



## ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Экология животных / Ecology of animals

Оригинальная статья / Original article

УДК: 595.574.9

DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89

### ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE) ТЕТИЙСКОЙ ПУСТЫННО-СТЕПНОЙ ОБЛАСТИ ПАЛЕАРКТИКИ С ИСТОРИЧЕСКИМ ОБЗОРОМ

<sup>1,2</sup>Гайирбег М. Абдурахманов\*, <sup>1,2</sup>Максим В. Набоженко,  
<sup>1</sup>Абдурахман Г. Абдурахманов, <sup>1</sup>Юлия Ю. Иванушенко, <sup>1</sup>Мадина Г. Даудова

<sup>1</sup>Институт экологии и устойчивого развития  
Дагестанского государственного университета,  
Махачкала, Россия, abgairbeg@rambler.ru

<sup>2</sup>лаборатория экологии животных, Прикаспийский институт биологических ресурсов  
Дагестанского научного центра Российской академии наук, Махачкала, Россия

**Резюме. Цель.** Целью работы является анализ географических связей Tenebrionidae, результат которого должен лечь в основу фауногенеза Тетийской области Палеарктики. **Методы.** В основу работы был положен материал, собранный авторами в различных республиках и областях Кавказа, юга европейской части России, Казахстана и Северной Африки за 50 лет (с 1961 по 2016 год), а также обширные литературные данные. Для анализа сходства фаун Тетийской области использовался кластерный анализ на основе коэффициента сходства Жаккара, учитывающий положительные совпадения. Инвазивные виды не включались в анализ. **Результаты.** Дан обширный обзор истории изучения Tenebrionidae Западной Палеарктики с середины XIX века до наших дней. Намечены основные направления современных исследований. В Тетийской области распространены 403 рода чернотелок, включая лесные группы тропического происхождения, транспалеарктические и космополитные виды, что составляет 63% от всех известных палеарктических родов (640 родов) тенебрионид. Три четверти из них (304 рода, или 75%), объединяющих 5674 вида, составляют преимущественно ксерофильные роды, не встречающиеся за пределами области или представленные лишь очень небольшим количеством видов из пограничных с ней регионов. Доказательства общего исторического развития тенебрионидофауны проявляются в количестве 24 общих (тетийских) родов, широко распространенных в Тетийской области или немного выходящих за ее границы, но имеющих очень высокое видовое и подродовое разнообразие (вероятно, и центр происхождения) в пределах именно этого региона. Существенная доля (61%) общететийских родов, высокое разнообразие крупных палеарктических родов Tenebrionidae в западной и восточной частях Тетийской области, а также наличие комплекса супралиторальных реликтов древних морей (Западный Тетис и Восточный Паратетис) из рода *Ectromopsis* свидетельствуют о единой области формирования фауны чернотелок, исторически связанной с эпиконтинентальным палеогеновым океаном Тетис. Выделяется 2 суперрегиона (с западно-тетийским и восточно-тетийским комплексами таксонов), каждый из которых разделен на несколько субрегионов, отличающихся высоким уровнем таксономического разнообразия. Это деление основано на анализе количества видов и родов, а также уровне эндемизма Tenebrionidae. Наибольшее родовое, видовое разнообразие, а также количество эндемиков отмечается в Северной Африке и Средней Азии. Кластерный анализ общих для области родов, тетийских родов, общих для области видов и рода *Blaps* на всех дендрограммах показывает сходство фаун Анатолии и Балкан, Кавказ сходен по видовому и родовому составу с Ираном. На всех дендрограммах с большей или меньшей четкостью выделяются два выделенных ранее суперрегиона. При анализе тетийских родов Аравийский полуостров и Северная Африка имеют древние связи с двумя суперрегионами, а при анализе всех видов Тетийской области Аравийский полуостров и Ближний Восток имеют древние связи с западно-тетийской и восточно-тетийской фаунами. **Заключение.** Тенебрионидофауна ряда регионов Тетийской области формировалась по островному типу. Анализ распределения и таксономического разнообразия чернотелок свидетельствует о длительном развитии тенебрионидофаун прибрежных и островных экосистем океана Тетис, а впоследствии независимо расцвете фауны тенебрионид в различных районах тетийского пустынно-степного пояса по мере отступления вод океана, аридизации и орогенеза. При этом в островных горных лесах Анатолии и Атласа с поздне третичной флорой сохранились реликтовые элементы палеогенового происхождения.

**Ключевые слова:** Западная Палеарктика, Tenebrionidae, история изучения, Тетис, Восточный Паратетис, сходство и различие фаун.



**Формат цитирования:** Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Иванушенко Ю.Ю., Даудова М.Г. Географические связи жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Тетийской пустынно-степной области Палеарктики с историческим обзором // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11, N3. С. 35-89. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89

## GEOGRAPHICAL RELATIONS OF DARKLING BEETLES (COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE) OF THE PALAEARCTIC TETHYS DESERT-STEPPE REGION WITH THE HISTORICAL REVIEW

<sup>1,2</sup>*Gayirbeg M. Abdurakhmanov\**, <sup>1,2</sup>*Maxim V. Nabozhenko*,  
<sup>1</sup>*Abdurakhman G. Abdurakhmanov*, <sup>1</sup>*Yuliya Yu. Ivanushenko*, <sup>1</sup>*Madina G. Daudova*  
<sup>1</sup>*Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia, abgairbeg@rambler.ru*  
<sup>2</sup>*Laboratory of Animal Ecology, Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia*

**Abstract. Aim.** The aim of the work is to analyze the geographic relationships of the family Tenebrionidae, which should be the basis of faunogenesis of the Tethys region of Palaeartic. **Methods.** The work is based on the material collected by the authors in the various regions of the Caucasus, the south of the European part of Russia, Kazakhstan and North Africa during 50 years (from 1961 to 2016), as well as the extensive literature data. We used the cluster analysis based on the Jaccard similarity coefficient which considers the positive coincidences for analysis the Tethys region tenebrionid faunas. Invasive species are not included in the analysis. **Results.** Extensive review of the history of study of Western Palaeartic Tenebrionidae from the mid-19<sup>th</sup> Century to the present day is given. The main directions of contemporary research are marked. Four hundred three genera of darkling beetles are distributed in the Tethys region including dendrophilous groups with tropical origin, transpalaeartic and cosmopolitan species, that represent 63% of all known Palaeartic tenebrionid genera (640 genera). Three quarters of them (304 genera or 75%) combining 5674 species include mainly xerophilous genera that are not found outside the region or presented only by very small number of species in the neighboring territories. Evidences of a common historical development of tenebrionid fauna appear in the 24 common widespread Tethys genera, which may be slightly spread beyond the boundaries, but have a very high diversity of species and infrageneric (probably a center of the origin) diversity within the Tethys region. The significant part (61%) of common Tethys genera, the high diversity of large Palaeartic genera of Tenebrionidae in the western and eastern parts of Tethys region, as well as the presence of complex of supralittoral relics of marine paleobassins (Western Tethys and Eastern Paratethys) from the genus *Ectromopsis*, indicates a single area of faunogenesis of darkling beetles, which is historically related with epicontinental Paleogene Tethys Ocean. Two super-regions (with western Tethys and eastern Tethys complex of taxa) are allocated. These two regions are divided on several subregions which differ by high level of taxonomic diversity. The division is based on the analyses of species and generic abundance and level of an endemism. Cluster analyses of common to the region genera, Tethys genera, common to the region species and the genus *Blaps* shows similarity of Anatolia and the Balkan region faunas; the Caucasus is similar to Iran. Two early allocated super-regions are more or less clearly revealed on all dendrograms. The Arabian Peninsula and North Africa have ancient relations with both super-regions based on the analyses of Tethys genera, and the Arabian Peninsula and the Middle East have ancient relations with both super-regions using analyses of all tenebrionid species of the Tethys region. **Conclusion.** The faunogenesis of several subregions of the Tethys region was formed as island type. Analysis of the distribution and taxonomic diversity of darkling indicates a long-time development of the tenebrionid fauna in coastal and island ecosystems of the Tethys Ocean, and later an independent prime of this fauna in different areas of the Tethys desert-steppe region with the retreat of ocean water, aridity and orogeny. At the same time, faunistic elements of relic type of Paleogene origin are preserved and evolved in the mountain island forests in Anatolia, the Middle East and the Atlas with the Late Tertiary relict flora.

**Keywords:** Western Palaeartic, Tenebrionidae, history of study, Tethys, Eastern Paratethys, similarity and differences of faunas.

**For citation:** Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Ivanushenko Yu.Yu., Daudova M.G. Geographic relations of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of the Palaeartic Tethys desert-steppe region with the historical review. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 3, pp. 35-89. (In Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89

### ВВЕДЕНИЕ

Жуки-чернотелки (Tenebrionidae) – крупнейшее семейство жесткокрылых, представители которого распространены на всех континен-

тах, кроме Антарктиды (однако на некоторых островах Антарктики тенебриониды обитают). Характерной особенностью чернотелок являет-



ся разделение на две условные экологические группы: лесные мезофилы и ксерофильные обитатели открытых ландшафтов. В пустынях и полупустынях тенебриониды используются в качестве группы-эдикатора и часто служат объектом модельных исследований адаптаций беспозвоночных к аридным условиям среды. Чернотелки, за исключением подсемейства *Allesculinae* и трибы *Styrticini*, не характерны для луговых экосистем, что связано с отсутствием глубоких трофических (в том числе и исторических) связей с покрытосеменными. При этом разнообразие некоторых групп (например трибы *Helopini*, *Blaptini*, *Platyscelidini*) в альпийских лугах связано не с растительностью, а термо-эдафическим фактором и историческими причинами. Недавние исследования подтвердили, что *Tenebrionidae* не связаны тесно в своей эволюции с изменением растительности [1]. Большинство тенебрионид являются сапро- и детритофагами, значительно в меньшей мере неизбирательными фитофагами, личинки детритофагов часто являются ризофагами, многие лесные виды в своем развитии связаны с плодовыми телами и мицелием древесных грибов, некоторые представители семейства (триба *Nurophtlaeini*) отмечены в качестве факультативных хищников подкорных жуков. О коэволюции лишайников и жуков-чернотелок, вероятно, может идти речь в случае трибы *Helopini* и некоторых тропических групп, имаго которых являются лихенофагами (со всем спектром специализации от монофагии до полифагии), а личинки почвенными ризофагами [2]. Для тенебрионид (особенно ксерофильных) характерно наличие большого числа бескрылых, нелетающих (с различной степени редуцированными крыльями) или ограниченных в дальности полета видов. Все перечисленные свойства послужили условием формирования множества узколокальных эндемичных для многих регионов таксонов различного ранга, а

тесная связь чернотелок с почвой (особенно с ее механическим составом) способствовала формированию высокоспециализированных форм. Таким образом, отсутствие узкой пищевой специализации, ограниченные возможности к перемещению в пространстве и высочайшее таксономическое разнообразие, сопровождающееся глубокой морфологической специализацией, делают чернотелок очень удобным объектом для фауно-генетических реконструкций и выявления биогеографических связей биот различных областей земного шара.

Одним из регионов с высоким разнообразием представителей семейства *Tenebrionidae* является тетийская пустынно-степная область Палеарктики. Для многих тенебрионид Старого Света эта территория стала ареной эволюции, диверсификации и расселения. Исследования биогеографических связей и построение фауно-генетических реконструкций на основе фауны чернотелок этого региона предпринимались неоднократно (см. ниже историю изучения), однако акцент большинства работ был смещен в сторону сравнительной характеристики региональных фаун этой обширной территории. Необходимость всеобъемлющего биогеографического анализа с использованием значительно дополненных к настоящему времени данных по систематике и распространению тенебрионид давно уже назрела. В данной работе сделана попытка восполнить этот пробел и объединить обширные сведения по фауне чернотелок Тетийской области от Западного Средиземноморья до Тянь-Шаня и Памиро-Алая в долготном направлении и от Казахстана до северо-западного побережья Индийского океана в широтном направлении. Целью работы является анализ географических связей, результат которого должен лечь в основу фауногенеза этой обширной территории на примере семейства *Tenebrionidae*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы был положен материал, собранный авторами в различных республиках и областях Кавказа и юга европейской части России за 50 лет (с 1961 по 2016 год) и хранящийся в различных отечественных и зарубежных учреждениях, перечень которых приведен ранее [3]. При построении дендрограмм использовался кластерный анализ на основе коэффициента сходства, учитывающий положительные совпадения, а именно коэффициента Жаккара (число общих видов к общему числу видов в двух списках). Инвазивные виды не включались в анализ. Для дендрограммы сход-

ства использовались данные не всех стран Средиземноморья, а только территорий, наиболее отражающих региональные особенности, в том числе и эндемизм (например, для анализа таксонов Северной Африки взят Алжир, в котором представлена как Сахара, так и крупнейший горный массив Атлас, а фауна тенебрионид по уровню эндемизма и таксономической структуре вполне отражает североафриканскую часть Палеарктики).

В целях оптимизации текста и облегчения восприятия авторы и годы таксонов не приводятся. Все они указаны в каталоге пале-



арктических жесткокрылых [4], а также доступны в интернете для работ, опубликованных позже. Границы Тетийской области (как и сам термин) рассмотрены в работе [5].

В работе использованы фотографии *Pimelia* К.В. Макарова и *Omphlus* С.В. Колова,

заимствованные с сайта «Жуки и колеоптерологи»

(<https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/>), за что авторы сердечно благодарны веб-редактору сайта А.Л. Лобанову и упомянутым коллегам.

### КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ TENEVRIONIDAE ЗАПАДНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

Цель этого раздела – показать, что жуки-чернотелки являются одной из наиболее изученных групп Западной Палеарктики и, соответственно, как нельзя лучше подходят для задач, поставленных выше. Изучением тенебрионид Западной Палеарктики занимались сотни исследователей, начиная с К. Линнея, Й. Фабрициуса и П.С. Палласа в конце XIX века. В рамках представленного обзора мы не имеем возможности сделать подробный исторический очерк и вынуждены остановиться только на исключительно важных работах и ключевых исследователях с середины XIX века, что несколько не умаляет заслуг не упомянутых ниже авторов в познании чернотелок Тетийской области. Кроме того, подробные сведения об экспедициях и работах отечественных энтомологов до 1845 года можно почерпнуть из труда В. Мочульского [6], история изучения энтомофауны Средней Азии до середины 1960-х годов тщательно разобрана в монографии [7], а полная библиография по чернотелкам Кавказа до 2011 года представлена в работе [3]. Поскольку библиография по таксономическим работам приведена в общедоступном каталоге палеарктических жесткокрылых [4], мы во многих случаях опускаем в этом разделе библиографические ссылки (это не касается ревизий, вышедших после 2008 года). Обзор приводится по историческим этапам, преимущественно с запада на восток. Работы по общей классификации чернотелок не учитываются в силу специфики данной работы.

#### *Первый этап (до последней трети XIX века)*

Первую половину и середину XIX века можно назвать описательным периодом, в течение которого были представлены начальные обширные списки с новыми таксонами из различных регионов. После многочисленных описаний видов тенебрионидных групп и построения классификации жесткокрылых в работах выдающегося энтомолога П. Латрейля (P. Latreille) в период с 1804 по 1829 год, а также каталогов П. Дежана (P.F.M.A. Dejean), опубликованных с 1821 по 1834 год, начали выходить обзорные труды по Европе и Северной Африке (в том числе и странам Средизем-

номорья) с описанием значительного количества видов Tenebrionidae, и связаны они были с исследованиями 1832–1838 годов французских энтомологов Г. Брулле (G.A. Brullé) и Ф. Гверина-Меневиля (F.M. Guérin-Méneville) на Балканском полуострове и в Западном Средиземноморье.

Выдающийся вклад в познание чернотелок Западной Палеарктики внес А. Солье (A.J.J. Solier), который в период с 1834 по 1848 год опубликовал таксономические обзоры с полной библиографией и описаниями всех известных видов тенебрионид из современных триб Tentyriini, Pimeliini, Asidiini, Akidini, Adelostomini, Scaurini, Blaptini.

В 1844–1853 годах под редакцией немецкого малаколога из Нюрнберга Г. Кюстера (H. Küster) выходит 20-томная серия «Die Käfer Europas». В этой работе приводятся все известные на тот момент европейские виды жуков-чернотелок (включая европейскую часть Российской Империи) с литературными ссылками, часто со сравнительным диагнозом и географическим распространением. В описании новых видов Кюстер указывает авторство многих энтомологов Европы, предоставивших материал для изучения.

Нельзя не упомянуть многотомник «Fauna Insectorum Europae» известного немецкого энтомолога Э. Гермара (E.F. Germar), в 10 томах которого с 1814 по 1847 год приведены списки по тенебрионидным семействам с описанием новых таксонов.

Среди европейских работ 40-х годов XIX века следует отметить две крупные сводки 1846 года французского энтомолога П.И. Лукаса (P.-H. Lucas), работавшего в рамках комиссии по разведке Алжира и участвовавшего в длительной экспедиции на Кипре. В одном только обзоре по насекомым Северной Африки он описал более 30 видов чернотелок.

