina на основе характера окаймления 5-го абдоминального вентрита, строения лабрума, генитального аппарата самцов, половых протоков самок, сегмента IX личинок. Род *Accanthopus* был формально включен в подтрибу Helopina (Nabozhenko, Löbl, 2008), однако его положение в системе не обсуждалось. Недавно в составе трибы Helopini была восстановлена подтриба Enoplorina с единственным родом *Accanthopus* на основании ее глубоких отличий от Helopina и Cyldrinitina, в том числе и генетических (Набоженко, 2018). Новая система трибы Helopini приведена в таблице 2.

Таблица 2 – Классификация и состав родов и подродов трибы Helopini sensu nov.

Триба Helopini		
Подтриба Enoplorina (1 род)	Подтриба Helopina (26 родов)	Подтриба Cyldrinitina (22 рода)
<i>Accanthopus</i>	<p><b>Нефодиоидная группа родов</b>  <i>Adelphinus</i> (s. str., <i>Adelphinops</i>)  <i>Nephodinus</i></p> <p><b>Катомоидная группа родов</b>  <i>Allardius</i>  <i>Apterotarpela</i>  <i>Stenohelops</i> (s. str., <i>Gunarellus</i>,  <i>Stenomaleis</i>)  <i>Helopelius</i>  <i>Italohelops</i>  <i>Catomus</i> (s. str., <i>Montanocatomus</i>,  <i>Sinocatomus</i>)  <i>Sabularius</i>  <i>Nesotes</i> (= <i>Diastixus</i>, <i>Helopogonus</i>)  <i>Euboeus</i> (s. str., <i>Pelorinus</i>, <i>Helopidoxus</i>,  <i>Helopostygnus</i>, <i>Helopotrichus</i>)  <i>Nipponohelops</i>  <i>Deretus</i>  <i>Coscinoptilix</i> (= <i>Neohelops</i>)  <i>Stenotrichus</i> (s. str., <i>Biomorphus</i>)</p>	<p><b>Налассоидная группа родов</b>  <i>Nalassus</i> (s. str., <i>Caucasonotus</i>,  <i>Helopondrus</i>, <i>Nipponalassus</i>)  <i>Eustenomacidius</i>  <i>Turkmenohelops</i>  <i>Xanthohelops</i>  <i>Turkonalassus</i>  <i>Stygohelops</i>  <i>Asialassus</i>  <i>Pseudoprobaticus</i>  <i>Zophohelops</i> (s. str., <i>Zophondrus</i>)</p> <p><b>Подгруппа Xanthomus</b>  <i>Ectromopsis</i> (= <i>Ceratopelius</i>)  <i>Xanthomus</i>  <i>Gunarus</i></p> <p><b>Цилиндринотоидная группа родов</b>  <i>Stenomax</i> (s. str., <i>Asyrmatus</i>)  <i>Odocnemis</i> (s. str., <i>Heloponotus</i>,  <i>Nalassocnemis</i>, <i>Turkodocnemis</i>,</p>

<i>Xeromorphohelops</i> <i>Socotraphanes</i> <i>Tarpela</i> <i>Nautes</i> ? <i>Microcatomus</i>  <b>Хелопниидная группа родов</b> <i>Doyenellus</i> <i>Helops</i> <i>Raiboscelis</i> <i>Entomogonus</i> (s. str., <i>Delonurops</i> , <i>Erionura</i> ) <i>Hedyphanes</i> (s. str., <i>Granulophanes</i> , <i>Microhedyphanes</i> ) <i>Physohelops</i>	<i>Gracilicnemis</i> , <i>Nigrodocnemis</i> , <i>Silvatoctnemis</i> , <i>Alpinocnemis</i> ) <i>Microdocnemis</i> <i>Cylindrinotus</i> <i>Reitterohelops</i> <i>Caucasohelops</i>  <b>Подгруппа <i>Armenohelops</i></b> <i>Armenohelops</i> <i>Idahelops</i>  <b>Группа родов <i>Taurohelops</i></b> <i>Angustihelops</i> <i>Taurohelops</i>
--	--

Примечание – серым выделены таксоны, описанные автором (в том числе и в соавторстве)

Таксономические изменения в трибе Helopini (кроме системы подтриб).

**Helopina.** *Catomus* sensu nov. Разработана подродовая структура рода, выделены подроды *Montanocatomus*, *Sinocatomus*. Подрод *Stenomacidius* синонимизирован с *Cylindrinotus*, а все его виды перенесены в подтрибу *Cylindrinotina*; подрод *Catomodontus* синонимизирован с *Ectromopsis* (*Cylindrinotina*).

*Euboeus* sensu nov. Ранее монотипичный род. После обширного морфологического анализа предложена синонимия: *Euboeus* = *Probatiscus*. Все подроды, ранее включенные в обширный род *Probatiscus*, перенесены в таком же ранге в *Euboeus*. Из состава бывшего рода *Probatiscus* исключены налассоидные виды, относящиеся к вновь описанному роду *Turkonalassus* (*Cylindrinotina*).

*Coscinoptilix* sensu nov. Восстановлен из младших синонимов рода *Helops* s. l. В род включено большинство американских видов, ранее рассматривавшихся в роде *Helops*. Предложена синонимия: *Coscinoptilix* = *Neohelops*.

*Stenotrichus* sensu nov. Восстановлен из младших синонимов рода *Helops* s. l. В род включено 3 вида из Калифорнии и Бая Калифорнии. Для одного из этих видов восстановлен из младших синонимов рода *Helops* s. l. подрод *Biomorphus*.

*Tarpela* sensu nov. В роде оставлены только американские виды, восточно-азиатские таксоны распределены между тремя родами двух подтриб (*Nalassus*, *Asialassus* и *Apterotarpelela*).

*Helops* sensu nov. В составе рода остались только некоторые средиземноморские виды, американские таксоны распределены по другим родам.

*Entomogonus* sensu nov. Разработана подродовая структура рода. Предложена подродовая синонимия: *Delonurops* = *Eutelogonus*. В состав *Entomogonus* добавлен подрод *Erionura*, ранее бывший самостоятельным родом.

*Hedyphanes*. Разработана подродовая система рода, выделены подроды *Granulophanes* и *Microhedyphanes*.



*Physohelops*. Перенесен из трибы Аросуриini, куда был необоснованно включен (Löbl et al., 2008), в трибу Helopini, в которой и был первоначально описан.

**Cylindrinotina.** *Nalassus* sensu nov. Существенно расширен состав рода, разработана его подродовая структура с под родами: s. str., *Caucasonotus*, *Nipponalassus* и *Helopondrus*. Предложена новая синонимия: *Nalassus* s. str. = *Helopocerodes*. В род включено большинство восточноазиатских видов *Tarpela* и 3 американских вида *Helops*.

*Eustenomacidius*. В состав вновь выделенного рода включены виды, ранее состоявшие в под роде *Stenomacidius* рода *Catomus* (Helopina), а ранг под рода *Caucasohelops* повышен до родового.

*Turkonalassus*. Во вновь выделенном роде объединены виды, ранее распределенные по родам *Probatiscus* (Helopina), *Cylindrinotus* и *Nalassus* (Cylindrinotina), и новые таксоны.

*Asialassus*. В состав вновь выделенного рода внесены некоторые восточноазиатские виды, ранее состоявшие в роде *Tarpela*.

*Ectromopsis* sensu nov. Состав рода существенно расширен. В него включены почти все виды, ранее входившие в сборный род *Gunarus*. Предложена синонимия: *Ectromopsis* = *Ceratopelius* = *Catomodontus*.

*Gunarus* sensu nov. В роде оставлен только один типовой вид *Gunarus hirtipennis*. Все остальные перенесены в *Ectromopsis*.

*Odocnemis*. Разработана подродовая структура, кроме ранее состоявших в нем под родов, выделены *Nalassocnemis*, *Turkocnemis*, *Gracilicnemis*, *Nigrodocnemis*, *Silvatocnemis*, *Alpinocnemis*. Ряд видов перенесен в описанные автором роды *Armenohelops*, *Taurohelops* и *Angustihelops*.

*Cylindrinotus* sensu nov. В составе рода остались только высокогорные виды из Восточной Анатолии, Закавказья и Северного Ирана, остальные распределены по родам *Nalassus* и *Turkonalassus*.

*Caucasohelops*. Ранг этого под рода, ранее состоявшего в составе *Eustenomacidius*, повышен до рода.

*Armenohelops* sensu nov. Состав рода расширен, в него включен ряд видов, ранее относившихся к *Odocnemis*.

*Angustihelops* и *Taurohelops*. Роды выделены для некоторых видов, ранее состоявших в *Odocnemis*.

Роды *Gnathelops*, *Camarothelops*, *Afrohelops* и *Erulipus* были исключены из состава трибы Helopini на основании строения гениталий самца и самки, лапок, ротового аппарата (Набоженко, 2018). В рамках ревизии различных групп трибы описано 105 новых видов, 13 новых под родов и 14 новых родов, предложено около 150 новых комбинаций, 61 таксон синонимизирован (включая 8 таксонов родового и подродового рангов). Для поддержания стабильности номенклатуры для рода *Helops* Fabricius, 1775 был законсервирован типовой вид *Tenebrio caeruleus* Linnaeus, 1758 (case 3422, opinion 2237; Nabozhenko et al., 2008), обозначенный Ф. Хоупом (Hope, 1840), а не *Tenebrio lanipes* Linnaeus, 1771, который использовался по первоначальному обозначению (Latreille, 1810).

Следует отметить, что предложенная нами классификация не в полной мере отражает результаты предварительных филогенетических моделей, а представляет собой компромиссный вариант с учетом этих моделей. Так, три монофилетичные ветви в трибе Helorini соответствуют трем подтрибам в составе трибы Helorini. Монофилетичность следующих групп родов подтверждена филогенетической моделью, основанной на морфологических признаках: нефодиоидная, хелопиоидная, цилиндринотоидная, группа родов *Taurohelops*. В филогенетической модели, основанной на генетических маркерах, подтверждается монофилетичность следующих групп родов: хелопиоидной, катомоидной, группы родов *Taurohelops*. Налассоидная группа родов носит искусственный характер, что подтверждается и филогенетическими моделями. Цилиндринотоидная группа родов в молекулярной филогении не является монофилетичной.

### 7 Географическое распространение трибы Helorini

В главе представлено распространение трибы, подтриб, групп родов и родов, обсуждается состав фауны Helorini различных биогеографических царств, выделены центры разнообразия группы, выявлены исторические предпосылки современного распространения трибы.

