

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной  
научно-квалификационной работы (диссертации)

**ЖУКИ-ЧЕРНОТЕЛКИ ПОДТРИБЫ VLARTINA  
(COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE):  
МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ**

Чиграй Иван Александрович  
06.00.00 – Биологические науки  
03.02.05 – Энтомология

Научный руководитель:  
д.б.н. Кирейчук Александр Георгиевич

ЗИН РАН  
Санкт-Петербург, 2023

## Общая характеристика работы

**Актуальность работы и степень разработанности.** Подтриба *Vlartina* относится к обширному семейству жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) и насчитывает в мировой фауне более 340 видов. Ареал подтрибы охватывает Палеарктику, от Атлантического до Тихого океана, некоторые виды заходят в Афротропическую и Индо-Малайскую области. Ряд видов переселился в результате человеческой деятельности в Северную Америку и Австралию. В Палеарктике подтриба представлена 10 родами, в Афротропической и Индо-Малайской областях обитает по одному роду. В Палеарктике *Vlartina* является одной из самых распространенных групп чернотелок.

Большинство представителей *Vlartina* – крупные, нелетающие жуки. Многие из них имеют узкий ареал, поэтому они являются удобным объектом фауногенетических и филогеографических реконструкций. Виды подтрибы часто используются в качестве модельных объектов в экологических исследованиях, в частности при изучении адаптаций для жизни в экстремальных условиях засушливых и аридных территорий (Cloudsley-Thompson, 1965). Многие виды являются вредителями преимущественно пропашных сельскохозяйственных культур.

Исследования *Vlartina* ведутся с XVIII века, поэтому о подтрибе накоплено достаточно много информации. Однако классификация группы очень сложна и запутанна. Основанием для описания отдельных видов преимущественно являлись (и до настоящего времени являются) форма тела и наличие или отсутствие полового диморфизма. Изменчивость указанных признаков породила большое количество синонимов и неясных видов, а внешнее сходство, характерное для многих представителей, окончательно запутало и без того сложную классификацию *Vlartina*. Современные определители строятся почти исключительно на признаках наружного строения, что не всегда позволяют точно диагностировать виды.

Таким образом, актуальность исследований была связана с недостаточной изученностью наружного и внутреннего строения и несовершенством классификации.

**Цель и задачи работы.** Цель работы – усовершенствовать систему подтрибы *Vlartina* на основании морфологического анализа имаго и преимагинальных стадий, уточнить состав подтрибы, выяснить родственные отношения между таксонами.

В связи с целью были поставлены следующие задачи:

1. Выполнить анализ наружного и внутреннего строения имаго и личинок, изменчивости, определить наиболее важные диагностические признаки видов и выявить направления основных трансформаций для использования в построении классификации.

2. Изучить строение и морфофункциональные нагрузки различных структур половых аппаратов самцов и самок.

3. Выполнить таксономическую ревизию надвидовых таксонов подтрибы и составить каталог таксонов *Vlartina* современной мировой фауны.

4. Составить определительные таблицы для надвидовых таксонов *Vlartina*, а также для видов Восточной Европы и России.

5. Обобщить и проанализировать имеющиеся сведения по географическому распространению.

**Научная новизна.** Разработана более сбалансированная классификация подтрибы *Vlartina*. Описаны новый род и 11 новых для науки видов, восстановлен статус двух видов, предложены новые комбинации для 105 видов и подвидов, синонимизированы одна подтриба, четыре рода и семь видов, обозначены лектотипы для трех видов. Составлены каталог таксонов *Vlartina*; разработаны определительные таблицы для родов и подродов подтрибы, а также для видов рода *Blaps* Восточной Европы, России, Кавказа, Западного, Центрального и Южного Казахстана; составлена определительная таблица для представителей рода *Dila* Кавказа, Турции и сопредельных территорий Ирана.

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

**Личный вклад соискателя/аспиранта** состоит в том, что в основу диссертации положены в том числе оригинальный материал и данные, собранные им в Предкавказье и на Кавказе, на Ближнем Востоке и в Средней Азии в течении десяти лет, а также самостоятельно изучен и проанализирован материал из 8 научных учреждений. Постановка задач, полевые исследования, анализ данных и выводы сделаны соискателем лично. Публикации были выполнены соискателем самостоятельно или при его существенном участии (вклад в опубликованные в соавторстве работы составляет не менее 50%). Большинство типовых экземпляров описанных автором таксонов хранятся в Зоологическом институте РАН.

**Степень достоверности.** Материалы изложены в 19 публикациях, из них – 11 статей (9 статей – WoS и Scopus). Достоверность опубликованных работ была подтверждена независимыми рецензентами, ведущими специалистами по жукам-чернотелкам. Достоверность материала подтверждается его хранением в научных учреждениях и частных коллекциях, изображениями типовых экземпляров и их этикеток в публикациях. Помимо собственных исследований, автором проанализированы сведения, опубликованные в 177 литературных источниках.

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

## Содержание работы

### 1 История изучения

В главе подробно рассматриваются работы большинства авторов, в той или иной степени изучавших представителей подтрибы *Vlartina*, начиная с К. Линнея до сегодняшнего дня. Наибольший вклад в изучение подтрибы *Vlartina*, построения ее системы, изучение морфологии и биологии внесли И. Фабрициус (J.C. Fabricius, 1775), Г.И. Фишер Вальдгейм (Fischer von Waldheim, 1820, 1821), А. Солье (A.J.J. Solier, 1834, 1836, 1848), Э. Менетрие (Ménétriés, 1832), Ф. Фальдерман (Faldermann, 1836; 1837), Г. Кюстер (H. Küster, 1845, 1846, 1850, 1851), Ф. Геблер (Gebler, 1825, 1832, 1841, 1847), Ф. Лапорт (Laporte, 1840), А.Ж. Солье (Solier, 1848), В. Мочульский (Motschulsky, 1860), Л. Файрмайер (Fairmaire, 1875, 1886, 1887, 1888, 1891), Э. Аллар (Allard, 1880, 1881a, 1881b, 1882), Г. Зайдлиц (Seidlitz, 1893; 1894; 1896; 1898), Э. Рейттер (Reitter, 1887, 1893; 1900; 1909), А. Бауэр (Bauer, 1921), Г. Кольбе (Kolbe, 1928), Оглоблин и Колобова (1927), А.В. Богачёв (1938, 1939, 1947, 1948, 1952, 1959, 1965, 1976, Богачев, Медведев, 1974, Semenov Tian-Shanskij & Bogatchev, 1936), А.П. Семенов Тяньшанский (Semenov & Bogatchev, 1936, 1940), З. Касаб, 1960, 1968, 1970, 1974, Kaszab & G.S. Medvedev, 1984), Н.Г. Скопин (1960, 1968, Н.Г. Скопин, З. Касаб, 1978), О.Л. Крыжановский (1965), Г.С. Медведев (1965; 1977; 1989; 1990; 1995; 1996; 1997; 1999; 2000; 2001; 2003а, б; 2007; Medvedev, Merkl, 2005), Г.М. Абдурахманов (1971, 1972, 1978, 1983, 1984, 1988, 1995, Абдурахманов, Набоженко, 2011, Абдурахманов, Набоженко и др., 2016), Х. Феррер (Ferrer & Picka, 1990, Ferrer & Soldati, 1999, Julio Ferrer & Juan Carlos Martínez Fernández, 2008), Л.С. Черней (2005), Кондамин с соавторами (Condamine et al., 2011, 2013), Керго (Kergoat et al., 2014), Г. Жень с соавторами (Ren & Luo, 1995, Ren & Wang, 2001, Ren et. al., 2016), Ли с соавторами (Li et al., 2023), П. Бушар с соавторами (Bouchard et al., 2021), М. Набоженко (Nabozhenko et al, 2022). Ряд современных исследований выполнен автором этой работы.

## 2 Материал и методы

В главе подробно рассматриваются методы исследования и использованный материал.

В основу работы положены результаты оригинальных сборов и исследований автора за десять лет и обширные коллекционные материалы следующих учреждений (кураторы коллекций указаны в скобках): Зоологический институт РАН Санкт-Петербург, Россия (М.Г. Волкович), Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия (Н.Б. Никитский), Институт зоологии, Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН Армении, Ереван, Армения (М.Ю. Калашян), Hungarian Natural History Museum, Будапешт, Венгрия (Ottó Merkl, Győző Szél, Aranka Grabant); Naturhistorisches Museum Wien, Вена, Австрия (Harald Schilhammer); Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Париж, Франция (André Nel, А.Г. Кирейчук, Antoine Mantilleri); National Museum in Prague, Прага, Чехия (Jiří Hájek, Lukáš Sekerka); Частный музей Станислава Бечвары, Прага, Чехия (Stanislav Bečvář). Автор выражает искреннюю благодарность всем указанным кураторам коллекций, а также частным коллекционерам.

В течении 10 лет автором были проведены экспедиционные исследования на территориях Предкавказья и Кавказа (Ростовская область, Краснодарский и Ставропольский края, Республики Адыгея, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия — Алания, Дагестан, Абхазия, Азербайджан), на Ближнем Востоке (Турция, Кипр) и в Средней Азии (Узбекистан, Таджикистан).

Всего было изучено более 7000 экземпляров имаго, в том числе более 450 типовых, более 40 экземпляров личинок и куколок, изготовлено более 600 препаратов гениталий самцов и самок, половых протоков самок.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность своим учителям, коллегам, кураторам музеев и друзьям, которые способствовали выполнению работы: А.Г. Кирейчуку (Зоологический институт РАН), М.В. Набоженко (Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН), И.В. Шохину (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону), Д.Г. Касаткину (Ростовский филиал ФГУ «ВНИИКР»), Е.Н. Терскову (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону), Н.Ю. Снеговой (Баку), М.Ю. Калашяну (Ереван), А.М. Шаповалову (Институт Зоологии РК, Алматы, Казахстан), В.Ю. Савицкому (Зоологический музей МГУ), Р. Хряпину (Москва, Россия), С.Э. Чернышеву (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), А.Г. Ковалю (ВИЗР, Санкт-Петербург – Пушкин), С.О. Какунину (Краснодар), Е. Шпрехер-Юберзакс (Eva Sprecher-Uebersax, Naturhistorisches Museum, Basel), О. Мерклу (Ottó Merkl, Hungarian Natural History Museum, Budapest), Х. Шилхаммеру (Harald Schilhammer, Naturhistorisches Museum, Vienna), С. Бечвару (Stanislav Bečvář, Prague), Б.А.