С 1853 по 1870 год французский фаунист М. Мульсан (M.E. Mulsant) с соавторами выпускает обширную серию «Естественная история жуков Франции» и ряд обзорных таксономических работ, где подробнейшим образом описывает и переписывает известных к тому времени чернотелок Франции (в том числе и





новые таксоны). Он приводит исчерпывающую библиографию и синонимию по каждому виду и дает обширные диагнозы. Важнейшей заслугой М. Мюльсана можно считать усовершенствование родовой и подродовой классификации некоторых групп тенебрионид, а также сведения по экологии и биотопическому распределению видов, что было не свойственно для работ того времени.

Другой французский исследователь, Л. Рейш (L. Reiche), выпустил серию работ по энтомофауне французских колоний на Ближнем Востоке и в Северной Африке, а также ряд общих обзоров по циркумсредиземноморской фауне в период с 1860 по 1878 год, сделав прекрасные описания чернотелок с современных территорий Израиля, Сирии, Иордании, Турции, Алжира и др. Следует отметить, что Л. Рейш отличался взвешенным подходом к оценке таксономического веса признаков и учитывал полиморфность видов. Большинство его таксонов в настоящее время являются валидными.

Существенный вклад в познание Tenebrionidae Канарских островов в середине 60-х годов XIX века внес британский энтомолог Т.В. Волластон (T.V. Wollaston), описавший 80% известных к настоящему времени видов чернотелок этого архипелага.

Обширные пространства Российской Империи в означенный период активно исследовались по поручению императоров Александра I и Николая I. Наиболее выдающиеся работы, содержащие важнейшие сведения по тенебрионидам Кавказа и Средней Азии, были опубликованы в 4 томах «Entomographia Imperii Rossici» (с 1820 по 1821) Г.И. Фишером Вальдгеймом (G. J. Fischer von Waldheim), в обзорных работах Х. Стевена (C. Steven), в том числе в обзоре опатроидных и тентириIFORMНЫХ чернотелок юга Российской Империи.

Немецкий медик и естествоиспытатель Ф. Геблер (F. Gebler) в период с 1829 по 1847 год выпустил ряд фаунистических и таксономических работ с описанием тенебрионид из Сибири, Северного и Восточного Казахстана.

Б. Зубковым (B. Zoubkoff) была предпринята экспедиция в Закаспийскую область и Туран (современная территория Казахстана, Туркменистана и Кыргызстана), откуда были впервые описаны 15 видов чернотелок с 1829 по 1833 год.

В 1829 году Академией наук в Санкт-Петербурге организуется большая естественнонаучная экспедиция на Кавказ, в которой из зоологов участвует петербургский энтомолог

Э. Менетрие (E. Ménétriés). Маршруты экспедиции пролегают по Эльбрусу, Дагестану (хр. Тарки-Тау, Дербент) и Восточному Закавказью (Баку, Зуванд, Ленкорань, Талыш, Шах-Даг). По материалам экспедиции Э. Менетрие описывает 126 новых видов насекомых, в том числе и множество чернотелок [8]. В 1839–1841 годах зоолог Казанского университета М. Леман организует экспедицию на юго-восток европейской части России (Оренбург, Башкирия) и в Среднюю Азию (Туркменистан, Бухара). Энтомологические сборы этой экспедиции обрабатывал Э. Менетрие, существенно дополнивший сведения о чернотелках этой территории [9]. В конце жизни Менетрие опубликовал небольшую, но информативную работу со списком жуков Нахичевани и Северного Ирана [10]. Подробная биография и библиография этого выдающего отечественного зоолога даны в отдельном очерке [11]. Очень активную экспедиционную, музейную и публикационную деятельность проводил В. Мочульский, описавший более 80 видов тенебрионид из Тетийской области в период с 1839 по 1872 год. Более половины из описанных им таксонов впоследствии были сведены в синонимы.

Наконец, необходимо упомянуть двухтомник Ф. Фальдермана (F. Faldermann) «Fauna Entomologica Trans-Caucasica» с исчерпывающим на тот момент каталогом закавказских чернотелок, в том числе с описанием множества видов и родов преимущественно из триб Pimeliini и Helopini.

*Второй этап (последняя треть XIX – первая половина XX века)*

Второй этап заслуженно можно назвать ревизионным. Накопление объемного материала и описание фаун обширных территорий Западной Палеарктики способствовало всплеску очень большого количества таксономических публикаций и, как следствие, капитальных ревизий, но уже не по регионам, а по родам и надродовым таксонам. Немалую роль в этом сыграли коммерческие энтомологи во главе с О. Штаудингером (O. Staudinger) и Э. Райтером (E. Reitter), делавшие массовые сборы (или оплачивавшие их) в ранее недоступных регионах и подогревавшие страсть к коллекционированию в европейском высшем свете.

Среди выдающихся колеоптерологов конца XIX – начала XX века, изучавших тенебрионидофауну Тетийской области, можно назвать Г. Краатца, Л. Хейдена, Э. Райтера, Г. Зайдлица, Э. Алларда, А.П. Семенова-Тян-Шанского и др., ревизовавших многие трибы



жуков-чернотелок в объеме Палеарктики или, в отдельных случаях, мировой фауны.

В первую очередь необходимо отметить капитальные ревизии Э. Алларда по трибам Helopini и Blaptini, родам *Asida* и *Sepidium*, опубликованным по коллекционным материалам европейских музеев в период с 1865 по 1882 год.

Многотомная ревизия палеарктических Tenebrionidae с пересмотром системы многих родов и обсуждением родственных связей выполнена Г. Зайдлицем (с 1893 по 1898). Главным достижением этой работы стала усовершенствованная классификация рода *Blaps*, используемая, за неимением другой, по сей день, а также подробные определительные таблицы для палеарктических тенебрионид, включая пыльцеедов.

Значительно дополнил фауну предгорий и среднегорий Тянь-Шаня Г. Краатц (G. Kraatz), описавший в течение 8 лет (с 1880 по 1888 год) более 20 таксонов чернотелок триб Pimeliini, Blaptini, Tentyriini из Маргелана, Оша и Самарканда, Туркменистана. Ряд крупных таксономических работ по тенебрионидам Тянь-Шаня и Алая Г. Краатц опубликовал совместно с Л. Хейденом (L. Heyden). Главнейшей заслугой Г. Краатца была объемная ревизия триб Erodiini, Tentyriini, Akidini, Pimeliini и Zophosini Палеарктики, где он описал 74 новых таксона преимущественно из пустынь Средней Азии, Ближнего Востока и Северной Африки [12].

Следует также отметить 10 фаунистических работ «кабинетного» энтомолога Ф. Бауди (F. Baudi), составленных по коллекциям итальянских и крымского музеев в период с 1874 по 1877, в которых приведено распространение, частично синонимия и переписание многих тенебрионид Южной Европы и Ближнего Востока.

Среди работ Э. Райтера особо необходимо выделить его 16 объемных определительных таблиц по палеарктическим тенебрионидам, опубликованных в период с 1893 по 1922 год, многие из которых до настоящего времени не потеряли актуальности. В этих таблицах обобщен колоссальный материал, собранный в том числе в кавказских и североафриканских экспедициях Г. Ледера, оплаченных Э. Райтером. В начале XX века вышла серия работ Э. Райтера по жукам-чернотелкам Ирана и Анатолии, собранных в экспедициях Б. Бодемейера (B. Bodemeyer), что существенно обогатило знания о чернотелках горных систем Эльбурс, Загрос, Тавр, Понт, вулканов внутренней Анатолии. Особенно много видов было описано среди Pedinini, Helopini и Tentyriini (преимущественно

но *Calyptopsis*). После экспедиций Г. Ледера и существенных дополнений к фауне жесткокрылых Кавказа, в конце XIX – начале XX века вышел ряд каталогов Европы и Кавказа с участием Э. Райтера и его коллег [13–15].

Не менее важны работы А. Шустера (A. Schuster) по Ливии, Ближнему Востоку и горной части Средней Азии, в которых он ревизовал роды *Caenoblaps*, *Pachychilina* и *Pachychilina* (Tentyriini), описал ряд видов Blaptini из родов *Dila* и *Blaps*, а также сделал исчерпывающую к тому времени ревизию рода *Laena* Палеарктики с описанием ряда видов из Ближнего Востока [16]. Он также внес существенный вклад в познание чернотелок Ирана (особенно Иранского Белуджистана), Ирака, Сирии, Египта, Палестины, Саудовской Аравии, Ливии, Марокко, Средней Азии, опубликовал несколько десятков таксономических работ с 1914 по 1940 год.

В Западной Европе и Северной Африке наиболее активно работал известный испанский энтомолог М. Эскалера (M. Escalera), внесший неоценимый вклад в изучение фауны Tenebrionidae Марокко и Иберийского полуострова. Он опубликовал более трех десятков работ по марокканским чернотелкам (в том числе по *Akis*, *Pachychila*, *Crypticus*, *Heliotaurus*, *Sepidium*) и ревизовал в многочисленных работах очень разнообразную и богатую видами в этом регионе трибу Asidini.

Итальянские колонии в Африке (в основном Ливию и Египет) в первой половине XX века исследовал Е. Гриделли (E. Gridelli), описавший более 40 видов (преимущественно подсемейства Pimeliinae) из Северной Африки. Позже Е. Гриделли обработал обширный материал, собранный в Афганистане, выпустив каталог чернотелок этой страны, включавший более 25 новых видов [17]. До настоящего времени настольным пособием для европейских колеоптерологов служит известный каталог жуков Италии, в котором список тенебрионид составлял Е. Гриделли [18].

Несколько сотен коротких описательных работ по тенебрионидным жукам Западной Палеарктики выпустил М. Пик (M. Pic). Северную Африку в первой половине XX века также исследовал П. Пейеримнов (P. Peyerimhoff), опубликовавший с 1907 по 1949 год несколько десятков заметок «Nouveaux coléoptères du Nord-Africain» с описанием многих видов чернотелок из подсемейств Pimeliinae, Alleculinae, Lagriinae и др.

Отечественные исследования Tenebrionidae конца XIX – первой половины XX века связаны с именами А.П. Семенова-Тян-



Шанского, Н.Н. Богданова-Катькова, Г.Г. Якобсона, А.Н. Рейхардта и А.В. Богачева. Отдельного обсуждения требуют работы А.П. Семёнова-Тян-Шанского. В экспедициях русских путешественников (в том числе и его отца П.П. Семёнова-Тян-Шанского) велся интенсивный сбор энтомологического материала, в конце 80-х годов XIX столетия попавший на обработку к А.П. Семёнову, который описал из этого региона и из Ирана более 120 видов чернотелок из 16 родов, включая и многие эндемичные псаммофильные роды, среди которых высокоспециализированные псаммофильные группы *Ammozoom*, *Argyrophana*, *Earophanta*, *Habrobates*, *Colphosphena*, *Leptosphena*, *Halamtobia*, *Microblemma*, *Petria*, *Przewalskia*, *Reitterella*, *Remipedella*, *Weisea* [19, 20 и многие другие]. Столь серьезное дополнение к фауне чернотелок, многих других жуков (всего им описано более 1000 видов и 120 родов жуков), а также анализ ареалов жесткокрылых на основе крупнейших каталогов того времени В. Юнка (W. Junk, 1910–1934) и А. Винклера (A. Winkler, 1924–1932) позволили пересмотреть взгляды на географические связи жесткокрылых Палеарктики и обосновать новое зоогеографическое деление этой части суши [21], выделив Среднюю Азию в отдельную подобласть как один из центров происхождения и разнообразия. Эта работа намного опередила зоогеографические постулаты того времени, основанные преимущественно на распространении позвоночных.

Н.Н. Богданов-Катьков, на заре своей карьеры (в 1914–1915 годах) занимавшийся таксономией трибы *Tentyriini*, составил полный каталог видов этой трибы из коллекции В. Мочульского [22], а также описал ряд видов из восточной части Средней Азии и Восточного Предкавказья. Все его кавказские таксоны были сведены в синонимы.

О деятельности и трагической судьбе Г.Г. Якобсона написал О.Л. Крыжановский [23]. Колоссальный и прекрасно иллюстрированный труд Г.Г. Якобсона «Жуки России и Западной Европы» [24] до сих пор используется отечественными колеоптерологами для биогеографических исследований.

Исключительно важную таксономическую ревизию опатроидных чернотелок Палеарктики сделал А.Н. Рейхардт, в которой он представил переописания и описания 46 родов и 298 видов [25]. В этой же работе была дана зоогеографическая характеристика *Opatrini* различных регионов Палеарктики, где А.Н. Рейхардт кратко, но очень емко описал особенности и степень эндемизма для

4 областей (в понимании А.П. Семёнова-Тян-Шанского) Палеарктики. Существенную помощь в работе над монографией ему оказал упомянутый выше венский энтомолог А. Шустер.

Пожалуй, самый значительный вклад в пополнение сведений о кавказских и иранских *Tenebrionidae* в первой половине XX века внес А.В. Богачёв, который с 1934 по 1950 год опубликовал 18 работ по фауне и систематике тенебрионид этих регионов. Кроме таксономических работ этого автора, указанных в палеарктическом каталоге [4], необходимо отметить значительный вклад в познание фауны чернотелок Закавказья, фауногенеза Кавказского перешейка [26–29], в том числе и на основе анализа плейстоценовых отложений [30, 31]. В этих работах была показана глубокая связь между тенебрионидофаунами Армении, Южного Азербайджана и Ирана. Наиболее выдающаяся работа А.В. Богачёва в соавторстве с А.П. Семёновым-Тян-Шанским – обзор рода *Blaps* Средней Азии [32], в которой было описано два десятка видов и дана обширная синонимия на основе изучения типового материала.

В это же время (с 1937 года) начинает работать знаменитый венгерский энтомолог З. Касаб (Z. Kaszab), внесший колоссальный вклад в изучение чернотелок и нарывников мировой фауны. До 1950 года он выпускает более 50 работ по тенебрионидным семействам, в том числе по фауне тенебрионид Венгрии. За 13 лет З. Касаб опубликовал таксономические обзоры по многим родам среднеазиатской трибы *Platyscelidini*, в том числе и капитальную ревизию этой группы [33], *Cnemeplatiini*, *Pedinini*. Интересна также его серия фаунистических работ по Турции [34, 35].

Выдающийся французский энтомолог М. Антуан (M. Antoine) с 1925 по 1962 год опубликовал 69 заметок «Notes d'entomologie marocaine» по фауне *Tenebrionidae* Марокко, которые и до сегодняшнего дня являются одними из немногих относительно полных фаунистических сводок по чернотелкам Марокко. Крайний интерес для фауногенеза чернотелок Тетийской области представляют его работы по роду *Sabularius* Escalera, 1914 [36, 37], виды которого являются высокоспециализированными супралиторальными реликтами западной части палеогенового Тетиса.

Знаменательным событием первой половины XX века стал выход каталогов чернотелок мира Г. Гебина [38–45], являющихся настольными книгами тенебрионидологов по сей день.



*Третий этап (вторая половина XX века)*

Вторая половина XX века ознаменовалась принятием синтетической теории эволюции в качестве основы фундаментальных биологических дисциплин, развитием популяционной генетики, окончательным отказом от типологической концепции вида, и, следовательно, пересмотром ранее сделанных таксономических ревизий. Кроме того, в обязательную процедуру работы систематиков вошло широкое применение генитального аппарата насекомых в качестве значимого таксономического признака. Этот период сопровождался масштабными советскими и восточноевропейскими экспедициями в Среднюю Азию, Монголию, на Ближний Восток, а также французскими и испанскими экспедициями в североафриканские колонии. Результаты этих полевых работ публиковались в многочисленных таксономических ревизиях и капитальных трудах. В то же время продолжалось активное заполнение пробелов палеонтологической летописи и масштабные геоботанические и палеоботанические исследования, связанные с именем советского ботаника А.Н. Криштофовича. Все перечисленные обстоятельства способствовали выходу первых серьезных работ по фауногенезу тенебрионид Западного Средиземноморья (P. Leo), Средней Азии и Кавказа (О.Л. Крыжановский, Г.М. Абдурахманов и др.), биогеографии ископаемых насекомых (В.В. Жерихин). Жуки-чернотелки в этих работах занимали центральное место. Этот замечательный период связан с именами крупнейших тенебрионидологов в истории энтомологии: Золтана Касаба (Z. Kaszab), Франциско Эспаньола (F. Espariol), Глеба Сергеевича Медведева, Алексея Владимировича Богачёва, Николая Георгиевича Скопина.