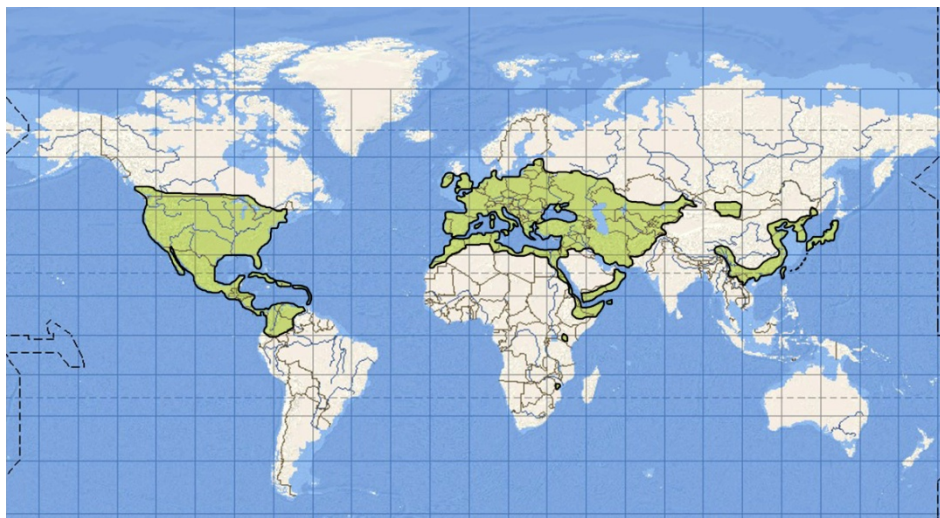


Рисунок 6 – Ареал трибы Helorini.

Распространение жуков-чернотелок трибы Helorini ограничено Северным полушарием в пределах Палеарктического, Индо-Малайского, Афротропического, Неарктического, Неотропического биогеографических царств (рис. 6). Один род, *Nalassus*, является общим для Палеарктического и Неарктического царств. Ареал подтрибы Helorina соответствует ареалу трибы, *Cylindrinotina* охватывает Палеарктику и Неарктику, а *Eporlorina* не выходит за пределы Западной Палеарктики.

**Фауна Helopini различных биогеографических царств** (таблица 3). Палеарктическое царство. В Палеарктике представлено 40 родов из 49 (71 % мировой фауны), здесь же отмечена наибольшая степень эндемизма в трибе (76 % родов и 78 % видов). Наибольшее разнообразие и таксономическое обилие как на родовом, так и на видовом уровне отмечается в западной ее части. Среди крупнейших эндемичных родов необходимо отметить *Euboeus*, *Odocnemis*, *Nesotes*, *Stenohelops* и *Hedyphanes*.

Таблица 3 – Обилие таксонов трибы Helopini в различных биогеографических царствах (ПЛА – Палеарктика; ИНД-М – Индо-Малайское царство; АФТ – Афротропика; НЕА – Неарктика; НТП – Неотропика)

Подтрибы / роды	Общее число таксонов	ПЛА	ИНД-М	АФТ	НЕА	НТП
	Число видов					
Helopina	25 родов (519 видов)	349	4	10	104	52
<i>Adelphinus</i>	6	6	–	–	–	–
<i>Allardius</i>	2	2	–	–	–	–
<i>Apterotarpela</i>	8	3	4	–	–	–
<i>Catomus</i>	70	68	–	2	–	–
<i>Coscinoptilix</i>	60	–	–	–	48	12
<i>Deretus</i>	7	–	–	7	–	–
<i>Doyenellus</i>	3	–	–	–	1	2
<i>Entomogonus</i>	19	19	–	–	–	–
<i>Euboeus</i>	74	74	–	–	–	–
<i>Hedyphanes</i>	32	32	–	–	–	–
<i>Helopelius</i>	2	2	–	–	–	–
<i>Helops</i>	11	11	–	–	–	–
<i>Italohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Microcatomus</i>	1	–	–	1	–	–
<i>Nautes</i>	25	–	–	–	–	25
<i>Nephodinus</i>	8	8	–	–	–	–
<i>Nesotes</i>	67	67	–	–	–	–
<i>Nipponohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Raiboscelis</i>	15	15	–	–	–	–
<i>Physohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Sabularius</i>	8	8	–	–	–	–
<i>Stenohelops</i>	30	30	–	–	–	–
<i>Stenotrichus</i>	3	–	–	–	3	–
<i>Socotrphanes</i>	2	–	–	2	–	–
<i>Tarpela</i>	59	–	–	–	48*	13*
<i>Xeromorphohelops</i>	4	–	–	–	4	–

Cylindrinotina	21 род (272 вида)	269	–	2	3	–
<i>Angustihelops</i>	5	5	–	–	–	–
<i>Armenohelops</i>	9	9	–	–	–	–
<i>Asialassus</i>	6	6	–	–	–	–
<i>Cylindrinotus</i>	10	10	–	–	–	–
<i>Ectromopsis</i>	19	19	–	–	–	–
<i>Eustenomacidius</i>	9	9	–	–	–	–
<i>Gunarus</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Idahelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Microdocnemis</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Nalassus</i>	81	78	–	–	3	–
<i>Odocnemis</i>	64	64	–	–	–	–
<i>Pseudoprobaticus</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Reitterohelops</i>	7	7	–	–	–	–
<i>Stenomax</i>	4	4	–	–	–	–
<i>Stygohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Taurohelops</i>	2	2	–	–	–	–
<i>Turkonalassus</i>	7	7	–	–	–	–
<i>Turkmenohelops</i>	2	2	–	–	–	–
<i>Zophohelops</i>	31	31	–	–	–	–
<i>Xanthohelops</i>	1	1	–	–	–	–
<i>Xanthomus</i>	10	10	–	–	–	–
Еноплопина (род <i>Accanthopus</i> )	1 род (2 вида)	2	–	–	–	–

Примечание – \* – ареал двух видов охватываетNearктику и Неотропику.

Евросибирская область. В промежуточной между Евросибирской и Европейской неморальной областями обнаружен один вид, *Nalassus dermestoides*, который доходит на север до Тарту (Эстония).

Европейская неморальная область бедна таксонами Helopini. Наиболее характерен для нее род *Nalassus*, на юг и на восток (Кавказ) заходят и некоторые гесперийские элементы (*Odocnemis*, *Helops*, *Armenohelops*, *Cylindrinotus*; *Xanthomus* – по атлантическому побережью до Британских островов). Единственным эндемичным надвидовым таксоном для области является подрод *Caucasonotus* рода *Nalassus*, ареал которого охватывает Большой Кавказ.

Гесперийская область. Наиболее характерные роды: *Nesotes*, *Xanthomus*, *Euboeus* (s. str., *Helopidoxus*, *Helopostygnus*, *Helopotrichus*), *Sabularius*, *Helopelius*, *Italohelops*, *Allardius*, *Stenohelops*, *Nephodinus*, *Adelphinus* s. str., *Gunarus*, *Ectromopsis*, *Taurohelops*, *Idahelops*, *Stygohelops*, *Microdocnemis*, *Odocnemis*, *Nalassus*, *Raiboscelis*, *Catomus*, *Helops*. Первые 18 родов / подродов почти не выходят за границы области, тогда как последние 5 распространены также и в Сетийской области, но в Средиземноморье образуют множество эндемичных таксонов.

Сетийская область. Характерные роды: *Cylindrinotus*, *Armenohelops*, *Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Zophohelops*, *Eustenomacidius*, *Caucasohelops*, *Reitterohelops*, *Turcmehelops*, *Xanthohelops*, *Ectromopsis*, *Odocnemis*, *Nalassus* (особенно *Helopondrus*), *Catomus* (включая эндемичные подроды *Montanocatomus* и *Sinocatomus*), *Euboeus*, *Helops*. Первые 10 почти не выходят за границы области, в то время как 7 остальных широко распространены также и в Средиземноморье, но высокие разнообразие и уровень эндемизма этих групп отмечены в пределах Ирано-Туранской подобласти.

Один из центров разнообразия Helopini охватывает Ортрийскую область (включая переходную фауну в горных районах Тайваня), для которой характерны субэндемичный род *Asialassus* и эндемичный *Nipponohelops*, а также эндемичный подрод *Nipponalassus* рода *Nalassus*. Одной из особенностей для переходных зон Ортрийской области является высокое разнообразие видов номинативного подрода *Nalassus*, особенно на Тайване, где обитают наиболее архаичные представители этого рода.

В Стенопейской области отмечены лишь *Nalassus olgae* (Приморский край России) и 1 вид *Asialassus* (Корейский полуостров).

Скифская степная область не богата родами и видами Helopini. Единственный субэндемичный таксон это подрод *Heloponotus* рода *Odocnemis*, 2 вида которого распространены в степях Украины, на европейской части России и в Западном Казахстане (Уральск), 1 вид, *O. arboreus*, достигает южного берега Крыма (Европейская неморальная область). В Восточномонгольской подобласти также известен эндемичный для нее *Eustenomacidius mongolicus*.

Индо-Малайское царство. Наиболее бедная фауна по числу таксонов трибы Helopini (2 % родов и 1 % видов). Для этого биогеографического региона характерны только 4 вида рода *Apterotarpela*, 3 из которых обитают в Северном Вьетнаме, а 1 – в горных районах Северного Таиланда. Остальные виды *Apterotarpela* распространены в пограничных районах Ортрийской области Палеарктики (провинция Фуцзянь, Китай).

Афротропическое царство. В Афротропике все Helopini сосредоточены в Судано-Замбезийской области и обладают очень ограниченными по площади ареалами. Фауна Helopini отличается бедностью, при этом характеризуется оригинальностью родового состава. Из палеарктических родов только *Catomus* (2 вида) достигает Афротропики (Эритрея и юг Омана). Наиболее характерен для области эндемичный род *Deretus* (подтриба Helopina), 7 видов которого населяют преимущественно лесные горные области острова Сокотра. Еще один эндемичный для Сокотры ксероморфный род – *Socotraphanes* (подтриба Helopina), 2 вида которого обитают в полупустынях. Монотипичный род *Microcatomus*, нахождение которого в трибе Helopini сомнительно, является эндемиком Занзибара.