Коротяеву (ЗИН РАН), М.Г. Волковичу (ЗИН РАН), Б.М. Катаеву (ЗИН РАН), А.Г. Мосейко (ЗИН РАН), А.В. Фролову (ЗИН РАН), Л.А. Ахметовой (ЗИН РАН), С.В. Андеевой (ЗИН РАН), П. Любошу (Purchart Luboš, Mendel University, Brno), Л. Секерке (Lukáš Sekerka, Národní Museum, Prague), А. Грабант, Д. Селю (Aranka Grabant, Győző Szél, Hungarian Natural History Museum, Budapest), В.Ю. Шматко (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону), Д.А. Мельникову (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), О. Ягеру (Olaf Jaeger, Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden, Dresden), К. Нтацопулосу и А. Пападопуле (Konstantinos Ntatsopoulos, Anna Papadopoulou, Department of Biological Sciences, University of Cyprus, Nicosia), Э. Метьюсу (E. Matthews, South Australian Museum, Adelaide), Р. Альбу (Rolf Aalbu (California Academy of Sciences, San Francisco), Г.М. Абдурахманову (Дагестанский государственный университет, Махачкала), С.В. Набоженко (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону).

Некоторые этапы исследования были поддержаны следующими грантами: 2018-2020 гг. – грант РФФИ 18-04-00243-А «Изменение структуры отряда жуков (Coleoptera) в мезозойскую и кайнозойскую эры»; 2019-2021 гг. – грант РФФИ 19-54-25001 Кипр\_а «Взаимосвязи жуков и лишайников как фактор эволюционной диверсификации жесткокрылых-лихенофагов и использование их для индикации средиземноморских экосистем».

### **3 Морфологический очерк и структурные трансформации в подтрибе *Vlartina***

В главе представлен подробный морфологический обзор строения имаго, личинок и куколок. Выявлены признаки, имеющие важное таксономическое значение, и, предположительно, отражающие родственные связи, с целью их использования для построения более сбалансированной классификации *Vlartina*: строение антенн, ментума, переднеспинки, детали строения ног (в том числе подкоготковой пластины), мезо- и метавентрита, многие структуры гениталий самцов и самок, половые протоки самок, детали строения головы и брюшного сегмента IX у личинок. Большинство указанных для имаго признаков определяют таксономические границы родов.

*Антенны* широко используются при диагностике представителей *Vlartina*, а их сравнительное изучение показывает, что различным таксонам подтрибы свойственны сходные морфологические преобразования этого органа. Вершинные антенномеры большинства представителей часто достигают основания переднеспинки или заходят за нее, однако, условия, требующие закапывания или проникновения в почву по узким ходам, обуславливают укорочение антенн. Также, у *Vlartina* прослеживается тенденция к «усилению» антенномера 7: его длина обычно равна длине антенномеров 4-6, но часто он заметно шире. При этом же, антенномер 7 по ширине может лишь незначительно уступать антенномеру 8, но чаще равен ему или шире. Согласно Медведеву (2001), различная степень преобразования антенномера 7 у

самцов и самок связана с тем, что у самцов развита «феромонная железа», открывающаяся у основания внутреннего стернита VIII, на секрет которой должны реагировать самки. Географическая изоляция или краевое распространение вида на территории соответствующего рода сопровождается сохранением примитивных черт строения антенномера 7 и железы, т.е. незначительным увеличением их размера.



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

Также, у разных таксонов даже в пределах одного рода строение вершинных антенномеров может существенно отличаться: от удлиненной до удлиненно-овальной и округлой. При этом процесс преобразования цилиндрического антенномера в округлый затрагивает сначала 10-й и 9-й антенномеры, а затем – 8-й. Таким образом, представителям Blaptina свойственны специфические особенности эволюции антенн. Ведущей тенденцией является преобразование вершинных антенномеров в округлые и превращение антенномера 7 в опорную структуру для вершинных антенномеров.

*Подкоготковая пластина.* Передний край подкоготковых пластин у представителей большинства родов широко закругленный или прямой, кроме представителей *Lithoblaps*, у которых он узко закругленный и острый.



Рисунок 2 – Подкоготковые пластины представителей Blaptina: 1 – *Lithoblaps gigas*, 2 – *Blaps mortisaga*, 3 – *B. allardiana*, 4 – *B. halophile*, 5 – *B. hiemalis*, 6 – *Dilablaps paradoxa*, 7 – *Medvedevoblaps kashkarovi*, 8 – *Coelocnemodes tibialis*, 9 – *Thaumatoblaps marikovskiji*

*Внутренние брюшные сегменты и генитальный аппарат самца.* Генитальный аппарат самцов Blaptina впервые был использован Касабом (Kaszab, 1970) и с тех пор его структуры стали одной из основ для значительного усовершенствования классификации группы. Генитальный аппарат состоит из вспомогательных склеритов, телескопически вложенных друг в друга благодаря удлинению мембран, и собственно гениталий (эдеагуса), который, в свою очередь, состоит из «тегмена» (базальной доли и апикальной доли, называемой часто парамерами) и расположенной внутри него медиальной доли (пенис).

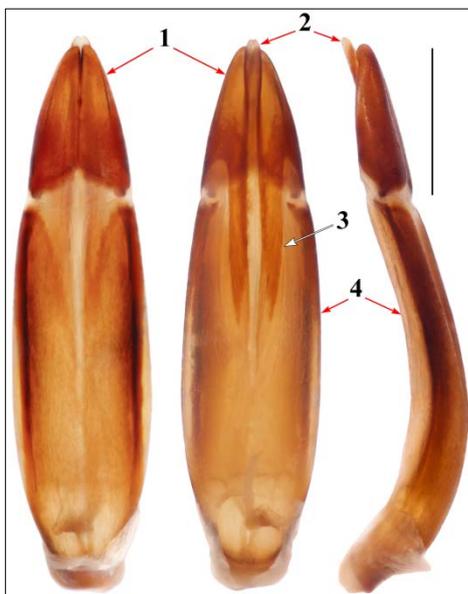


Рисунок 3 – Строение эдеагуса *Blaps caucasica*: 1 – парамеры, 2 – пенис, 3 – алы, 4 – базальная доля

Форма и размеры парамер в подтрибе Blaptina достаточно разнообразны. Кондамин с соавторами (Condamine et al., 2011) выделили 3 типа строения парамер:

- закрытые и заостренные (пенис почти полностью скрыт парамерами, вершина парамер заострена);
- открытые (апикальная половина пениса не скрыта парамерами) с плоскими субпараллельными в базальных двух третях сторонами;
- открытые с закругленными сторонами перед вершиной и с резкой перетяжкой в базальной половине.

Однако, для *Blaptina* в целом такое деление можно назвать предварительным, поскольку, во-первых, оно было выполнено только для представителей рода *Lithoblaps*, а во-вторых, некоторых представителей даже этого рода по строению парамер сложно отнести к какой-либо из предложенных групп.

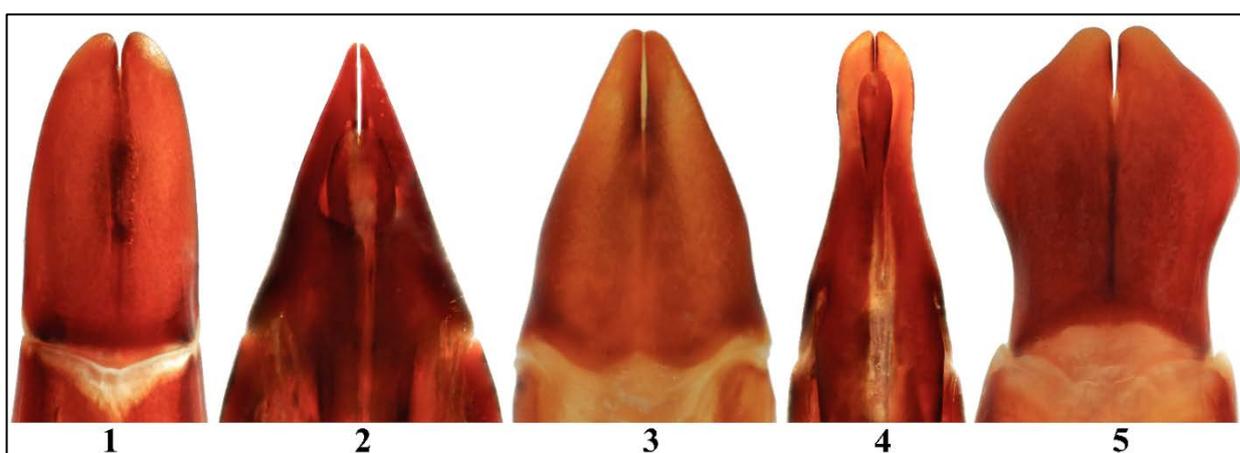


Рисунок 4 – Парамеры представителей рода *Lithoblaps*: 1 – *L. persica*; 2 – *L. turcomanorum*; 3 – *L. pruinosa*; 4 – *L. faustii faustii*; 5 – *L. taeniolata*.

Определенную роль в систематике подтрибы играют яйцеклады и половые протоки самок. Яйцеклад *Blaptina* состоит из парапрокта и коксита, состоящего из четырех парных долей. Доли коксита срастаются друг с другом, при этом снаружи швы видны только на вентральной и латеральных сторонах, а швы между первой и второй парой снаружи видны не всегда. Парные доли соединены складчатой мембраной – вульвой, которая может растягиваться при расширении коксита. Парапрокт представляет базальную пару расположенных латерально склеритов, их вентральные края снабжены узкими сильно склеротизованными утолщениями – бакулями, увеличивающими жесткость яйцеклада. Основание первой пары долей коксита также снабжено бакулями. Вершинные лопасти яйцеклада сильно или умеренно склеротизованные, стили отсутствуют. Медведев отмечал (2001), что базальная часть яйцеклада у *Blaptina* обычно короткая, реже – удлинённая (*Nalepa cylindracea*).

