Кавказский энтомол. бюллетень 1(1): 37–48 © CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULL. 2005

Межструктурные корреляции в эволюции жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae)

Interstructural correlations in evolution of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae)

М.В. Набоженко
M.V. Nabozhenko

Азовский филиал Мурманского морского биологического института КНЦ РАН, ул. Чехова, 41, Ростов-на-Дону 344006 Россия.
E-mail: nalassus@mail.ru.
Azov department of Murmansk marine biological institute of Kola Scientific Centre RAS, Tchekhov str., 41, Rostov-on-Don 344006 Russia.

Ключевые слова. Tenebrionidae, Helopini, морфология, адаптации, эволюционные тенденции, классификация.
Key words. Tenebrionidae, Helopini, morphology, adaptations, evolutional trends, classification.

Резюме. Рассматриваются различные морфологические структуры представителей трибы Helopini sensu Nabozhenko [Набоженко, 2002a], их функциональная нагрузка, пути эволюции, адаптации видов трибы к аридным условиям среды, основные эволюционные тенденции в трибе. Показано, что виды трибы Helopini адаптировались к аридным условиям путем ухода по крупным полостям почвы. Представители *Xanthomus* отличаются от остальных палеарктических групп Helopini передними голенями копательного типа и обладают адаптациями для закапывания в грунт. С передвижением в полостях почвы связано строение некоторых структур: эпиплевр, грудного отдела, переднеспинки, формы тела. Роды *Hedyphanes, Catomus, Physohelops* имеют хедифаноидный тип грудного отдела, отличающегося возможностью движения в латеральном и дорсовентральном направлении. Остальные группы трибы имеют налассоидный тип грудного отдела, который подвижен в дорсовентральном направлении. Эпиплевры также делятся на два типа: хедифаноидный и налассоидный. Выделяются типы строения гениталий самцов, гастральной спикулы самцов, половых протоков самок, а также типы личинок. Во всех случаях прослеживаются три четкие эволюционные линии: хелопиоидная (представители подтрибы Helopina), цилиндронотоидная (подтриба Cylindronotina, роды *Cylindronotus, Odocnemis, Armenohelops, Reitterohelops, Stenomax*) и налассоидная (подтриба Cylindronotina, роды *Nalassus, Zophohelops, Turcmenohelops, Ectromopsis, Pseudoprobaticus, Stygohelops*). Коррелятивные связи и сопряженность преобразования различных структур этих трех морфологических типов показывают достаточно четкие границы подтриб и групп родов. Для групп с налассоидными гениталиями самцов характерны налассоидные типы гастральной спикулы, половых протоков самки, личинки. Соответствующие тенденции наблюдаются в хелопиоидной и цилиндронотоидной линиях. Несмотря на то, что в трибе Helopini тип строения половых протоков самки часто коррелирует с типом эдеагуса, наличие сложно устроенной комбинированной сперматеки у некоторых видов, имеющих наименее специализированный эдеагус налассоидного типа, наталкивает на предположение о независимом преобразовании сперматеки в различных группах трибы Helopini. Очевидно, эту корреляцию следует с осторожностью применять в рассуждениях о филогенетических связях и эволюционной продвинутости той или иной группы Helopini. На основании изложенных данных рассматриваются сложные вопросы классификации трибы. Показана нецелесообразность включения налассоидных групп в цилиндронотоидные и вытекающая из этого полифилетичность рода *Cylindronotus*. Для установления границ этих групп требуется полный анализ обсуждаемых в данной работе структур. Подтверждается параллельная эволюции двух основных ветвей трибы Helopini — подтриб Helopina и Cylindronotina — по пути адаптации к аридным условиям среды.

Abstract. Various morphological structures of Helopini [sensu Nabozhenko, 2002a], their functions and evolution are considered. Some adaptations to arid environmental conditions and the main evolutionary trends in the tribe are discussed. The adaptations to digging are characteristic of *Xanthomus* which inhabits sandy coasts of Mediterranean. Many of *Xanthomus* have a digging type of fore tibiae (tibiae weakly flat, frequently with denticles and erected hairs on hide external margin.). The most part of other Helopini hide in wide hollows of ground, so some structures are adapted for movement in these hollows (epypleura, thoracic part, pronotum, body form). The genera *Hedyphanes, Catomus, Physohelops* have ″hedyphanous″ type of thoracic part moving in lateral and dorsoventral directions. Other groups of the tribe have ″nalassous″ type of thoracic part moving only in dorsoventral direction. Epypleura can be ″hedyphanous″ or ″nalassous″ also. Three evolutionary lines are traced in the tribe: ″helopious″ line (the subtribe Helopina), ″cylindronotous″ line (the subtribe Cylindronotina, the genera *Cylindronotus, Odocnemis, Armenohelops, Reitterohelops, Stenomax*) and “nalassous” line (the subtribe Cylindronotina, the genera *Nalassus, Zophohelops, Turcmenohelops, Ectromopsis, Pseudoprobaticus, Stygohelops*). Correlative connections between various structures

of these three morphological types show precise enough bounds of the subtribes and groups of genera. ″Nalassous″ type of larvae, gastral spicula and female sexual ducts are characteristic for groups with ″nalassous″ type of male genitalia. Corresponding tendencies are observed in ″helopious″ and ″cylindronotous″ lines. Structural type of female sexual ducts frequently correlates with male aedeagus type. However an intricate structure of combined spermatheca in some ″nalassous″ groups confirms supposition about independent transformation of spermatheca in various groups of the tribe Helopini. This correlation can be used carefully in reasonings about phylogenetic relations and evolutionary advanced Helopini group. Complicate questions of the tribe classification are considered on the basic of outlined data. The analysis of morphological structures confirms parallel evolution of two basic Helopini branches (the subtribes Helopina and Cylindronotina) in adaptation to arid environmental conditions.

Введение

Триба Helopini* sensu Nabozhenko [Набоженко, 2002a] относится к тенебриоидному стволу семейства Tenebrionidae и обладает почти всесветным распространением. Представители трибы Helopini освоили очень широкий спектр битопов и обитают почти во всех ландшафтно-географических зонах, за исключением тайги и тундры. Эволюция группы тесно связана с переходом от лесного мезофильного образа жизни к обитанию в открытых ландшафтах степей и пустынь. По пути этого перехода приобретались новые адаптивные механизмы и совершенствовались уже существующие, в том числе и морфологические. Часто эволюция различных структур протекала сопряженно, особенно это касалось органов, неразрывно связанных между собой функциональностью. Однако во многих случаях нам неясны причины корреляций в преобразовании структур, казалось бы независимых в своей функциональной нагрузке или имеющих весьма косвенную связь. Тем не менее, такие корреляции существуют и используются для построения филогенетических связей и эволюционных тенденций.

Вопрос о корреляциях между органами был поднят впервые основоположником сравнительной анатомии Ж. Кювье. Несмотря на развитие в дальнейшем концепции целостного организма в онто- и филогенезе, на некоторые вопросы не найдено однозначного ответа. С одной стороны, корреляции объясняются многими морфологами явлением плейотропизма, с другой стороны плейотропизм значительно затрудняет понимание коадаптаций органов [Шмальгаузен, 1982]. Между тем существуют межструктурные корреляции, которые необъяснимы с точки зрения теории корреляций. А.Н. Северцов [1939] относит такие структуры к членам разных координационных цепей, ″между которыми не существует никаких непосредственных, доступных нашему наблюдению связей″. Однако такое объяснение не дает полноценного ответа на четкие и однозначные корреляции между структурами, необъяснимые с точки зрения функциональности. В этих случаях нам, возможно, или недоступны косвенные коррелятивные связи, или ответ действительно лежит в области понятий плейотропизма и коррелятивных реакций, возникающих вследствие интегрированности генного комплекса и широкой распространенности плейотропности генов [Майр, 1968]. Особенно актуально эта проблема стоит при изучении таких сложных групп, как триба Helopini, характеризующаяся многочисленными конвергенциями и параллелизмами.

Целью настоящей работы является анализ основных морфологических преобразований и межструктурных корреляций в эволюции трибы Helopini. В работе рассматривается возможность использования этих данных для выяснения родственных отношений внутри группы.

Материалы и методы

В работе были использованы материалы Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия), Зоологического музея РГУ (Ростов-на-Дону, Россия), Мюнхенского зоологического музея (Zoologische Staatsammlung München, Munich, Germany), а также собственные сборы и наблюдения автора.

При монтировке гениталий самца использовались стандартные методики: гениталии извлекались, помещались в горячий раствор едкого калия (KOH), а через несколько часов — в капсулу с глицерином. Для выворачивания эндофаллуса использовались шприцы с различными насадками, с помощью которых в трубку пениса впрыскивался глицерин или воздух. Половые протоки самки после извлечения помещались на несколько минут в KOH, после чего свернутая в клубок сперматека вручную распутывалась на предметном стекле, затем накрывалась покровным стеклом и зарисовывалась. В случае сохранения железы сперматеки (у недавно пойманных экземпляров) половые протоки помещались в глицерин.