Неарктическое царство. Характеризуется бедным родовым (11 % родов от всего состава трибы) и сравнительно высоким видовым (20 % мировой фауны) разнообразием. Подтриба *Cylindrinotina* представлена только 3 видами *Nalassus* (4 % родов и 1 % видов мировой фауны), остальные таксоны относятся к подтрибе

Helopina. Три рода эндемичны для царства: *Xeromorphohelops*, *Stenotrichus* и *Doyenellus*. Роды *Coscinoptilix* и *Tarpela* общие для Неотропики и Нейарктики, причем таксономическое обилие первого приходится на Нейарктику, а второго на Неотропику. Значительная часть Helopini Нейарктики сосредоточена на западе, в Калифорнийской вечнозеленой, Колорадско-Мексиканской и Техасской саванной областях, и тяготеет, как и в Палеарктике, к ландшафтам средиземноморского типа. Для этих областей характерны многочисленные виды рода *Coscinoptilix*, обитающие как в реликтовых лесах Западной Калифорнии, так и в аридных областях Северной Америки от Невады до Мексиканского нагорья. Характерными обитателями песчаных пустынь Калифорнии и Байя Калифорнии являются виды эндемичного для области рода *Stenotrichus*. Ксерофильный род *Xeromorphohelops* с четырьмя видами распространен исключительно в каньоне Рио-Гранде (Техасская саванная область). В восточных областях Нейарктики (Миссурийская степная, Аллеганская неморальная и Луизианская вечнозеленая) отмечено только 12 видов из 4 родов (*Nalassus*, *Tarpela*, *Coscinoptilix* и *Doenellus*), большинство из которых сосредоточено в последних двух областях. Характерен для Аллеганской и Луизианской областей род *Doyenellus* с тремя видами, обитающими в лесах от Северной Каролины на севере до Флориды на юге. Из представителей подтрибы *Cylindrinotina* только *Nalassus aereus* также не выходит за пределы 2 указанных областей. В целом в Нейарктике доминирующее положение занимают автохтонные группы, а выходцы из Неотропики представлены единичными видами *Tarpela*.

**Неотропическое царство.** Для Неотропического царства характерны только 3 рода Helopini, один из которых (*Nautes*) эндемичен для Антильской и Центральноамериканской подобластей, а ареалы *Tarpela* и *Coscinoptilix* охватывают и Нейарктику до Южной Канады на север, причем *Coscinoptilix* в пределах Неотропики характерен только для Центральноамериканской подобласти, а виды *Tarpela* широко распространены также в Антильской подобласти. Виды *Tarpela* и *Nautes* очень многочисленны в Неотропике, но почти все *Tarpela* приурочены к нейарктическим биогеографическим «островам» на вулканах и в высокогорьях Панамы, Гватемалы и Никарагуа, которые являются центрами разнообразия Helopini, а виды рода *Nautes* обитают в зоне дождевых тропических лесов. Представители подтрибы *Cylindrinotina* в Неотропике не обнаружены. Таким образом, в пределах царства доминируют автохтонные группы *Nautes* и *Tarpela*, а нейарктические элементы представлены единичными видами *Coscinoptilix*.

**Исторические предпосылки современного распространения Helopini.** Данные по ископаемым Helopini скудны, однако они позволяют сделать некоторые предположения относительно условий, в которых вымершие таксоны существовали, и их дальнейшего возможного распространения. В меловых янтарях и отложениях виды трибы не представлены, а древнейший ископаемый вид *Cryptohelops menaticus* известен из палеоцена Мена (танетский и зеландский века), поэтому можно допустить, что предковые формы Helopini сформировались не ранее позднего мела. *Cryptohelops* обитал, вероятно, в лесах переходной зоны (между северной зоной умеренного и умеренно-теплого влажного климата и зоной влажного субтропиче-

ского и паратропического климата). Многочисленные находки другого палеогенового вида, *Stenohelops klebsi*, в балтийском янтаре свидетельствуют о большой роли палеогеновых (по меньшей мере эоценовых) голосеменных, особенно из семейства Sciadopityaceae (Wolfe, 2009), в распространении предковых форм Helopini в пантеийском регионе. Обширные биоценотические связи рецентных Helopini с хвойными служат дополнительным подтверждением этого предположения.

С учетом того, что Helopini не распространены на гондванских континентах (не считая поздних миоценовых миграций в пограничные области), можно предположить, что предковые формы трибы Helopini сформировались на распавшихся континентах и островах бывшей Лавразии, где и проходила начальная «островная» дифференциация трибы. В последующем формообразованию внутри трибы способствовали климатические изменения начиная с раннего олигоцена. На рубеже эоцена и олигоцена отмечается наиболее резкий переход от термо- к криогенной биосфере (Ахметьев, 2004). Дальнейший орогенез и нарастающая континентальность климата в неогене привели к формированию многочисленных ксерофильных родов в Центральной Евразии и Северной Америке. Обитание ряда таксонов Helopini в северо-западной части Афротропики (Южный Оман, Эритрея, остров Сокотра) можно объяснить миоценовыми миграциями. Остров Сокотра отделился от Аравийско-Африканской суши в раннем миоцене, не позднее 18 млн л. н. (Van Damme, 2009), поэтому Helopini могли проникнуть туда только до этого периода. Более позднее заселение острова предполагаемыми летающими предковыми формами маловероятно, так как современные летающие Helopini (*Adelphinus*, *Nephodinus*, некоторые *Nalassus*, многие *Coscinoptilix*, *Tarpela* и *Nautes*) не способны к длительным перелетам и имеют весьма ограниченные по площади ареалы. Также сомнительны более ранние миграции из южной и центральной частей Африки (до столкновения Африкано-Аравийской платформы с Евразийской плитой), так как южнее Эритреи Helopini не найдены (кроме сейшельского *Microcatomus*, таксономическое положение которого в системе Tenebrionidae остается неясным). Массовые миграции через африканско-европейский перешеек (или цепь близко расположенных островов) протекали в период 20–18 млн л. н. Вероятно, миграционные пути Helopini из палео-Европы в палео-Африку проходили по северо-восточному побережью Аравийско-Африканского континента, о чем свидетельствует прерывистое распространение Helopini вдоль побережья Красного моря от Египта до Омана. Так, фрагментированный ареал рода *Catomus* в этом регионе включает изолированные эксклавы по линии Египет – Эритрея – Южный Оман. Сокотранские Helopini (*Deretus*, *Socotraphanes*) относятся, как и *Catomus*, к катомоидной группе родов подтрибы Helopina и, вероятно, произошли от катомоидных палеогеновых предков, известных в палеонтологической летописи начиная с палеоцена.

Современные ареалы многих жуков, особенно бескрылых чернотелок, в той или иной мере отражают условия, в которых существовали их предковые формы, а также включают фрагменты палеоареалов (Nabozhenko, 2012; Nabozhenko et al., 2016; Nabozhenko, Ando, 2018). Особенно удобными для фауногенетических реконструкций являются дизъюнктивные и сильно фрагментированные ареалы. Дизъюнк-

тивный ареал родов *Nalassus* (Западная Палеарктика, центральноазиатский эксклав, восточноазиатский эксклав, Неарктика) и *Stenohelops* (Западная Палеарктика, восточноазиатский эксклав) свидетельствует о значительно более широком их распространении в палеогене (Nabozhenko, 2012). Биотопическая приуроченность современных видов *Nalassus* и *Stenohelops* к ландшафтам с широколиственными листопадными лесами и теплолюбивыми хвойными дает основания полагать, что наибольшего расцвета группа достигла в среднем – позднем олигоцене, когда теплый субтропический климат саванн сменился на более влажный и прохладный (Криштофович, 1957; Zhilin, 2001; Kotthoff et al., 2014). В Северном полушарии (в том числе и вокруг Туранского моря) преобладала тургайская флора с широколиственными и смешанными лесами, с доминированием дуба, вяза, бука, а субтропическая палеогеновая растительность (так называемая полтавская флора) играла второстепенную роль (Криштофович, 1957; Zhilin, 2001). Широкое распространение видов рода *Nalassus* в Палеарктике и Неарктике связано именно с развитием тургайской флоры. В неогене в результате мощного орогенеза и последующей аридизации ландшафтов тургайская флора в Средней Азии исчезла, что привело к фрагментации сплошного ареала *Nalassus* и *Stenohelops* и дальнейшей дифференциации этих родов (формированию подродов). Только несколько близкородственных видов *Nalassus* (или их предок) смогли приспособиться к обитанию в аридных условиях (пустыня Моюнкум, Прибалхашье, Южный Тарбагатай), где они тем не менее привязаны к древесно-кустарниковой растительности (саксаульникам, зарослям поташника). Следует отметить, что налассоидные предковые формы адаптировались к глобальным климатическим изменениям, в результате чего на обширных пространствах Центральной Евразии сформировались и другие налассоидные роды (кроме рода *Nalassus*).

Высокая степень эндемизма таксонов разных рангов и глубокая дифференциация трибы Helopinі в Средиземноморье свидетельствуют о длительной изоляции этой группы в Анатолии, на Балканах и в Северной Африке. Распространение крупнейшего рода *Odocnemis* и многих балкано-анатолийских родов Helopinі в горах Тавра связано с реликтовыми (палеогеновыми и неогеновыми) хвойными лесами и редколесьями: *Cedrus libani*, *Abies cilicica*, *Pinus nigra*, *Juniperus* spp. Ландшафты с доминированием теплолюбивых хвойных были характерны для мезозоя, однако резко сократились и фрагментировались в результате крупных геологических и климатических изменений на протяжении кайнозоя (Le Page, 2003; Qiao et al., 2007). Таким образом, горная изоляция родов, связанных с реликтовыми хвойными (реже широколиственными) лесами, проходила по типу островной. Подобные события, вероятно, происходили и в сходных хвойных массивах Среднего Атласа и Балканского полуострова, также богатых эндемичными таксонами Helopinі.

Современные ареалы супралиторальных псаммофильных видов родов *Ectromopsis*, *Gunarus*, *Xanthomus*, *Sabularius* сформировались в результате трансгрессий и регрессий Паратетиса и Средиземного моря в позднем палеогене – неогене (Набоженко, 2005б). Так, *Ectromopsis* имеет дизъюнктивное распространение, свидетельствующее о том, что его виды были связаны с песчаными побережьями Паратетиса. При этом в западной части ареала представители этого рода обитают недалеко



от побережья Средиземного моря (пересыхающие себхи Тель-Атласа, песчаные массивы в нижнем течении балканских и североафриканских рек), а в восточной они привязаны к реликтовым континентальным водоемам (пески Северного Прикаспия Араксинской низменности между озером Севан и Араксом, песчаные дюны реликтового озера Эгирдир, пески вокруг вулканических озер в Центральной Анатолии). Ареал *Sabularius* схож с таковым *Ectromopsis* в западной его части. Различия в ареалах западных и восточных видов *Ectromopsis* объясняются неравномерностью трансгрессий и регрессий морских бассейнов в неогене. Ареалы близких к *Ectromopsis* родов *Xanthomus* и *Gunarus* не выходят за пределы средиземноморского побережья и прилегающих берегов Атлантики. Отсутствие этих жуков на берегах реликтовых континентальных водоемов (остатков Восточного Паратетиса) свидетельствует о том, что они сформировались в период сильной регрессии и окончательной изоляции Средиземного моря и Восточного Паратетиса в период не ранее позднего миоцена 6,1–5,7 млн л. н. (Khondkarian et al., 2004).