Форма и длина лопастей может быть различной и зависит от субстрата, в который самка откладывает яйца. У ряда видов вершинные лопасти короткие (*Blaps pudica* и др.), у других – сильно удлинённые (*Medvedevia*) и сходные с таковыми у видов подтрибы *Prosodina*. Лопаст

некоторых видов (*Blaps halophila*, *B. parvicollis*) «усилены» внутренними выростами, вероятно, усиливающими роющую способность яйцеклада.

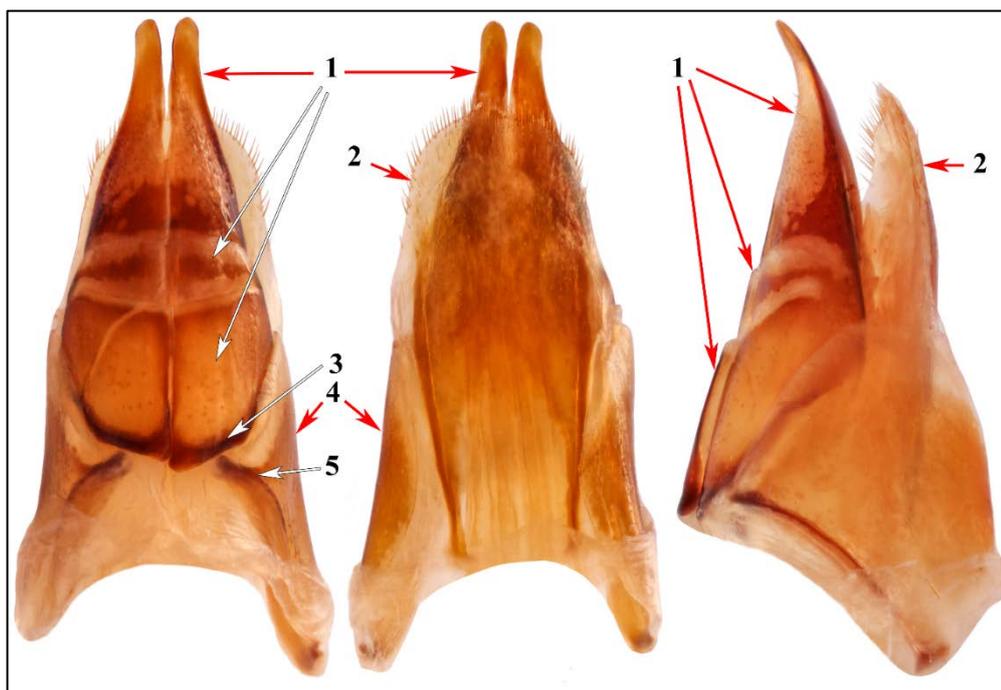


Рисунок 5 – Строение яйцеклада (*Blaps abbreviata*): 1 – доли коксита, 2 – проктигер, 3 – бакули первой доли коксита, 4 – парапрокты, 5 – бакули парапрокта

Медведев (2001) указывал, что яйцеклад у видов подтрибы *Blaptina*, в отличие от представителей подтрибы *Prosodina*, не является роющим органом, но активно используется для откладки яиц в рыхлый субстрат, трещины и пустоты в почве, что обуславливает некоторую удлиненность его кокситов, их клиновидную форму и умеренно склеротизованные покровы. Однако, такая интерпретация функционального значения яйцекладов *Blaptina* подходит не для всех представителей *Blaptina*. Например, яйцеклад *Medvedevia glebi* явно приспособлен для рытья, поскольку имеет очень длинные вершинные кокситы, сходные с таковыми у представителей *Prosodina*.

Ранее (Чиграй, 2017) для кавказских представителей родов *Blaps* и *Lithoblaps* нами выделено четыре морфотипа яйцекладов, каждый из которых связан с характеристиками субстрата, в который самки откладывают яйца: 1-й морфотип – для сыпучего мелкодисперсного кремниевый субстрата (*B. araxicola*), 2-й морфотип – для крупнодисперсного карбонатного субстрата (*B. parvicollis*), 3-й морфотип – для мягкой почвы, состоящей из растительных остатков (*Blaps mortisaga*, *B. lethifera*, *B. deplanata*, *B. kovali*, *B. pudica*, *Lithoblaps taeniolata*), 4-й морфотип – для плотной дерновинной почвы (*Blaps halophila*, *Lithoblaps ominosa*, *L. pruinosa*). Яйцеклады рода *Dila* схожи с таковыми рода *Blaps* и относятся к 3-му типу, а виды *Dila* хорошо отличаются друг от друга по характеру хетотаксии.

В настоящей диссертации для обозначения структур половых протоков используется терминология, предложенная В.Р. Чинкелем и Дж. Т. Дойеном (Tschinkel, Doyen, 1980). Половые протоки самок *Blaptina* состоят из вагины с яйцеводом, сперматеки и дистальной железы. Сперматека состоит из основного (базального) протока, двух ответвлений, которые принято называть резервуарами, и клапана железы. В некоторых работах (Медведев, 1999, 2001) указывается на редкое наличие третьего резервуара (*Blaps jakovlevi*), однако присутствие третьего резервуара именно у этого вида ошибочно. Небольшой третий резервуар обнаружен нами у *Coelocnemodes tibialis* и *Thaioblaps punneae*. Основание железы имеет вид прямой или изогнутой трубки, расширяющейся от места соединения с клапаном.

Эктодермальные по происхождению вагина и сперматека более или менее склеротизована.

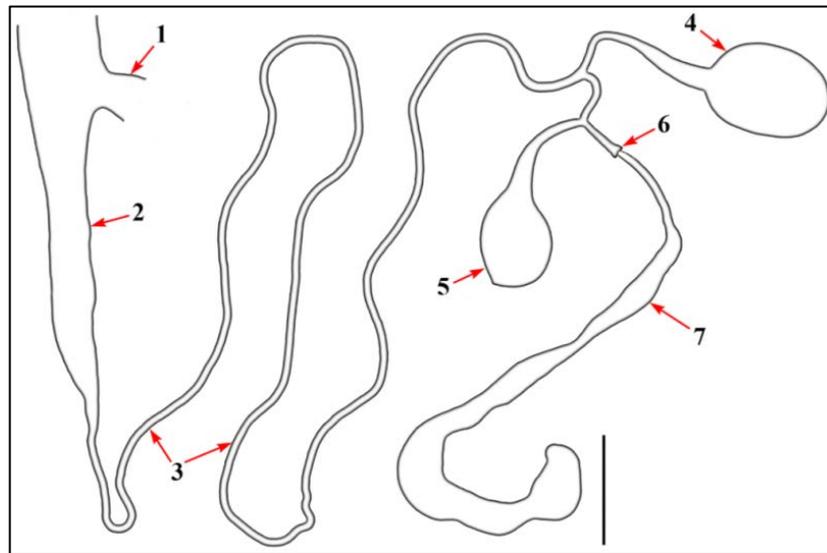


Рисунок 6 – Строение половых протоков *Blaptina* (*Blaps deplanata*): 1 – яйцевод, 2 – вагина, 3 – основной проток сперматеки, 4 – первый резервуар сперматеки, 5 – второй резервуар сперматеки, 6 – клапан, 7 – дистальная железа.

Признаки половых протоков возможно применять в классификации, используя отношение длины базального протока сперматеки к длине железы, а также форму резервуаров. Однако, в пределах родов и видов *Blaptina* (особенно представителей родов *Blaps* и *Lithoblaps*) наблюдаются значительные различия между видами по форме половых протоков. Ранее для кавказских представителей *Blaps* и *Lithoblaps* нами выделены 5 различных морфотипов половых протоков (Чиграй, 2017):

1-й морфотип характеризуется сближенными основаниями резервуаров, оба из которых в свою очередь сближены с железой (*Blaps parvicollis*). При этом в последствии нами было показано, что половые протоки казахстанских самок *Blaps parvicollis* довольно изменчивы – резервуары могут быть как сближены, так и находиться на некотором расстоянии друг от друга;

2-й морфотип характеризуется отдаленными друг от друга резервуарами, очень коротким базальным протоком сперматеки и очень длинной железой (*Lithoblaps pruinos*);

3-й морфотип характеризуется более длинным базальным протоком сперматеки, и такой же по длине железой. Резервуары тонкие, первый существенно длиннее второго (*Blaps araxicola*, *B. kovali*, *B. mortisaga*);

4-й морфотип характеризуется очень длинным базальным протоком сперматеки и достаточно длинной железой. Резервуары тонкие и длинные, по длине практически одинаковы, расположены далеко друг от друга (*Blaps halophila*, *Lithoblaps taeniolata*, *L. ominosa*);

5-й морфотип характеризуется длинным базальным протоком сперматеки, и относительно короткой железой. Резервуары сперматеки булавовидные, первый резервуар обычно несколько больше второго или они одинакового размера (*B. deplanata*, *B. pudica*, *B. verrucosa*, *B. lethifera*).

Представители рода *Dila* также различаются между собой по строению сперматек, а именно строением резервуаров (Чиграй и др., 2017). Базальный проток сперматеки у *Dila* очень короткий, железа длинная, а резервуары могут образовывать общий проток (*D. baeckmanni*, *D. svetlanae*) или находиться на некотором удалении друг от друга (*D. nitida*, *D. hakkarica*). Стоит отметить, что протоки *Dila laevicollis* имеют, в отличие от остальных известных протоков представителей рода *Dila*, очень длинный базальный проток сперматеки (Медведев, 2001, стр. 278).

Таким образом, основные эволюционные изменения половых протоков самок *Blaptina* протекали в направлении удлинения основного протока сперматеки, а также в изменении формы резервуаров и их обособления относительно друг друга.