З. Касаб, занимавшийся преимущественно чернотелками и нарывниками в объеме мировой фауны, описал 98 родов Tenebrionidae со всех континентов земного шара, в том числе более 250 видов и подвидов из Западной Палеарктики. С полным списком публикаций З. Касаба и описанных им таксонов читатели могут ознакомиться в отдельной работе [46]. Здесь мы приведем лишь важнейшие ревизии по чернотелкам территории Тетийской области. Помимо указанных выше ревизий необходимо отметить капитальные таксономические обзоры по родам *Leptodes* [47], *Microdera* [48], *Philhammus* [49], *Arthrodis* [50]. Обширная серия статей по тенебрионидофауне Афганистана [51–56], являющаяся наиболее полной сводкой по чернотелкам этой страны, перевернула представления о центрах происхождения и разнообразия многих таксонов. Такую же роль

сыграли знаменитые венгерско-монгольские, советско-венгерские и советско-монгольские экспедиции, по результатам которых вышли десятки ревизий с описанием сотен видов чернотелок, особенно из трибы Tentyriini, некоторые роды которой (*Anatolica*, *Microdera*, *Scythis* и др.) имеют центр разнообразия в Монголии. Третья серия работ этого выдающегося ученого раскрыла богатейшую фауну чернотелок Арабского полуострова [57–59]. Замечательной статьей З. Касаба является подробный фаунистический каталог чернотелок Албании с географическими связями Tenebrionidae стран Восточного Средиземноморья [60].

Западное Средиземноморье активно исследовалось с 1937 по 1983 год известным каталанским энтомологом Ф. Эспаньолом (F. Espariol), существенно дополнившим таксономические и фаунистические данные по тенебрионидам запада Северной Африки и Испании, а также островных фаун (Балеарские, Канарские и Азорские острова). Среди его многочисленных работ необходимо выделить несколько ревизий по трибам CRYPTICINI, Helopini [61–63], Dendarini (*Dendarus*, *Phylan*, *Heliopates*, *Colpotus*, *Micrositus*) [64–66], Opatrini, роду *Blaps* Испании. Достаточно сказать, что Ф. Эспаньол описал 130 видов чернотелок, из которых не более 10 были впоследствии синонимизированы. Результаты его работ показали значительно более высокий уровень видовой эндемизма жуков-чернотелок на Иберийском полуострове.

Объемные фаунистические труды с подробным зоогеографическим анализом были опубликованы по чернотелкам Ирана [67] и Греции [68]. Кюнелът впервые рассмотрел географические связи тенебрионидофаун Ирана, Ирака, Кавказа, Туркменистана, Афганистана, Пакистана и Европы и выявил высокий видовой эндемизм среди иранских чернотелок, особенно в фауне Центрального Ирана и Туркмено-Хорассанских гор. Небольшую обзорную фаунистическую работу по пустынным чернотелкам Ближнего Востока сделал В. Шаваллер [69]. Наконец, большой фаунистический обзор семейства Tenebrionidae с описанием нескольких новых видов был опубликован в конце XX века [70].

Фауну чернотелок Средней Азии можно считать наиболее изученной, так как она была ревизована по результатам советских экспедиций середины XX века. Огромный вклад в познание чернотелок этого обширного региона внес А.В. Богачёв. Несмотря на то, что из 146 видов, описанных им из Средней Азии, Ирана и Закавказья, четверть была сведена в





синонимы, он значительно продвинулся в исследовании фауны трибы *Blaptini*, видов триб *Pimeliini*, *Tentyriini*. Только в одной трибе *Blaptini* им с соавторами было описано 7 видов *Prosodes* (4 валидных вида к настоящему времени), 31 вид *Blaps* (29 валидных видов), по одному виду *Dila* и *Dilablaps*. Примечательными являются 2 эндемичных рода *Pimeliini*, описанных из песчаных ландшафтов Таджикистана, *Allotadzhikistania* [71] и *Tadzhikistania* [72], а также тетийский реликтовый род *Apsheronellus*, описанный им с Апшеронского полуострова и впоследствии дополненный 2 видами из Узбекистана и Катара. На основе богатого материала А.В. Богачёв рассмотрел известные к тому моменту роды чернотелок Средней Азии и высказал важные предположения об их центрах разнообразия и происхождения. Ряд его суждений оказался ошибочным или был существенно откорректирован дальнейшими исследованиями, но в целом его работы поддерживали мнение А.П. Семенова-Тян-Шанского и О.Л. Крыжановского о Средней Азии как об одном из центров происхождения крупнейших палеарктических родов *Tenebrionidae* [73].

Очень качественные и подробные ревизии западнопалеарктических (особенно среднеазиатских) чернотелок были выполнены известным русским тенебрионидологом Н.Г. Скопиным с 1951 по 1979 год. Он полностью пересмотрел родовой состав многих среднеазиатских *Pimeliini*, ревизовал сложный и запутанный древнететийский галофильный род *Centorus*, роды *Scythis*, *Stalagmoptera*, *Pterocomma*, *Diesia*, *Platyasia*, *Trigonoscelis*, *Sternoplax*, *Melanesthes*, *Tagona*, внес большой вклад в изучение среднеазиатских видов *Tentyria*, *Anatolica* и *Microdera*. Неоценим вклад Н.Г. Скопина в исследование личиночных стадий среднеазиатских чернотелок, особенно *Pimeliini*, *Blaptini*, *Akidini* и *Adesmiini*. Им было описано 32 надвидовых таксона, многие из которых были впоследствии синонимизированы. Многолетние исследования тенебрионидофауны Казахстана позволили сделать ему так и не опубликованный обзор *Tenebrionidae* этой обширной территории. Ряд фаунистических обзоров по казахстанским чернотелкам очень важен для понимания истории формирования тенебрионидофауны Средней Азии [74–76].

Целая эпоха в советской и российской энтомологии связана с именем Г.С. Медведева, полный список научных трудов которого приведен В.А. Рихтер и Б.А. Коротяевым [77]. Более 190 научных трудов, посвященных *Tenebrionoidea* различных регионов мира, ставят его в один ряд с самыми выдающимися энтомолога-

ми в истории XX–XXI веков. Его работы, посвященные морфоэкологическим адаптациям пустынных чернотелок, позволили по-новому взглянуть на глубину морфологической специализации тенебрионид, особенно псаммофильных видов [78–81]. Г.С. Медведев описал около 300 новых видов и более 10 новых родов *Tenebrionidae*, из которых только единичные виды были синонимизированы. Сложно назвать палеарктическую группу жуков-чернотелок, по которой бы Г.С. Медведев не сделал своих блестящих по исполнению таксономических работ. Он ревизовал род *Leptodes*, описав в общей сложности 22 из 48 известных видов этих пещерных чернотелок, в 1965 году выпустил классическую монографию по дендароидной ветви опатроидных чернотелок Палеарктики, тем самым закончив упомянутую выше работу А.Н. Рейхардта, сделал ревизию рода *Dichillus* фауны СССР, родов трибы *Stenosini* и *Blaptini* в объеме мировой фауны, ревизию трибы *Helopini* Средней Азии и Казахстана, родов *Alcinoeta*, *Penthicinus*, *Lasiostola*, *Nalassus* Средней Азии и многих других надродовых таксонов, ревизию чернотелок Монголии, определитель чернотелок европейской части СССР, Туркменистана [82], Дальнего Востока и Сибири, каталог и определитель родов *Tenebrionidae* Кавказа [83], обзор тенебрионид Болгарии [84]. Г.С. Медведев впервые после Э. Райтера ревизовал *Prosodes* (описав десятки видов от Турции до Индии) в серии работ с 1995 по 1999 год, так и не успев выпустить монографию по этому громадному роду чернотелок. Капитальный труд с более чем 1200 иллюстрациями был опубликован им по трибе *Blaptini* [85]. Большой интерес для фауногенетических реконструкций представляет значимая работа по связям псаммофильной фауны тенебрионид песчаных пустынь Средней Азии, Ирана и Афганистана [86].

С одной из сложнейших и разнообразнейших в горных системах Средней Азии и Тибета трибой *Platyscelidini* разобрался наш российский коллега Л.В. Егоров, описав более 40 видов из этой трибы и установив ряд синонимов [87–93].

Наконец, нельзя не отметить колоссальный по объему и качеству труд М.Л. Пенрит (M.L. Penrith), которая в 10 частях сделала ревизию рода *Zophosis* (311 видов) и близких родов [94].

Таким образом, к концу XX века вышли фаунистические обзоры, охватывающие почти все регионы Тетийской области, и таксономические ревизии почти по всем группам тенебрионид.



Обширный материал, накопленный в течение XX века, и изученность многих территорий и групп Tenebrionidae и других жесткокрылых стали предпосылками для фауногенетических реконструкций различных регионов с использованием представителей семейства Tenebrionidae в качестве основы для анализа географических связей. Наиболее известные труды второй половины XX века касаются генезиса тенебрионидофауны Средней Азии [7, 95], Кавказа [83, 96–100], Западного [101] и Восточного [102] Средиземноморья. Значительным прогрессом в упомянутых отечественных работах является использование палеоботанических, ботанико-географических и зоогеографических данных для фауногенеза, в то время как итальянские авторы руководствовались в своих рассуждениях только ареалогическим анализом. О.Л. Крыжановский, как и А.П. Семёнов-Тян-Шанский, на основе очень большого материала, хранящегося в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), обосновал самобытность и древность Средней Азии как одного из центров происхождения видов, при этом наибольшая роль в формообразовании псаммофильной тенебрионидофауны отводилась востоку Средней Азии и Афганистану. Г.М. Абдурахманов выявил общность эндемичной фауны Tenebrionidae востока Большого Кавказа и Ирана, а также проанализировал обширные географические и исторические связи между чернотелками Кавказского перешейка и остальных регионов Западной Палеарктики. Упомянутые выше П. Пизано и П. Лео анализировали связи Helopini Северной Африки, Иберии, Сардинии и Корсики а С. Фатторини Восточного Средиземноморья.

#### Четвертый этап (XXI век)

Современный этап исследований отличается широким применением новых методов исследований в таксономии, биогеографии и филогенетике, в том числе молекулярно-генетическими данными применительно к филогении. Поскольку ревизии многих родов к настоящему времени уже выполнены, количество таксономических ревизионных работ исследуемого региона значительно снизилось. Интересы тенебрионидологов сместились в Африку и Восточную Азию. Продолжают описываться новые таксоны с Иберийского полуострова (из триб Helopini, Stenosini, Pimeliini, Pedinini, Vlaprtini), по фауне которой активно работает Х. Феррер (J. Ferrer). Самые существенные его дополнения были сделаны в трибе Pedinini, в том числе описан эндемичный иберийский род *Phylanmania* Ferrer, 2013 [103–

106]. С Арабского полуострова также описан новый род *Orarabion* из этой же трибы [107]. Обзор рода *Colpotus* (триба Pedinini) Малой Азии был сделан в 2002 году немецкими коллегами Р. Гриммом и В. Шаваллером. Серия работ по трибе Pedinini фактически завершила сделанную Г.С. Медведевым ревизию этой группы восточной части Тетийской области. Обширные добавления к *Pimelia* Иберийского полуострова и Марокко Х. Феррер компенсировал столь же обширной новой синонимией [108].

Среди других исследователей чернотелок Западной Палеарктики можно назвать М. Лиллига (M. Lillig), занимающегося Ближним Востоком и Африкой, преимущественно трибами подсемейства Pimeliina: Erodini, Pimeliini, Tentyriini и Adesmiini [109–112]. Братья Фабьен и Лоран Солдати (Fabien Soldati, Laurent Soldati) специализируются на трибе Asidiini и ревизовали некоторые группы рода *Alphasida*.

Полной ревизии подверглась триба Helopini, в результате чего сместились центры многообразия многих родов, а реликтовые леса и альпийский пояс Анатолии (в которой ранее отсутствовали эндемичные роды чернотелок) и горы Кавказа и Средней Азии оказались мощными центрами родового и видового разнообразия этой группы. Из наиболее важных работ следует назвать ревизию супралиторального средиземноморского рода *Xanthomus* [113], ревизии родов *Nalassus*, *Cylindrinotus*, *Odocnemis* [114–116]; Nabozhenko, Keskin (в печати), *Hedyphanes* Кавказа и Ближнего Востока [3, 117, 118], а также описания новых родов: *Eustenomacidius* из Средней Азии, Ирана и Закавказья и *Xanthohelops* из Туркменистана [115], ирано-анатолийского рода *Armenohelops* [119], *Idahelops*, *Microdocnemis*, *Pseudoprobaticus*, *Taurohelops* и *Turkonalassus* Keskin, Nabozhenko et Alpagut Keskin (в печати) из Анатолии [114, 120–122], *Stygohelops* из Греции [123].

Как и в первой половине XIX века, возобновляются ревизии тенебрионид отдельных регионов. Вышел ряд таксономических работ с новой синонимией, описанием таксонов, иконографией или определительными таблицами: по Иберийскому полуострову [124], Италии [125], Франции [126], Мальте [127], Синайскому полуострову [128], ОАЭ [129], Катару [130], Кавказу [3]. Два обширных фаунистических обзора опубликованы по чернотелкам Турции [131, 132].

Современный период характеризуется выходом крупнейшего каталога Tenebrionidae



Палеарктики [4], который в большой мере подтолкнул систематиков к упорядочиванию системы семейства, пересмотру запутанных групп и таксономическим ревизиям. Существенный вклад в познание очень богатой таксономии в Северной Африке подтрибы *Melambiina* трибы *Pedinini* внес М. Каминский [133], выпустив мировой каталог по этой группе. Очень кропотливую работу проделали Д. Иван (D. Iwan) с соавторами по составлению мирового каталога одного из самых самых крупных родов чернотелок *Gonocephalum* [134, 135].

Колоссальные накопленные данные по жукам-чернотелкам позволили проанализировать этапы фауногенеза чернотелок восточной части Тетийской области (особенно Кавказа), выявить вероятные пути формирования тенебрионидофауны Прикаспия (в том числе и островных фаун), географические связи псаммофильных чернотелок понто-каспийского региона, обосновать применение морфоэкологических адаптаций *Tenebrionidae* и некоторых псаммофильных жуков из других семейств для палеорекоконструкций биот [5, 136–140].

В последние годы заметный прогресс намечился в изучении ископаемых тенебрионид

[116, 141–145], которое дает весомое основание для фауногенетических реконструкций, а также приоткрывает завесу над ландшафтами и связанными с ними энтомофаунами, существовавшими в различные эпохи. Описаны древнейшие представители триб *Helopini*, *Steniopodini*, *Opatrini*, *Alleculini* из Балтийского янтаря и янтаря Уазы, нижнемеловых отложений Восточного Китая, палеоцена французского Мена. Стоит отметить, что многие старые работы по палеоэнтомологии требуют ревизии материалов и описанных таксонов, поэтому векторы будущих исследований, помимо указанных, должны быть сосредоточены на этом направлении.

Подводя итоги, можно с уверенностью сказать, что хорошая изученность чернотелок к настоящему времени позволяет провести объективное сравнение и анализ географических связей фаун обширных регионов Западной Палеарктики. Будущие работы по таксономии тенебрионид в пределах Тетийской области, которые, без сомнения, будут содержать новые синонимы и таксоны, уже не смогут серьезно повлиять на результаты фауногенетического анализа и дендрограммы сходства фаун.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### РОДОВОЙ АНАЛИЗ

Состав родов *Tenebrionidae* и уровень родового и видового эндемизма в разных частях Тетийской области позволяют выделить (как и в общих чертах О.Л. Крыжановскому [7]) два крупнейших комплекса таксономического разнообразия чернотелок Тетийской области: восточно-тетийский (Средняя и Малая Азия, Ближний Восток, Иран, Закавказье, Афганистан) и западно-тетийский (Северная Африка и Южная Европа). Границы этого деления не могут быть четкими и связаны транзитными переходными зонами (например юг европейской части России, Эгейский регион Анатолии, Синайский полуостров, Большой Кавказ), через которые осуществлялся (и осуществляется) обмен фаунами.

В Тетийской области распространены 403 рода чернотелок, включая лесные группы тропического происхождения, транспалеарктические и космополитные виды, что составляет 63% от всех известных палеарктических родов (640 родов) тенебрионид. Три четверти из них (304 рода, или 75%), объединяющих 5674 вида, составляют преимущественно ксерофильные роды, не встречающиеся за пределами области или представленные лишь очень небольшим количеством видов из пограничных с ней реги-

онов (Монголия и пустыни Сынцзяна, граница Эфиопской области и Сахары, Кашмир и т. д.). Такое родовое своеобразие свидетельствует о древности формирования фауны этого обширного региона. Доказательства общего исторического развития тенебрионидофауны можно найти, если подсчитать количество общих (тетийских) родов, широко распространенных в Тетийской области или немного выходящих за ее границы, но имеющих очень высокое видовое и подродовое разнообразие (вероятно, и центр происхождения) в пределах именно этого региона. Таких родов насчитывается 24, что составляет всего 6% от всех родов *Tenebrionidae*, представленных в этом регионе: *Centorus*, *Adesmia*, *Pimelia*, *Trachyderma*, *Dichillus*, *Eutagenia*, *Microtelus*, *Stenosis*, *Cyphostethe*, *Tentyria*, *Blaps*, *Ectromopsis*, *Adelphinus*, *Catomus*, *Melanimon*, *Dilamus*, *Opatroides*, *Sclerum*, *Leichenium*, *Crypticus*, *Phtora*, *Mycetocharina*, *Omphlus*, *Cteniopus*.