## 8 Образ жизни и трофические связи

Ландшафтно-биотопическое распределение. Важнейшие преобразования в эволюции чернотелок трибы Helopini связаны с адаптацией видов к условиям засушливых ландшафтов. Многие таксоны сформировались именно при переходе из лесов в открытые ландшафты редколесий, степей и альпийских лугов, морских побережий, полупустынь и пустынь. При этом даже в условиях аридных ландшафтов многие Helopini не теряют связь с древесно-кустарниковой растительностью: с саксаульниками, джугуном, реже с караганой и поташником в Средней Азии, с тамариксом и аргановыми редколесьями в Северной Африке и с юкковыми редколесьями в пустынях Северной и Центральной Америки (Сонора, Мохавэ). Большинство рецентных видов Helopini обитает в лесах, как и их предки в палеогене (Nabozhenko, Kirejtshuk, 2014; Nabozhenko et al., 2017). Существенную роль в освоении различных ландшафтов чернотелками трибы Helopini сыграла тенденция к расширению или изменению пищевого спектра при изменении природных экосистем (например переход от питания эпигейными лишайниками к питанию лишайниками-эпифитами в условиях распахки степей и лесомелиорации (Набоженко и др., 2016), а также развитие преимагинальных стадий (по меньшей мере личинок) в почве у большинства видов, что избавило виды от привязки к старым деревьям, в трухлявой древесине которых проходит развитие у некоторых архаичных видов трибы.

Обитатели лесных ландшафтов. Значительная часть таксонов трибы Helopini обитает в хвойных и смешанных лесах и редколесьях, где имаго, как правило, являются дендробионтами, личинки и куколки – педобинтами, однако у видов из родов *Helops*, *Deretus*, *Allardius* личинки и куколки также относятся к дендробионтам, поскольку развиваются в трухлявой древесине. У единичных видов, обитающих в лесах, взрослые жуки являются петробионтами (*Nalassus*, подрод *Helopondrus*). Наиболее характерны для Helopini старые хвойные реликтовые леса и редколесья. В Западной Палеарктике это массивы из ливанского, кипрского и атласского кедров (*Cedrus libani*, *C. libani brevifolia*, *C. atlantica*), черной и аллепской сосен (*Pinus nigra*,

*P. halepensis*), пихт (*Abies cilicica*, *A. cephalonica*, *A. nordmanniana*, *A. maroccana*), елей (*Picea orientalis* и др.) и древовидных можжевельников (*Juniperus excelsa*, *J. oxcedrus*), в Восточной Палеарктике – реликтовые массивы из *Cunninghamia*, сосновые (*Pinus hwangshanensis* и др.) и еловые леса. В Северной Америке Helopini (*Nalassus*, *Tarpela*, *Coscinoptilix*) распространены в лесах из канадской тсуги *Tsuga canadensis*, атлантического белого кедра *Chamaecyparis thyoides*, в старых горных сосновых массивах (*Pinus taeda*, *P. virginiana* и др.). С реликтовыми лесами с доминированием секвойи *Sequoia sempervirens* на побережье Калифорнии и секвойядендрона *Sequoiadendron giganteum* в горах Сьерра-Невады, а также со старыми сосновыми редколесьями связан ряд видов *Nalassus* и *Coscinoptilix*. В Неотропике *Tarpela* приурочены к высокогорным хвойным массивам (*Abies guatemalensis*, *Pinus oocarpa*, *Pinus rudis* и др.), а *Nautes* – к равнинным и низкогорным дождевым тропическим лесам. Среди обитателей широколиственных лесов умеренной зоны доминирующее положение, по меньшей мере в Палеарктике, занимают таксоны подтрибы *Cylindrinotina*, которые предпочитают дубовые леса (в Анатолии и Иране преимущественно встречаются в реликтовых массивах из *Quercus cerris* и *Q. castaneifolia*).

Обитатели альпийских и горно-степных ландшафтов. Имаго большинства видов в зонах альпийских лугов и в горно-степных ландшафтах относятся к петрогеобионтам, единичные виды исключительно к петробионтам или геобионтам. Имаго петрогеобионтов днем прячутся в почве возле камней, а ночью их жизнедеятельность протекает на камнях; личинки – педобионты. К петробионтам относится небольшой род *Caucasohelops*, имаго которого полностью проводят жизнь на скалах, лишь после созревания яйцевой продукции самки спускаются и откладывают яйца в почву в основании скал. К геобионтам относится большинство видов рода *Cylindrinotus*, отдельные виды *Zophohelops*, которые перешли к фитофагии в альпийских и нагорно-ксерофитных ландшафтах, а также некоторые *Euboeus* (*Pelorinus*), специализирующиеся на питании эпигейными лишайниками. Характерно, что большинство обитателей альпийки и горных степей потребляет лишайники, а некоторые группы перешли к фитосапрофагии.

Обитатели степей. В степях Скифской области Helopini немногочисленны, большая часть их относится к геобионтам, питающимся лишайниками-эпигеидами, а личинки – к педобионтам. Характерными являются несколько видов *Nalassus*, *Euboeus* и *Odocnemis*. В Монголии известен высокоспециализированный псаммофил *Eustenomacidius mongolicus*, обитающий в песчаных степях.

Обитатели пустынь, полупустынь и нагорно-ксерофитных ландшафтов. Для этих ландшафтов характерны преимущественно геобионты и отдельные геохортобионты (*Ectromopsis*, *Nephodinus*), некоторые виды относятся к петрогеобионтам (*Eustenomacidius*, *Turkmenohelops*, *Reitterohelops*), ряд представителей родов *Nesotes*, *Nalassus*, *Adelphinus*, *Nephodes*, имаго которых проводят большую часть активной жизни на стволах саксаула, тамарисков, караганы, арганы в Палеарктике или на стволах юкки (*Coscinoptilix*, *Xeromorphohelops*) в Неарктике, а днем зарываются в почву в основании стволов, являются дендроггеобионтами. Личинки и куколки относятся к педобионтам. Для многих групп трибы Helopini, обитающих в аридных

ландшафтах, характерен переход к фитофагии (*Hedyphanes*, *Entomogonus*, *Adelphinus*, *Nephodinus*), хотя большая часть питается лишайниками. Распределение видов трибы Helopini в пустынях и полупустынях Палеарктики связано преимущественно с твердыми глинистыми почвами. К настоящим псаммофилам можно отнести *Xanthohelops karakumicus*, взрослые жуки которого обитают на полужакрытых песках в Каракумах (Репетек, Туркменистан), некоторые *Catomus* и *Hedyphanes*. Среди неарктических ксерофильных родов также не много псаммофилов: некоторые виды *Stenotrichus*, *Xeromorphohelops*, единичные виды *Coscinoptilix*.

Обитатели песчаных морских и речных побережий. Немногочисленная группа западнопалеарктических таксонов, связанная с морскими песчаными днами или речными наносными песками. Все обитатели этих ландшафтов являются геопедобионтами, и большую часть жизни имаго проводят в толще песка или на его поверхности: *Ectromopsis*, *Gunarus*, *Xanthomus*, *Sabularius*.

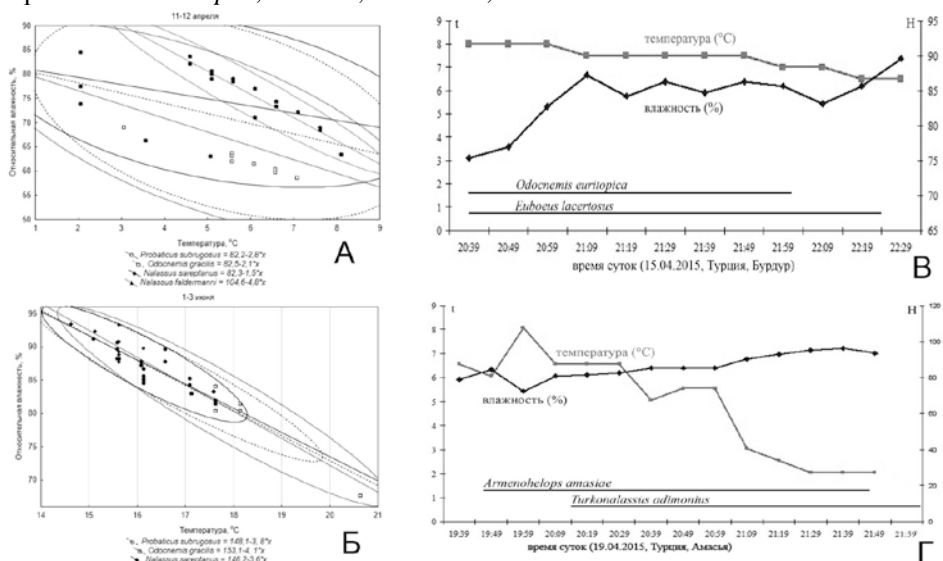


Рисунок 7 – Экологические предпочтения Helopini. А, Б – температура и влажность при ранневесенней (А) и раннелетней (Б) активности степных Helopini; В, Г – температура и влажность во время активности различных видов Helopini в высокогорных лесах из *Pinus nigra* в Анатолии.

Экологические предпочтения. Подавляющее большинство видов Helopini относится к фотофобам, умеренным термофобам и умеренным гигрофилам, что и определило их распространение преимущественно в умеренной зоне Северного полушария или в высокогорьях субтропических регионов. Различия в диапазоне точной активности у фотофобных Helopini снижают конкуренцию за пищевые ресурсы, а также играют роль дополнительных межвидовых барьеров в политаксонных консорциях. Большинство видов-дендробионтов трибы Helopini относится к умеренным термофобам. Активная жизнедеятельность и размножение имаго

Helopini (по меньшей мере на материале по Турции, Кавказу и европейской части России) происходят в диапазоне температур от  $-2$  до  $+22$  °C (умеренные термофобы), при этом температура в весенний период активности имаго (апрель на равнинах и в горах до 1600 м, май в условиях высокогорий) обычно не превышает  $+9$  °C (рис. 7А, В, Г), а в раннелетний период активность жуков сдвигается в сторону более высокого диапазона температур, но с такой же высокой влажностью (рис. 7Б). В Сахаре в позднелетний период активности Helopini температура воздуха в местах их обитания выше ( $11-17$  °C), чем в горах Атласа и Анатолии, при влажности от 75 до 90 % (*Nesotes* и *Helopelius* из Антиатласа и Западной Сахары). Очень низкая температура (ниже  $-2$  °C) и высокая влажность воздуха (до 100 %) лимитируют активность Helopini, хотя и при таких условиях они могут передвигаться, питаться и спариваться в течение непродолжительного времени. Гигропреферendum изученных в природе Helopini (виды из родов *Nalassus*, *Odocnemis*, *Turkonalassus*, *Armenohelops*, *Euboeus* (*Pelorinus*), *Helops*) охватывает диапазон от 70 до 100 %.