Результаты и обсуждение

В работе упоминаются следующие надвидовые таксоны: *Adelphinus* Fairmaire, 1866; *Armenohelops* Nabozhenko, 2002; *Asyrmatus* Canzoneri, 1959; *Catomus* Allard, 1876; *Cylindronotus* Faldermann, 1837; *Delonurops* Reitter, 1922; *Ectromopsis* Antoine, 1945; *Enoplopus* Solier, 1848; *Entomogonus* Solier, 1848; *Erionura* Reitter, 1903; *Eutelogonus* Reitter, 1922; *Gunarus* Gozis 1886; *Hedyphanes* Fischer de Waldheim, 1822; *Helopocerodes* Reitter, 1922; *Heloponotus* Reitter, 1922; *Helops* Fabricius, 1775; *Nalassus Mulsant*, 1854; *Nephodinus* Gebien, 1942; *Nesotes* Allard, 1876; *Odocnemis* Allard, 1876; *Physohelops* Schuster, 1937; *Probaticus* Seidlitz, 1895; *Pseudoprobaticus* Nabozhenko, 2001; *Reitterohelops* Skopin, 1960; *Stenomax* Allard, 1876; *Stygohelops* Leo et Liberto, 2003; *Turcmenohelops* Medvedev, 1987; *Xanthomus* Mulsant, 1854; *Zophohelops* Reitter, 1901.

В предыдущих наших работах [Nabozhenko, 2001; Набоженко, 2002a] уже кратко обсуждались основные эволюционные тенденции в трибе. Ниже рассмотрены структуры, наиболее подвергавшиеся, на наш взгляд, преобразованиям.

Согласно взглядам В.Г. Мордковича [1977], процесс адаптации чернотелок к аридным условиям среды шел четырьмя основными путями:

1) уход в почву при помощи закапывания;

2) уход в почву по мелким, узким полостям;

* В настоящей работе триба Helopini рассматривается в широком смысле, с двумя подтрибами Helopina и Cylindronotina [Набоженко, 2002a], а не по системе Ф. Эспаньола [Español, 1956], где эти группы рассматриваются в ранге самостоятельных триб.

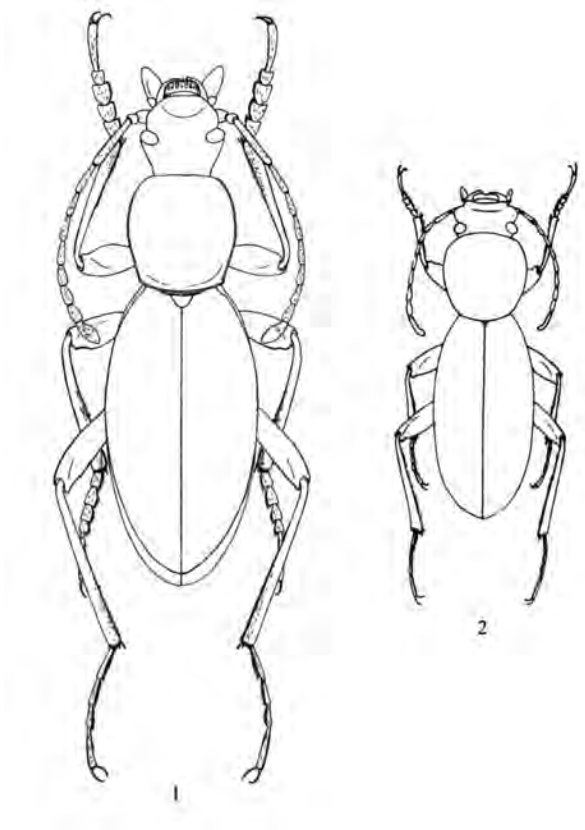

Рис. 1–2. 1 — *Hedyphanes kuschkensis* Kaszab, 1960, самец; 2 — *Catomus sulcatus* Medvedev, 1964, самец.

Figs. 1–2. 1 — *Hedyphanes kuschkensis* Kaszab, 1960, male; 2 — *Catomus sulcatus* Medvedev, 1964, male.

3) уход в почву по крупным полостям;

4) жизнь на открытой поверхности почвы и возникновение в связи с этим защитных приспособлений для изоляции трахей и полости тела от сухого горячего воздуха.

В соответствии с этим возникали различные морфологические приспособления. Для Helopini характерны третий и частично первый пути. Адаптации для закапывания в некоторой степени развиты лишь у видов средиземноморской группы *Xanthomus*. Виды *Xanthomus* обитают в толще приморских песков побережья Средиземного моря и являются характерным элементом литоральной фауны [Ferrer, Whitehead, 2002]. Передние голени *Xanthomus* имеют копательный облик, уплощены и постепенно расширяются к вершине. Внешняя кромка передних голеней у многих видов слегка зазубрена и несет короткие щетинки. Окраска тела приспособительная: покровы желтые или охристые. Представители этой группы единственные в трибе Helopini, у которых передние конечности выполняют копательную функцию.

Остальные герпетобионтные группы Helopini адаптировались к переживанию неблагоприятных условий путем ухода в крупные полости почвы. Наиболее ярко эти адаптации проявились в строении грудного отдела у родов *Hedyphanes, Physohelops,* большинства видов *Catomus* (рис. 1–4): 1) отвесная закраинка основания надкрылий, куда обычно упирается переднеспинка, отсутствует; 2) плечевые углы отсутствуют или выражены очень неясно; 3) отвесная часть основания переднегруди в районе задних углов не выражена; 4) задние углы переднеспинки, как правило, широко закругленные, не выдаются. Такой тип строения грудного отдела можно назвать **хедифаноидным**. Особенности строения грудного отдела говорят о возможности движения переднегруди не только в дорсовентральном, но и в латеральном направлении. Следует отметить, что виды вышеуказанных родов являются самыми ксерофильными представителями трибы и обитают в пустынях и полупустынях Средней и Передней Азии, где приурочены, как правило, к плотным или супесчаным почвам.

Виды большинства остальных палеарктических родов Helopini не потеряли первичной связи с древесно-кустарниковой растительностью, и в этом случае морфологические преобразования шли в другом направлении. Грудной отдел у них не претерпел таких коренных изменений, как хедифаноидный, и характеризуется следующими чертами: 1) отвесная закраинка основания надкрылий, куда упирается задний край переднеспинки, хорошо выражена; 2) плечевые углы отчетливо выраженные; 3) отвесная часть основания переднегруди в районе задних углов переднеспинки хорошо выражена; 4) задние углы переднеспинки могут быть тупыми, но всегда отчетливые, часто выдаются. Такое строение грудного отдела говорит об ограниченной возможности латерального движения переднегруди относительно заднегруди. Подобный тип строения грудного отдела можно назвать **налассоидным** (рис. 5).

С передвижением в полостях и трещинах почвы связаны также форма тела и особенности строения эпиплевр. Для родов *Hedyphanes* и *Catomus* характерна заметно удлиненная, цилиндрическая форма тела (рис. 1–2). Верхний край эпиплевр в этих группах выражен только на вершине брюшка, остальная поверхность эпиплевр плавно сливается с плоскостью надкрылий, отделяясь от собственно надкрылий лишь слабо заметной кромкой; часто верхний край эпиплевр выражен, но образует очень узкую кромку (**хедифаноидный** тип строения). Для большинства других родов Helopini (подтриба Cylindronotina, за исключением рода *Ectromopsis*; большинство родов подтрибы Helopina) характерны, в той или иной степени, дорсо-вентрально уплощенное тело и хорошо выраженный верхний край эпиплевр (боковая кромка надкрылий), который на вершине надкрылий может быть шире 8 и 9 междурядий вместе взятых (рис. 5). Необходимо отметить, что для многих мезофильных лесных групп трибы Helopini характерны именно такой габитус и строение эпиплевр (**налассоидный** тип строения)

Наиболее ярко адаптации к передвижению по крупным полостям в почве выражены в роде Enoplopus, виды которого обладают заметно уплощенным дорсовентрально телом и развитым зубцом на передних бедрах, способствующим расширению площади прикрепления мышц, а следовательно, увеличивающим силу передних конечностей.

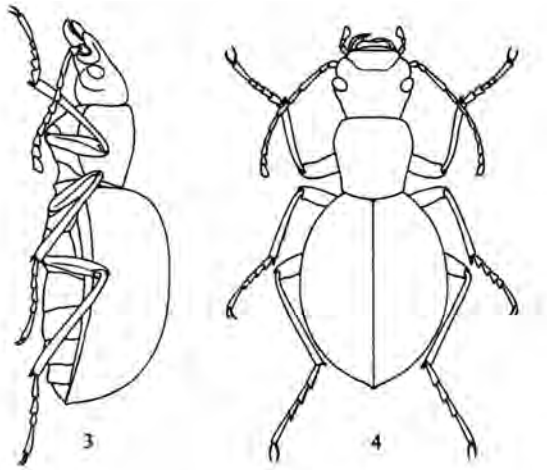

Рис. 3–4. *Physohelops freyi* Schuster, 1931, самка. 3 — вид сбоку; 4 — вид сверху.