Если исключить роды, центры разнообразия которых находятся за пределами Тетийской области, включая тропические и космополитные группы, то доля широкотетийских родов увеличится до 8%. Это небольшой процент, однако в состав этих родов входят крупнейшие



группы чернотелок в Палеарктике и мире: *Pimelia* (более 310 видов и подвидов), *Blaps* (более 250 видов и подвидов), *Omophlus* (215 видов), *Stenosis* (126 видов и подвидов), *Adesmia* (более 120 видов и подвидов в Палеарктике), *Tentyria* (немногим более 120 видов), *Dichillus* (более 80 видов), *Catomus* (более 70 видов), *Crypticus* (70 видов), *Centorus* (42 вида и подвида, не считая нескольких монгольских и западнокитайских), *Trachyderma* (29 видов). Оставшиеся роды имеют либо разорванные ареалы реликтового типа в восточной и западной частях Тетийской области (напри-

мер *Adelphinus*, *Sphenaria*, *Leptonychus*), либо их виды весьма спорадично распространены (например *Ectromopsis*, *Phthora*, *Leichenum*) и обитают в биотопах, свидетельствующими об их связях (или их предков) с морской супралиторалью. Некоторые отмеченные ширококонтинентские группы сформировались, вероятно, в разных частях области, о чем могут косвенно свидетельствовать центры разнообразия, в том числе и инфрародового. Так, род *Pimelia* имеет наибольшее разнообразие в Западном Средиземноморье, особенно в Северной Африке (рис. 1).

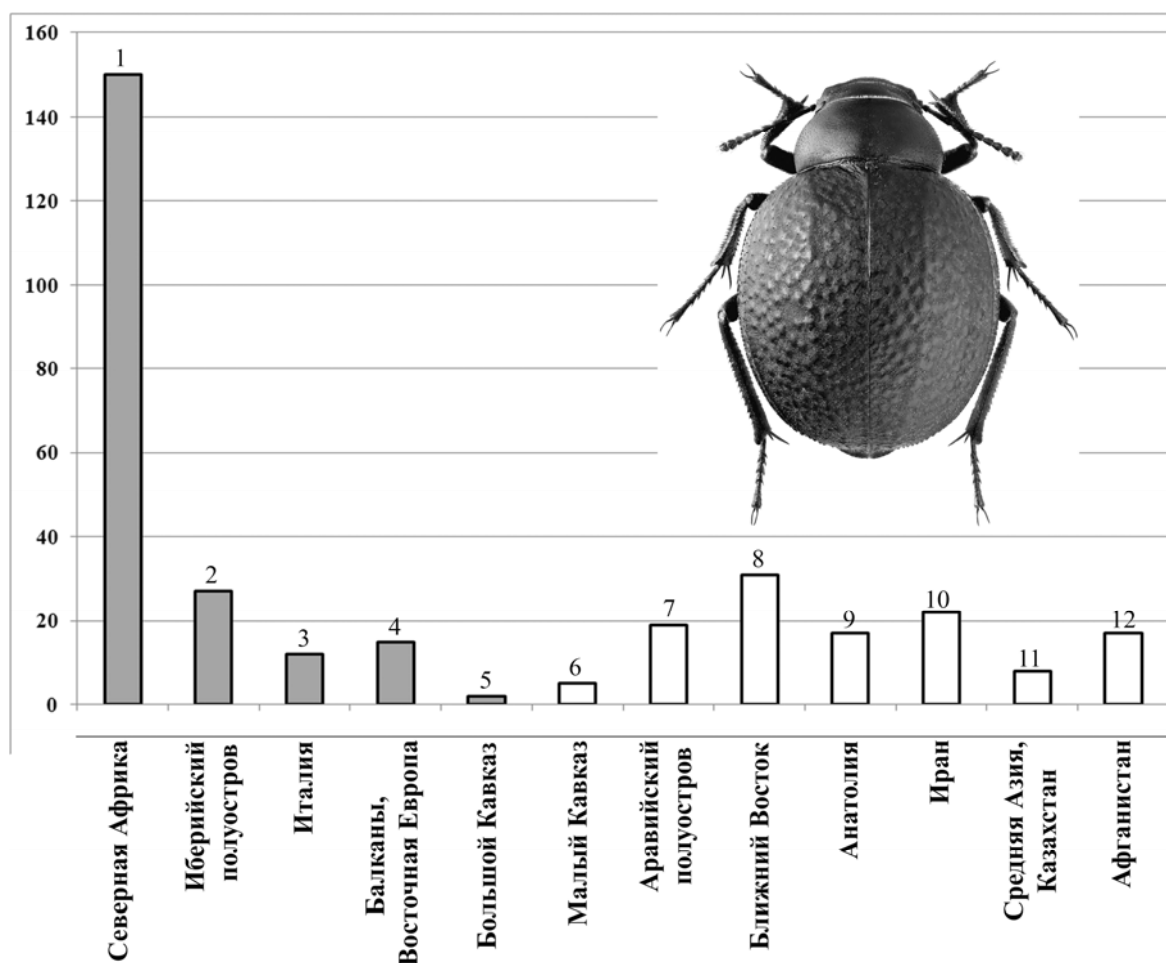


Рис. 1. Видовое разнообразие рода *Pimelia* в Тетийской области.

Серый фон – восточно-тетийский комплекс, белый фон – западно-тетийский комплекс.

Fig. 1. Species diversity of the genus *Pimelia* in the Tethys region.

Grey background: the eastern Tethys complex; white: the western Tethys complex. 1 – North Africa, 2 – Iberia, 3 – Italia, 4 – Balkan Region and Eastern Europe, 5 – the Big Caucasus, 6 – the Lesser Caucasus, 7 – the Arabian Peninsula, 8 – the Middle East (without Arabian Peninsula and Anatolia), 9 – Anatolia, 10 – Iran, 11 – the Middle Asia and Kazakhstan, 12 – Afghanistan.

Наибольшее число видов *Blaps* сосредоточено в Средней Азии (70), тем не менее в Западном Средиземноморье также расположен мощный центр видового разнообразия рода (59 видов). Однако все западносредиземноморские виды относятся к одной группе (*Lithoblaps*), а пред-

ковый вид происходит из Ближнего Востока [7, 146] (рис. 2). Еще один вариант демонстрирует род *Omophlus*, центр многообразия которого тяготеет к Анатолии и смежным территориям Малого Кавказа и Ближнего Востока (особенно Леванта и Антилеванта) (рис. 3). Распро-





странение ряда широковетийских родов обусловлено их древними связями с берегами Тетиса и Паратетиса. Так, виды рода *Centorus* характерны исключительно для солончаков или засоленных морских песков и имеют фрагментарное распространение по берегам рек и соленых внутриконтинентальных или эпиконтинентальных водоемов. Виды рода *Leichenum* при-

урочены к прибрежным пескам морей и внутриконтинентальных водоемов, что также свидетельствует об их древних связях с супралиторалью. Исключительно на песках внутриконтинентальных водоемов, оконтуривающих Средиземное море и эпиконтинентальный палеоокеан Восточный Паратетис, обитают виды реликтового супралиторального рода *Ectromopsis* [147].

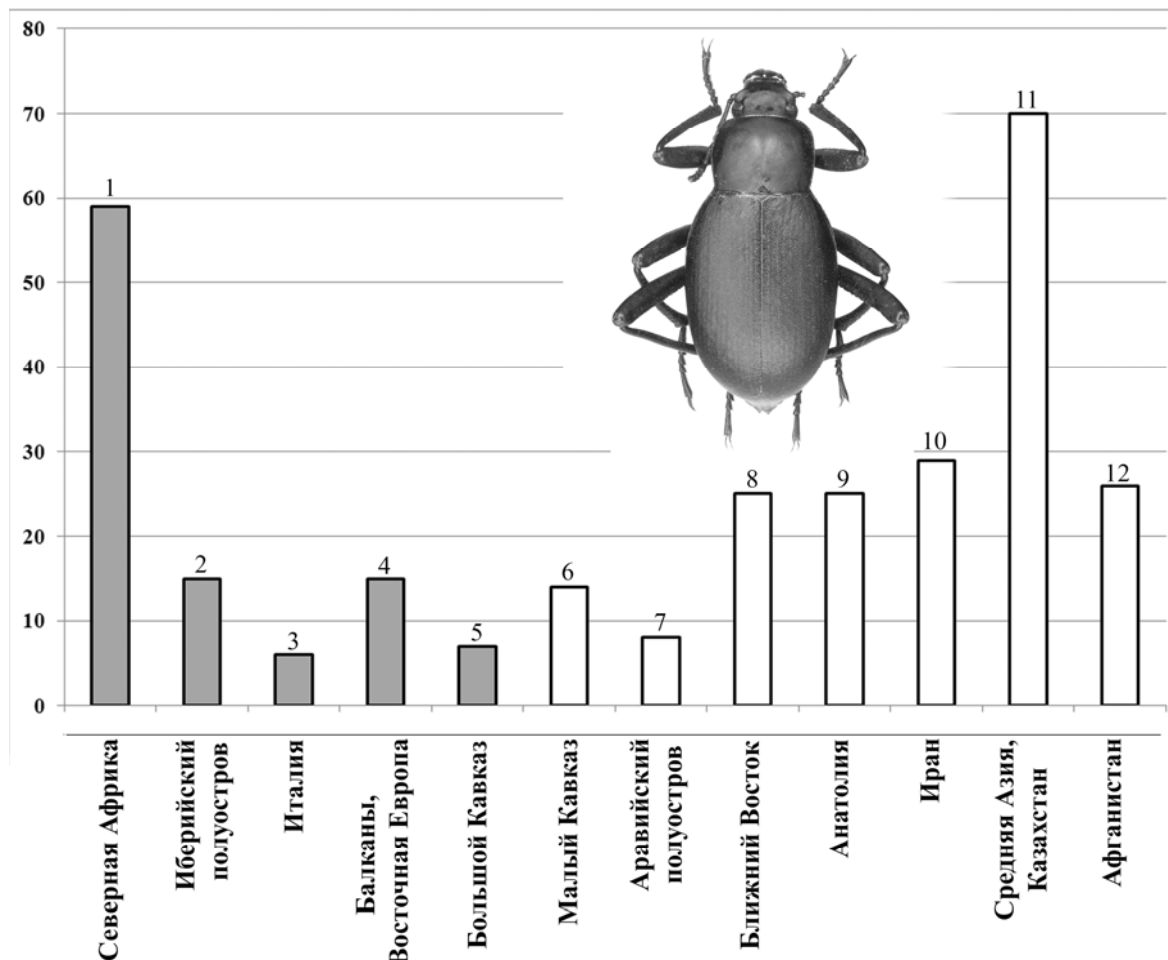


Рис. 2. Видовое разнообразие рода *Blaps* в Тетийской области. Обозначения как на рис. 1.  
Fig. 2. Species diversity of the genus *Blaps* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

При сравнительной характеристике тенебрионидафауны исследуемой территории необходимо также учитывать роды, распространенные и в западной, и в восточной частях Тетийской области (например от Ирана до востока Северной Африки), но не имеющих широкого распространения по всему региону. Хорошим примером служат роды *Micipsa*, *Oxycara*, *Eurycaulus*, *Mesostena*, представители которых наиболее разнообразны на Аравийском полуострове и Ближнем Востоке (Иран, Сирия, Израиль, Иордания, Синайский полуостров), отсутствуют в Европе, но встречаются в Северной Африке. Другой тип распространения демонстрируют *Pedinus*, *Gnaptor*, *Dendarus*, которые

распространены по северной дуге от запада Северной Африки до Ирана, но отсутствуют на Аравийском полуострове и Ближнем Востоке. Таких родов насчитывается 185 (61% от всех тетийских родов) (рис. 4). Наибольшую долю среди них составляют сахаро-аравийские пустынные группы, которые могут на востоке достигать пакистанского Белуджистана. Меньшую долю составляют дендрофильные чернотелки, представители которых известны из Палеоцена (например триба *Helorini*) [143].

В тетийской области широкое распространение и дифференциацию получили некоторые центральноазиатские роды, имеющие колоссальное разнообразие в пустынных райо-



нах Монголии и Китая (*Pterocoma*, *Platyope*, *Anatolica*, *Scythis*, *Epirichia* и др.). Эти роды нельзя считать тетийскими, хотя они и представлены рядом видов в Восточном Казахстане. Такие же группы есть и среди африканских чернотелок. Так, большой род *Zophosis* и триба *Zophosini* в целом имеют высочайшее видовое, подродовое и родовое разнообразие в Афротропической (Эфиопской) области. В Тетийскую область проник только один род *Zophosis*, где он представлен 49 видами (всего лишь 16% от всех 311 известных видов), 10 из которых распространены южнее Сахары. Наибольшего видового и инфрародового разнообразия (84% видов) род достигает в Афротропике, особенно в пустыне Калахари [94], поэтому не может считаться тетийским по происхождению. Три близких опатроидных рода *Scleropatrum*, *Scleropatroides* и *Polycoelogastridion* широко распространены от экваториальной Африки до Юго-Восточной Азии, а второй род с одним эндемичным видом недавно найден даже в Австралии [148]. Следовательно, эти роды имеют более древнее происхождение, чем

тетийские, хотя приуроченность первых двух родов к солончакам может свидетельствовать о связях их предковых форм с побережьями морских палеобассейнов. Ниже приведена таблица, суммирующая данные (родовой состав, количество видов, родовой эндемизм, распространение в различных географических регионах Тетийской области) (табл. 1). Перечисленные выше афротропические и центральноазиатские роды, которые мы не считаем тетийскими, не включены в данную таблицу. По этой же причине мы не включили в нее широко распространенные в Евразии, в том числе в Ориентальной и даже Австралийской областях, роды *Gonocephalum* и *Laena*, центры многообразия которых расположены в Восточной Азии. Род *Nalassus*, ранее считавшийся средиземноморским, является голарктическим и имеет реликтовые дизъюнкции в ареале, а центры его многообразия изолированы друг от друга: Европа, Иран и Кавказ, Восточный Казахстан, Восточная Азия (Япония, Корея, Восточный Китай) и Северная Америка [140, 149].

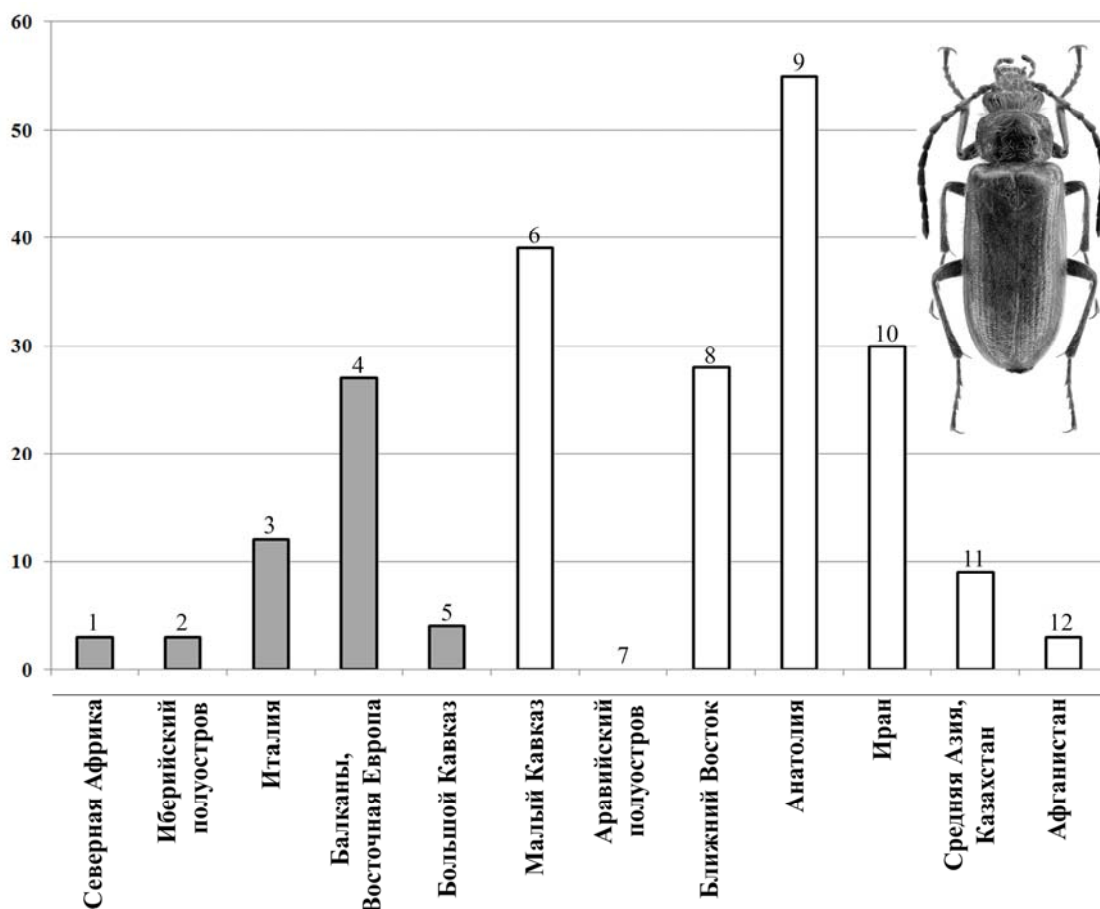


Рис. 3. Видовое разнообразие рода *Omophlus* в Тетийской области. Обозначения как на рис. 1.  
 Fig. 3. Species diversity of the genus *Omophlus* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