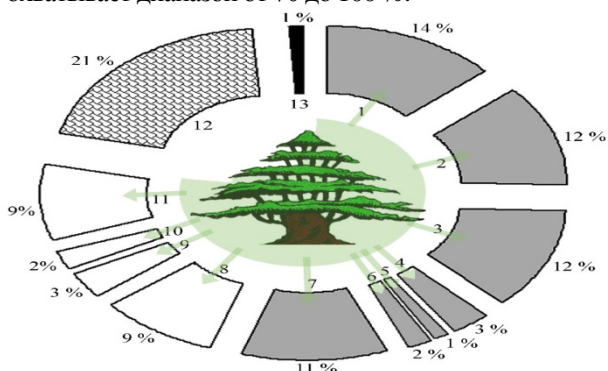


Рисунок 8 – Соотношение видов чернотелок трибы Helopini, питающихся лишайниками-эпифитами на растениях, эпигеидами и эпилитами на различных субстратах. Серый фон – на хвойных деревьях, белый – на широколиственных деревьях. 1 – *Cedrus libani*; 2 – *Pinus nigra*; 3 – *Juniperus excelsa*; 4 – *Juniperus communis*; 5 – *Juniperus oxycedrus*; 6 – *Abies nordmanniana*; 7 – *Quercus cerris*; 8 – *Quercus robur*; 9 – *Juglans regia*; 10 – *Fagus sylvatica*; 11 – другие виды широколиственных деревьев; 12 – виды, питающиеся лишайниками-эпилитами; 13 – виды, питающиеся лишайниками-эпигеидами.

Таким образом, видам-лихенофагам трибы Helopini (по меньшей мере в умеренной зоне Северного полушария) свойственна термофобность, не характерная для большинства других теневрионид, а для фитофагов и фитосапрофагов, обитающих в аридных зонах Голарктики, и лихенофагов в дождевых тропических лесах Неарктики и Индо-Малайского царства, характерна термофильность.

Трофические связи. Жуки в трибе Helopini являются преимущественно лихенофагами, лишь немногие ксерофильные группы перешли на растительную пищу. Среди изученных видов (преимущественно ближневосточные, кавказские и марокканские таксоны, около 35 % от западнопалеарктических видов) 79 % питаются лишайниками-эпифитами, из них 62 % связаны с реликтовыми лесами и редколесьями

(в пределах Турции соотношение показано на рисунке 8). Треть видов чернотелок (37%), питающихся эпифитными лишайниками, найдена только на одном виде деревьев в разных частях ареала каждого вида жуков, что косвенно свидетельствует о возможной монофагии (по крайней мере в современных природных условиях). Остальные виды являются неизбирательными лихенофагами и питаются на многих видах деревьев, а также на камнях и скалах либо имеют очень ограниченный спектр питания и обитают на 2–3 видах деревьев.

Несомненно то, что лихенофагия у жуков – лишь частный случай мицетофагии (в узком смысле этого понятия), однако образ жизни и конкурентные межвидовые отношения, по крайней мере жуков-чернотелок трибы Helopini, отличаются от таковых у других жесткокрылых-мицетофагов, обитающих в древесине, под корой, в плодовых телах грибов, сбродившем соке растений и т. д. Развитие личинок многих лесных чернотелок (трибы Ulomini, Tenebrionini, подсемейство Stenochiinae, многие Alleculinae и др.) происходит в трухлявой древесине или в плодовых телах древесных грибов (Diaperini, Bolithophagini и др.). Развитие преимагинальных стадий большинства Helopini связано с почвой, однако личинки видов из родов *Deretus*, *Helops*, *Allardius*, *Tarpela*, *Nipponohelops* обитают в разлагающейся древесине упавших отмерших деревьев (Purchart, Nabozhenko, 2012). Переход личинок Helopini к обитанию в почве предоставил возможность широкого освоения пространства для этих жуков-лихенофагов, так как исчез лимитирующий фактор в виде старых трухлявых деревьев, необходимых для всего цикла развития. Эта особенность позволила освоить жукам этой группы многие ландшафты, от альпийских лугов до суровых пустынь и вертикальных скал.

Биотопическое распределение при совместном обитании и жизненные формы. Важнейшую роль в диверсификации Helopini играет не только географическая, но и экологическая изоляция (Nabozhenko, Keskin, 2016). Наиболее интересно в отношении эволюционной диверсификации трибы распределение экологических ниш между разными видами-лихенофагами. Можно выделить несколько жизненных стратегий, направленных на формирование такого распределения (Набоженко и др., 2017): 1) пищевая специализация; 2) различная суточная активность, гигро- и термопреферендумы совместно обитающих видов; 3) разделение на жизненные формы в зависимости от типа кормового лишайника.

Листоватыми лишайниками питается большинство изученных видов преимущественно с «налассоидной» (далее nal) формой тела: тело небольшое (6–12 мм), слабо или умеренно выпуклое, умеренно склеротизованное, покровы часто блестящие, бурые, надкрылья не сросшиеся (*Nalassus*, *Odocnemis*, *Armenohelops*, *Stenohelops*, *Stenomax*, *Taurohelops* и др.). Кустистыми лишайниками питаются крупные Helopini с «хелопиоидной» (далее hel) формой тела: тело крупное (14–20 мм), сильно выпуклое, сильно склеротизованное, покровы обычно черные, слабо блестящие, иногда с синеватым оттенком, надкрылья часто сросшиеся (*Helops*, *Euboerus*, *Pseudoprobaticus*, *Turkonalassus*, *Odocnemis operta* и др.). Следует отметить, что указанными жизненными формами обладают неродственные виды, филогенетически сильно разобщенные и относящиеся к разным подтрибам. В некоторых случаях со-

вместно обитают виды одного рода, имеющие разные жизненные формы. В горных хвойных лесах (например в Анатолии) наиболее часто встречаются битаксонные консорции чернотелок-лихенофагов разных жизненных форм (на одном дереве с разными формами лишайников): *Odocnemis* (nal) + *Euboeus* (hel) и *Armenohelops* (nal) + *Turkonalassus* (hel). Реже формируются политаксонные консорции (как правило, в лесах из *Cedrus libani*): *Helops* (hel) + *Euboeus* (hel) + *Odocnemis* (nal), *Helops* (hel) + *Euboeus* (hel) + *Taurohelops* (nal) + *Odocnemis* (nal), *Helops* (hel) + *Euboeus* (hel) + *Pseudoprobaticus* (hel) + *Odocnemis* (nal). При отсутствии крупных «хелопоидных» видов и при высокой численности только «налассоидных» форм кустистые лишайники могут сильно разрастаться, в то время как листоватые лишайники имеют спорадичное покрытие.

Различия в суточной активности наиболее выражены в битаксонных консорциях чернотелок *Armenohelops* (nal) + *Turkonalassus* (hel), *Armenohelops* (nal) + *Euboeus* (hel) и *Odocnemis* (nal) + *Odocnemis* (nal). Активность видов в таких случаях либо не перекрывается по времени, либо перекрывается незначительно.

Возможность использования *Helopin*i в лихеноиндикации описана в работе Набоженко с соавторами (Набоженко и др., 2017).

## Приложение

В приложении дан каталог жуков-чернотелок трибы *Helopin*i мира с синонимией и распространением.

## Выводы

1. На основе обширного сравнительно-морфологического анализа трибы *Helopin*i с использованием не применявшихся в систематике и филогенетических реконструкциях особенностей строения имаго и личинок выявлены основные направления трансформации признаков, многие из которых, ранее использовавшиеся в систематике, не имеют существенного значения как для таксономии, так и для филогенетических реконструкций. На основании строения эпикраниума, птероторакса, генитального аппарата самца, половых протоков самки и структур личинок выявлены три ветви трибы, соответствующие подтрибам с группами родов внутри них: *Eporloripina*, *Heloripina* (нефодиоидная, хелопоидная, катомоидная) и *Cylindrinotina* (налассоидная, цилиндриноидная, группа *Taurohelops*). Определена модальность признаков для дальнейшего использования в филогенетике группы.

2. Существенно пополнена и уточнена палеонтологическая летопись *Tenebrionidae*, включающая 121 ископаемый вид. Выявлена консервативность в строении чернотелок подсемейства *Tenebrioninae*; структуры головного отдела, проторакса, птероторакса и брюшного отдела многих из них (в том числе юрско-меловых) очень сходны с таковыми у рецентных видов. Современные трибы известных мезозойских мезофильных лесных тенебрионид (*Alleculinae*: *Alleculini*: *Gonoderina*; *Steniododini*; *Tenebrioninae*: *Alphitobiini*) сформировались на самых ранних этапах эволюции семейства, что не соответствует существовавшей ранее эволюционной модели (Kergoat et al., 2014). Выявлено несоответствие гипотетического

лагриоидного предка тенебрионид древнейшим вымершим чернотелкам тенебрионидной ветви. При анализе строения древнейших палеогеновых Helopini внесены коррекции в филогенетические модели, в первую очередь при выборе полярности признаков. Описано 8 новых ископаемых родов (в том числе 1 из трибы Helopini) и 9 новых вымерших видов тенебрионид (в том числе 2 вида Helopini).

3. Филогенетическая модель, построенная с использованием морфологических признаков, подтвердила монофилию трех ветвей, соответствующих в системе трибы подтрибам Enoptorina, Helopina и Cyldrinatorina. В подтрибе Helopina монофилетичными являются нефодиоидная и хелопоидная группы родов, в подтрибе Cyldrinatorina монофилетичную терминальную кладу образуют цилиндриноидная группа родов и группа *Taurohelops*, в то время как налассоидная группа парафилетичная. Филогенетическая модель, построенная с использованием гена мышечного белка Mr20 яДНК, подтвердила монофилию трибы Helopini и монофилетичность трех ее ветвей (Enoptorina, Cyldrinatorina и Helopina). В подтрибе Helopina хедианоидная и катомоидная группы родов – монофилетичные; в подтрибе Cyldrinatorina подтверждается монофилетичность только группы *Taurohelops*, в то время как налассоидная и цилиндриноидная группы – полифилетичные.