**Личинки.** Строение личинок в подтрибы *Blaptina* позволяет выделить в ней 4 группы:

1. Наиболее примитивные личинки *Blaps* из 9–17 групп Зайдлица. Личинки этих видов приспособлены к рыхлому субстрату, содержащему разлагающуюся древесину (приземные дупла деревьев, почва на месте старых пней и т.д.). Характерные особенности строения таких личинок: IX сегмент брюшка треугольный; внешний край IX тергит брюшка с одним рядом коротких шипиков, вершина тергита без длинного шиповидного отростка.

2. Личинки *Blaps* из 1–8 групп Зайдлица, обитающие в плотных, несypучих почвах. Их характерные особенности строения: верхняя губа с поперечной линией из 6–8 коротких щетинок и двумя симметричными боковыми группами из 5–6 щетинок перед этой линией; шипики на вентральной стороне верхней губы слабо развиты; брюшной сегмент IX округлый; наружный край брюшного тергита IX с одним рядом коротких шипиков; вершина IX тергита с

длинным шиповидным отростком и парными шипами. Некоторые виды имеют переходные признаки строения сегмента IX между первой и второй группами

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

4. Примитивные личинки рода *Dila*, похожие на личинок первой группы, но отличающиеся от них меньшими размерами тела, слабо заметными волосками на внутренней поверхности прементума.

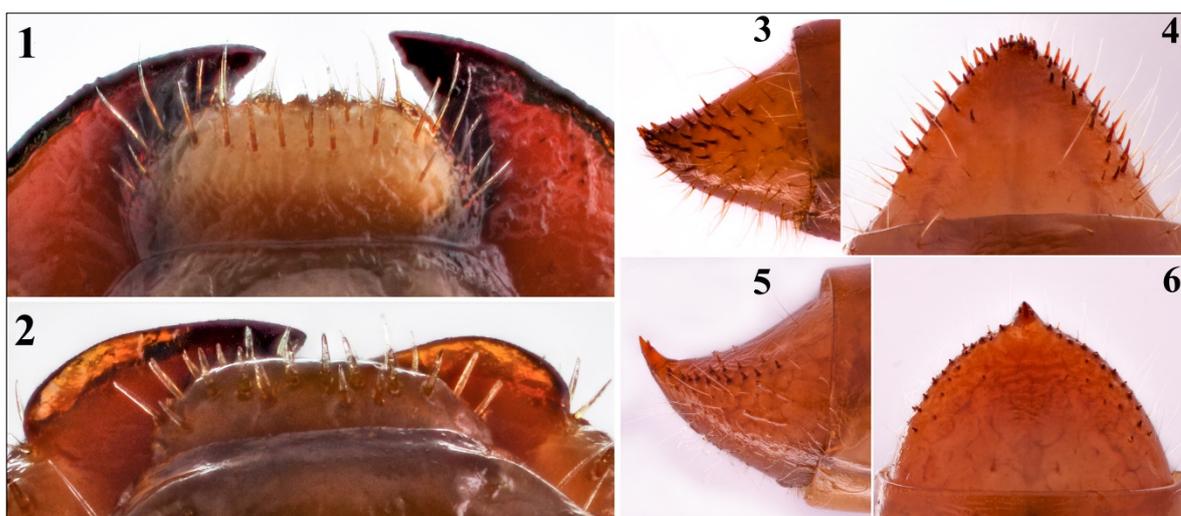


Рисунок 7 – Детали строения личинок Vlaprtina: 1,3,4 – *Lithoblaps ominosa*; 2,5,6 – *Blaps parvicollis*; 1, 2 – Наружная поверхность лабрума; 3-6 – Абдоминальные сегменты IX; 3, 5 – латерально; 4,6 – дорсально

## 4 КЛАССИФИКАЦИЯ ПОДТРИБЫ VLAPTINA

### 4.1 Положение трибы Vlaprtini и подтрибы Vlaprtina в системе Tenebrionidae

Триба Vlaprtini относится к тенебриоидному комплексу чернотелок, для которых характерны следующие особенности строения: ментум не заполняет всю горловую вырезку и основания ротовых органов (*cardo* и *stipes*) лежат открыто; открытые межсегментных мембраны между 3-5 абдоминальными вентритами и, соответственно, хорошо развитые брюшных защитные железы; неинвертный эдеагус (базальная и апикальная части в нем расположены дорсально, а пенис – вентрально); закрытые внутри и снаружи прококсовые впадины, мезококсы открыты снаружи (между трохантином и метавентритом, прикрывающем мезококсы снаружи, расположена щель). Для личинок трибы Vlaprtini характерно то, что расположение

щетинок на верхней поверхности мандибул не ограничено только латеральной выпуклостью, как это наблюдается у личинок чернотелок тенториоидного комплекса, а занимает более обширную зону.

Триба *Blaptini* была выделена Личем (Leach, 1815), а ее состав и положение в семействе *Tenebrionidae* обсуждались множеством авторов. Латрей (Latreille, 1817) поместил в трибу *Blaptini* род *Blaps*, а также ряд неродственных родов (*Asida*, *Misolampus*, *Pedinus*). Солье (Solier, 1834, 1836) считал, что роды *Asida* и *Pedinus* являются представителями отдельных триб *Asidini* и *Pedinini*, но при этом также поместил в *Blaptini* ряд неродственных родов. В дальнейшем Лакордер (Lacordaire, 1859) ограничил состав *Blaptini* девятью родами, принадлежащими различным областям (Палеарктической – *Blaps*, *Dila*, *Leptomorpha*, *Prosodes*, *Tagona*, *Gnaptor*, Неарктической – *Eleodes*, *Embaphion*, Неотропической – *Nycterinus*), а Аллар (Allard, 1890) дополнил этот список родом *Coelocnemes*.

Зайдлиц (Sejdlitz, 1893) обобщил сведения о составе *Blaptini* и включил в состав трибы, кроме палеарктических (*Blaps*, *Dila*, *Coelocnemes*, *Itagonia*, *Gnaptorina*, *Asidoblaps*, *Prosodes*, *Tagona*, *Gnaptor*), североамериканские роды (*Embaphion*, *Eleodes*, *Trogloderus*), а также чилийский род *Nyctirinus*, и южноафриканский род *Gonopus*.

Гебин (Gebien, 1911; 1937) ограничил состав трибы только палеарктическими родами, а в изданных им каталогах чернотелок помещал трибу *Blaptini* перед неарктической трибой *Eleodini*, около 200 видов которой населяют западную и центральную части Северной Америки от крайнего юга Канады на севере до Мексики на юге.

Близкое родство триб *Platyscelidini* и *Blaptini* подчеркивал Касаб (Kaszab, 1940) на основании строения эпиплевр и эпистомы.

Скопин (1960) на основании изучения личинок некоторых видов рода *Eleodes* из Калифорнии подверг сомнению целесообразность придания *Eleodini* ранга трибы, но считал оправданным включение этого таксона в трибу *Blaptini* в качестве подтрибы. Скопин также утверждал, что виды *Eleodini* являются «безусловно, дериватом бляпоидного корня на американском континенте».

Келейникова (1963) на основании строения личинок объединяла трибы *Blaptini*, *Platyscelini*, *Pedinini* и *Opatrini* в одно подсемейство *Opatrinae*, при этом противопоставляя личинок *Blaptini* и *Platyscelini* личинкам *Pimeliini* и *Platyopini*, указывая, что они относятся к различным личиночным типам.

Богачев (1965) считал, что морфологически, в том числе и по личинкам, триба *Blaptini* наиболее близка к *Eleodini*. По его мнению, исходные родственные формы *Blaptini* переселились в Северную Америку и дали начало американским *Eleodini*.

Г.С. Медведев (1960, 1968, 1977, 2001) наиболее противопоставлял трибу *Blaptini* трибам чернотелок тентериоидного (в современной интерпретации – пимелиоидной ветви *Tenebrionidae*) комплекса (*Pimeliini*, *Platyopini*, *Asidini*, *Leptodini*, *Stenosini*, *Erodiini*, *Epitragini*, *Tentyriini*, *Adesmiini* и др.), у которых основания пучков фронтальных мышц гипофаринкса расположены латеральнее пучков фронтальных мышц эпифаринкса. Последняя особенность отмечена и у некоторых чернотелок тенебриоидного комплекса (*Tenebrio molitor*, *Diaperis boleti* и *Alphitophagus bifasciatus*) (Медведев, 2001). Г.С. Медведев (1960, 1977) указывал, что по строению ротового аппарата трибы *Opatrini*, *Pedinini*, *Platyscelini*, *Blaptini* и *Eleodini* имеют множество общих черт, однако по строению мышц ротового аппарата триба *Blaptini* хорошо отличаются от *Eleodini*. Позже Г.С. Медведевым (1977, 2001) было показано, что триба *Eleodini* должна рассматриваться как эндемичный в Неарктической области таксон, а большое сходство *Blaptini* и *Eleodini* обусловлено не только общим происхождением обоих триб от опатроидных предков, но и обитанием в сходных условиях. При этом *Eleodini* сохраняют признаки опатроидных чернотелок в менее измененном виде: архаичное строение одиночных сенсилл на антеннах (Медведев, 1977), сходное с чернотелками лагриоидной ветви; внутренний край эпиплевр у них не имеет утолщенного рубчика; подкоготковая мембрана несет 2 крепкие щетинки; лопасти яйцеклада снабжены стилиями; субментальная мышца прементума непарная (веерообразная); основания пучков фронтальной мышцы гипофаринкса расщепляют пучки фронтальной мышцы эпифаринкса. Парамеры у видов трибы *Eleodini* образуют по дополнительному вентральному отростку, что совершенно не свойственно видам *Blaptini*. По мнению Г.С. Медведева (1977), триба *Blaptini* наиболее близка к опатроидным чернотелкам, представляющим собой обширный комплекс триб, особенно к трибе *Platyscelidini*. У представителей указанных групп на антенномерах отсутствуют многоконусные сенсиллы, что выделяет их среди других групп тенебриоидного комплекса. Эта особенность сенсилл антенн характерна также и для представителей триб *Eleodini*, *Toxicini*, *Helopini*, которые, как и *Blaptini*, относятся к тенебриоидному комплексу. Родство трибы *Blaptini* к опатроидным чернотелкам и трибе *Platyscelidini* подтверждается также строением их ротового аппарата (Медведев, 1960, 2001).