Figs. 3–4. *Physohelops freyi* Schuster, 1931, female. 3 — lateral view; 4 — dorsal view.

Процесс адаптации к передвижению в полостях субстрата, будь то почва или отставшая кора деревьев, реализовывался в трибе разными путями, как и у представителей трибы Platyscelidini, обладающих сходными с Helopini эволюционными тенденциями [Егоров, 2002]. Представители родов *Hedyphanes, Catomus, Physohelops* обладают очень подвижным соединением переднегруди и среднегруди. Большинство остальных родов, особенно лесных мезофильных, имеют грудной отдел с ограниченным дорсовентральным движением.

Несложно заметить, что строение грудного отдела коррелирует с формой тела и особенностями строения эпиплевр, то есть для групп с хедифаноидным типом строения грудного отдела характерны хедифаноидные форма тела и строение эпиплевр, а для групп с налассоидным грудным отделом — налассоидные форма тела и эпиплевры. Очевидно, что эта корреляция проявляется на фоне общей функциональности этих структур, а именно — способа передвижения в полостях субстрата. Однако использование только этих признаков для определения и утверждения межродового родства может привести к ошибочным выводам. Так, Э. Рейттер [Reitter, 1922a] только на основании отсутствия отвесной закраинки надкрылий объединил совершенно разнородные роды *Hedyphanes* и *Catomus* в одну подтрибу Hedyphanina (название в настоящее время валидно, хотя редко используется тенебрионидологами). Для построения системы и филогенеза группы необходимо использовать значительно больший спектр признаков.

Рассмотрим пути прямых адаптаций к дефициту влаги в трибе Helopini. Наиболее четким показателем ксероморфности в различных группах трибы является развитие субэлитральной полости. Наибольшего развития она достигает у единственного представителя рода *Physohelops* — *Ph. freyi* Schuster, 1931 (рис. 3–4). Форма надкрылий этого вида почти шаровидная, с плотно сомкнутыми по шву надкрыльями. В меньшей степени субэлитральная полость развита у видов родов *Hedyphanes, Entomogonus, Catomus, Cylindronotus.*

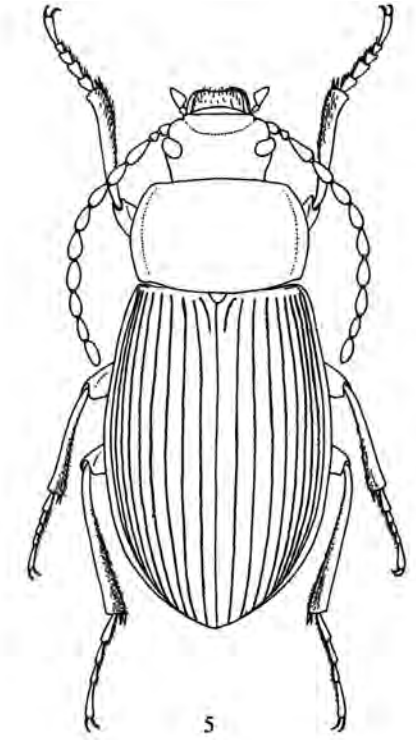

Рис. 5. *Nalassus faldermanni* (Falderman, 1837), самец.
Fig. 5. *Nalassus faldermanni* (Falderman, 1837), male.

Возникновение субэлитральной полости сопровождается перестройкой надкрылий. Наиболее важным моментом является изоляция полости от проникновения сухого горячего воздуха. При этом наблюдаются следующие тенденции: 1) расширение эпиплевр на вершине (эпиплевры достигают шовного угла надкрылий) (рис. 7, 10, 12); 2) образование горизонтальной площадки на вершинном скате надкрылий (рис. 1); 3) очень плотное сочленение надкрылий и образование сросшихся хвостовидных отростков на их вершине. Тенденция расширения эпиплевр на вершине наблюдается во многих группах Helopini, приуроченных к субаридным ландшафтам (виды родов *Cylindronotus, Armenohelops, Odocnemis*, отдельные средне- и малоазиатские представители подрода *Helopocerodes* рода *Nalassus*). Последние две особенности характерны для некоторых групп Helopini — родов *Hedyphanes* (хвостовидные отростки выражены у *H. seidlitzi* Reitter, 1913), *Entomogonus* (хвостовидные отростки выражены у видов подродов *Eutelogonus* и частично *Delonurops*) и очень близкого к *Entomogonus* рода *Erionura*. Хвостовидные отростки развиты также у некоторых ближневосточных видов *Odocnemis* (например, *O. caudatus* Allard, 1876). У видов рода *Stenomax* (в частности *Stenomax aeneus* Scopoli, 1763, в гораздо меньшей степени у подрода *Asyrmatus*) вершина надкрылий также вытянута в хвостовидные отростки (рис. 11). Однако образование и функции их не связаны с ксероморфностью. У многих мезофильных представителей трибы Helopini (*Nalassus, Zophohelops, Probaticus, Helops*) эпиплевры не доходят до шовного угла надкрылий (рис. 6, 8, 11), в отдельных случаях лишь

образуя утолщенный валик на вершине (род *Probaticus*). Подобное строение эпиплевр наблюдается и у более ксерофильных родов (*Catomus, Gunarus, Ectromopsis, Xanthomus*), не обладающих развитой субэлитральной полостью (рис. 9).

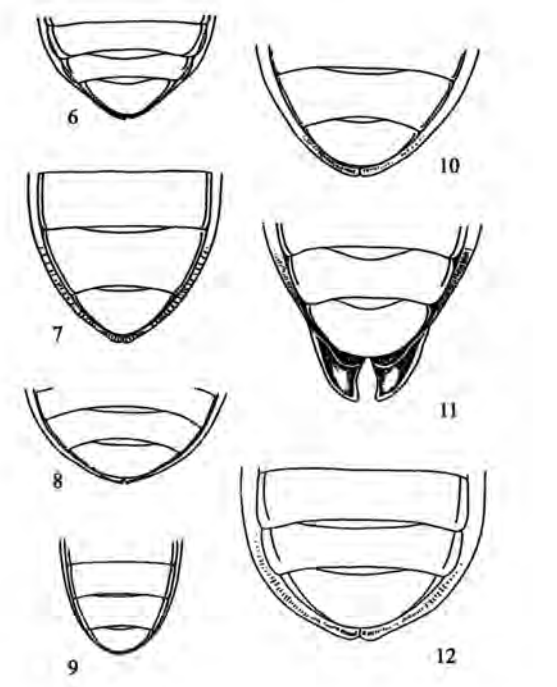

Рис. 6–12. Вершина брюшка и надкрылий снизу.

6 — *Helops coeruleus steveni* Krynicky, 1834; 7 — *Armenohelops armeniacus* Nabozhenko, 2002; 8 — *Zophohelops koheri* Skopin, 1960; 9 — *Catomus antoniae* Reitter, 1890; 10 — *Cylindronotus gibbicollis* Faldermann, 1837; 11 — *Stenomax aeneus* (Scopoli, 1763); 12 — *Hedyphanes laticollis* Fischer in Ménétriés, 1832.

Figs. 6–12. Apical part of elytra and abdomen, ventral view.

6 — *Helops coeruleus steveni* Krynicky, 1834; 7 — *Armenohelops armeniacus* Nabozhenko, 2002; 8 — *Zophohelops koheri* Skopin, 1960; 9 — *Catomus antoniae* Reitter, 1890; 10 — *Cylindronotus gibbicollis* Faldermann, 1837; 11 — *Stenomax aeneus* (Scopoli, 1763); 12 — *Hedyphanes laticollis* Fischer in Ménétriés, 1832.

Несмотря на ксерофильность многих групп Helopini, они сохранили ряд признаков, которые говорят о невозможности обитания в резко засушливых условиях (как представители подсемейства Tentyriinae и другие пустынные чернотелки): наличие хорошо развитых мембранозных образований в ротовом аппарате и между стернитами брюшка [Медведев, 1959] (характерно для всей трибы); слабая склеротизация покровов по сравнению с другими пустынными чернотелками.

Важным аспектом в филогенетическом отношении считаются особенности строения гениталий самцов Helopini. Впервые строение генитального аппарата самцов для систематики трибы было использовано французским исследователем М. Антуаном [Antoine, 1947]. Работа этого автора перевернула представления специалистов о классификации и родственных отношениях внутри трибы Helopini. В дальнейшем Ф. Эспаньол [Español, 1956] на основании строения гениталий разделил трибу на две трибы — Helopini и Cylindronotini. М. В. Набоженко [2002a] предложил, используя особенности строения гениталий самцов, половых протоков самок и морфологии личинок, снизить ранг этих триб до подтриб (Helopina и Cylindronotina) в составе трибы Helopini.