4. Для трибы Helopini построена единая сбалансированная классификация. На основе морфологического анализа и с учетом филогенетических реконструкций группа разделена на три подтрибы с группами родов внутри каждой: Enoptorina, Helopina (нефодиоидная, хелопоидная, катомоидная) и Cyldrinatorina (налассоидная, цилиндриноидная, группа *Taurohelops*); цилиндриноидная и налассоидная группы, вероятно, являются искусственными, однако определение родственных группировок в подтрибе Cyldrinatorina требует более обширного материала для филогенетической реконструкции на основе генетических маркеров. Из состава Helopini исключены роды *Afrohelops*, *Camarothelops*, *Gnathelops* и *Erulipus*. Описано 105 новых видов, 13 новых подродов и 14 новых родов, предложено около 150 новых комбинаций, 61 таксон синонимизирован (включая 8 таксонов родового и подродового уровней). К настоящему времени в трибе Helopini насчитывается 814 видов из 48 родов. В рамках сравнительного анализа Helopini с другими чернотелками были дополнительно описаны 37 новых рецентных и вымерших видов, а также 9 родов тенебрионид из триб Blaptini, Opatrini, Palorini (Tenebrioninae), Tentyriini, Ceratanisini, Stenosini (Pimeliinae), Alleculini, Steniopodini (Alleculinae), Trachyscelidini (Diaperinae), Belopini (Lagriinae), Cnodalonini (Stenochiinae), описана новая триба Foranotini в составе восстановленного подсемейства Kuhitangiinae.

5. Виды трибы Helopini распространены преимущественно в умеренной и субтропической зонах Северного полушария. Роды *Nautes* и *Tarpela* обитают в тропических областях Центральной Америки, первый в зоне дождевых тропических лесов, второй приурочен к высокогорьям, а для влажных субтропических областей Восточной Азии характерен род *Apterotarpela*. Подтриба Helopina обладает более широким ареалом, чем Cyldrinatorina, охватывающим Палеарктику и Неарктику, северные районы Индо-Малайского и Афротропического царств и северную часть Неотропики. Ареал подтрибы Cyldrinatorina ограничен Палеарктикой и Неарктикой.

В Старом Свете наиболее богатыми видами является Средиземноморье, в меньшей степени Иран и Средняя Азия, в Новом Свете – горные области Центральной Америки. Центры родового обилия в Палеарктике – Северная Африка (Атлас, Антиатлас), Иберийский полуостров, Анатолия, Северный и Западный Иран, горы Средней Азии, тихоокеанская область Палеарктики. Распространение некоторых родов отражает историю формирования ландшафтов. Предковые формы трибы Helopini, вероятно, сформировались на распавшихся континентах и островах Лавразии, где и проходила начальная «островная» дифференциация группы.

6. Подавляющее большинство видов Helopini является фотофобами, умеренными термофобами (активная жизнедеятельность имаго проходит в диапазоне температур от  $-2$  до  $+22$  °С, в весенний период при температуре, не превышающей  $+9$  °С) и гигрофилами (75–100 %), что и определило их распространение преимущественно в умеренной зоне Северного полушария или в высокогорьях с умеренным климатом в субтропических регионах. Helopini – преимущественно лишенофаги, обитающие в хвойных и в меньшей мере в широколиственных лесах и редколесьях, ряд ксероморфных таксонов перешел на фитофагию в условиях полупустынь и пустынь. Существенную роль в освоении различных ландшафтов чернотелками трибы Helopini сыграла способность резко изменять или расширять пищевой спектр при трансформации природных экосистем, а также развитие личинок и куколок в почве у большинства таксонов, что избавило виды от связи со старыми деревьями, в трухлявой древесине которых проходит развитие у некоторых архаичных представителей трибы. Методы лишеноиндикации должны быть усовершенствованы с учетом пресса лишенофагов трибы Helopini.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Набоженко, М. В. Ревизия рода *Catomus* Allard, 1876 и сближаемых с ним родов (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны Кавказа, Средней Азии и Китая / М. В. Набоженко // Энтомологическое обозрение. – 2006. – Т. 85, вып. 4. – С. 798–857.
2. Абдурахманов, Г. М. Реликтовые и эндемичные элементы в фауне жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Большого Кавказа / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко // Юг России: экология, развитие. – 2009. – №2. – С. 6–14.
3. Nabozhenko, M. V. A new species and new records of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) from Iran and Armenia / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2009. – Т. 5, вып. 2. – С. 185–187.
4. Nabozhenko, M. V. The genus *Raiboscelis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae): taxonomic history, nomenclature, morphology / M. V. Nabozhenko, I. Löbl // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2009. – Т. 5, вып. 2. – С. 189–194.
5. Замотайлов, А. С. Основные пути формирования энтомофаунистических комплексов Северо-Западного Кавказа (на материале по жесткокрылым насекомым – Insecta, Coleoptera) / А. С. Замотайлов, В. Н. Орлов, М. В. Набоженко, Н. В. Охрименко, Э. А. Хачиков, М. И. Шаповалов, И. В. Шохин // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 1. – С. 178–218.



6. Набоженко, М. В. Новый род и вид жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) из Турции / М. В. Набоженко, Б. Кескин // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 4. – С. 840–844.
7. Nabozhenko, M. V. Two new species of the genus *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkey / M. V. Nabozhenko, V. Tichý // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2011. – Т. 7, вып. 1. – С. 45–49.
8. Кирейчук, А. Г. Первый мезозойский представитель подсем. Tenebrioninae (Coleoptera: Tenebrionidae) из Нижнего мела Исяня (Китай, пров. Ляонин) / А. Г. Кирейчук, М. В. Набоженко, А. Нель // Энтомологическое обозрение. – 2011. – Т. 90, вып. 3. – С. 548–552.
9. Набоженко, М. В. Новые виды рода *Armenohelops* Nabozhenko, 2002 (Coleoptera: Tenebrionidae) из Турции / М. В. Набоженко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2011. – Т. 7, вып. 2. – С. 135–138.
10. Набоженко, М. В. Основные закономерности распределения и генезис псаммофильных жесткокрылых понто-каспийского региона на примере Tenebrionidae и Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) / М. В. Набоженко, И. В. Шохин, Г. М. Абдурахманов, А. Н. Клычева, А. В. Марахонич, Д. И. Олейник // Юг России: экология, развитие. – 2012. – № 1. – С. 110–126.
11. Nabozhenko, M. V. A review of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) of China with new concept of the distribution of the genus / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2012. – Т. 8, вып. 1. – С. 33–36.
12. Набоженко, М. В. Дизъюнктивный ареал *Odocnemis protinus* (Reitter, 1900) – первого представителя рода (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) в Иране / М. В. Набоженко, Б. Кескин // Юг России: экология, развитие. – 2013. – № 3. – С. 66–72.
13. Nabozhenko, M. V. New taxa of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 from Georgia / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2013b. – Т. 9, вып. 2. – С. 261–264.
14. Абдурахманов, Г. М. Новые данные по составу, особенностям географического распространения и вероятным путям формирования фауны жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) прикаспийских и островных каспийских экосистем. Сообщение 1 / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко // Юг России: экология, развитие. – 2014. – №1. – С. 30–60.
15. Nabozhenko, M. V. New darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2014. – Т. 10, вып. 2. – С. 237–241.
16. Абдурахманов Г. М. Фауна жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) аридных прибрежных и островных экосистем Каспийского моря / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко // Юг России: экология, развитие. – 2014. – № 3. – С. 44–81.
17. 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, № 2. – С. 63–65.
18. Nabozhenko, M. V. To the knowledge of Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Morocco / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2015. – Т. 11, вып. 1. – С. 33–37.

19. Nabozhenko, M. V. A new species and a new genus of comb-clawed beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Alleculinae) from Lower Cretaceous of Yixian (China, Laoning) / M. V. Nabozhenko, H. Chang, Li Xu, H. Pu, S. Jia // Paleontological Journal. – 2015. – Vol. 49, No 13. – P. 1420–1423.
20. Чиграй, И. А. Обзор рода *Gnaptor* Brullé, 1832 (Coleoptera, Tenebrionidae) с описанием нового вида из Турции / И. А. Чиграй, М. В. Набоженко, Б. Кескин // Зоологический журнал. 2015. – Т. 94, № 11. – С. 1276–1281. [Entomological Review, 2015. – Vol. 95, No. 8. – P. 1131–1136]
21. Nabozhenko, M. V. New species of the genus *Adelphinus* Fairmaire et Coquerel, 1866 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2015. – Т. 11, вып. 2. – С. 363–365.
22. Nabozhenko, M. V. A new species of *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Greece / M. V. Nabozhenko, S. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2015. – Т. 11, вып. 2. – С. 367–368.
23. Keskin B. The new genus *Taurohelops* (Coleoptera: Tenebrionidae) from Anatolia, Turkey / B. Keskin, M. V. Nabozhenko // The Coleopterists Bulletin. – 2015. – Vol. 69(mo4). – P. 83–92.
24. Nabozhenko, M. V. Review of the genus *Cylindrinotus* Faldermann, 1837 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) / M. V. Nabozhenko // The Coleopterists Bulletin. – 2015. – Vol. 69(mo4). – P. 101–114.
25. Alekseev, V.I. A new fossil tenebrionid beetle of the tribe Palorini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Eocene Baltic Amber / V. I. Alekseev, M. V. Nabozhenko // The Coleopterists Bulletin. – 2015. – Vol. 69(mo4). – P. 127–130.
26. Chang, H. L. First record of fossil comb-clawed beetles of the tribe Cteniopodini (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae) from the Jehol Biota (Yixian formation of China), Lower Cretaceous / H. L. Chang, M. Nabozhenko, H. Y. Pu, L. Xu, S. H. Jia, T. R. Li // Cretaceous Research. – 2016. Vol. 57. – P. 289–293
27. Набоженко, М. В. Таксоцен чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) в экотоне «лес-степь» / М. В. Набоженко, Н. В. Лебедева, С. В. Набоженко, В. Д. Лебедев // Энтомологическое обозрение. – 2016. – Т. 95, вып. 1. – С. 137–152.
28. Chigray I., Nabozhenko M. To the knowledge of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran and Transcaucasia / I. Chigray, M. Nabozhenko // Annales zoologici. – 2016. – Vol. 66, Iss. 2. – P. 267–275.
29. Nabozhenko, M. V. Contributions to the knowledge of North American tenebrionids of the subtribe Cylindrinotina (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) / M. V. Nabozhenko, N. B. Nikitsky, R. Aalbu // Zootaxa. – 2016. – Vol. 4136, No 1. – P. 155–164.
30. Абдурахманов, Г. М. О фауногенезе жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Средней Азии / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко // Юг России: экология, развитие. – 2016. – Т. 11, № 2. – С. 170–177.
31. Набоженко, М. В. Виды-вселенцы среди жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) / М. В. Набоженко, С. В. Колов // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2016. – Т. 12, вып. 1. – С. 109–110.
32. Nabozhenko, M. V. Two new species of the genus *Gunarus* Des Gozis, 1886 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Southern Turkey / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // Zootaxa. – 2009. – Vol. 2170. – P. 53–60.