Целый ряд особенностей наружного и внутреннего строения чернотелок трибы *Blaptini* позволяет рассматривать их как обособленную ветвь семейства *Tenebrionidae* (Медведев, 2001). Однако, монофилия *Blaptini* подкрепляется также результатами молекулярно-генетического анализа (Kergoat et al., 2014). От ближайших родственных групп – опатроидных чернотелок и трибы *Platyscelidini* – триба *Blaptini* отличается следующим комплексом признаков: подкоготковая мембрана последних члеников лапок не несет на своей поверхности 2 щетинок; лопасти яйцеклада (четвертая доля кокситов) лишены стилей или пучка сенсилл (остатка

редуцированных стилей); внутренний край эпиплевр надкрылий образует утолщенный рубчик; мезэпистерны на значительном протяжении примыкают к внутреннему краю эпиплевр надкрылий и не отделены от них мезэпимерами; субментальная мышца прементума парная; пучки фронтальной мышцы гипофаринкса прикрепляются к внутренней поверхности эпикраниума внутри от фронтальной мышцы эпифаринкса (Медведев, 1960).

При оценке родственных отношений триб *Vlaptini* и *Platyscelidini* следует учитывать то, что по большинству важнейших характеристик *Platyscelidini* сходны с опатроидными чернотелками (Медведев, 2001; Егоров, 2009). Обращает на себя внимание значительное сходство строения эдеагуса у *Vlaptini* и *Platyscelidini*, чему в значительной мере способствовали общие тенденции в преобразовании этого органа, а также утрата способности к полету и сопутствующее ей плотное срастание надкрылий по шву. Отличия *Platyscelidini* от *Vlaptini* по строению половых путей самок позволяют считать, что сходство в строении эдеагуса определяется общим происхождением обеих триб от опатроидных предков и параллелизмами в преобразовании отдельных структур. При этом Медведев (2001) указывал, что если у *Vlaptini* имеется хорошо развитая сперматека с двумя резервуарами, а непарный яйцевод впадает в вагину в ее средней части или у переднего конца, то у *Platyscelidini* место впадения непарного яйцевода в вагину сильно сдвинуто назад, железа отходит от переднего конца вагины, образуя клапан почти на ее поверхности, а собственно сперматека отсутствует. Однако, это известно только для *Platyscelis*; тогда как у большинства других родов *Platyscelidini* сперматека имеется, но общее строение половых протоков проще, чем у *Vlaptini*: сперматека либо не имеет дополнительных резервуаров, либо имеет только один дополнительный резервуар (*Microplatyscelis*), проток сперматеки короткий (Егоров, 2009).

Таким образом, трибы *Vlaptini* и *Platyscelidini*, связанные в происхождении с опатроидными чернотелками, существенно разошлись в развитии структур внутреннего и наружного строения. Вместе с тем, общие тенденции в развитии полового аппарата самцов, а также то обстоятельство, что обе трибы, по-видимому, сформировались в горных районах юга палеарктической Азии, дает основание считать, что их предки были более близки друг к другу, чем к *Eleodini*.

Весьма сходное с *Vlaptini* строение генитального аппарата самцов и яйцеклада наблюдается также в трибе *Scaurini*. Яйцеклад последних (в частности, *Scaurus* Fabricius, 1775) также несет широкие склеротизованные лопасти (преобразованная 4-я доля кокситов), а стили редуцированные, однако сохраняются сенсиллы в ямках, оставшиеся от стилей (Nabozhenko et al., 2018). Однако *Scaurus* имеют более ксероморфный облик, в частности, мезококсы у них замкнуты снаружи мезо- и метавентритами, а трохантин редуцирован. Кроме того, представители *Scaurini* обладают очень просто устроенными половыми протоками самки

(Nabozhenko et al., 2018): сперматека тонкая и короткая, без резервуаров, железа впадает в основание сперматеки, клапан железы отсутствует и копулятивная сумка развита.

Сравнительно недавно некоторые представители чернотелок изучены с использованием молекулярно-генетических методов, которые подтвердили монофилию этого семейства (Kergoat et al., 2014). В анализе использовались и виды трибы *Blaptini* (12 видов *Lithoblaps* из Западного Средиземноморья и 1 вид *Blaps* из Европы). Поскольку в этой работе использовался очень ограниченный материал, то этот анализ выявил неожиданные связи. Так, почти исключительно палеарктическая триба *Blaptini* оказалась в кластере с палеарктическими и австралийскими представителями, а также тропическим подсемейством *Stenochiinae*: (*Pedinini* + *Heleini* + *Titaenini*) + ((*Tenebrionini*+*Blaptini*) + *Stenochiinae*-*Cnodalonini*). Такие выводы следует считать преждевременными, а “филогенетическое” древо может рассматриваться только как едва ли адекватная модель, отражающая филетические связи.

По представлениям Каминьского с соавторами (Kamiński et al., 2020), триба *Blaptini* наиболее близка к трибам *Amphidorini* (= *Eleodini*), *Dendarini*, *Pedinini*, *Platynotini*, *Platyscelidini* и *Opatrini*. Этот комплекс триб в указанной публикации на основании молекулярных данных, а также изучения строения имаго и личинок выделен в особое подсемейство *Blaptinae*, представители которого могут диагностироваться по следующим особенностям строения: имаго – антенны лишены сложных (звездчатых) сенсилл (ориг. - *antennae lacking compound/stellate sensoria*); прококсальные впадины закрыты снаружи и внутри, мембрана между абдоминальными вентритами 3–5 видна; парные брюшные защитные железы хорошо развиты, удлинённые; личинки – ноги увеличенные (вследствие приспособления к рытью), тергит IX без урогомф. Монофилия подсемейства получила подтверждения и дальнейшими исследованиями (Wei, Shi, 2023).

#### 4.2 Система подтрибы *Blaptina*

Подтриба *Blaptina* является крупнейшей по числу видов в трибе *Blaptini* и включает более 340 видов и подвидов (Nabozhenko, Chigray, 2020, Chigray, Kirejtshuk, 2023). При анализе родового состава подтрибы *Blaptina* Г.С. Медведев (2001, 2007) уделил особое внимание работам Рейттера (Reitter, 1887, 1893), Зайдлица (Seidlitz, 1893) и Скопина (1960). В ее состав были включены 8 (Medvedev, 2000, 2001), а позже – 9 (Medvedev, 2007) родов. При этом таксоны *Thaioblaps* и *Neoblaps* в работах Медведева не упоминаются.

В каталоге палеарктических жесткокрылых под редакцией Лебла (Löbl et al., 2008) триба *Blaptina* была представлена 11 родами. Позже род *Neoblaps* был синонимизирован с *Coelocnemes*, а для родов *Dila*, *Coelocnemes* и *Hoplitoblaps* предложена подтриба *Dilina* (Ren et al., 2016). В последующих публикациях были синонимизированы названия родов *Dila* и

*Caenoblaps*, а триба *Dilina* объединена с трибой *Blaptina* (Chigray et al., 2019), в состав которой вошел также род *Medvedevia* (Chigray, 2019). Таким образом, к выходу второго издания каталога палеарктических жесткокрылых Лебла (Nabozhenko & Chigray, 2020) подтриба *Blaptina* включала 11 палеарктических и афротропических и один индо-малайский род, а в составе крупнейшего рода *Blaps* выделено 4 подрода.

Бушар с соавторами (Bouchard et al., 2021) включили в подтрибу *Blaptina* еще 4 самостоятельных родовых таксона (*Caraboblaps*, *Periblaps*, *Protoblaps*, *Holoblaps*). Также, этими же авторами предложено замещающее название для родового названия *Protoblaps* G.S. Medvedev, 1998 (non Bauer, 1921) – *Medvedevoblaps* Bouchard & Bousquet, 2021, а название *Prosoblapsia* (род *Blaps*) было синонимизировано с *Genoblaps*. В результате, количество родов в подтрибе возросло до 15.

Недавно (Chigray, Kirejtshuk, 2023), в результате проведенных исследований и с учетом всех аспектов имеющихся данных, предложена существенно обновленная версия классификации подтрибы *Blaptina*, включающая 11 родов: *Blaps*, *Coelocnemodes*, *Dila*, *Dilablaps*, *Hoplitolaps*, *Lithoblaps*, *Medvedevia*, *Medvedevoblaps*, *Nalepa*, *Thaioblaps*, *Thaumatoblaps*. Часть противоречий удалось разрешить, хотя для дальнейшего усовершенствования предложенной версии классификации необходимы ревизии некоторых видов и групп в составе родов *Blaps* и *Lithoblaps*. Для аргументации выделения подродов или видовых групп требуется детальное изучение наружных и внутренних признаков.

#### 4.3 Обзор систематических представлений о таксонах *Blaps* и *Lithoblaps*

Род *Blaps* Fabricius, 1775 является крупнейшим в трибе *Blaptini* и включает, согласно последней интерпретации (Chigray, Kirejtshuk, 2023), более 200 палеарктических видов, относимых к 4 подродам (*Blaps* s. str., *Arenoblaps* G.S. Medvedev, 1999, *Dineria* Motschulsky, 1860 и *Ablapsis* Reitter, 1887). Этапы классификации *Blaps* были подробно описаны в главе 1, поэтому здесь рассматриваются и более подробно обсуждается только ключевые классификации, которые до настоящего времени использовались различными специалистами.

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

отдела подкоготковая пластина острая на вершине, у второго — широко закругленная или прямая.

Зайдлиц (Seidlitz, 1893) внес некоторые изменения в систему Аллара, и выделил ряд группы в каждом из двух отделов: 11 групп в первом и 17 групп – во втором. Если оба отдела отражают родственные отношения, то группы, выделенные Зайдлицем внутри отделов, в большинстве формальные. Система Зайдлица с небольшими изменениями используется многими колеоптерологами и поныне.