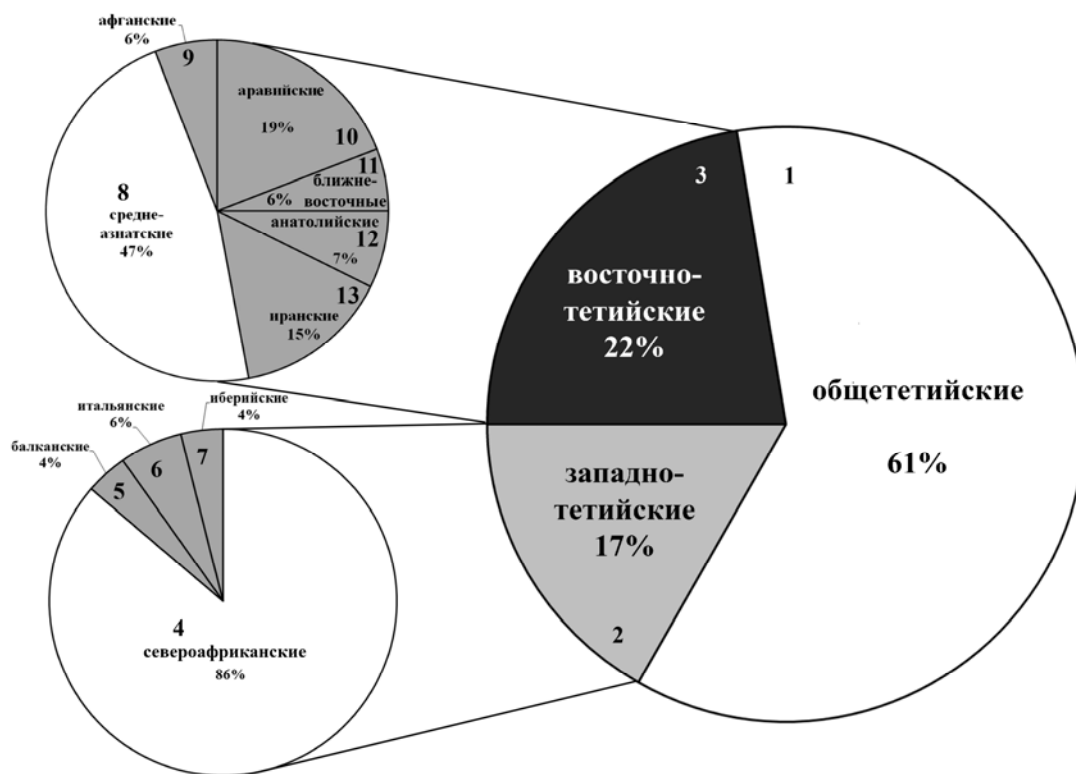


Рис. 4. Соотношение родов чернотелок в Тетийской области  
Fig. 4. Ratio of tenebrionid genera in the Tethys region. 1 – common Tethys genera, 2 – western Tethys, 3 – eastern Tethys, 4 – North African, 5 – Balkan, 6 – Italian, 7 – Iberian, 8 – Middle Asian, 9 – Afghanian, 10 – Arabian, 11 – Middle Eastern, 12 – Anatolian, 13 – Iranian.

Таблица 1

Состав, распространение тетийских родов Tenebrionidae в различных регионах Тетийской области

Table 1

Composition, distribution of the Tethys genera of Tenebrionidae in different subregions of the Tethys region

Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
subfam. Lagriini												
tribe Lagriini												
*Adynata	1											
*Chrysolagria	1	1										
tribe Belopini												
Centorus	12	2	4	5	5	2	1	5	3	4	16	6
subfam. Pimeliinae												
tribe Epiragini												
Colposphena											1	



Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
<i>Cyphostetha</i>	3					2	4	2		6	4	3
* <i>Eschatostena</i>											1	
* <i>Leptosphena</i>											1	
<i>Sphenaria</i>	1									2	9	
tribe Adesmiini												
<i>Adesmia</i>	31					2	27	24	5	23	9	19
tribe Akidiini												
<i>Akis</i>	23	17	3	3				5	4	3		
<i>Cyphogenia</i>				1	1	1		1	1	6	8	4
<i>Morica</i>	6	3										
<i>Sarothropus</i>											4	1
tribe Asidini												
<i>Alphasida</i>	129	119	5					1				
<i>Asida</i>	33	92	45	18	1							
tribe Ceratanisini												
<i>Ceratanisus</i>				7		3			7	1	1	
tribe Cnemeplatiini												
<i>Cnemeplatia</i>	3	3	1	1		1	1	1	1	1	2	2
tribe Elenophorini												
* <i>Leptoderis</i>	1	1	1	1								
tribe Erodiiini												
<i>Ammodoides</i>							4					
<i>Ammozoides</i>											1	2
* <i>Ammozoum</i>											1	1
<i>Amnodeis</i>								8	4	1		
<i>Apentanodes</i>				1			3	6		4		
<i>Arthrodeis</i>	17						2	2				
* <i>Arthrodibius</i>							1					
<i>Arthrodosis</i>						1				7	7	12
* <i>Arthrohyalosis</i>										1		
* <i>Bulbulus</i>							1					
<i>Capricephalius</i>							1			2		
<i>Diaphanidus</i>					1					4	6	
<i>Erodiontes</i>										3		
<i>Erodium</i>	76	11	5	5			12	20	2	3		1
* <i>Farsarthrosis</i>										1		
* <i>Foleya</i>	1											
* <i>Histeromimus</i>							1					
* <i>Hyalarthrodosis</i>										1		
* <i>Hyalero dius</i>										1		
* <i>Iranerodius</i>										4		
* <i>Leptonychoides</i>							1					
<i>Leptonychus</i>	7											1
* <i>Piestognathus</i>	1											





Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
<i>*Piestognathoides</i>						1						
tribe Kuhitangiini												
<i>*Kuhitangia</i>											1	
tribe Lachnogyini												
<i>*Klewaria</i>											1	
<i>*Lachnodactylus</i>											1	
<i>Lachnogyia</i>					1	1					1	1
tribe Leptodini												
<i>Leptodes</i>					3	2				9	32	6
<i>*Tapenopsis</i>									1			1
tribe Pimeliini												
<i>Afghanopachys</i>												4
<i>Allotadzhikistania</i>											2	
<i>*Argyradelpha</i>												1
<i>Argyrophana</i>											4	
<i>Astorthocnemis</i>							1	1				
<i>*Balachowskyia</i>	1											
<i>*Bogatshevia</i>									1			
<i>Diesia</i>									1	7	1	
<i>*Dietomorpha</i>									1			
<i>Earophanta</i>										7	2	
<i>*Euryostola</i>									1			
<i>Euthripta</i>	2											
<i>Gedeon</i>							1	4	1	3	1	1
<i>Habrobates</i>									1	2		
<i>Idiesa</i>										3	1	
<i>*Iranolasiostola</i>									1			
<i>*Iranopachyscelis</i>									2			
<i>Kawiria</i>									1			
<i>Lasiostola</i>					1					5	33	15
<i>Leucolaephus</i>	4											
<i>*Meladiesia</i>											1	
<i>Ocnera</i>								1	3	5	4	
<i>*Pachylodera</i>	1											
<i>*Pachyscelina</i>												1
<i>Pachyscelis</i>	1			3	1	2		5	6	5	3	4
<i>Pachyscelodes</i>	9											
<i>Paraplatyope</i>							5					
<i>Pelorocnemis</i>										1	3	1
<i>Phymatiotris</i>				5					2			
<i>Pimelia</i>	150	27	12	15	2	5	19	31	17	22	8	17
<i>*Pimeliocnena</i>											1	
<i>Pimelipachys</i>											3	
<i>Pisterotarsa</i>											5	2



Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
<i>Platyesia</i>					1					1	5	1
<i>Podhomala</i>											6	
<i>Prionothesca</i>	1						1	3		1		
<i>Pseudopachyscelis</i>										1	5	2
* <i>Pseudoplatyope</i>	1											
<i>Pseudopodhomala</i>										3		1
<i>Pseudostorthocnemis</i>	3											
<i>Pterolasia</i>	1						1	1				
* <i>Spectrocnera</i>							1					
<i>Stalagmoptera</i>										2	27	1
* <i>Sternocnera</i>											1	
<i>Sternodes</i>										1	2	1
<i>Sternoplax</i>					1	2			1	4	12	3
<i>Storthocnemis</i>	3						1					
<i>Tadzhikistania</i>											1	1
<i>Thriptera</i>	7						3	4		4	3	7
<i>Trachyderma</i>	7		1	2	1	2	3	6	3	9	6	10
* <i>Trigonopachys</i>											1	
<i>Trigonoscelis</i>						1				2	26	4
* <i>Urielina</i>										1	1	1
<i>Waterhousia</i>										1		2
tribe Sepidiini												
<i>Sepidium</i>	32	3	1				1	2				
<i>Vieta</i>	4						4	1				
tribe Stenosini												
* <i>Afghanillus</i>												1
* <i>Aspidocephalus</i>					1	1					1	
<i>Dichillus</i>	7	3	5	5		4		15	9	5	20	20
<i>Eutagenia</i>	2		2	1			1	6	3		1	1
<i>Microblemma</i>											1	5
<i>Microtelus</i>	4			1			3	6	1	2		1
<i>Mitotagenia</i>	2						3	1				1
<i>Oogaster</i>						1				2	1	1
<i>Platamodes</i>						1					1	2
<i>Reitterella</i>											3	
<i>Stenosis</i>	68	18	10	18	1	1	2	9	9	1	3	1
<i>Tagenostola</i>	1				1	1				1	2	
tribe Tentyriini												
<i>Abigopsis</i>	2											
<i>Alcinoeta</i>										1	3	1
* <i>Amblycarenum</i>	1											
<i>Ammogiton</i>	3						5					
<i>Calyptopsis</i>				3	4	5		5	7	13	3	1



Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
<i>*Cantopileurus</i>							1					
<i>Capnisceps</i>							4					
<i>Catomulus</i>	2											
<i>Cimipsa</i>	5											
<i>Colposcelis</i> 20 из 36 ВИДОВ										1	15	6
<i>Dailognatha</i>				7	2	3		4	8	1	6	4
<i>Dengitha</i>											4	
<i>*Dichomma</i>				1				1	1			
<i>Eulipus</i>	5											
<i>*Falsocatomulus</i>								1		1		
<i>Gnathosia</i>						1				4	25	28
<i>*Hegeterocara</i>								1				
<i>Herlesa</i>	3											
<i>Hionthis</i>	2							4				
<i>Homoeonota</i>							2					
<i>Hyonthosoma</i>	7											
<i>Hyperops</i>	1						2			2		1
<i>Kokeniella</i>										9		3
<i>Megagenius</i>	2											
<i>Mesostena</i>	11					1	16	9		3		
<i>Micipsa</i>	17						1	6		3		
<i>Microdera</i>					3	2				10	42	7
<i>*Neognathosia</i>											1	
<i>Oterophloeus</i>	12							2				
<i>Oxycara</i>	12						12	7		5		1
<i>Pachychila</i>	103	12	7	1								
<i>*Parabigopsis</i>	1											
<i>Paracirta</i>	4											
<i>Prochoma</i>							3	3		5		
<i>Psammocryptus</i>											3	1
<i>Psammoica</i>	3											
<i>Scelosodis</i>	4						2	1				
<i>Schweinfurthia</i>	1						1	2				
<i>Stegastopsis</i>							1	1	1	2		
<i>Tentyria</i>	29	28	15	15	3	2	3	17	11	10	7	2
<i>Tentyrina</i>	9						8	3		4		
<i>Tentyronota</i>	4											
<i>Thalpobia</i>	8											
<i>Thraustocolus</i>	3						5	1		1		2
subfam. Tenebrioninae												
tribe Apocryphini												
<i>Diplocyrtus</i>	16											
<i>*Physohelops</i>								1				



Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
tribe Blaptini												
<i>Blaps</i>	59	15	6	15	7	14	8	25	25	29	70	26
<i>Caenoblaps</i>					1	1			3	2		
<i>Dila</i>									1	5	4	4
* <i>Dilablaps</i>											1	
<i>Gnaptor</i>				2					3	1		
<i>Prosodes</i>					1	1			2	16	164	31
<i>Tagona</i>											4	1
<i>Remipedella</i>											2	
tribe Dissonomini												
<i>Bradyus</i>											3	1
<i>Dissonomus</i>					1	1		1	3	9	9	3
tribe Helopini												
<i>Armenohelops</i>						1			6	1		
<i>Cylindrinotus</i>						4			8	1		
<i>Ectromopsis</i>	1	1		2	1	1			2		1	
<i>Eustenomacidius</i>						2			1	3	3	
* <i>Idahelops</i>									1			
* <i>Microdocnemis</i>									1			
<i>Odocnemis</i>	11	4	5	16				6	34	4		
* <i>Pseudoprobaticus</i>									1			
<i>Reitterohelops</i>										1	7	1
<i>Stenomax</i>			3	1								
* <i>Stygohelops</i>				1								
<i>Taurohelops</i>									2			
<i>Turkmenohelops</i>											2	
<i>Turkonalassus</i> Keskin et al. (in press.)				1					6			
* <i>Xanthohelops</i>											1	
<i>Xanthomus</i>	5	1	3	3				2	1			
<i>Zophohelops</i>						1			1	1	29	
<i>Accanthopus</i>			1	2					1			
<i>Adelphinus</i>	3					1				1		1
<i>Allardius</i>			2									
<i>Catomus</i>	41	5	1	1		1	1	7	3	5	13	1
* <i>Ceratopelius</i>	1											
<i>Entomogonus</i>						2		6	10			
* <i>Erionura</i>				1								
* <i>Euboeus</i>				1					1			
<i>Gunarus</i>	5	5	1	3								
<i>Hedyphanes</i>					1	3		1	4	11	7	2
<i>Helopelius</i>	4	2		2					1			
<i>Helops</i>	2	1	2	4	1	2		3	3	1		





Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
<i>*Italohelops</i>			1									
<i>*Mamorina</i>	1											
<i>Nephodinus</i>	5	3	1									
<i>Nesotes</i>	18	6										
<i>Probaticus</i>	11	11	8	11	1	3		1	17	5	1	
<i>Raiboscelis</i>				9				3	6			
<i>Sabularius</i>	7											
<i>Stenohelops</i>	5	11	2	1		1						
tribe Melanimini												
<i>Melanimon</i>	1	1	1	2	1	1			1		1	
tribe Opatrini												
<i>*Dolamara</i>											1	
<i>Adavius</i>						1					1	1
<i>*Amphithrixoides</i>	1											
<i>Asiocaedius</i>											2	
<i>Brachyesthes</i>	8								1			
<i>*Caediexis</i>											1	
<i>Dilamus</i>	9	1	2				1	3		3	6	
<i>Eurycaulus</i>	12						2	2			1	2
<i>*Falsocaedius</i>	1											
<i>Mateuina</i>	1											
<i>Moragacinella</i>	2											
<i>Opatroides</i>	1		1	1		1	3	4	3	1	1	1
<i>Opatrum</i>	30	7	19	7	4	2		4	5	3	2	
<i>Penthicinus</i>											4	
<i>Perithrix</i>	2											
<i>Platynosum</i>	1			1		1	2	2				
<i>Prosheimus</i>	1						1	1			1	
<i>Psammestus</i>											3	1
<i>Pseudolamus</i>	2	1										
<i>*Sinorus</i>			1									
<i>Tidiguinia</i>	1											
<i>Weisea</i>											1	
tribe Pedinini												
<i>*Bioplanes</i>			1									
<i>Dendarus</i>	6	17	5	37	2	3		17	18	5	4	
<i>Heliopates</i>	10	25	5									
<i>Neoisocerus</i>	3	2										
<i>Micrositus</i>				1					2			
<i>Phylan</i>	15	52	1	1								
<i>Phylanmania</i>		2										
<i>Apsheronellus</i>						1	1				1	
<i>Allophylax</i>	10	5										
<i>*Bermejoina</i>	1											



Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
<i>*Guildia</i>	1											
<i>Hoplarion</i>	30											
<i>Litoborus</i>	16	1										
<i>Melambius</i>	29											
<i>*Orarabion</i>						1						
<i>Otinia</i>	9											
<i>*Peyerimhoffius</i>	1											
<i>*Psammoardoinellus</i>			1									
<i>Cabirutus</i>	1			1				18	4	5	15	1
<i>Colpotus</i>		3	5	4	1	1		2	8			
<i>Pedinus</i>			9	35	4	2		3	15	2	1	
tribe Platyscelidini												
<i>Bioramix</i> Subgenera:												
<i>Faustia</i>												
<i>Nudoplatyscelis</i>											2	
<i>Ovalobioramix</i>											1	1
<i>Planoplatyscelis</i>											2	
<i>Platynoscelis</i>											8	1
<i>Trichochianalis</i>											7	26
<i>Tricholeipopleura</i>											1	
<i>Trichoplatyscelis</i>											6	
											2	2
<i>*Microplatyscelis</i>											1	1
<i>Oodescelis</i> (кроме подрода / except subgenus <i>Acutoodescelis</i> )				2	2						38	
<i>Somocoelia</i>											4	
<i>*Somocoeloplatys</i>											1	
<i>Trichomyatis</i>											5	2
tribe Scaurini												
<i>Cephalostenus</i>				2				2	3			
<i>Scaurus</i>	34	7	6	3		1	1	6	4	1		
tribe Bolitophagini												
<i>Eledonoprius</i>		2	2	1	1	2		1				
subfam. Diaperinae												
tribe Crypticini												
<i>Crypticus</i>	22	9	4	2	2	2		1	6		5	3
<i>Lamprocrypticus</i>	1	5	1									
<i>Oochrotus</i>	1	2	3	2				1	1			
<i>Pseudoseriscius</i>	11	5	6	1			1	3		1		
tribe Phalerini												
<i>Halammobia</i>			1	1								
<i>Phtora</i>	6	4	1	1	3	2		4	1		4	1
subfam. Alleculinae												



Роды / Genera	Западно-тетийский Комплекс The western Tethys complex					Восточно-тетийский комплекс The eastern Tethys complex						
	Северная Африка / North Africa	Иберийский полуостров / Iberian peninsula	Италия / Italy	Балканы, Юго-Восточная Европа / Balkans, Southeastern Europe	Большой Кавказ / the Great Caucasus	Малый Кавказ / the Lesser Caucasus	Аравийский полуостров / the Arabian Peninsula	Ближний Восток / the Near East	Анатолия / Anatolia	Иран / Iran	Средняя Азия / the Middle Asia	Афганистан / Afghanistan
tribe Alleculini												
<i>Balassogloa</i>											2	
<i>Mycetocharina</i>	6				1	2	5	3	3	6	3	
<i>Copistethus</i>				2								
* <i>Cornucistela</i>							1					
* <i>Gerandryus</i>			1	1								
<i>Gonodera</i>		1	2	3	2	2		2	6	1		
tribe Cteniopodini												
* <i>Brachycryptus</i>	1											
<i>Cteniopus</i>	2	1	3	4	2	3		5	13	5	1	1
<i>Cnecosochara</i>											2	
<i>Gastrhaema</i>	14	2										
<i>Heliomophlus</i>	8											
<i>Heliosthraema</i>	7											
<i>Heliotaurus</i>	51	12	1					1				
* <i>Holdhausia</i>								1	1			
<i>Megischia</i>		1	1	4				1	1			
<i>Megischina</i>		1	1	2				1	3			
<i>Omophlina</i>								2	2	2	11	1
<i>Omophlus</i>	3	3	12	27	4	39		28	55	30	9	3
<i>Petria</i>											4	
<i>Podonta</i>			1	19	2	5		6	20	4		
* <i>Podontinus</i>								1				
<i>Proctenius</i>		8										
<i>Stenerophlina</i>											2	
<i>Steneryx</i>											4	
subfam. Stenochiinae												
tribe Cnodalonini												
<i>Cybopiestes</i>	1											
<i>Misolampus</i>	3	6										
<i>Teles</i>									1			
<b>Всего / Total:</b>	<b>1482</b>	<b>591</b>	<b>250</b>	<b>362</b>	<b>79</b>	<b>160</b>	<b>204</b>	<b>420</b>	<b>431</b>	<b>417</b>	<b>925</b>	<b>357</b>

**Примечание:** последовательность таксонов дана по каталогу [4], за исключением незаслуженно забытой в нем трибы *Epitragini*; в ячейках дано количество видов и подвидов; звездочкой (\*) обозначены монотипичные роды; серым фоном окрашены ячейки с эндемичными для конкретного региона родами.

**Notes:** order of taxa is given by the catalogue [4], with the exception of the unfairly forgotten tribe *Epitragini*; cells contains the number of species and subspecies; asterisk (\*) marks monotypic genera; cells with gray background mark an endemic genus for an region.

Таким образом, существенная доля (61%) общететийских родов, высокое разнообразие крупных палеарктических родов *Tenebrionidae* в западной и восточной частях Тетийской обла-

сти, а также наличие комплекса супралиторальных реликтов Западного Тетиса и Восточного Паратетиса свидетельствуют о единой области формирования фауны чернотелок, исторически



связанной с эпиконтинентальным океаном Тетис. Гипотеза о происхождении псаммофильных среднеазиатских родов на берегах этого гигантского водоема (включая острова этого палеоокеана) и последующей их диверсификации выдвигалась О.Л. Крыжановским [7, 95] и была поддержана дальнейшими исследованиями [5]. Обсуждаемые здесь результаты также свидетельствуют в пользу ключевой роли Тетиса в эволюции чернотелок и других жесткокрылых в Западной Палеарктике.

Кроме свидетельств общего исторического развития тенебрионид исследуемой территории необходимо проанализировать оригинальность фаун ее различных регионов. Как уже отмечалось, Тетийская область неоднородная по таксономической структуре и разнообразию. Нами выделяется 2 суперрегиона (с западно-тетийским и восточно-тетийским комплексами таксонов), каждый из которых разделен на несколько субрегионов, отличающихся высоким уровнем таксономического разнообразия. Это деление основано на анализе видового и родового обилия, а также уровне эндемизма Tenebrionidae. Наибольшее количество тетийских родов отмечается в Северной Африке и Средней Азии (рис. 5), при этом в составе западно-тетийского комплекса Северная Африка содержит в 2 раза больше родов, чем другие субрегионы. В восточно-тетийском комплексе эта разница не столь заметна, так как территории Ирана, Аравийского полуострова, Ближнего Востока и Афганистана также отличаются существенным родовым обилием. В ряде случаев это связано с транзитным характером некоторых регионов, например Ближнего Востока и Аравийского полуострова, где представлены многие надвидовые таксоны, с центрами многообразия в Средиземноморье и Средней Азии. Однако большое количество изолированных горных систем и обширных пустынь (также изолированных горными хребтами) также является причиной таксономического обилия в восточной части Тетийской области. Для подтверждения этого суждения достаточно взглянуть на распределение эндемичных надвидовых таксонов среди тетийских родов (рис. 6), где разница в двух комплексах и два центра родового разнообразия вырисовываются гораздо нагляднее. В сумме восточно-тетийский комплекс несколько превосходит по количеству родов западно-тетийский (рис. 4). Однако как для Азии, так и для Западного Средиземноморья характерны целые эндемичные трибы: среднеазиатская псаммофильная монотипичная Kugitangiini, ирано-туранская нагорно-ксерофильная Dissonomini, ирано-туранская

триба Leptodini, включающая только пещерные виды, а на западе Тетийской области это триба Asidiini. Все это свидетельствует о длительном изолированном процессе фауногенеза этих двух центров разнообразия. Такую же четкую закономерность в распределении таксонов иллюстрирует видовое обилие тетийских родов чернотелок (рис. 7). Таким образом, регионы для анализа географических связей выбраны нами не провизорно.

Чтобы понять причины такого разнообразия, следует обратиться к составу родов. Основы эндемизма надвидовых таксонов тенебрионид кроются не только в географической изоляции, характерной для групп, освоивших нагорно-ксерофитные и альпийские ландшафты, но и в экологической изоляции, свойственной высокоспециализированным псаммобионтам. Так, специализация многих псаммофильных чернотелок подсемейства Pimeliinae (триб Erodini, Pimeliini, Tentyriini) связана с адаптацией к различным типам песков, особенно механическому составу песка, его сыпучести и подвижности, что прекрасно показано в работах Г.С. Медведева [79, 80] и Г.М. Абдурахманова с соавторами [5]. Вероятно, это может являться причиной формирования многочисленных монотипичных (часто узколокальных) родов среди этих групп (рис. 8). Хорошим примером географической горной изоляции как фактора эволюции монотипичных родов является триба Pedinini, в состав которой входит 6 монотипичных узколокальных родов (табл. 1), характерных для гор Атласа и в меньшей степени для Иберийского полуострова. Безусловно, прекрасной иллюстрацией горной изоляции служат такие хорошо дифференцированные роды, как *Prosodes*, *Dissonomus*, *Alphasida*, *Pimelia*, *Pachychila*, *Oodescelis*, *Bioramix* и др. Наличие значительного числа монотипичных родов в трибе Helopini связано как с экологическим, так и с географическим фактором. Большинство представителей этой трибы являются лихенофагами и, в отличие от других чернотелок, имеют пищевую специализацию. Многие из них являются олигофагами и даже монофагами. Помимо этого, формирование узколокальных эндемиков среди Helopini связано с географической изоляцией островного типа. Многие виды этой группы обитают в реликтовых лесах из ливанского кедра, можжевельников высокого и колючего, черной сосны, турецкого и каштанолистного дубов, которые сохранились очень локально в высоко- и среднегорьях Анатолии, Кипра, Балкан, горной системы Атласа.

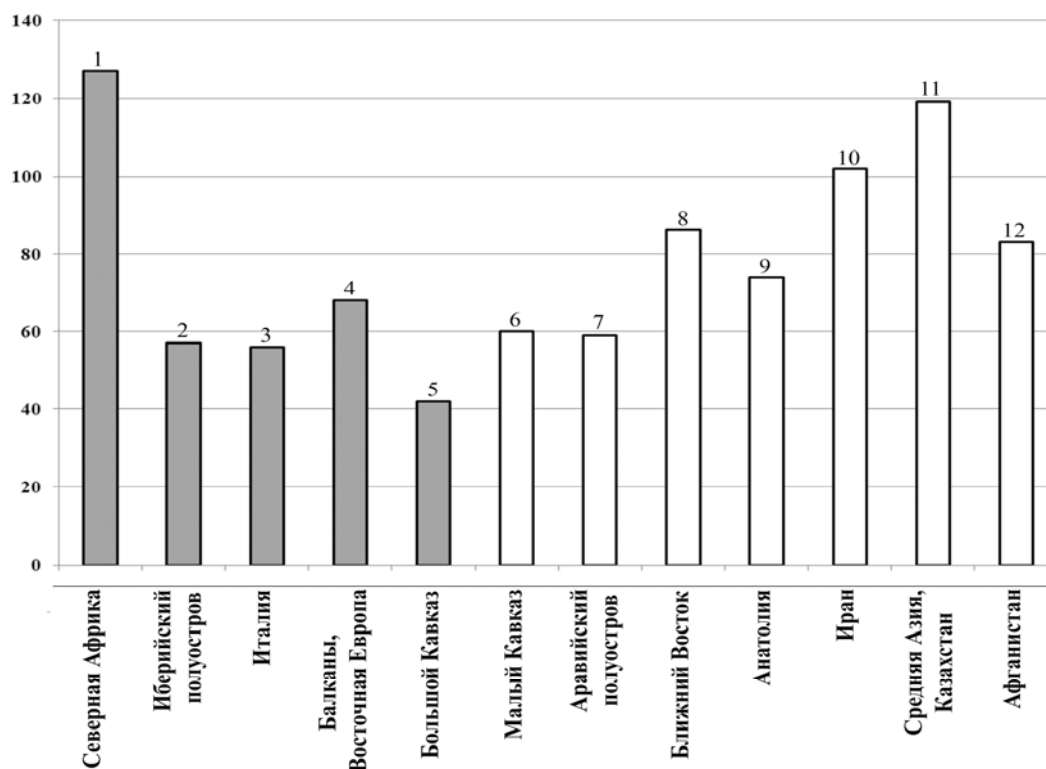


Рис. 5. Родовое количественное разнообразие чернотелок в Тетийской области.

Обозначения как на рис. 1.

Fig. 5. Generic quantity diversity of Tenebrionidae in the Tethys region.

Notes as on Fig. 1.

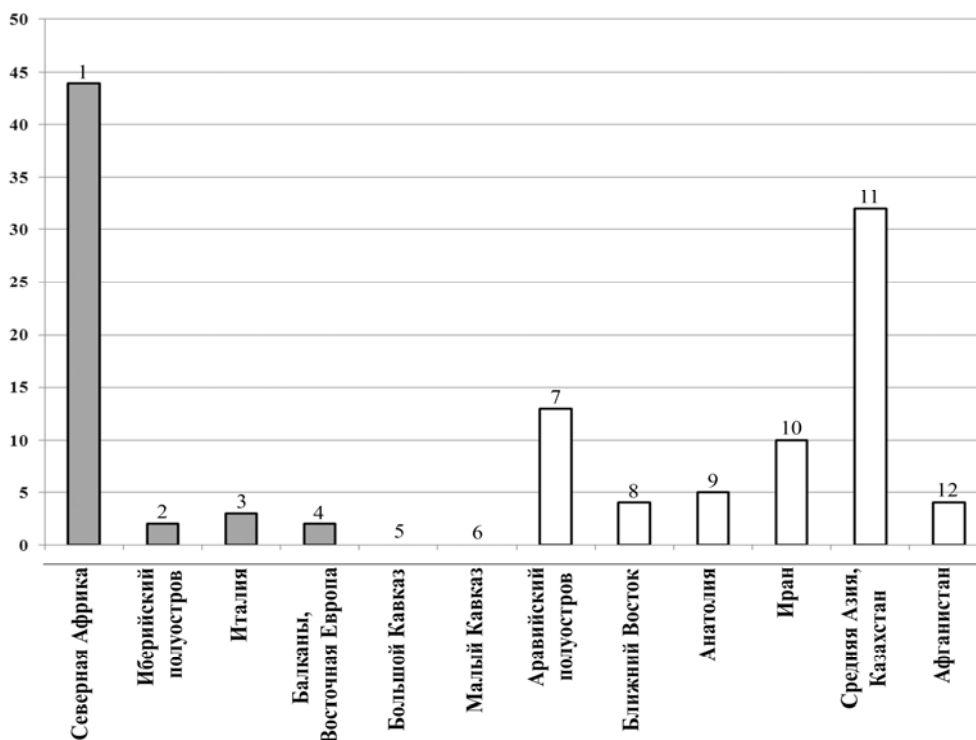


Рис. 6. Количество эндемичных родов чернотелок для разных субрегионов

Тетийской области. Обозначения как на рис. 1.

Fig. 6. Number of endemic tenebrionid genera in different subregions of the Tethys region.

Notes as on Fig. 1.





Отдельного обсуждения достойны супралиторальные представители трибы Helorini, обитающие на побережье Средиземного моря или вокруг реликтовых внутриконтинентальных водоемов [147]. В первую очередь это представители родов *Xanthomus* и *Ectromopsis* (рис. 9). Виды первого рода широко распространены в Средиземноморье и на берегах Северо-Восточной Атлантики и приурочены исключительно к песчаным днам морских побережий. В настоящее время известны 9 описанных и ряд неописанных видов *Xanthomus*. Виды слабо изученного рода *Ectromopsis* распространены шире и известны с северных побережий Каспийского моря, оз. Севан (Армения), оз. Егирдир (Анатолия), внутренних пересыхающих водоемов Северной Африки (Алжир, Марокко, Египет, Ливия) и Южной Европы (Болгария, Греция, Испания). Эти 2 рода чернотелок очень близки морфологически, однако *Xanthomus*, являясь, видимо, дериватом рода *Ectromopsis*, более специализированная группа и имеет ряд апоморфий, связанных с обитанием в толще песка: желтые, часто полупрозрачные покровы, уплощенные в разной степени передние голени, густые торчащие щетинки на внешнем крае передних голеней, иногда опущенные надкрылья. Распространение *Ectromopsis* свидетельствует о ре-

ликтовом характере дизъюнктивного ареала этого рода, предковые виды которого были связаны с побережьем Паратетиса. При этом в западной части ареала представители этого рода обитают недалеко от побережья Средиземного моря (*E. mendizabali* – Альмерия; *E. politicollis* – пересыхающий себх на плато Тель-Атласа; *E. bulgaricus* – бассейн р. Струма; *E. ovipennis* – водораздел рек Нестос и Струма в нижнем течении). В восточной части ареала представители рода *Ectromopsis* привязаны к реликтовым континентальным водоемам (*E. tantilla* – пески Северного Прикаспия; *E. bogatschevi* – Араксинская низменность между оз. Севан и Араксом; *E. sp. n. 1* – побережье реликтового оз. Эгирдир; *E. sp. n. 2* – вулканические пески вокруг озер Меке и Аджигель в Центральной Анатолии). Распространение этих двух родов объясняется неравномерностью трансгрессий и регрессий морских бассейнов в позднем палеогене – неогене. Так, основные очертания средиземноморского бассейна были сформированы уже к верхнему миоцену, тогда как Восточный Паратетис претерпевал мощные трансгрессии и регрессии вплоть до верхнего плейстоцена, оставив после себя ряд крупных и мелких континентальных водоемов со своеобразной водной и прибрежной фауной.