33. Абдурахманов, Г. М. Географические связи жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Тетийской пустынно-степной области Палеарктики с историческим обзором / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. Г. Абдурахманов, Ю. Ю. Иванушенко, М. Г. Даудова // Юг России: экология, развитие. – 2016. – Т. 11, № 3. – 35–89.
34. Chigray I. A., Abdurakhmanov G. M., Nabozhenko M. V., Shapovalov A. M. 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.
35. Nabozhenko, M. V., A new species of the genus *Nalassus* Mulsant (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from the Baltic amber / M. V. Nabozhenko, E. E. Perkovsky, L. S. Chernei // Paleontological Journal. – 2016. – Vol. 50, No. 9. – P. 947–952.
36. Nabozhenko, M. V. Revision of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey, the Caucasus and Iran with observations on feeding habits / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // Zootaxa Monograph. – 2016. – Vol. 4202, No 1. – P. 1–97.
37. Nabozhenko, M. V. Taxonomic review of the genus *Armenohelops* Nabozhenko, 2002 (Coleoptera: Tenebrionidae) with additional support of the mitochondrial COI gene sequences / M. V. Nabozhenko, B. Keskin, N. Alpagut Keskin // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2016. – Т. 12, вып. 2. – P. 255–268.
38. Nabozhenko, M. V. Contribution to the knowledge of darkling beetles of the tribe Ceratanisini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Caucasus and Anatolia / M. V. Nabozhenko, J. Ferrer, M. Kalashian, G. Abdurakhmanov // Annales zoologici. – 2016. – Vol. 66, Iss. 4. – P. 607–620.
39. Nabozhenko, M. V., *Yantarozenos colydioides* gen. and sp. n. (Tenebrionidae: Lagriinae) from Baltic Amber / M. V. Nabozhenko, A. G. Kirejtshuk, O. Merkl // Annales zoologici. – 2016. – Vol. 66, No 4. – P. 563–566.
40. Nabozhenko M., Kirejtshuk A., Merkl O., Varela K., Aalbu R., Smith A. *Caribanosis* gen. nov. from Hispaniola (Pimeliinae: Stenosini) with taxonomic notes on the tribes Belopini and Stenosini (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. Nabozhenko, A. Kirejtshuk, O. Merkl, K. Varela, R. Aalbu, A. Smith // Annales Zoologici. – 2016. – Vol. 66, Iss. 4. – P. 567–570.
41. Keskin, B. *Eustenomacidius egeuniversitatis* sp.n. – the first record of the tenebrionid genus in Turkey / B. Keskin, M. Nabozhenko, N. Alpagut Keskin // Turkish Journal of Zoology. – 2017. – Vol. 41, Iss. 2. – P. 237–240.
42. Ivanov, S.M. Contribution to the knowledge of the genus *Platydema* Laporte et Brullé, 1831 (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Russian Far East / S. M. Ivanov, K. Ando, M. V. Nabozhenko // Far Eastern Entomologist. – 2017. – No 329. – P. 13–16.
43. Maitip, J. A scientific note on the association of black fungus beetles (*Alphitobius laevigatus*, Coleoptera: Tenebrionidae) with Eastern honey bee colonies (*Apis cerana*) / J. Maitip, X. Zhang, K. Tan, Ph. H. Thai, M. V. Nabozhenko, A. G. Kirejtshuk, P. Chantawannakul, P. Neumann // Apidologie. – 2017. – Vol. 48, Iss. 2. – P. 271–273.
44. Alekseev, V. I. *Palorus platycotyloides* sp. n., the second fossil representative of the tribe Palorini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Baltic Amber / V. I. Alekseev, M. V. Nabozhenko // Acta zoologica Bulgarica. – 2017. – Vol. 6, No 2. – 167–170.

45. Nabozhenko, M. V. The oldest opatrine terrestrial darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae: Tenebrioninae) from the Paleocene of Menat (France) / M. V. Nabozhenko, A. G. Kirejtshuk // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2017. – Vol. 91, No 3. – P. 307–313.
46. Абдурахманов, Г. М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры тегийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 1. Наземная фауна / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. Г. Абдурахманов, А. А. Теймуров, М. Г. Даудова, М. З. Магомедова, А. Г. Гасангаджиева, А. А. Гаджиев, Ю. Ю. Иванушенко, С. М. Клычева // *Юг России: экология, развитие*. – 2017. – Т. 12, № 2. – С. 9–45.
47. Абдурахманов, Г. М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры Тегийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 3. Основные моменты формирования биоты Кавказа / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. А. Теймуров, А. Г. Абдурахманов, А. Г. Гасангаджиева, М. З. Магомедова, А. А. Гаджиев, М. Г. Даудова, Ю. Ю. Иванушенко, С. М. Клычева // *Юг России: экология, развитие*. – 2017. – Т. 12, № 2. – С. 73–111.
48. Nabozhenko, M. V. Taxonomic review of the genus *Helops* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Turkey / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2017. – Т. 13, вып. 1. – P. 41–49.
49. Nabozhenko, M. V. Western Palaearctic *Trachyscelis* Latreille, 1809 (Coleoptera: Tenebrionidae: Trachyscelini) / M. V. Nabozhenko, L. Purchart // *Annales zoologici*. – 2017. – Vol. 67, No 3. – P. 561–575.
50. Soldati, F. *Asida groehni* sp. nov., the first and the oldest fossil representative of the subfamily Pimeliinae from Eocene Baltic amber (Coleoptera: Tenebrionidae: Asidini) / F. Soldati, M. Nabozhenko // *Annales zoologici*. – 2017. – Vol. 67, No 3. – P. 555–559.
51. Набоженко М. В. Жизненные формы и стратегии чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) / М. В. Набоженко, Б. Кескин, С. В. Набоженко // *Энтомологическое обозрение*. – 2017. – Т. 96, вып. 3. – С. 436–450, 4 вкладки.
52. Nabozhenko, M. *Foranotum perforatum* gen. et sp. nov. – a new troglobitic darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae: Kuhitangiinae: Foranotini trib. nov.) from a cave in Southern Zagros, Iran / M. V. Nabozhenko, S. Sadeghi // *Zootaxa*. – 2017. – Vol. 4338, No 1. – P. 163–172.
53. Keskin, B. Taxonomic review of the genera *Nalassus* Mulsant, 1854 and *Turkonalassus* gen. nov. of Turkey (Coleoptera: Tenebrionidae) / B. Keskin, M. Nabozhenko, N. Alpagut Keskin // *Annales zoologici*. – 2017. – Vol. 67, Iss. 4. – P. 725–747.
54. Nabozhenko, M. V., Taxonomic review of the genus *Euboeus* s. str. Boieldieu, 1865 (= *Probaticus* s. str. Seidlitz, 1896, syn. n.) (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko, N. B. Nikitsky, B. Keskin // *Zootaxa*. – 2017. – Vol. 4358, No 3. – P. 494–506.
55. Chigray I., Nabozhenko M., Merkl O., Kovalev A. A review of the genus *Prosodes* Eschscholtz, 1829 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Iran / I. Chigray, M. Nabozhenko, O. Merkl, A. Kovalev // *Zootaxa*. – 2018. – Vol. 4379, No 4. – P. 451–483.
56. Nabozhenko M., Kovalenko Ya., Kalashian M. Which species of the genus *Scaurus* Fabricius (Coleoptera: Tenebrionidae) occurs in the Caucasus and the border areas of Anatolia? / M. Nabozhenko, Ya. Kovalenko, M. Kalashian // *Zoology in the Middle East*. – 2018. – Vol. 64, No 2. – P. 137–144.

57. Набоженко, М.В., Новый вид и подрод рода *Toxicum* Latreille 1802 (Coleoptera, Tenebrionidae, Toxicini) с Дальнего Востока России / М. В. Набоженко, С. Н. Иванов // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 5. – С. 545–551. [Entomological Review. – 2018. – Vol. 98, No. 7. – P. 892–898.]
58. Nabozhenko, M. A new species of the genus *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Eastern Anatolia / M. V. Nabozhenko, I. Özgen, Yu. Ivanushenko // Zootaxa. – 2018. – Vol. 4441, No 3. – P. 549–554.
59. Chigray S., Nabozhenko M., Keskin B., Abdurakhmanov G. Taxonomic review of the genus *Calypopsis* of Turkey and adjacent areas (Coleoptera: Tenebrionidae: Tentyriini) / S. Chigray, M. Nabozhenko, B. Keskin, G. Abdurakhmanov // Acta entomologica Musei Nationalis Pragae. – 2018. – Vol. 58, No 2. – P. 331–346.
60. Nabozhenko, M. V. Review of the genus *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) of Kazakhstan, Middle Asia, Iran and Afghanistan / M. V. Nabozhenko // Entomological Review. – 2018. – Vol. 98, No. 5. – P. 594–628.
61. Nabozhenko, M. V. Subtribal, generic and subgeneric composition of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Eastern Palaearctic / M. V. Nabozhenko, K. Ando // Acta zoologica Academia Scientiarum Hungaricae. – 2018. – Vol. 64, No 4. – P. 277–327.
62. Yuan, C. Contribution to the knowledge of the genus *Ainu* Lewis, 1894 (Coleoptera: Tenebrionidae: Stenochiinae) / C. Yuan, M. Nabozhenko, G.-D. Ren // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 2018. – Vol. 21. – P. 1292–1298.
63. Nabozhenko, M. V. New and little known species of the tribe Helopini (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran / M. V. Nabozhenko, R. Grimm // Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt. – 2018. – Vol. 37. – P. 309–315.
64. Nabozhenko, M. V. New and little known species of Alleculini (Coleoptera: Tenebrionidae: Alleculinae): extinct from Eocene Baltic Amber and extant from Lebanon / M. V. Nabozhenko, I.A. Chigray // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2018. – Т. 14, вып. 2. – P. 171–176.
65. Nabozhenko, M. V. Notes on the taxonomy and distribution of the genus *Cryphaeus* Klug, 1833 (Coleoptera: Tenebrionidae: Toxicini) in the Russian Far East Lebanon / M. V. Nabozhenko, E. V. Комаров // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2018. – Vol. 14, вып. 2. – P. 177–179.
66. Набоженко, М. В. К вопросу о классификации и филогении трибы Helopini Latreille, 1802 и восстановление подтрибы Eporlorina Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2018. – Т. 14, вып. 2. – С. 181–186.
67. Nabozhenko, M. V. Gonialaenini, a new tribe of Lagriinae (Coleoptera: Tenebrionidae) from Eocene Baltic Amber / M. V. Nabozhenko, A. Bukejs, D. Telnov // Zootaxa. – 2019. – Vol. 4565, No 2. – P. 253–260.