В системе Бауера (Bauer, 1921) род *Blaps* разделен на два подрода («Untergattungen»): продвинутый («höchstentwickelten») подрод *Blaps*, соответствующий I отделу Аллара, и более архаичный («untere Stufe») подрод *Protoblaps*, соответствующий II отделу Аллара. В каждый из этих подродов Бауэр включил несколько совокупностей видов («Artengruppen» или «inferioren Untergattung») с названиями: *Periblaps*, *Notoblaps* и *Holoblaps* в *Blaps*, а также *Leptomorpha*, *Genoblaps*, *Blapidurus*, *Mesoblaps* и т. д. в *Protoblaps*. Позже Кольбе (Kolbe, 1928) признал систему рода *Blaps* по Бауэру и добавил некоторые другие виды-группы (*Opisthoblaps*, *Tracheloblaps*, *Sceloblaps*). Некоторые подроды, выделенные Кольбе (Kolbe, 1928), были синонимизированы (Набоженко, Чиграй, 2020). Но некоторые видовые группы (Artengruppen) и так называемые подроды второго порядка («inferioren Untergattung») из статей Бауэра (Bauer, 1921) и Кольбе (Kolbe, 1928) официально пригодны согласно Кодексу зоологической номенклатуры (МКЗН, 1999). Они не подпадают под понятие «совокупность видов», подразумевающее написание названия со строчной буквы (ст. 6.2) и соответствует ст. 6.1 МКЗН, где названия подродов «должны начинаться с прописной буквы» и иметь отдельные названия.

Н.Г. Скопин (1960) на основании изучения личинок трибы *Blaptini* восстановил род *Lithoblaps*, полностью соответствующий I отделу Зайдлица. Скопин показал, что личинки I-го отдела существенно отличаются от остальных *Blaps* и даже от других родов подтрибы *Blaptina*. Однако мнение Скопина не нашло поддержки среди коллег: А.В. Богачев (1965) интерпретировал *Lithoblaps* как подрод в составе рода *Blaps*, Г.С. Медведев (2001) полагал, что род *Blaps* не может быть разделен на два отдельных рода, однако также признавал *Lithoblaps* в качестве подрода. Медведев выступал консультантом по разделу «триба *Blaptini*» в первой редакции вышеуказанного каталога палеарктических жесткокрылых (Löbl et al., 2008), отказавшись от авторства, и предложил оставить только 4 подрода в составе *Blaps*: номинативный, *Arenoblaps*, *Dineria* и *Prosoblapsia*. В следующем издании этого каталога подродовой состав *Blaps* остался неизменным (Nabozhenko & Chigray, 2020), однако авторы ошибочно добавили в качестве новых синонимов рода *Blaps* некоторые интеркалярные

названия из работы Бауэра (Bauer, 1921), которые не являются пригодными для обозначения таксонов согласно статье 11.9.3.5 (МКЗН, 1999).

Филогенетическая модель, построенная с использованием морфологических признаков средиземноморских представителей рода (Condamine et al., 2011), в общих чертах совпадает с “филогенетической” моделью на основе генетических маркеров (Kergoat et al., 2014), в которой род *Blaps* разделен на 2 клады: *Blaps s. str.* + «Mediterranean *Blaps*». В комбинированных моделях, объединяющих морфологические признаки и генетические маркеры, род *Blaps* также распадается на две монофилетичные ветви: *Blaps s. str.* + «Mediterranean *Blaps*» (Condamine et al., 2013), либо триба *Blaptini* распадается на 2 крупные ветви: *Blaps s. str.* + [(*Gnaptorina* Reitter, 1887) + (*Prosodes* Eschscholtz, 1829) + *Gnaptor* Brullé, 1832) + («Mediterranean *Blaps*»)] (Soldati et al., 2017).

О.Л. Крыжановский (1965) на основе фауногенетических реконструкций предположил формирование трибы *Blaptini* в палеогене и дальнейшую ее дифференциация в неогене. Ф. Кондамин с соавторами (Condamine, et al. 2013) в реконструкции филогении средиземноморских групп рода *Blaps* показали раннее обособление ветви *Blaps s. str.* и ветви «Mediterranean *Blaps*» (*Lithoblaps*), определяя таким образом его возраст не позднее раннего олигоцена.

Анализ структурных и молекулярных признаков представителей подтрибы *Blaptina* показал, что *Lithoblaps* отчетливо и сопоставимо обособлен от всех остальных родовых таксонов подтрибы, в том числе и рода *Blaps*, включающего подроды *Blaps*, *Arenoblaps*, *Dineria* и *Ablapsis*, поэтому в последней интерпретации классификации подтрибы (Chigray, Kirejtshuk, 2023) было предложено рассматривать *Lithoblaps* и *Blaps* как самостоятельные роды, отличающиеся друг от друга по следующим особенностям строения:

*Blaps*. Вершинные антенномеры (8–11) длинные, отношение их совместной длины к таковой антенномеров 6–7 – 1.4–2.5. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца гладкие. Подкоготковая пластина на вершине прямая или широко закругленная, прямоугольной или трапециевидной формы. Лабрум на наружной поверхности с поперечным рядом из 6–8 коротких щетинок и впереди от нее с двумя симметричными боковыми группами по 5–6 щетинок. Наружный край брюшного тергита IX с одним рядом коротких шипиков. Вершина брюшного тергита IX с длинным шипообразным выростом и парными шипиками.

*Lithoblaps*. Вершинные антенномеры (8–11) короткие, их совместная длина равна таковой антенномеров 6–7 – или больше в ее 1.0–1.1 раза. Края сгибаемой стороны средних и задних бедер самца зубчатые. Подкоготковая пластина заострена на вершине или узко закругленная, треугольной или копьевидной формы. Личинка. Лабрум на наружной поверхности с поперечной группой из 10–12 щетинок и впереди от нее с рядом из 17–24

длинных щетинок. Наружный край брюшного тергита IX с 2–3 рядами многочисленных шипиков. Вершина брюшного тергита IX без длинного шипообразного выроста.

#### 4.4 Положение некоторых подродовых таксонов Бауэра (1921)

*Caraboblaps* Bauer, 1921. Бушар отметил (Bouchard et al., 2021), что этот таксон описан до 1931 г. и является валидным согласно Статье 12.1 (МКЗН, 1999). Первоначально и впоследствии ни один вид не был включен в этот подрод. Согласно оригинальному описанию, Бауэр (1921) включил в *Caraboblaps* виды с видимыми боковыми краями надкрылий, тонкими антеннами, четким мукро и отсутствием у самцов волосистой щеточки между абдоминальными вентритами 1 и 2. Также упоминается, что виды этой группы распространены в «Туркестане, Бухаре и Астрабаде». Поскольку вид *Blaps scabiosa* явно соответствует диагнозу подрода *Caraboblaps* (Набоженко и др. 2019), то он был обозначен типовым. В результате была предложена синонимия: *Blaps* Fabricius, 1775 = *Caraboblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

С таксоном *Periblaps* Bauer, 1921 была та же номенклатурная проблема, что и с *Caraboblaps* (Bouchard et al. 2021). Бауэр (Bauer, 1921) включил эту «Artengruppen» в подрод *Blaps sensu* Bauer, который интерпретируется нами как род *Lithoblaps*. Он отметил, что в состав *Periblaps* входят восемь видов из Месопотамии, Аравии, Египта, Нубии и Алжира. Бауэр упомянул лишь еще один четкий диагностический признак *Periblaps*: сравнительно короткий мукро надкрылий. Поэтому в качестве типового вида *Periblaps* был обозначен *Blaps nitens nitens* Laporte, 1840 г. из Алжира и Туниса, а также предложена синонимия *Lithoblaps* Motschulsky, 1860 = *Periblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

С таксоном *Holoblaps* Bauer, 1921 была та же номенклатурная проблема, что и с *Periblaps* и *Caraboblaps* (Bouchard et al., 2021). Бауэр (Bauer, 1921) включил эту «Artengruppen» в подрод *Blaps sensu* Bauer и отметил, что в состав *Holoblaps* входят виды из «Бухары, Туркмении, Туркестана и Баку». Бауэр указал только один более или менее ясный диагностический признак *Holoblaps*: очень длинный мукро. Этим признаком обладают многие виды из Средней Азии, но поскольку из Баку известен только один вид *Blaps sensu* Bauer – *Blaps ominosa* (= *Lithoblaps ominosa*), то он был обозначен типовым для *Holoblaps*, и в результате была предложена синонимия *Lithoblaps* Motschulsky 1860 и *Holoblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

*Protoblaps* Bauer, 1921. Первоначально и впоследствии ни один вид не был включен в этот подрод, однако, Бауэр ясно указал, что *Protoblaps* включил виды из 17 видовых групп, некоторые из которых обсуждались отдельно в его статье. Он также отнес семь видов (из разных видовых групп) в подрод *Protoblaps*: *B. prolongata*, *B. chinensis*, *B. glabrata*, *B.*

*tentyrioides*, *B. emoda*, *B. crassicornis*, *B. rugulipennis*. Поэтому, *Blaps tentyrioides* был обозначен как типовой вид подрода *Protoblaps* Bauer, 1921 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

#### 4.5 Состав и положение таксонов *Ablapsis*, *Protoblaps* и *Prosoblapsia*

Различные мнения существовали на положение в системе подтрибы Blaptina таксона *Ablapsis* Reitter, 1887. Э. Рейттер (Reitter 1887) описал его в качестве подрода рода *Blaps*, но позже придал ему родовой статус (Reitter 1893). Зайдлиц (1893) полагал, что *Ablapsis* следует включить в род *Prosodes*. Медведев (2000, 2001) указывал (без публикации номенклатурных актов), что *Ablapsis* следует включить в состав рода *Blaps* в ранге подрода и поместить в его состав ряд видов из подрода *Prosoblapsia* Skorin & Kaszab, 1978. В диагнозе *Prosoblapsia* указаны 4 признака для самцов и 12 для обоих полов. Однако некоторые из состояний этих признаков присутствуют у одних видов подрода, но отсутствуют у остальных (например, сплошные щеточки волосков на протарзомерах отсутствуют у ряда видов относимых к этому “роду”), а некоторые признаки не уникальны для *Prosoblapsia* (широко закругленная подкоготковая пластина). В недавней публикации по китайским Blaptina (Li et al, 2023) *Ablapsis compressipes* в кладограмме находится в составе рода *Blaps*, причем рядом с *Blaps brevis* и *Blaps apicecostata*, т.е. с видами из подрода *Prosoblapsia*.