Схематичное изображение строения эдеагуса самцов трибы Helopini было представлено в вышеупомянутых работах М. Антуана [Antoine, 1947] и Ф. Эспаньола [Español, 1956]. С.М. Яблоков-Хнзорян [Iablokoff-Khnzorian, 1964] также анализировал строение эдеагусов самцов Helopini, выделив несколько их типов. До настоящего времени строение эдеагуса самцов Helopini является ключевым признаком для определения межродового родства в трибе. Тем не менее, строение генитального аппарата изучено недостаточно, многие признаки недооцениваются, другим, наоборот, придается излишне высокая таксономическая значимость. Так, в роде Xanthomus форма парамер практически не имеет таксономического значения, обладая широкой изменчивостью или деформируясь по той или иной причине [Ferrer & Whitehead, 2002]. Некоторые структуры пениса, напрямую связанные с копуляцией, вообще не рассматриваются ни в одной работе (например, эндофаллус). С другой стороны, описания гениталий самцов в работах многих авторов страдают неточностью, а рисунки сделаны не очень корректно. Так, на рисунке Ф. Эспаньола [Español, 1956, fig. 1b] края фаллобазы закрывают ее вентральную сторону у Cylindronotus funestus Faldermann, 1837. На самом деле края фаллобазы у видов Cylindronotus не полностью прикрывают ее вентральную сторону, эту роль выполняет мембрана. В работе Дж. Феррера и П. Уайтхеда [Ferrer & Whitehead, 2002] эдеагусы видов рода Xanthomus нарисованы неточно, не изображены не только диагностические признаки, но важнейшие структуры эдеагуса (пенис и его склериты, вентральные отростки парамер). В результате авторы использовали диагностические признаки, которые имеют небольшое таксономическое значение. Исходя из вышесказанного, мы считаем необходимым еще раз остановиться на строении эдеагуса самцов различных групп трибы (табл. 1). В предыдущих наших работах уже давались ключевые характеристики этих структур и классификация типов гениталий Helopini [Nabozhenko, 2001; Набоженко, 2002 а, 2002 б].

Помимо приведенных в таблице 1 признаков, пенис Helopini имеет внутренний мешок (эндофаллус). Форма эндофаллуса простая, в виде угловидно или слабо изогнутого мешка, часто со сглаженной поперечной морщинистостью в основании.

Исходным типом эдеагуса в трибе Helopini можно, вероятно, считать налассоидный, а наиболее продвинутым — хелопиоидный [Nabozhenko, 2001]. Для налассоидного эдеагуса характерны плезиморфные черты строения: несросшиеся вентральные отростки парамер, отсутствие щетинок или шипиков на парамерах (не характерных для тенебрионид в целом), края фаллобазы на вентральной стороне соединяются с помощью мембраны. Хелопиоидный тип эдеагуса характеризуется противоположными апоморфными признаками (табл. 1).

С эдеагусом самца тесно связаны и другие структуры, не относящиеся к генитальному аппарату. К VIII

Таблица 1. Типы эдеагуса в трибе Helopini и их основные морфологические характеристики

Подтриба	Тип эдеагуса	Основные характеристики
Helopina	**Хелопиоидный** (все роды подтрибы Helopina) (рис. 17)	Парамеры сильно склеротизованные, уплощенные дорсовентрально; поверхность парамер покрыта шипиками или очень тонкими щетинками, направленными назад; вентральные отростки парамер срастаются в длинную пластинку и прикрывают пенис с вентральной стороны по всей длине фаллобазы; парные склериты пениса почти всегда сросшиеся с основной трети или очень сближенные.
Cylindronotina	**Цилиндронотоидный** (роды *Cylindronotus, Odocnemis, Stenomax, Armenohelops, Reitterohelops, Stygohelops*) (рис. 13–14)	Парамеры сильно склеротизованные, уплощенные дорсовентрально, могут быть сильно удлиненными и узкими или короткими и загнутыми вершиной вверх; поверхность парамер гладкая; с дорсальной стороны парамеры часто с глубоким продольным желобовидным вдавлением; вентральные отростки парамер короткие, не сросшиеся или сросшиеся только на самой вершине, пенис с вентральной стороны прикрывает мембрана; парные склериты пениса могут быть соединены по всей длине или вообще не соединены
	Налассоидный (роды *Nalassus, Xanthomus, Ectromopsis* (part..), *Turcmenohelops, Pseudoprobaticus, Zophohelops*) (рис. 15–16)	Парамеры слабо склеротизованные, полупрозрачные, на вершине вытянуты в латерально уплощенный киль; поверхность парамер гладкая, иногда с редкой пунктировкой; вентральные отростки парамер такие же, как у цилиндронотоидного типа; парные склериты пениса не слитые

стерниту брюшка самца прикрепляется гастральная спикула (spiculum gastrale), по характеру своих функций связанная с половым аппаратом самца. Она состоит из двух стержневидных склеритов, несущих на вершине лопасти и отделенных от склеритов швом, что говорит об их независимом возникновении в результате склеротизации мембранозных поверхностей. Стержневидные склериты соединены двумя мембранами, нижняя из которых направляется к заднему краю VII стернита, а верхняя образует дно мембранозного вместилища эдеагуса [Медведев, 2001]. Стержневидные склериты всегда слиты на вершине в длинный или короткий общий ствол. Длина общего ствола напрямую коррелирует с длиной фаллобазы эдеагуса, так как вершинный ствол соединяется мышцой с основанием фаллобазы [Медведев, 2001]. Функциональное значение гастральной спикулы состоит в увеличении надежности фиксации эдеагуса при копуляции, которая достигается различными путями. В первую очередь, это сильная S-образная изогнутость стержневидных склеритов при рассмотрении сбоку, что коррелирует, как правило, с небольшой длиной общего ствола и значительным утолщением стержней (рис. 23–24). Такое строение гастральной спикулы наблюдается у ряда видов *Cylindronotus* и *Odocnemis* (подрод *Heloponotus*). Слабая S-образная изогнутость спикулы и длинный общий ствол с полностью сросшимися или слитыми только на вершине склеритами характерен для цилиндронотоидных видов подтрибы Cylindronotina из родов A*rmenohelops, Odocnemis* (s. str.), *Reitterohelops* (рис. 21–22). Налассоидные представители этой подтрибы (*Nalassus, Ectromopsis, Zophohelops, Xanthomus, Pseudoprobaticus*) имеют довольно широко расставленные стержневидные склериты с коротким общим стволом (рис. 19–20). У видов подтрибы Helopina строение гастральной спикулы более однообразное и характеризуется утолщенными и прямыми стержневидными склеритами, которые полностью сливаются в длинный общий ствол (рис. 18–25). Лишь у *Adelphinus* (подтриба Nephodina) склериты на вершине не слиты (рис. 26).

Некоторые закономерности можно проследить и в строении вершинных лопастей гастральной спикулы. В подтрибе Helopina лопасти спикулы очень удлиненные, сильно склеротизованные и расположены отвесно от-

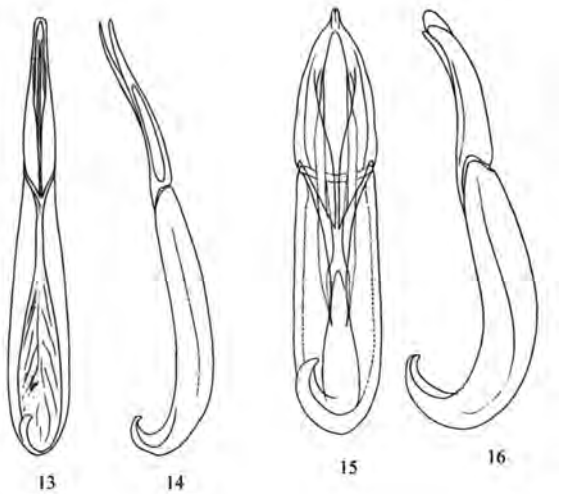

Рис. 13–16. 13 — эдеагус *Reitterohelops kulzeri* (Skopin, 1960), вентральная сторона; 14 — то же, вид сбоку; 15 — эдеагус *Zophohelops pangazensis* Medvedev, 1987, вентральная сторона; 16 — то же, вид сбоку.

Figs. 13–16. 13 — aedeagus of *Reitterohelops kulzeri* (Skopin, 1960), ventral view; 14 — the same, lateral view; 15 — aedeagus of *Zophohelops pangazensis* Medvedev, 1987, ventral view; 16 — the same, lateral view.