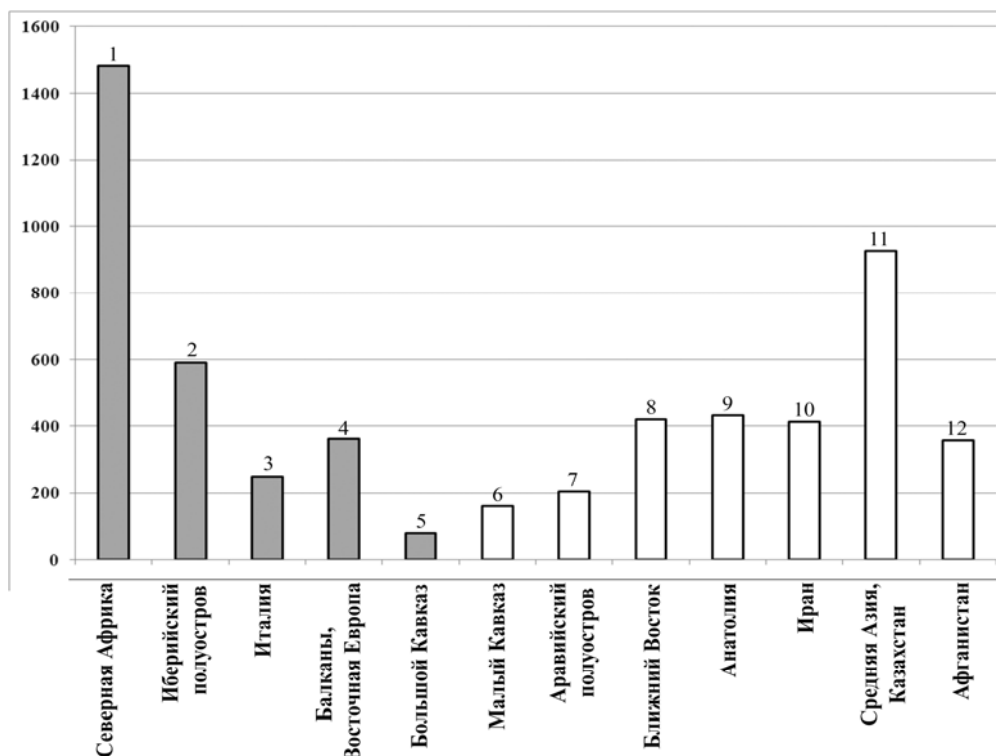


Рис. 7. Видовое количественное разнообразие чернотелок в Тетийской области.

Обозначения как на рис. 1.

Fig. 7. Species quantity diversity of Tenebrionidae in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.



Различия между западным и восточным комплексами выявлены не только в составе монотипичных узколокальных родов, но и в распределении и видовом обилии крупных, хорошо дифференцированных надвидовых таксонов. Ниже приводится анализ наиболее крупных триб.

#### Триба Pedinini

Для Западного Средиземноморья очень характерна триба Pedinini, особенно подтрибы Dendarina и Melambiina. Наибольшее разнообразие имеют нагорно-ксерофитные группы *Hoplaron*, *Litoborus*, *Melambius*, распространение которых ограничено, за небольшим исключением, Средним и Высоким Атласом, а также Тель-Атласом. Не менее разнообразны дендроидные роды *Heliopates* и *Phylan*, 71% и 78% видов которых обитают на Иберийском полуострове, 29% и 22% соответственно извест-

ны в Северной Африке (преимущественно Марокко) и единичные виды отмечены в Италии. *Dendarus* также характерен для Иберии, однако центр многообразия этого рода смещается на Балканы, где распространено 32% известных видов. В восточной части *Dendarus* очень разнообразен в Анатолии и на Ближнем Востоке, а через Закавказье виды рода проникли в Иран и на юг Туркменистана. Такой же балкано-анатолийский центр разнообразия имеет род *Pedinus*, виды которого, однако, не достигают Иберии и Северной Африки. Для восточной части Тетийской области характерен только один род *Cabirutus* из Pedinini, с двумя центрами разнообразия, в Леванте и среднегорьях Средней Азии (подроды *Asiobrius* и *Dentibirus* известны из Тянь-Шаня, Кугитанга, Копет-Дага).

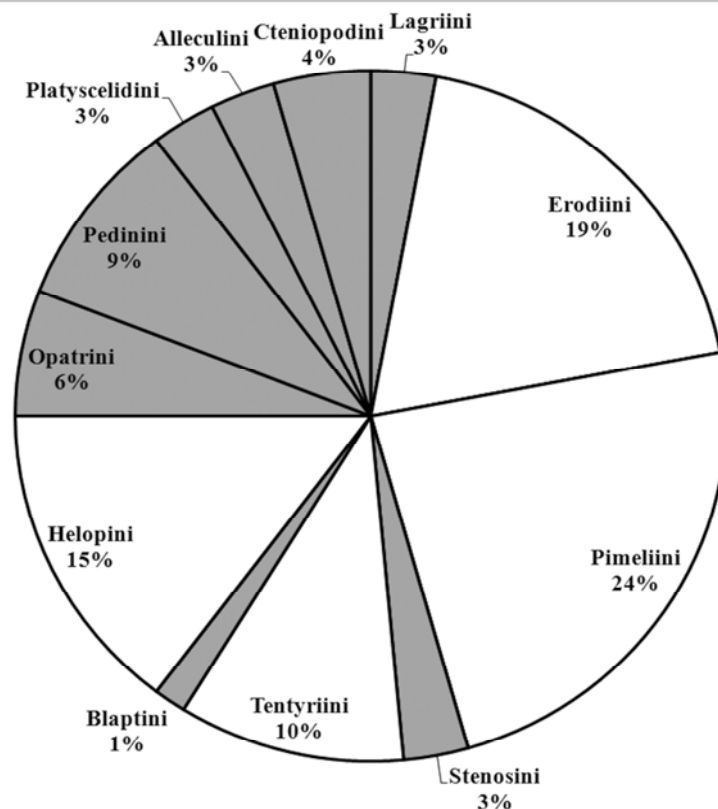


Рис. 8. Доля монотипичных родов чернотелок в разных трибах.

Обозначения как на рис. 1.

Fig. 8. Proportion of monotypic tenebrionid genera in different tribes.

Notes as on Fig. 1.

#### Триба Asidini

Другая группа, претерпевшая адаптивную радиацию в западной части Средиземноморья, это Asidini, два весьма дифференцированных рода которой достигли высочайшего разнообразия в горах Иберии и Северной Аф-

рики (табл. 1). Более 200 видов *Alphasida* населяют гористый Иберийский полуостров и все горные системы Атласа. Только один сомнительный таксон *Alphasida* известен в фауне восточного комплекса (Левант). Род *Asida* вклю-



часть около 100 видов с центром разнообразия в Иберии и Италии, а наиболее далеко на восток (до Восточного Кавказа) заходит лишь вид *Asida lutosa*, который достигает только Большого Кавказа. Таким образом, триба *Asidiini* является эндемичной для западной части Тетийской области.

#### Триба *Erodiini*

Из псаммофильной трибы *Erodiini* лишь немногим более 20% родов представлено в западном комплексе, однако некоторые из них очень разнообразны. Так, род *Erodius* распадается на 79 видов и подвидов (56% от общего объема рода) и множество подродов в Северной

Африке, вторичный центр разнообразия расположен на Ближнем Востоке и Аравийском полуострове, некоторые виды известны из Южного Ирана. Другой сахаро-аравийский род *Arthrodeis* имеет сходное распространение и разнообразие. Только два монотипичных узколокальных рода являются эндемичными для западной части Тетийской области. В восточном комплексе родовое разнообразие трибы гораздо выше, а наибольшее количество эндемичных и субэндемичных родов приходится на песчаные пустыни Средней Азии и Аравийского полуострова (табл. 1).

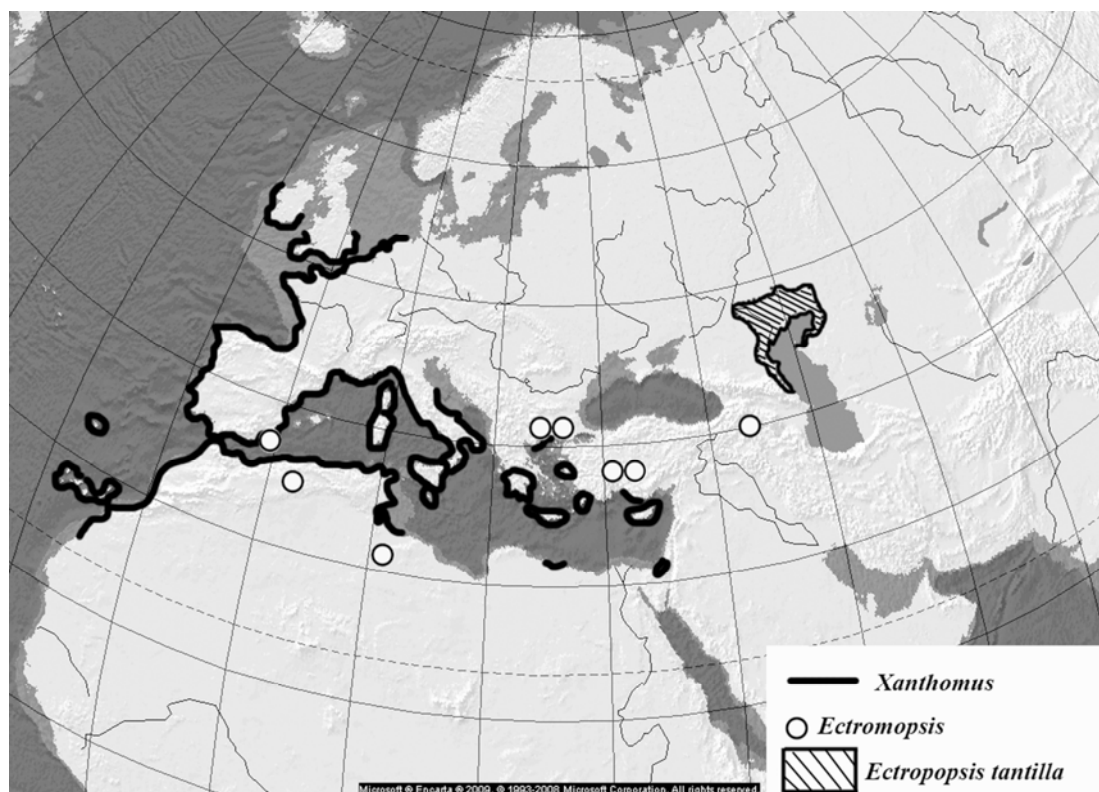


Рис. 9. Распространение родов *Xanthomus* и *Ectromopsis*  
 Fig. 9. Distribution of the genera *Xanthomus* and *Ectromopsis*

#### Триба *Pimeliini*

Сходное с *Pedinini* распределение родов имеет триба *Pimeliini*: западно-тетийский комплекс содержит лишь 26% родов, и только род *Pimelia* достигает в Северной Африке, Иберии, Италии и на Балканах высочайшего разнообразия (рис. 1), в то время как в восточном комплексе множество дифференцированных родов и даже субэндемичный платипоидный родовой комплекс (бывшая триба *Platyopini*), многие группы которой претерпели очень глубокую специализацию. Например, полупрозрачные *Habrobates*, обитающие в Каракумах, из настоящих *Pimeliini* *Sternodes*, *Trigonoscelis*, *Diesia* и

*Platyesia*, со строением лапок, напоминающим лыжи для скольжения в сыпучих песках, *Meladiesia*, имеющие длинные пучки в виде зонтиков на задних тарзомерах для увеличения площади соприкосновения с песчаной поверхностью и отбрасывания песка [5]. Из *Pimeliini*, обитающих на твердом субстрате (глинистые, каменистые почвы) в восточном комплексе представлены крупный Тянь-шаньский род *Stalagmoptera*, ближневосточно-иранский *Pachyscelis*, среднеазиатский *Pseudopachyscelis*.



### Триба *Stenosini*

Древняя группа, так как ее представители распространены на всех континентах, кроме Австралии, но наибольшего обилия и диверсификации она достигает в Палеарктике и Ориентальной области. В западно-тетийском комплексе распространение трибы сходно с таковыми у *Pimeliini* и *Blaptini*. Эндемичные роды здесь отсутствуют, а из шести немногочисленных общететийских родов только род *Stenosis* достигает высокого разнообразия в Северной Африке, Иберии, Италии и на Балканах, составляя 81% от всех известных видов рода. 67% из всех тетийских родов трибы (включая 2 узколокальных эндемичных в Средней Азии и Афганистане) известно в восточно-тетийском комплексе. Виды наиболее разнообразного и хорошо дифференцированного рода *Dichillus*, представители которого отсутствуют только на Большом Кавказе и в Саудовской Аравии, составляют в восточной части области 78% от известных видов рода. Представители трибы *Stenosini* включают только мирмекофильных специализированных чернотелок небольшого размера, в дифференциации которых большую роль, вероятно, играла не географическая изоляция, а экологические связи с различными видами и родами муравьев.

### Триба *Tentyriini*

Наибольшее разнообразие достигает и в западно-тетийском, и в восточно-тетийском комплексе, причем как псаммобионты, так и обитатели твердой почвы. Общих родов среди тентирин немного: широкотетийский *Tentyria*, балкано-среднеазиатский *Dailognatha*, ирано-анатолийский *Calypsoptis*, несколько видов которого обитает на Балканах, и сахаро-аравийский *Ammogiton*, имеющий большой разрыв в ареале между Тель-Атласом и Аравией. Остальные роды характерны только для одной из двух частей Тетийской области. В западной части Тетийской области среди обитателей твердых субстратов в Северной Африке необходимо отметить род *Pachychila*, многочисленные виды которого населяют склоны Большого и Среднего Атласа, а некоторые характерны для закрепленных песков атлантического и средиземноморского побережий, представители рода *Thalpobia* приурочены к каменистым биотопам Антиатласа и глинистых пустынь Западной Сахары. Среди псаммобионтов весьма разнообразными являются роды *Micipsa*, *Oterophloeus*, *Tentyrina*, *Tentyronota* и *Oxycara*. Следует отметить, что в европейской части Западного Средиземноморья представлены только 2 рода *Tentyriini*: *Tentyria*, множество видов которого

населяют Иберию, Италию и Балканы, и *Pachychila* с десятком видов в Испании и Италии, а эндемичные роды и вовсе отсутствуют. В восточной части Тетийской области наибольшего разнообразия достигают среднеазиатские псаммофильные группы *Colposcelis* (один из центров разнообразия рода расположен в Гоби и Такла-Макане), *Microdera* с 42 видами в Средней Азии, *Gnathosia*, 53 вида которого населяют песчаные и глинистые пустыни Средней Азии и Афганистана, и обитатели каменистых горных ландшафтов *Calypsoptis* с ирано-анатолийским центром разнообразия. Таким образом, дифференциация трибы происходила в сахаро-аравийском и среднеазиатском субрегионах.

### Трибы *Blaptini* и *Platyscelidini*

Очень разнообразная в Азии триба *Blaptini* представлена в Западном Средиземноморье только одним родом *Blaps*, а 2 вида анатолийского рода *Gnaptor* населяют степи и средиземноморские ландшафты Восточной Европы и Балкан, в то время как в Средней Азии, Иране и Восточной Анатолии распространены 8 родов *Blaptini*, среди которых два эндемичных среднеазиатских, *Dilablaps* и глубоко специализированный псаммофил *Remipedella* с двумя каракумскими видами. Один из самых крупных родов чернотелок *Prosodes*, представители которого населяют, за небольшим исключением, нагорно-ксерофитные ландшафты, распадается в Средней Азии, Афганистане и Иране на ряд четких подродов и 213 видов, небольшой подрод известен также из Гималаев. Специализированный псаммофильный род *Tagona* отмечен только в песчаных пустынях Средней Азии, Казахстана и Северо-Западного Афганистана. Очень характерными представителями среднеазиатской горной тенебрионидофауны являются виды близкой к *Blaptini* трибы *Platyscelidini*, крупнейшие роды которой (*Bioramix*, *Oodescelis*, *Platyscelis*) имеют сходное с *Prosodes* распространение. Лишь 3 вида из этой трибы по скифским степям продвинулись до Восточной Европы.