*Ablapsis* действительно очень похож на *Blaps sensu stricto* по форме тела и хетотаксии антенномеров, форме переднеспинки, строению бедер, шпор, щеточек на нижней стороне протарзомеров, форме подкоготковой пластине и строению сперматеки, однако строение эдеагуса *Ablapsis compressipes* отличается от таковых у *Blaps sensu stricto* меньшими размерами параметров относительно базальной части эдеагуса; параметры полностью разделены швом и изогнуты на дорсальную сторону. Такая форма эдеагуса характерна для некоторых видов подрода *Prosoblapsia*, в том числе для типового вида последнего таксона (*Leptocolena allardiana*). Таким образом, нами было поддержано мнение Г.С. Медведева и *Ablapsis* сейчас рассматривается как подрод в роде *Blaps* (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

Бауэр (Bauer, 1921) предложил подрод *Genoblaps* с типовым видом *Blaps tentyrioides* Seidlitz, 1893 (= *Blaps socia* Seidlitz, 1893) (Bouchard et al. 2021). Бушар (2021) интерпретировал *Protoblaps* как род, однако Бауэр (1921) предложил его в качестве подрода рода *Blaps*. А поскольку строение эдеагусов типовых видов *Protoblaps* (*Blaps tentyrioides* Seidlitz, 1893) сходно с таковым у типового вида *Ablapsis* (*Blaps compressipes* Reitter, 1887), то таксоны *Protoblaps* Bauer, 1921 и *Genoblaps*, Bauer, 1921 были синонимизированы по одному типовому виду.



Рисунок 8 – Эдеагусы представителей подрода *Ablapsis*: 1-3 – *Blaps* (A.) *compressipes*; 4-6 – *B.*(A.) *allardiana allardiana*; 7 – *B.*(A.) *berezowskii*; 8-9 – *B.*(A.) *tentyroides* (=socia); 1, 4, 8 – дорсально; 2, 5 – вентрально; 3, 6, 7, 9 –латерально

Подрод *Prosoblapsia* был предложен Скопиным и Касабом (Skopin and Kaszab, 1978) с указанием в его диагнозе четырех признаков для самцов и 12 признаков для обоих полов. Однако, указанные при этом состояния некоторых из этих признаков выражены не у всех указанных для подрода видов (например, волосяные кисточки на протарзомерах), тогда как некоторые другие признаки есть у других подродов (широко закругленная вершина подкоготковой пластины). Наиболее диагностическими признаками *Prosoblapsia* являются загнутые вверх и полностью разделенные швом парамеры. Таким образом, строение эдеагусов типовых видов *Ablapsis*, *Protoblaps* и *Prosoblapsia* схожи, и поэтому была предложена синонимия: *Ablapsis* Reitter, 1887 = *Protoblaps* Bauer, 1921 = *Genoblaps* Bauer, 1921 = *Prosoblapsia* Skopin et Kaszab, 1978 (Chigray, Kirejtshuk, 2023).

#### 4.6 Состав и положение таксонов *Caenoblaps*, *Dila* и *Dilina*

Род *Caenoblaps* König, 1906 ранее включал пять видов, распространенных в Восточной Анатолии, Закавказье (Западная Грузия), на Северном Кавказе (Дагестан) и в Северном Иране (Эльбурс). *Caenoblaps* был выделен Ю. Кенигом (König, 1906) для группы анатолийско-кавказских видов *Caenoblaps difformis* König, 1906. А. Шустер (Schuster 1920, 1928) ревизовал род, добавив три новых вида и составил определительную таблицу. Позднее Медведев и Г.М. Абдурахманов (1984) описали *Dila daghestanica*. Это название было в дальнейшем синонимизировано с *C. baeckmanni* (Абдурахманов, Медведев, 1994). Обзор кавказских видов *Caenoblaps* с определителем видов опубликован Абдурахмановым и Набоженко (2011).

Род *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 (Coleoptera: Tenebrionidae) ранее включал 15 видов, распространенных в горных районах Юго-Восточной Турции, Ирака, Ирана и Центральной Азии (Тянь-Шань, Памиро-Алай, Западные Гималаи и Тибет) (Löbl et al., 2008; Ren et al. 2016). Последняя ревизия рода, включавшего в то время семь видов, была сделана Э. Рейттером (Reitter, 1900). Позже были описаны еще несколько видов из Ирана (Reitter 1909; Schuster, 1914), Западных Гималаев (Blair, 1913), Средней Азии (Семенов, Богачев, 1940), Афганистана (Kaszab 1960, 1970) и Китая (Ren & Li 2001; Ren et al. 2016). Некоторый фаунистические данные по иранским видам рода *Dila* были опубликованы В. Кунельтом (Kühnelt, 1957) и Р. Гриммом (Grimm, 2015), а по биологии и распространению типового вида рода *Dila laevicollis* – Скопиным (1961, 1968).

Н.Г. Скопин (1960) включил *Blaps* и *Dila* в подтрибу *Blaptina* на основании сходства строения личинок, а роды *Prosodes*, *Gnaptor* и *Tagona* были помещены им в подтрибу *Prosodina*.

Г.С. Медведев (2000, 2001) изучал строение представителей родов *Caenoblaps* и *Dila* для определения их положения в трибе *Blaptini* Leach, 1815. Он сгруппировал роды с одним или двумя зубцами на внутренней стороне передних бедер (*Caenoblaps*, *Coelocnemes*, *Dilablaps* и *Dila*). Если принять эту аргументацию, то монотипичный род *Hoplitoblaps* Fairmaire, 1888 с одним зубцом на переднем бедре (Ren & Li 2001; Medvedev 2007) также должен быть включен в эту «родовую группу». Роды *Coelocnemes* и *Dilablaps* имеют четкие признаки, которые можно признать диагностическими и которые хорошо отличают эти таксоны от *Dila* и позволяют считать их самостоятельными родами: у *Coelocnemes* сенсиллы на антенномерах утолщенные, самцы имеют два зубца на внутренней стороне передних бедер, половые протоки самок с тремя резервуарами, а у *Dilablaps* – длинный мукро и сильно изогнутые S-образно задние голени. Эти два рода также имеют явные отличия в строении гениталий самцов и самок (в том числе в строении половых протоков) (Медведев 2001).

Однако, значимых различий между *Caenoblaps* и *Dila* нами не обнаружено. По Медведеву (Медведев, 2000; Medvedev & Merkl, 2002), представители *Caenoblaps* отличаются от *Dila* более широким телом, уплощенными боковыми сторонами переднеспинки, надкрыльями без продольных борозд и строением антенномера 7, который такой же ширины или немного шире (у *Caenoblaps*) или заметно шире (у *Dila*), чем антенномер 8. Однако, изменчивость этих признаков не позволяет считать эти таксоны обособленными родами. Например, *Caenoblaps baeckmanni* и самец *C. kulzeri* не имеют уплощенных боковых сторон переднеспинки. Первый вид также обладает узким телом, в результате чего синоним этого вида (Абдурахманов, Медведев, 1994) был описан в роде *Dila* (Медведев, Абдурахманов, 1984). Турецкий вид *Dila transversecordata* Reitter, 1900 не отличается формой тела от других «широкотелых» видов *Caenoblaps*. Кроме того, только у некоторых азиатских видов *Dila*

антенномер 7 шире 8-го. Строение гениталий самцов и самок, а также половых протоков самок *Caenoblaps* и *Dila* сходно (Медведев 2001), и оба рода вместе отличаются от других близких родов по этим структурам. Таким образом, нами была предложена синонимия названий *Dila* и *Caenoblaps* (Chigray et al., 2019).

Подтриба Dilina. Китайские исследователи (Ren et al., 2016) выделили подтрибу Dilina для родов *Coelocnemodes*, *Dila* и *Hoplitoblaps* на основании наличия у представителей одного или двух зубцов на передних бедрах и отсутствии у самцов пучка волос между брюшными вентритами 1 и 2. Позже сходство подтриб Dilina и *Blaptina* обсуждалось Чиграем с соавторами (I. Chigray et al., 2019a, 2019b) и Dilina была синонимизирована с *Blaptina* на основании следующих аргументов:

1. В упомянутой монографии китайские виды *Blaptini* были проанализированы на основе 30 признаков (Ren et al., 2016: Fig. 13) и разделены на три «ветви», соответствующие подтрибам *Prosodina*, *Blaptina* и *Gnaptorinina*. При этом, как видно из предложенной в этой публикации кладограммы, роды *Coelocnemodes*, *Dila* и *Hoplitoblaps* не могут быть выделены в отдельную трибу, а должны быть оставлены в подтрибе *Blaptina*. Также, в этой кладограмме род *Thaumatoblaps* сближается не к роду *Blaps*, а к родам *Coelocnemodes*, *Dila* и *Hoplitoblaps*, несмотря на наличие у самцов щетки волосков на абдоминальных вентритах, а таксон *Ablapsis* (ныне – подрод *Blaps*) сильно удален от *Blaps*, что делает кладограмму сомнительной. Кроме того, вторая кладограмма *Blaptini* по защитным брюшным железам, представленная в этой же работе, показывает совершенно иные результаты для родов *Blaptini*, чем первая, что связано с некорректным использованием кладистического метода (применение только одной структуры для филогении всей трибы).

2. Согласно персонального сообщения первого автора, *Hoplitoblaps fallaciosa* не был изучен, а для матрицы и определительной таблицы использовалось первоописание этого вида, что создает впечатление, что авторы только предполагали состояния некоторых признаков или просто не включили их в матрицу.