носительно ветвей гастральной спикулы (рис. 18–25). Из представителей подтрибы Cylindronotina строение вершинных лопастей, приближающееся к указанному, имеют некоторые виды рода *Cylindronotus, Odocnemis*. Остальные виды цилиндронотоидной ветви подтрибы Cylindronotina имеют слабо склеротизованные, достаточно короткие лопасти, расположенные практически горизонтально относительно ветвей гастральной спикулы. Мускулатура, связанная с гастральной спикулой, подробно описана в работе Г.С. Медведева [2001]. Можно выделить несколько типов строения гастральной спикулы: (табл. 2).

Таблица 2. Типы гастральной спикулы в трибе Helopini и их основные морфологические характеристики

Подтриба	Тип гастральной спикулы	Морфологические характеристики
Helopina	**Хелопиоидный** (рис. 18–25)	Стержни утолщенные, сильно сближенные, при рассмотрении сбоку прямые, на вершине сливающиеся в относительно длинный общий ствол; лопасти спикулы расположены заметно отвесно относительно стержней; наружный край лопастей в основании часто вытянутый в длинный отросток.
	Адельфиноидный (виды трибы Nephodiini) (рис. 26)	Такое же строение, как и предыдущий тип, только стержневидные склериты на вершине вообще не слитые, а наружный край лопастей без отростка.
Cylindronotina	**Цилиндронотоидный** (виды рода *Cylindronotus*, подрод *Heloponotus* рода *Odocnemis*) (рис. 23–24)	Стержни утолщенные, широко раздвинутые; общий ствол короткий, очень редко длинный; стержни при рассмотрении сбоку сильно S-образно изогнутые; лопасти спикулы расположены заметно отвесно относительно стержней.
	Одокнемоидный (виды рода *Odocnemis*, кроме подрода *Heloponotus*, роды *Armenohelops, Reitterohelops*) (рис. 21–22)	Стержни сближенные, при рассмотрении сбоку прямые, лопасти расположены слабо отвесно относительно стержней
	Налассоидный (все остальные роды Helopini) (рис. 19–20)	Стержни широко раздвинутые, при рассмотрении сбоку очень слабо S-образно изогнутые; общий ствол короткий или не выражен.

S-образную изогнутость и длинный общий ствол мы рассматриваем как продвинутые признаки.

Согласно Г.С. Медведеву [2001], в трибе Blaptini стержневидные склериты исходно были расположены обособленно, а в процессе эволюции происходило слияние стержневидных склеритов в их передней части с образованием общего ствола. В трибе Helopini наблюдаются аналогичные тенденции в эволюции спикулы, но преобразования в разных группах происходят в противоположных направлениях. Так, *Cylindronotus* и *Heloponotus* (род *Odocnemis*), при утолщенности и сильной S-образной изогнутости склеритов, имеют очень короткий общий ствол, тогда как в других близких родах при наличии длинного общего ствола с хорошо слитыми склеритами наблюдается слабая S-образная изогнутость и небольшая толщина стержней.

Можно проследить коррелятивные связи в строении эдеагуса и гастральной спикулы самца. Для видов с хелопиоидным типом эдеагуса свойственна гастральная спикула хелопиоидного типа (подтриба Helopina). В подтрибе Cylindronotina три основных типа гастральной спикулы. Налассоидный эдеагус коррелирует с налассоидной гастральной спикулой. Для видов с цилиндронотоидным типом эдеагуса характерны два типа гастральной спикулы — одокнемоидный и цилиндронотоидный.

Строение половых протоков самок в трибе Helopini также имеет немаловажное таксономическое значение. В. Чинкель и Дж. Дойен [Tschinkel, Doyen, 1980] в своей классификации помещают половые протоки самок Helopini в тенебриоидный комплекс. При этом авторы представили рисунок только одного вида (*Helops cisteloides* Germar, 1824) со свернутой в клубок сперматекой. Кратко строение сперматеки Helopini и ее таксономическое значение рассмотрено в наших предыдущих работах [Nabozhenko, 2001; Набоженко, 2002а, 2002в].

Половые протоки самок в трибе Helopini характеризуются следующими особенностями: вагина не несет хетовых полей или склеритов; копулятивная сумка отсутствует (выражена только у неописанного еще рода из пустыни Каракум); сперматека относительно длинная, может нести латеральные отростки (очень редко резервуары) или ветвиться на каналы; в той или иной степени выражен базальный проток сперматеки — часть сперматеки между впадением в нее протока железы и вагиной; железа впадает в сперматеку посредством протока, который образован в результате выпячивания самой сперматеки и имеет склеротизованные стенки; железа тонкая и длинная, в развернутом состоянии одной длины со сперматекой или может превышать длину тела самого жука.

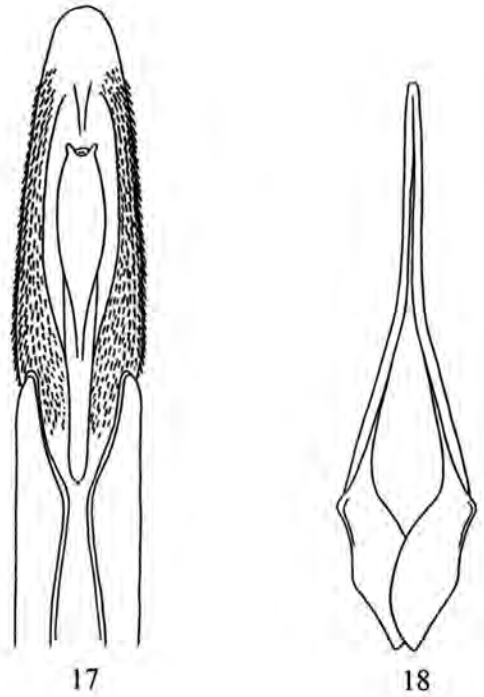

Рис. 17–18.
17 — эдеагус *Probaticus vicinus* (Allard, 1877), вентральная сторона; 18 — гастральная спикула *Probaticus vicinus*, вентральная сторона.
Fig. 17–18.
17 — aedeagus of *Probaticus vicinus* (Allard, 1877), ventral view; 18 — gastral spicula of *Probaticus vicinus*, ventral view.

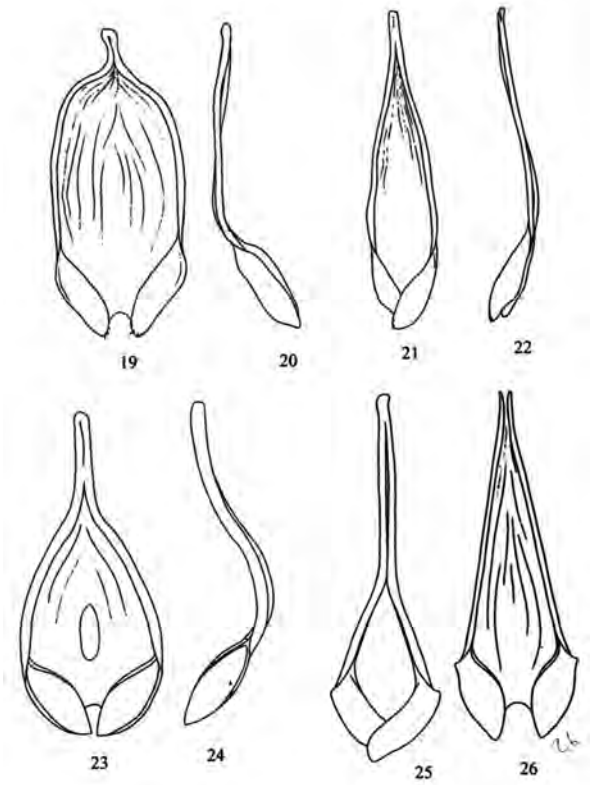

Рис. 19–26. 19 — гастральная спикула *Zophohelops pangazensis* Medvedev, 1987, вентральная сторона; 20 — то же, вид сбоку; 21 — гастральная спикула *Reitterohelops kulzeri* (Skopin, 1960), вентральная сторона; 22 — то же, вид сбоку; 23 — гастральная спикула *Cylindronotus batesi* Allard, 1877, вентральная сторона; 24 — то же, вид сбоку; 25 — гастральная спикула *Probaticus subrugosus* (Duftschmidt, 1812), вентральная сторона; 26 — гастральная спикула *Adelphinus ordubadensis* Reitter, 1890, вентральная сторона.
Figs. 19–26. 19 — gastral spicula of *Zophohelops pangazensis* Medvedev, 1987, ventral view; 20 — the same, lateral view; 21 — gastral spicula of *Reitterohelops kulzeri* (Skopin, 1960), ventral view; 22 — the same, lateral view; 23 — gastral spicula of *Cylindronotus batesi* Allard, 1877, ventral view; 24 — the same, lateral view; 25 — gastral spicula of *Probaticus subrugosus* (Duftschmidt, 1812), ventral view; 26 — gastral spicula of *Adelphinus ordubadensis* Reitter, 1890, ventral view.