В прочих изданиях:

68. Набоженко, М. В. Новые синонимы в трибе Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Евразийский энтомологический журнал. – 2004. – Т. 3, № 3. – С. 185–186.

69. Набоженко, М. В. Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) в коллекции Э. Э. Баллиона (Сообщение 1. Подтриба Cyldronotina) / М. В. Набоженко // Известия музейного фонда им. А.А.Браунера. – 2004. – Т. 1, № 3–4. – С. 1–6.
70. Набоженко М.В. Межструктурные корреляции в эволюции жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2005. – Т. 1, вып. 1. – С. 37–48.
71. Nabozhenko, M. V. New synonymy and new species of the genus *Hedyphanes* Fischer de Walheim, 1922 (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2005. – Vol. 51, No 4. – P. 349–355.
72. Набоженко, М. В. Обзор рода *Ectromopsis* Antoine, 1948 (Coleoptera, Tenebrionidae) бывшего СССР / М. В. Набоженко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2005. – Т. 1, вып. 2. – С. 123–128.
73. Nabozhenko, M.V. Taxonomic structure and relationships of the genus *Cylindrinotus* Faldermann, 1837 (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Cahiers scientifiques: Centre de conservation et d'étude des collections. – 2006. – No. 10. – P. 143–146.
74. Nabozhenko, M. V. Description of the larva of *Cylindrinotus gibbicollis* Faldermann, 1837 and notes on the classification of the subtribe *Cylindrinotina* Español, 1956 (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) / M. V. Nabozhenko, L. N. Gurgidze // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2006. – Т. 2, вып. 1. – С. 79–82.
75. Nabozhenko, M. V. A new species of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera, Tenebrionidae) from Turkey / M. V. Nabozhenko, V. Tichý // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2006. – Т. 2, вып. 2. – С. 183–185.
76. Набоженко, М. В. Обзор иранских видов подрода *Helopocerodes* Reitter, 1922 рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae) / М. В. Набоженко // Труды Русского энтомологического общества. Т. 77. СПб: изд-во ЗИН РАН, 2006. – С. 245–249.
77. Nabozhenko, M. V. Taxonomic notes on the genus *Catomus* Allard, 1876 (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) with description of a new species from Afghanistan / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2007. – Т. 3, вып. 1. – С. 41–45.
78. Набоженко, М. В. Обзор рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae) Дагестана / М. В. Набоженко, Г.М. Абдурахманов // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2007. – Т. 3, вып. 2. – 187–191.
79. Nabozhenko, M. V. *Helops* Fabricius, 1775 (Insecta, Coleoptera, Tenebrionidae): proposed conservation of usage by designation of *Tenebrio caeruleus* Linnaeus, 1758 as the type species / M. V. Nabozhenko, P. Bouchard, I. Löbl // Bulletin of Zoological Nomenclature. – 2007. – Vol. 64, No 3. – P. 135–137.
80. Набоженко, М. В. Ландшафтно-биотопическое распределение и трофические связи жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) на Кавказе и в Предкавказье / М. В. Набоженко; под общ. ред. Г. Г. Матишова // Труды Южного научного центра Российской академии наук. Том 3. Биоразнообразии и трансформация горных экосистем Кавказа. – Ростов-на-Дону: изд-во ЮНЦ РАН, 2007. – С. 242–252.

81. Nabozhenko, M. V. *Nalassus glorificus* (Seidlitz, 1896) – new synonym of *Nalassus pharnaces* Allard, 1876 (Coleoptera, Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2008. – Т. 4, вып. 1. – С. 85.
82. Nabozhenko, M. V. Case 3422. *Helops* Fabricius, 1775 (Insecta, Coleoptera, Tenebrionidae): proposed conservation of usage by designation of *Tenebrio caeruleus* Linnaeus, 1758 as the type species / M. V. Nabozhenko, P. Bouchard, I. Löbl // Bulletin of Zoological Nomenclature. – 2008. – Vol. 65, No 1. – P. 27–29.
83. Nabozhenko, M. V. Review of the subgenus *Helopondrus* Reitter, 1922 of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Turkey / M. V. Nabozhenko // Russian Entomological Journal. – 2008 (2007). – Vol. 16, Iss. 4. – P. 453–456.
84. Nabozhenko, M. V. Review of the genus *Pseudoprobaticus* Nabozhenko, 2001 (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko // Annales Zoologici. – 2008. – Vol. 58, No 4. – P. 721–724.
85. Nabozhenko, M. V. New species of the genus *Zophohelops* Reitter, 1902 (Coleoptera: Tenebrionidae) with review of the species of Northern Tien-Shan / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2008. Т. 4, вып. 3. – С. 295–301.
86. Nabozhenko, M. V. Tenebrionidae: Helopini. New nomenclatural and taxonomic acts, and comments / M. V. Nabozhenko // Catalogue of Palearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionioidea. – Stenstrup: Apollo books, 2008. – P. 36–38.
87. Nabozhenko, M. V. Tribe Helopini / M. V. Nabozhenko, I. Löbl // Catalogue of Palearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionioidea. – Stenstrup: Apollo books, 2008. – P. 241–257.
88. Nabozhenko, M. V. Two new species of the genus *Gumarus* Des Gozis, 1886 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Southern Turkey / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // Zootaxa. – 2009. – Vol. 2170. – P. 53–60.
89. Набоженко, М. В. *Helops diabolinus* Brancsik, 1899 – новый синоним *Probaticus zoroaster* (Seidlitz, 1896) / М. В. Набоженко // Евразийский энтомологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 4. – С. 420.
90. Keskin, B. A new species and new records of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey / B. Keskin, M. V. Nabozhenko // Annales zoologici. – 2010. – Vol. 60, No 1. – P. 23–28.
91. Kirejtshuk, A. G. New genus and species of the tribe Opatrini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) from the Lowermost Eocene amber of Paris Basin / A. G. Kirejtshuk, M. V. Nabozhenko, A. Nel // Труды Зоологического института РАН. – 2010. – Vol. 314, Iss. 2. – P. 191–196.
92. Nabozhenko, M. V. Contribution to the knowledge of the subgenus *Helopondrus* Reitter, 1922 of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Iran / M. V. Nabozhenko // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2010. – Т. 6, вып. 1. – С. 51–55.
93. Nabozhenko, M. V. New combination and new synonymy in the subtribe *Cylindrinotina* (Coleoptera, Tenebrionidae, Helopini) based on the study of types from European museums / M. V. Nabozhenko // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2011. – Vol. 58, No. 2. – P. 275–277.
94. Nabozhenko, M. V. Two new species of the genus *Nalassus* Mulsant, subgenus *Helopondrus* Reitter (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkey / M. V. Nabozhenko // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie. – 2011. – Vol. 4. – P. 263–267.

95. Nabozhenko, M. V. Two new species of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Artvin Province, Turkey / M. V. Nabozhenko // *Annales zoologici*. – 2011. – Vol. 61, No. 2. – P. 335–338.
96. Keskin, B. Review of the genus *Odocnemis* Allard, 1876: *O. korbi* species-group (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) / B. Keskin, M.V. Nabozhenko // *Annales zoologici*. – 2011. – Vol. 61, No. 2. – P. 339–354.
97. Абдурахманов, Г. М. Определитель и каталог жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) Кавказа и юга европейской части России / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 361 с.
98. Keskin, B. *Idahelops alpagutae* (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini): a new genus and species from the Aegean region of Turkey / B. Keskin, M. V. Nabozhenko // *Zootaxa*. – 2012. – Vol. 3207. – P. 63–67.
99. Purchart, L. Description of larva and pupa of the genus *Deretus* (Coleoptera: Tenebrionidae) with key to the larvae of the tribe Helopini / L. Purchart, M. V. Nabozhenko // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2012. Vol. 52, suppl. 2. – P. 295–302.
100. Nabozhenko, M. V. Nomenclatural notes on the species recorded and described under the name «*Helops gracilis*» (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko, Y. Bousquet, P. Bouchard // *Annales zoologici*. – 2012. – Vol. 62, No 4. – P. 725–731.
101. Nabozhenko, M. V. A new subgenus and species of the genus *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Israel and Egypt / M. V. Nabozhenko, M. Lillig // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3641, No 2. – P. 188–192.
102. Nabozhenko, M. V. Taxonomic notes on the genera *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820 and *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Turkey / M. V. Nabozhenko // *Journal of Insect Biodiversity*. – 2013. – Vol. 1, No 8. – P. 1–9.
103. Nabozhenko, M. V. *Cryptohelops menaticus* – a new genus and species of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Palaeocene of Menat (France) / M. V. Nabozhenko, A. G. Kirejtshuk // *Comptes Rendus Palevol*. – 2014. – Vol. 13. – P. 65–71.
104. Nabozhenko, M. V. New data about ‘nalassoid’ genera from south-eastern Anatolia with description of a new species of *Zophohelops* (Coleoptera: Tenebrionidae) / M. V. Nabozhenko, B. Keskin // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. – 2014. – Vol. 54, No 1. – P. 243–249.
105. Nabozhenko, M. V. Review of the genus *Catomus* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae) in Iran / M. V. Nabozhenko // *Zoology in the Middle East*. – 2015. – Vol. 61, No. 1. – P. 64–68.
106. Nabozhenko, M. V. A new *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini), the first representative of the genus from the Russian Far East / M. V. Nabozhenko, S. N. Ivanov // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 3955, No 1. – P. 137–141.
107. Набоженко М.В., Артохин К.С. 2017. Описание личинки *Nalassus (Helopondrus) sareptanus* (Allard, 1876) и положение подрода *Helopondrus* Reitter, 1922 в системе трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Труды Русского энтомологического общества*. Т. 88, вып.1. Насекомые и паукообразные Приазовья. – Санкт-Петербург: ЗИН РАН. – С. 72–79.