3. Строение гениталий самцов и яйцекладов представителей Dilina схоже с таковыми у некоторых видов *Blaps*. Также, для представителей рода *Coelocnemodes* характерно уникальное строение половых протоков самок: сперматека имеет три резервуара, что в пределах подтрибы *Blaptina* встречается только у рода *Thaioblaps*, но не у *Dila*. Представляется преждевременным делать выводы о родственных отношениях на основании строения сперматеки, как и выделение для родов *Coelocnemodes* и *Dila* отдельной подтрибы, допуская тем самым их близкое родство.

4. Близкое родство *Blaps* и *Dila*, подтверждается значительным сходством в строении их личинок. Скопин (1960) отмечал различия между личинками *Dila* и *Blaps* в хетотаксии

прементума, и их существенное сходство с личинками *Blaps* из первой эколого-морфологической группы (см. раздел по личинкам).

Позже преждевременность выделения *Dilina* была подтверждена уже самими китайскими исследователями (Li et al, 2023), указавшими, что «монофилия подтрибы *Dilina* не подтверждается имеющимися филогенетическими данными».

#### 4.7 Современный родовой состав подтрибы *Blaptina*

В соответствии с предложенной системой *Blaptina* ее родовой состав приведен ниже.

Подтриба	Род	Подрод
Blaptina	<i>Blaps</i>	<i>Ablapsis</i>
		<i>Arenoblaps</i>
		<i>Blaps</i>
		<i>Dineria</i>
	<i>Coelocnemodes</i>	
	<i>Dila</i>	
	<i>Dilablaps</i>	
	<i>Hoplitolaps</i>	
	<i>Lithoblaps</i>	
	<i>Medvedevia</i>	
	<i>Medvedevoblaps</i>	
	<i>Nalepa</i>	
	<i>Thaioblaps</i>	
	<i>Thaumatoblaps</i>	

### 5 Определительные таблицы

В главе представлены три определительные таблицы: для надвидовых таксонов подтрибы *Blaptina*, а также видов Восточной Европы и России (по самцам и самкам).

### 6 Географическое распространение подтрибы *Blaptina*

#### 6.1 Общее распространение подтрибы *Blaptina*

Ареал подтрибы совпадает с ареалом трибы и охватывает Палеарктику от атлантического побережья Европы до Японии и Тайваня. Северная граница ареала проходит через Ирландию, Шотландию, Южную Норвегию, Швецию, затем идет по балтийскому побережью Польши и поворачивает на юго-восток к Киеву. В пределах европейской части России она проходит через Самару, нижнее течение р. Белой (50 гр. с.ш.), огибает с юга

Уральские горы. В Сибири представители подтрибы распространены на север до Омска, Томска, Красноярска, Канска. В Забайкалье они проникают до северо-восточного побережья Байкала. В Монголии распространены почти до крайнего востока (Медведев, 1990), в Китае – до районов, расположенных к северу от Пекина. На Дальнем Востоке России и Корейском полуострове виды *Blartina* не обнаружены. В Японии на островах Хонсю, Сикоку и Кюсю, а также на Тайване обитает *Blaps japonensis*, представленный и в фауне континентального Китая.

В Северной Африке виды *Blartina* распространены на юг до южной границы Сахары и севера Сомали, а в Передней Азии на юге достигают Йемена, Омана, южных пределов Ирана и Афганистана. В Южной Азии ареал подтрибы включает Гималаи, Тибет, Север Тайланда.

## 6.2. Географическое распространение родов

*Blaps*. Ареал многочисленных видов этого рода почти полностью совпадает с ареалом подтрибы. Большая часть видов обитает в восточной «половине» ареала подтрибы.

*Coelocnemodes*. Несколько видов этого рода обитают в Пакистане, а также в провинции Юньнань в южном Китае.

*Dila*. Представители этого рода обитают в Турции, Дагестане, Грузии, Иране, Туркменистане, Казахстане, Киргизии, Таджикистане, Узбекистане, Афганистане, Пакистане, в Тибетском автономном округе;

*Dilablaps*. Единственный представитель рода обитает в Таджикистане.

*Hoplitoblaps*. Единственный представитель рода обитает в провинция Юньнань в южном Китае.

*Lithoblaps*. Ареал почти полностью совпадает с ареалом подтрибы, однако большая часть представителей обитает в западной «половине» ареала подтрибы.

*Medvedevia*. Единственный представитель рода обитает в восточном Афганистане.

*Medvedevoblaps*. Единственный представитель рода обитает в провинции Сычуань в центральном Китае.

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

*Thaioblaps*. Единственный представитель рода обитает в Северном Тайланде.

*Thaumatoblaps*. Два представителя этого рода обитают в юго-восточном Казахстане и в регион Синьцзян на северо-западе Китая.

## Приложение

В приложении дан каталог чернотелок трибы *Blartina* с синонимией

## ВЫВОДЫ

1. Выполнен анализ наружного и внутреннего строения имаго и личинок, их изменчивости. Основные направления трансформации имаго затрагивают строение антенн, ног, половые аппараты самцов и самок, основные направления трансформации личинок затрагивают строение головы и брюшного сегмента IX.
2. Изучены строение и морфофункциональные нагрузки различных структур половых аппаратов самцов и самок, выделены морфотипы яйцекладов и половых протоков.
3. Выполнена таксономическая ревизия надвидовых таксонов подтрибы *Blaptina*. В настоящее время в составе подтрибы приняты 11 родов: *Blaps*, *Lithoblaps*, *Dila*, *Coelocnemes*, *Dilablaps*, *Hoplitoblaps*, *Medvedevia*, *Nalepa*, *Medvedevoblaps*, *Thaumatoblaps*, *Thaioblaps*. В состав рода *Blaps* входят четыре подрода: *Ablapsis*, *Blaps*, *Arenoblaps*, *Dineria*. Составлен каталог видов мировой фауны *Blaptina*, включающий более 340 видов и подвидов.
4. Составлены определительные таблицы для надвидовых таксонов подтрибы *Blaptina*, а также видов Восточной Европы и России.
5. Обобщены и проанализированы имеющиеся сведения по географическому распространению.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Чиграй, И.А. Новый вид рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) из Западной Турции / И.А. Чиграй, М.В. Набоженко, Б. Кескин // Вестник Южного Научного Центра. – 2015. – Т. 11, вып. 2. – С. 63–65.
2. Чиграй, И.А. Морфологическое разнообразие и распространение *Blaps scabriuscula* Ménétriés, 1832 (Coleoptera: Tenebrionidae) / И.А. Чиграй, Г.М. Абдурахманов, М.В. Набоженко, В.Ю. Шматко // Юг России: экология, развитие. – 2015. – Т. 10, вып. 4. – С. 59–68.
3. Chigray, I.A. 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.
4. Chigray, I.A. To the knowledge of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Iran and Transcaucasia / I.A. Chigray, M.V. Nabozhenko // Annales zoologici. – 2016. – Vol. 66, No 2. – P. 267–275.
5. Nabozhenko, M.V. Little known darkling beetle *Blaps scabiosa* Baudi di Selve, 1874 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptini): taxonomy, morphology, and distribution / M.V.

- Nabozhenko, I.A. Chigray, R. Poggi, L. Soldati // *Entomological Review*. – 2019. – Vol. 99, No 7. – P. 1035–1041.
6. Chigray, I.A. A new genus and species of darkling beetles of the tribe Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Afghanistan and taxonomic changes in the tribe / I.A. Chigray // *Entomological Review*. – 2019. – Vol. 99, No 7. – P. 914–923.
  7. Chigray, I.A. A new species of darkling beetles of the genus *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Turkmenistan and Iran. / I.A. Chigray // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2020. – Vol. 16, No 2. – P. 311–318.
  8. Chigray, I.A. A review of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae) of Central and South Kazakhstan with description of two new species / I.A. Chigray, A.V. Ivanov // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2020. – Vol. 66, No 2. – P. 111–162.
  9. Chigray, I.A. A systematic review of the genus *Dila* Fischer von Waldheim, 1844 (= *Caenoblaps* König, 1906, syn.n.) (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Caucasus, Turkey and boundary territories of Iran / I.A. Chigray, M.V. Nabozhenko, G.M. Abdurakhmanov, B. Keskin // *Insect Systematics & Evolution*. – 2020. – Vol. 51. – P. 753–783.
  10. Nabozhenko, M.V. A key to Russian and Eastern European species of *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptinae) with the description of a new species from the North Caucasus supported by morphological and molecular data / M.V. Nabozhenko, I.A. Chigray, K. Ntatsopoulos, A. Papadopoulou // *Zootaxa*. – 2022. – Vol. 5116, No 2. – P. 267–291.
  11. Chigray, I. A. The supraspecific structure of the subtribe Blaptina Leach, 1815 (Coleoptera, Tenebrionidae: Blaptinae) / I. A. Chigray, A. G. Kirejtshuk // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. – 2023. – Vol. 69, No 3. – P. 213–245.

#### **В прочих изданиях:**

12. Nabozhenko, M.V. Additions to the catalogue of darkling beetles of the Caucasus / M.V. Nabozhenko, G.M. Abdurakhmanov, I.A. Chigray // *Материалы XVIII Международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России»*. Часть 2 (4–5 ноября 2016 г., Грозный). – Грозный: Академия наук Чеченской Республики, 2016. С. 291–292.
13. Чиграй, И.А. Строение и таксономическое значение яйцекладов и половых протоков видов рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) / И.А. Чиграй // *Материалы XV Съезда Русского энтомологического общества (31 июля – 7 августа 2017 г., Новосибирск)*. – Новосибирск: Гарамонд, 2017. С. 535–536.
14. Чиграй, И.А. К познанию рода *Caenoblaps* König, 1906 (Coleoptera, Tenebrionidae) / И.А. Чиграй, Г.М. Абдурахманов, М.В. Набоженко, Б. Кескин // *Биологическое разнообразие*

Кавказа и Юга России. Материалы XIX Международной научной конференции с элементами научной школы молодых ученых (4-7 ноября 2017 г., Махачкала). Махачкала: ИПЭ РД, 2017. С. 529–530.

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