По типу строения половых протоков самок трибу Helopini можно довольно четко разделить на три группы, которые в точности соответствуют группам по типу эдеагуса самца. Первая группа включает подтрибу Helopina, для которой характерен **хелопиоидный** тип половых путей самки (рис. 27): канал сперматеки длинный, дихотомически или латерально делится на несколько длинных каналов, которые, в свою очередь, могут нести несколько достаточно длинных боковых отростков; железа обычно длинная, как правило равна или немного превышает по длине сперматеку; базальный проток сперматеки хорошо выражен; в базальной части железы иногда присутствует клапан в виде перетяжки и складки стенки канала (род *Helops*). Второй и третий типы половых протоков наблюдаются в подтрибе Cylindronotina. **Налассоидный** тип строения характерен для группы родов *Nalassus* (*Nalassus, Zophohelops, Turcmenohelops, Ectromopsis* и др.) (рис. 28): сперматека довольно короткая, представляет собой единый неветвящийся канал без латеральных отростков; железа короткая, не превышает или слегка превышает по длине сперматеку; базальный проток сперматеки очень короткий, иногда почти не заметный. Исключение из налассоидного типа строения протоков представляет сперматека представителей подрода *Helopondrus* (род *Nalassus*), которая имеет очень короткие латеральные отростки и приближается к цилиндронотоидному типу строения. У этого подрода наблюдается также промежуточный, между группами родов *Cylindronotus* и *Nalassus*, характер строения эдеагуса самца. **Цилиндронотоидный** тип половых протоков характерен для группы родов *Cylindronotus* (*Cylindronotus, Odocnemis, Reitterohelops* и др.) (рис. 29): сперматека длинная, с многочисленными латеральными отростками; железа длинная, в 2 и более раза длиннее сперматеки; базальный проток сперматеки может быть длинный или едва заметный. Строение сперматеки у представителей цилиндронотоидной ветви трибы может быть и более сложным. Так, у неописанной еще группы *Caucasohelops* [Nabozhenko, in litt.] сперматека имеет сложное строение, ветвится на три очень длинных канала, которые, в свою очередь, несут более тонкие и короткие каналы, а в основании расположены короткие отростки. По всем признакам сперматека у видов этой группы имеет хелопиоидный облик.

Наиболее специализированную сперматеку, несущую два крупных резервуара (один в базальной части сперматеки, другой — ближе к вершине канала) и короткие латеральные отростки, имеет монотипический род *Pseudoprobaticus* (рис. 30), сочетающий в себе как весь-

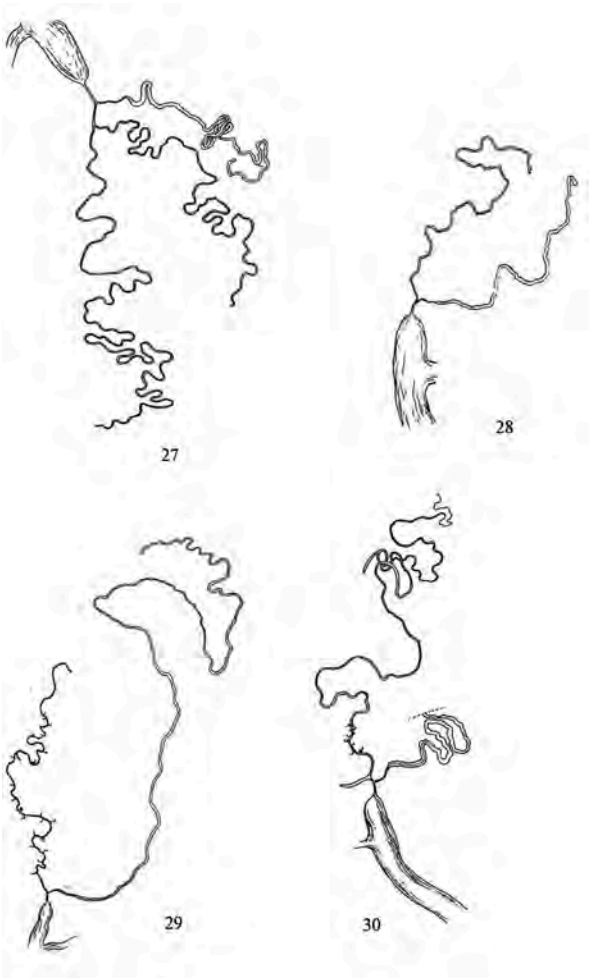

Рис. 27–30. Половые протоки самок
Figs. 27–30. Female genital tubes
27 — *Catomus karakalensis* Medvedev, 1964; 28 — *Nalassus brevicollis* (Steven in Krynicky, 1832); 29 — *Odocnemis recticollis* (Allard, 1876); 30 — *Pseudoprobaticus granipennis* (Allard, 1876).

ма продвинутые, так и архаичные черты [Nabozhenko, 2001].

Учитывая, что в исходном состоянии половые пути самки у тенебрионид включают в себя вагину, в которую открывается проток железы, а сперматека отсутствует, можно предположить, что всякое усложнение структуры канала сперматеки, будь то образование резервуаров, отростков или ветвление, можно считать эволюционно продвинутым состоянием. Согласно этому, самым архаичным в трибе Helopini можно считать налассоидный тип половых протоков, а наиболее продвинутым — хелопиоидный.

Несмотря на то, что в трибе Helopini тип строения половых протоков самки часто коррелирует с типом эдеагуса (рис. 40), наличие сложно устроенной комбинированной сперматеки у *Pseudoprobaticus granipennis* [Allard, 1876], имеющего наименее специализированный эдеагус налассоидного типа, а также сперматеки хелопиоидного типа у *Caucasohelops* [Nabozhenko, in litt.], обладающих эдеагусом цилиндронотоидного типа, наталкивает на предположение о независимом преобразовании сперматеки в различных группах трибы Helopini. Очевидно, эту корреляцию (рис. 40) следует с осторожностью применять в рассуждениях о филогенетических связях и эволюционной продвинутости той или иной группы Helopini. С другой стороны, преобразования сперматеки также имеют определенные закономерности. Так, независимо от конкретного строения канала сперматеки в каждом случае, налассоидные группы, за небольшим исключением, имеют простую сперматеку без отростков и ветвлений и короткую железу, цилиндронотоидные — сперматеку с короткими боковыми отростками и длинную железу, а хелопиоидные — обязательное наличие нескольких каналов сперматеки. Таким образом, строение сперматеки может иметь таксономическое значение на надродовом уровне (например, для выделения групп родов).

Сопряженность строения половых протоков самки и эдеагуса самца не всегда объяснима с точки зрения функций этих структур. Основная функция сперматеки состоит в накапливании самкой спермы с целью последующего оплодотворения яйцевой продукции, поэтому, чем больше объем внутри ее канала, тем большее количество спермы может в него вместиться. Увеличение объема может достигаться разными путями. В одном случае это простое расширение сперматеки и преобразование ее в шаровидную или мешковидную структуру (у многих Adephaga, Polyphaga). В другом случае это вытягивание канала сперматеки в длину и дальнейшее усложнение его структуры за счет образования различных боковых выростов и резервуаров (характерно для тенебриоидных семейств жуков). Для чернотелок трибы Helopini характерен второй путь. Функции железы сперматеки не выяснены, и на этот счет существуют различные мнения. Ряд авторов склоняется к мысли, что железа служит для разжижения спермы при даль-

Таблица 3. Типы личинок трибы Helopini и их морфологические особенности

Подтриба	Тип личинки	Морфологические особенности
Helopina	**Хелопиоидный** (рис. 37–39)	На урогомфах не выражены небольшие бугорковидные выросты.
Cylindronotina	**Цилиндронотоидный** (рис. 33–34)	Урогомфы с бугорковидными выростами. Верхняя губа на наружной поверхности диска с 10 краевыми хетами. Выше урогомф находятся 2 неглубоких ямковидных вдавления.
	Налассоидный (рис. 31–32)	Урогомфы с бугорковидными выростами. Верхняя губа на наружной поверхности диска с 8 краевыми хетами. Выше урогомф находятся 2 глубоких каналовидных впячивания.

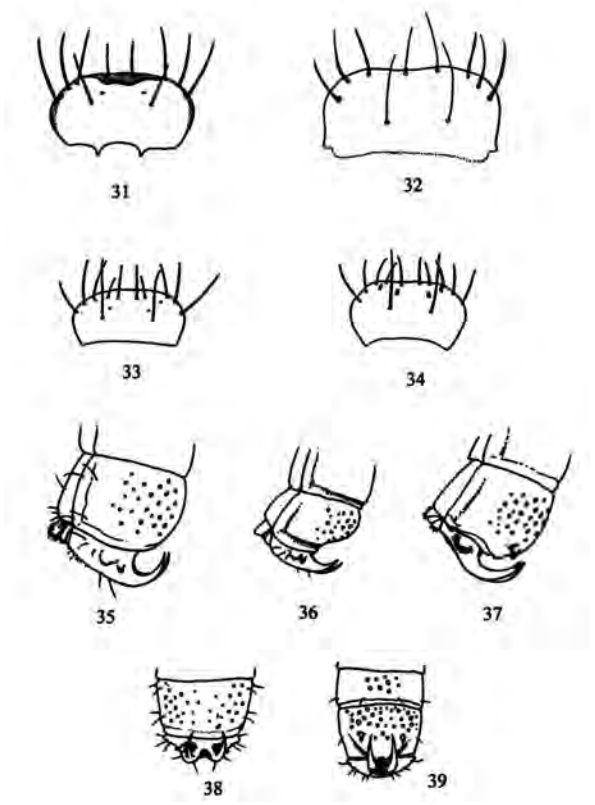

Рис. 31–39. 31 — верхняя губа личинки *Nalassus faldermanni* (Faldermann, 1837) [по Бызовой, Гилярову, 1956]; 32 — верхняя губа личинки *Zophohelops* sp.; 33 — верхняя губа личинки *Odocnemis perplexus* (Ménétriés, 1848) [по Бызовой, Гилярову, 1956]; 34 — верхняя губа личинки *Odocnemis douei* (Allard, 1876) [по Бызовой, Гилярову, 1956]; 35 — VIII и IX сегменты личинки *Nalassus brevicollis* (Krynicky, 1832), вид сбоку; 36 — VIII и IX сегменты личинки *Zophohelops* sp., вид сбоку; 37 — VIII и IX сегменты личинки *Helops coeruleus steveni* (Krynicky, 1834), вид сбоку; 38 — VIII и IX сегменты личинки *Nalassus brevicollis* (Krynicky, 1832), дорсальная сторона; 39 — VIII и IX сегменты личинки *Helops coeruleus steveni* (Krynicky, 1834), дорсальная сторона.

Figs. 31–39. 31 — larval labium of *Nalassus faldermanni* (Faldermann, 1837) [after Bysova, Ghilarov, 1956]; 32 — larval labium of *Zophohelops* sp.; 33 — larval labium of *Odocnemis perplexus* (Ménétriés, 1848) [after Bysova, Ghilarov, 1956]; 34 — larval labium of *Odocnemis douei* (Allard, 1876) [after Bysova, Ghilarov, 1956]; 35 — VIII and IX larval segments of *Nalassus brevicollis* (Krynicky, 1832), lateral view; 36 — VIII and IX larval segments of *Zophohelops* sp., lateral view; 37 — VIII and IX larval segments of *Helops coeruleus steveni* (Krynicky, 1834), lateral view; 38 — VIII and IX larval segments of *Nalassus brevicollis* (Krynicky, 1832), dorsal view; 39 — VIII and IX larval segments of *Helops coeruleus steveni* (Krynicky, 1834), dorsal view.

нейшем оплодотворении [Шванвич, 1949]. Не исключено, что секретистые выделения железы необходимы для временной консервации спермы перед выходом яиц.

Вероятно, увеличение объема за счет усложнения сперматеки у Helopini связано с длительностью периода размножения и поэтапным созреванием яиц.

Эдеагус выполняет, как известно, копулятивную функцию. Связь строения эдеагуса самцов с определенным строением половых протоков самок не прослеживается. В данном случае мы считаем этот факт невыясненной межструктурной корреляцией.

Корреляции наблюдаются не только в различных структурах имаго, но и в строении личиночных и имагинальных стадий Helopini. Особенности морфологии позволяют выделить три типа личинок представителей трибы (табл. 3)

Как и в предыдущих случаях, корреляция наблюдается по трем морфологическим линиям. В данном случае можно отметить, что урогомфы играют роль в формировании генитального аппарата и их строение напрямую коррелирует со строением гениталий самцов имаго. Вооружение верхней губы дает нам возможность проследить родственные связи отдельных родов и подтвердить обособленность цилиндронотоидных и налассоидных групп, однако не отвечает на вопрос о коррелятивных связях строения ротового аппарата личинок со многими имагинальными структурами.

Таким образом, мы можем наметить три основных морфологических типа различных структур и, соответственно, три эволюционных направления (хелопиоидные, цилиндронотоидные и налассоидные). Коррелятивные связи различных структур этих трех морфологических типов показывают достаточно четкие границы подтриб и групп родов (рис. 40). Так, эдеагус, половые протоки, гастральная спикула и личинка хелопиоидного типа характерны только для представителей подтрибы Helopina. Те же самые структуры цилиндронотоидного типа характерны для цилиндронотоидной ветви подтрибы Cylindronotina: *Cylindronotus, Odocnemis, Stenomax, Reitterohelops, Armenohelops*. Наконец налассоидный морфотип упомянутых структур характерен для налассоидной ветви подтрибы *Cylindronotina: Nalassus, Ectromopsis, Xanthomus, Zophohelops, Turcmenohelops.*

В связи с вышесказанным встает вопрос о современной системе трибы. Подтриба Helopina трактуется современными западноевропейскими специалистами в ранге трибы практически в тех границах, которые были установлены Ф. Эспаньолом [Español, 1956]. Мнения о системе подтрибы Cylindronotina (триба Cylindronotini sensu Español, 1956) расходятся. Кратко рассмотрим историю наиболее спорных вопросов системы подтрибы.

Э. Аллард [Allard, 1876; 1877] считал таксоны *Cylindronotus, Nalassus, Stenomax, Odocnemis* самостоятельными родами, а *Omaleis* — подродом *Stenomax*. Г. Зейдлиц [Seidlitz, 1895] эти же таксоны считал подродами рода *Helops*. Э. Рейттер [Reitter, 1922b] трактовал вышеуказанные группы как подроды рода *Cylindronotus*.

До начала 80-х годов XX столетия род *Nalassus* западноевропейские исследователи считали самостоятельной группой [Español, 1956, 1959, 1961, 1974; Ardoin, 1958; Canzoneri, 1960, 1972]. Лишь в работе М. Антуана [Antoine, 1947] род *Nalassus* фигурировал как подрод рода *Stenomax*. Однако российские исследователи [Медведев, 1965, 1987а, 1987б; Медведев, Непесова, 1985; Ангелов, Медведев, 1981] не признавали эту классификацию и придерживались системы Э. Рейттера [Reitter, 1922b]. Начиная с 80-х годов XX столетия, некоторые западноевропейские исследователи сошлись на мнении, что таксоны *Nalassus, Odocnemis* не могут существовать в ранге самостоятельных родов и должны быть включены в род *Cylindronotus* в качестве подродов. Таким образом, род *Cylindronotus* был значи-

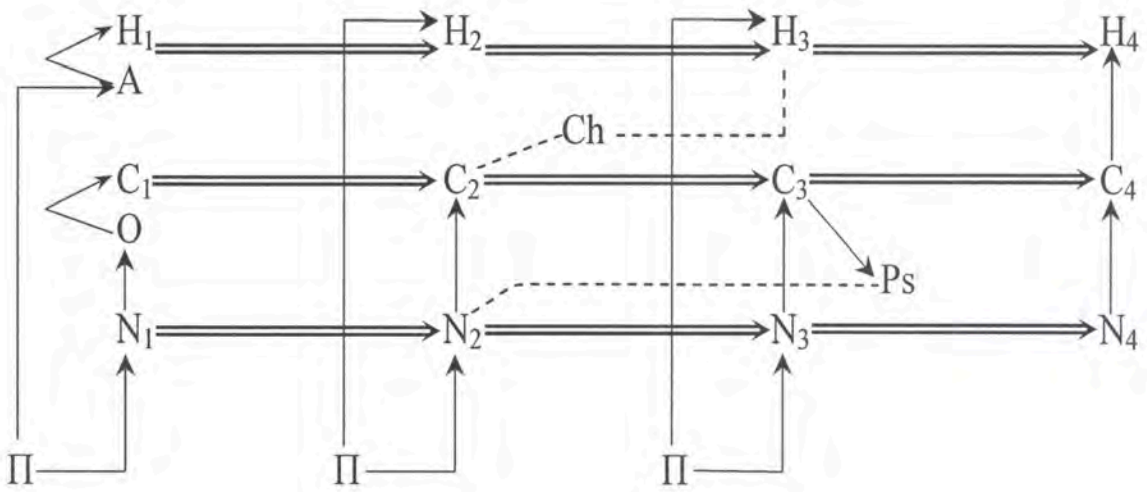

Рис. 40. Схема эволюции структур и межструктурных корреляций в трибе Helopini.

А — адельфиноидный тип; С — цилиндронотоидный тип; Н — хелопиоидный тип; N — налассоидный тип; О — одокнемоидный тип; Ps — тип *"Pseudoprobaticus"*; Ch — тип *"Caucasohelops"*; П — предковая форма.

1 — гастральная спикула; 2 — эдеагус самцов; 3 — половые протоки самок; 4 — личинка.

⟹ межструктурные корреляции (structural correlations).

⟶ эволюция структур (evolution of structures).

- - - отсутствие корреляции (without correlation).

Fig. 40. Evolution of structures and structural correlations in the tribe Helopini.

A — type *"Adelphinus"*; C — type *"Cylindronotus"*; H — type *"Helops"*; N — type *"Nalassus"*; O — type *"Odocnemis"*; Ps — type *"Pseudoprobaticus"*; П — ancestral form.

1 — gastral specula; 2 — aedeagus; 3 — female genital tubes; 4 — larvae.

тельно расширен и получился, на наш взгляд, сборным. В результате современная система мало отличается от классификации Э. Рейттера [Reitter, 1922b], не считая исключения из рода *Cylindronotus* хелопиоидного рода *Nesotes.* Однако работы, в которых бы обсуждалась и аргументировалась эта система, отсутствуют, поэтому причины, по которым вышеуказанные таксоны помещены в род *Cylindronotus,* не совсем понятны.

Как показано в данной работе, налассоидные и цилиндронотоидные роды – две различные эволюционные ветви, поэтому нецелесообразность включения налассоидных родов в род *Cylindronotus*, на наш взгляд, очевидна [Набоженко, 2001], так как род становится полифилетичным. Род *Nalassus*, вероятно, также является полифилетичным, так как некоторые группы явно обладают цилиндронотоидными чертами, например подрод *Helopondrus*. Однако пока нам неизвестны личиночные стадии видов этого подрода, мы не можем с уверенностью отнести эту группу к какому-либо из цилиндронотоидных родов. Сборными или полифилетичными являются также роды *Catomus, Gunarus, Probaticus, Odocnemis*. Для установления границ этих групп требуется полный анализ обсуждаемых в данной работе структур.

В заключение необходимо сказать о параллельной эволюции и сходных эволюционных тенденциях двух основных ветвей трибы Helopini — подтриб Helopina и Cylindronotina, по пути адаптации к аридным условиям среды, отмеченной еще С.М. Яблоковым-Хнзоряном [Iablokoff-Khnzorian, 1964]. Общими являются тенденции утолщения эпиплевр на вершине при развитии субэлитральной полости. Некоторые группы из обеих подтриб имеют сходные тенденции преобразования грудного отдела. Некоторые роды (например *Gunarus* и *Ectromopsis*) имеют общие тенденции в морфологической адаптации к жизни в полупустынях (форма тела, глаз, строение переднеспинки и эпиплевр). Практически идентичны адаптации личинок представителей двух подтриб к обитанию в почве.

Благодарности

Автор выражает сердечную благодарность Г.С. Медведеву и А.К. Чистяковой (Зоологический институт РАН) за неоценимую помощь в ходе работы и материал коллекции ЗИН РАН, И.В. Шохину (Азовский филиал ММБИ КНЦ РАН) за ценные замечания и критический обзор работы, Мартину Беру (Martin Baehr, Zoologische Staatsammlung München) за возможность изучения типов *Physohelops frei* Schuster.

Литература

Ангелов П.А., Медведев Г.С. 1981. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) Болгарии // Энтомол. обозр. Том. 60. No 2. С. 302–315.

Бызова Ю.Б., Гиляров М.С. 1956. Почвообитающие личинки чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Зоол. журнал. Том. 35. No 10. С. 1493–1509.

Егоров Л.В. 2002. Чернотелки трибы Platyscelidini (Coleoptera, Tenebrionidae) — типичные обитатели степей Евразии. // Научные труды Государственного природного заповедника "Присурский" (Роль особо охраняемых природных территорий в сохране-

нии исчезающих степей Евразии). Том 9. С. 107–113.
Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.
Медведев Г.С. 1959. Типы ротовых аппаратов чернотелок (Tenebrionidae) Туркмении // Зоол. журнал. Том 38. No 8. С. 1214–1229.
Медведев Г.С. 1965. Сем. Tenebrionidae — Чернотелки. Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М., Л. С. 356–381.
Медведев Г.С. 1987а. Обзор жуков-чернотелок рода *Cylindronotus* Fald. (Coleoptera, Tenebrionidae) Казахстана и Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Том 170. С. 99–104.
Медведев Г.С. 1987б. Жуки-чернотелки рода *Zophohelops* Rtt. и близких родов (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии и Казахстана // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Том 164. С. 95–129.
Медведев Г.С. 2001. Эволюция и система жуков-чернотелок трибы Blaptini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Вып. 53. СПб. 332 с.
Медведев Г.С., Непесова М.Г. 1985. Определитель жуков-чернотелок Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 180 с.
Мордкович В.Г. 1977. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука. 110 с.
Набоженко М.В. 2001. О системе трибы Helopini и обзор жуков-чернотелок родов *Nalassus* Mulsant и *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) Европейской части СНГ и Кавказа // Энтомол. обозр. Том 80. No 3. P. 627–668.
Набоженко М.В. 2002а. Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) европейской части СНГ и Кавказа. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Санкт-Петербург. 24 с.
Набоженко М.В. 2002б. Новый род жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Вестник зоологии. Том 36. No2. С. 41–46.
Набоженко М.В. 2002в. Таксономическое значение половых протоков самки в трибе Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Сборник научных трудов XII Съезда Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург (19-24 августа). С. 249.
Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологи. М.-Л.: Советская наука. 900 с.
Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука. 383 с.
Allard E. 1876. Revision des Helopides vrais de Lacordaire // L'Abeille. Vol. 14. P. 1–80.
Allard E. 1877. Revision des Helopides vrais // Mittheilungen Schweiz. Ent. Gess. P. 13–268.
Antoine M. 1947. Notes d'entomologie Marocane. XLIV. Matériaux pour l'étude des Helopinae du Maroc (Col. Tenebrionides) // Bull. Soc. Scien. Nat. Maroc. Vol. 25–27. P. 123–162.
Ardoin P. 1958. Contribution a l'etude des Helopinae de Franse (Coleoptera, Tenebrionidae) // Ann. Soc. Ent. France. Vol. 127. P. 9–49.
Canzoneri S. 1960. Note sistematiche e biogeografiche su alcuni tenebrionidi nuovi o poco noti (IV contributo allo studio dei tenebrionidi) // Boll. Soc. Ent. Ital. Vol. 90. P. 50–54.
Canzoneri S. 1972. Annotazioni su alcuni *Nalassus* // Boll. Soc. Ent. Ital. Vol. 104. P. 87–88.
Español F. 1956. Los *Probaticus* de España (Col. Tenebrionidae) // Eos. Vol. 32. P. 83–123.
Español F. 1959. Los «Helopinae» de la Sierra de Albarracin, Teruel (Col., Tenebrionidae) // Misc. zool. Vol. 2. No 2. P. 69–76.
Español F. 1961. Los Cylindronotini de la Peninsula Iberica (Coleoptera, Tenebrionidae) // Eos. Vol. 37. P. 135–160.
Español F. 1974. Nuevas localizaciones de *Nalassus* ibéricos (Coleoptera, Tenebrionidae) // Bol. Real Soc. Española Hist. Nat. (Sect. Biol.). Vol. 72. P. 213–217.
Ferrer J., Whitehead P. 2002. The genus *Xanthomus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae), its evolutionary history and conservation significance // Annales Zoologici. Vol. 52. No 3. P. 383–401.
Iablokoff-Khnzorian S.M. 1964. Bemmerkungen über einige Reitter'sche Typen aus dem Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museum (Coleoptera) // Rovartani közlemények (Folia ent. Hung). Vol. 17. P. 293–315.
Nabozhenko M.V. 2001. Taxonomic notes on the genus *Zophohelops* Reitter, 1901 with description of new species from Tadzhikistan and new genus Pseudoprobaticus gen. n. (Coleoptera, Tenebrionidae) // Annales Zoologici. Vol. 51. No 4. P. 113–117.
Reitter E. 1922a. Bestimmungs-Tabellen der europaischen Coleopteren. H. 92. Tenebrionidae. 16. Teil: Unterfamilie Helopina, I // Wien. Ent. Zeitung. Vol. 39. S. 1–44.
Reitter E. 1922b. Bestimmungs-Tabellen der europaischen Coleopteren. H. 93. Tenebrionidae. 17. Teil: Unterfamilie Helopina, II // Wien Ent. Zeitung. Vol. 39. S. 113–171.
Seidlitz G. von (1893–1898) Tenebrionidae. Ss. 201–400 (1893), PP. 401–608 (1894), 609–800 (1896), 801–877 (1898). In: Kiesenwetter H. von, Seidlitz G. von: Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Erste Abteilung Coleoptera. Bd 5. Half. 8. Berlin, Nicolaische Verlags-Buchhandlung. S. XXVIII+877
Tschinkel W.R., Doyen J.T. 1980. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female genital tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera) // Int. J. Insect Morphol. & Embryol. Vol. 9. P. 321–368.