### Триба *Helopini*

Очень богатая родами и видами триба, эволюция которой связана с лишайниками. Лишь немногие виды в процессе адаптации в аридных ландшафтах внутренней Анатолии, Ирана и Средней Азии перешли на фитофагию. Известны только 3 близких ксерофильных рода *Helopini*, *Entomogonus*, *Hedyphanes* и *Raiboscelis*, которые не питаются лишайниками. Супралиторальные псаммофильные виды родов





*Ectromopsis*, *Xanthomus*, *Gunarus*, *Sabularius*, возможно, также перешли на фитофагию, которая, по крайней мере, отмечена для *Ectromopsis*. Helopini это древняя группа (известна из палеоцена (60 млн л. н.) [143], а современный род *Nalassus* описан из балтийского янтаря [144]), представленная значительным числом видовых и надвидовых таксонов в реликтовых лесах и редколесьях Анатолии и Ближнего Востока, Атласа, Калифорнии, в реликтовых высокогорных туманных дубовых и сосновых массивах Южной Африки и Центральной Америки, в палеарктических высокогорьях Лаоса и Вьетнама, в туманных лесных массивах острова Сокотра. Наибольшее родовое разнообразие трибы в пределах Тетийской области выявлено в Анатолии и горах Атласа, эндемичные роды также представлены на островах Сицилия и Сардиния, 2 эндемичных рода отмечено на Балканах. На территории Анатолии и в Атласе наибольшее количество родов и видов Helopini сосредоточено в лесах из ливанского и атласского кедров, черной сосны и турецкого дуба, а также в редколесьях из древовидных можжевельников. Поскольку эти леса имеют очень фрагментированный характер распространения и отделены друг от друга большими площадями аридных ландшафтов или растительностью более позднего плейстоценового времени, основную роль в дифференциации трибы сыграла географическая изоляция островного типа, а также трофическая специализация. Помимо 4 эндемичных родов в Анатолии очень высокого видового богатства достигают субэндемичные *Armenohelops* и *Turkonalassus*, *Cylindrinotus*, а также род *Odocnemis*, для которого эта территория является центром многообразия. Благодаря такому высокому родовому разнообразию Турция, в которой ранее был известен только один эндемичный дендрофильный род *Teles* из тропической (!) трибы Spodalonini, требует выделения в отдельную биогеографическую провинцию. Ранее А.П. Семёнов-Тян-Шанский [21] и О.Л. Крыжановский [7] выделяли в качестве таковой (с реликтовыми третичными элементами) территорию Леванта, который также должен быть включен в эту провинцию, но имеет несопоставимо меньшее видовое и родовое обилие реликтовых элементов. О супралиторальных реликтах трибы Helopini говорилось выше, но хотелось бы добавить, что недавно проведенный молекулярно-генетический анализ, основанный на сравнении молекулярных маркеров митохондриальной ДНК (Cox1) и ядерной ДНК (ген мышечного белка Mr20), показал высокую степень генети-

ческой близости голарктического рода *Nalassus* (известен из балтийского янтаря, 45 млн л. н., большинство видов дендрофилы) и средиземноморского высокоспециализированного супралиторального *Xanthomus* (все виды псаммофилы) [150]. Эти данные свидетельствуют о том, что лесные обитатели прошлых эпох (*Nalassus*) с легкостью перешли к обитанию на супралитерали Тетиса, дав при этом ряд новых высокоспециализированных родов (*Gunarus*, *Ectromopsis*, *Xanthomus*).

#### Триба Opatrini

Шесть общих родов (29%) выявлено для западной и восточной частей Тетийской области. Наибольшей оригинальностью, как и в большинстве случаев, отличаются фауны опатрин Северной Африки и Средней Азии, которые содержат соответственно 6 и 4 эндемичных рода (табл. 1). Из субэндемиков необходимо отметить для западно-тетийского комплекса *Pseudolamus* (иберо-магрибский), а для восточно-тетийского комплекса афганотуранский *Psammestus*. Как и для родов триб Pimeliini и Pedinini, для крупнейшего рода трибы *Opatrum* характерно неравномерное распределение на территории Тетийской области. Центр многообразия рода находится в Северной Африке, откуда известно 37% видов и подвидов тетийских *Opatrum*, второй центр многообразия расположен в Италии. Большинство представителей трибы характерно для твердых каменистых или глинистых почв и часто имеет сложную скульптуру надкрылий и переднеспинки или щетинки, которые задерживают частицы субстрата. В результате многие виды Opatrini покрыты глинистой коркой, что скрывает их на почве. Большинство эндемичных узколокальных таксонов среди тетийских Opatrini составляют высокоспециализированные псаммофильные формы, причем в песках Сахары и Средней Азии наблюдается параллельная эволюция опатроидных обитателей песка. Так, почти эродиоидную (триба Erodiiini), шаровидную, очень сходную форму тела и голени имеют северо-африканский *Mateuina* и среднеазиатский *Asiocaedius*. Глубокие адаптации к обитанию в толще песка (сильно расширенные передние голени с двумя широкими зубцами, сильно опушенное по бокам выпуклое овальное тело) имеют также североафриканские *Falsocaedius* и *Sinorus* и среднеазиатские *Caediexis* и *Psammestus*.

#### Трибы Crypticini и Phalerini

Большинство представителей подсемейства Diaperinae, к которому относятся эти





трибы, являются лесными обитателями, часто трофически связанными с мицелием или древесными грибами. Phalerini, в отличие от других диаперин, потеряли связь с древесной растительностью и освоили морскую супралитораль, причем обе трибы имеют всемирное распространение и ленточные ареалы в береговой зоне морских бассейнов [151]. Лишь некоторые группы (в тегийской области *Paranemia* и *Phora*) освоили континентальные аридные ландшафты, так как являются исключительно галофилами и встречаются на солончаках (*Paranemia* на мокрых солончаках и по берегам соленых озер) или засоленных песках. Мы поддерживаем гипотезу Г.С. Медведева (личное сообщение) о том, что предки 2 указанных родов являлись обитателями прибрежной зоны эпиконтинентального Тетиса. Ряд групп трибы *Crypticini* также адаптировались к обитанию на берегах морей (например *Pseudoseriscius*), однако *Crypticus* и *Lamprocrypticus* характерны как для горных, так и для степных и пустынных ландшафтов. Необходимо отметить, что виды этих родов являются одними из немногих представителей наземной луговой фауны среди *Tenebrionidae*, так как даже в условиях пустынь они встречаются преимущественно в интразональных мезофитных участках ландшафта. Из 6 родов этих триб 4 являются общими для двух частей Тегийской области, а 2 рода относятся к западно-тегийскому комплексу, причем 2 вида *Halammobia* встречаются только на средиземноморском побережье Италии и Греции, а *Lamprocrypticus* имеет центр разнообразия в Иберии. Восточный комплекс не содержит эндемиков, а из всех родов только *Crypticus* и *Phora* имеют относительно высокое разнообразие в Средней Азии, Анатолии и на Ближнем Востоке.

#### Триба Alleculini

Эта древняя, всемирно распространенная и очень дифференцированная группа пыльцеводов, известная еще из верхней юры и нижнего мела [116], тяготеет к лесным ландшафтам, и лишь эндемичный среднеазиатский род *Balassogloa*, широко распространенный в восточной части Тегийской области и в Северной Африке *Mycetopharina* и аравийский эндемик *Cornucistela* являются специализированными обитателями пустынь. Эндемичные роды разбросаны по всей территории Тегийской области, причем 2 лесных рода характерны для западно-тегийского комплекса, а 2 пустынных – для восточно-тегийского комплекса. Одним из немногих родов, имеющих центр разнообразия в центральной, транзитной, части (Анатолия,

Ближний Восток, Большой Кавказ, Балканы), является *Gonodera*, представители которого обитают во влажных широколиственных и смешанных лесах.

#### Триба Steniopodini

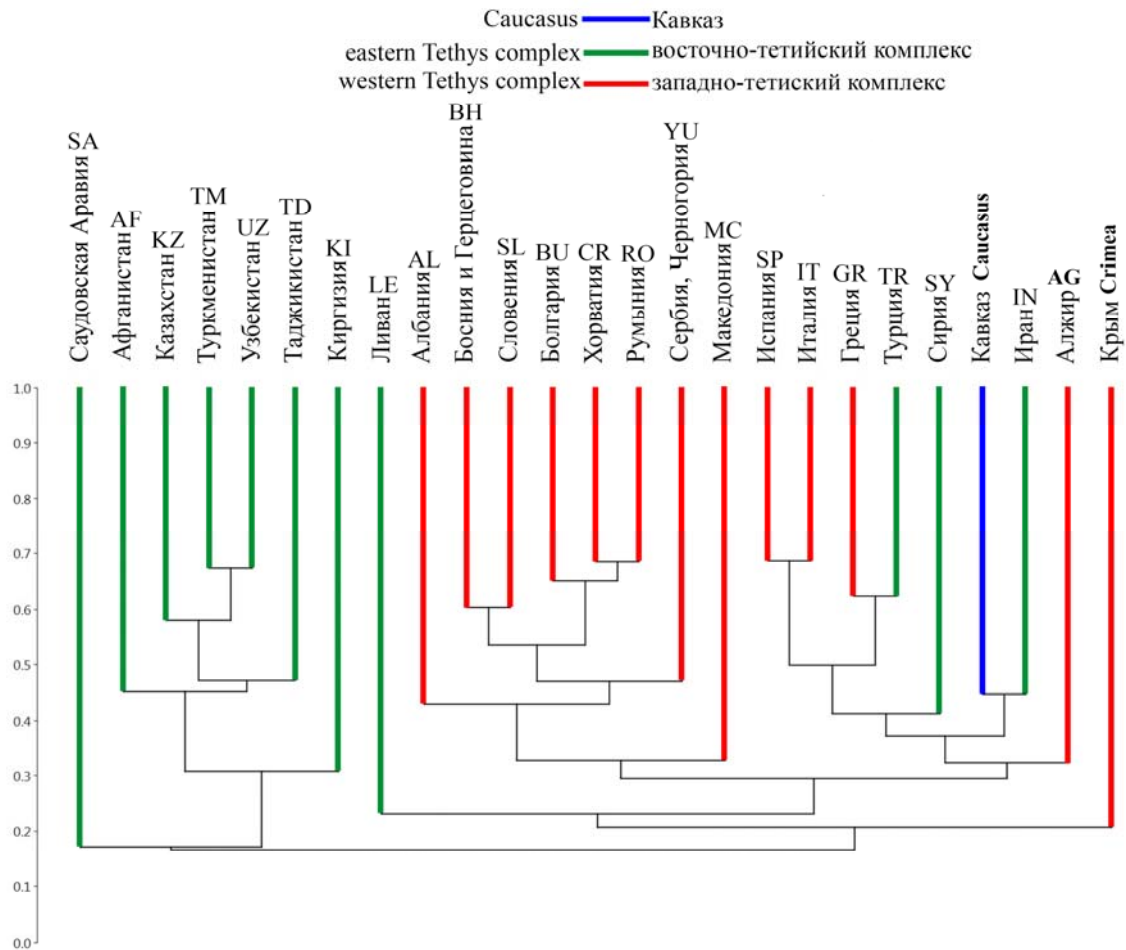
Палеарктическая группа, древнейший представитель которой известен из нижнего мела Исяня [145]. Почти все виды трибы являются хорошо летающими антофагами. В тегийской области распространены 2 широкотегийских рода *Steniopus* и *Otophlyus*, причем видовое разнообразие последнего, а также рода *Podonta*, приходится, как и в случае с *Gonodera*, на центральную часть Тегийской области, особенно Анатолию, Малый Кавказ, Ближний Восток, Балканы и Иран. В западно-тегийском и восточно-тегийском комплексах представлено по 4 узкоэндемичных рода, описанных преимущественно из Северной Африки и Средней Азии. Более широко распространенных оригинальных родов для двух частей Тегийской области также отмечено почти поровну (47% на западе и 59% на востоке). Из всех представителей *Steniopodini* только виды рода *Petria* являются глубоко специализированными обитателями песчаных пустынь Средней Азии.

Применяя формалистические методы для выявления сходства фаун, можно наблюдать такие же закономерности, как при описательном анализе. Так, при использовании коэффициента сходства Жаккара и полного родового состава (403 тегийских и не тегийских рода) четко выделяются территории Средней Азии и Саудовской Аравии, прослеживается также сходство ближневосточной тенебрионидофауны на уровне родов с западно-тегийским комплексом, что объясняется значительным количеством общих родов на территории горной западной части Ближнего Востока – Леванта (рис. 10). Сходные по родовому составу Турция и Греция, которые имеют много общих надвидовых таксонов в Эгейском регионе, в том числе и на островах Эгейского моря, а также в европейской части Турции, по которой проходит восточная граница Балкан. Очевидна связь Ирана и Кавказского перешейка прежде всего за счет Малого Кавказа, который является составной частью ирано-анатолийской суши со среднего миоцена [152]. Сходство Ирана, Кавказа, Турции, Сирии с западно-тегийским комплексом объясняется значительным количеством общих не тегийских преимущественно лесных родов, особенно среди триб подсемейства *Diaperinae* и трибы *Bolitophagini*.



Если исключить не тетийские роды, а сделать кластерный анализ на основе таблицы 1, используя субрегионы, в которые входят все страны территории Тетийской области, то мы получим более объективную картину, а некоторые связи закономерно меняются (рис. 11). Анатолия и Ближний Восток по-прежнему остаются наиболее сходными по фауне с Балканами, Большой и Малый Кавказ по-прежнему имеют более отдаленное сходство с западным

комплексом и достаточно близки между собой по составу родов благодаря широкому распространению ксерофильной фауны восточной части Большого Кавказа, а также выявляется ожидаемое сходство Ирана со Средней Азией и Афганистаном. Как и в других работах по географическим связям чернотелок Западной Палеарктики [102], на дендрограмме (рис. 11) проявилась древняя связь Саудовской Аравии с Северной Африкой.



**Рис. 10. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун различных районов Тетийской области на основе распространения родов**

**Fig. 10. The dendrogram of faunistic similarity (the Jaccard similarity coefficient) of different parts of the Tethys region based on distribution of genera. The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [4]**

### ВИДОВОЙ АНАЛИЗ

Анализ распределения видов существенно отличается от такового родов, а дендрограмма более четко отражает сходство фаун даже с учетом не тетийских родов (рис. 12). В этом случае совершенно ясное отражение и объективность находят соображения, высказанные ранее, о двух центрах таксономического разнообразия, а также о выделении западно-тетийского и восточно-тетийского фаунистиче-

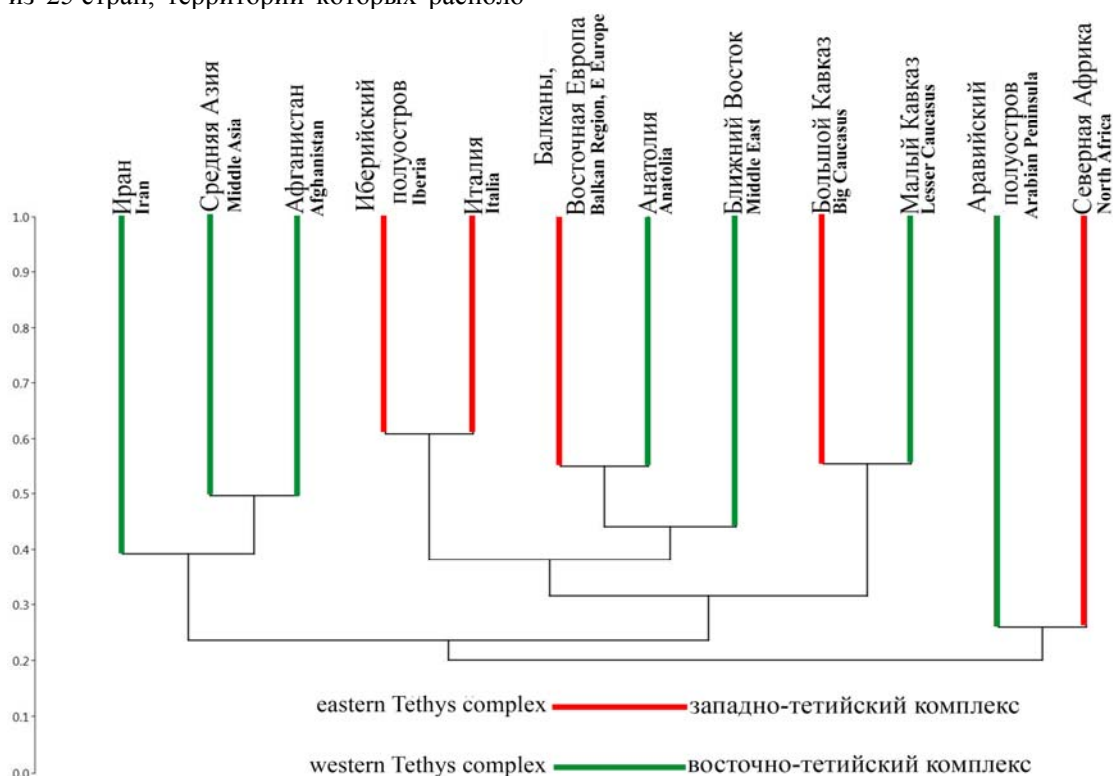
ских комплекса. Фауна Tenebrionidae разделяется на две отдельные ветви: азиатские и европейские с североафриканскими видами. Тенебрионидофауна Ближнего Востока и Саудовской Аравии как транзитных регионов имеет отдаленное общее сходство на видовом уровне с обоими комплексами, а Турция по-прежнему тяготеет к Балканам. Сходство фаун чернотелок Анатолии и Балкан и связи этих регионов с севером Саудовской Аравии и Северной Африкой



на видовом уровне были наглядно показаны С. Фатторини с соавторами [102], которые также использовали кластерный анализ на основании индекса сходства Жаккара.

Для дополнительной поддержки данных дендрограммы (рис. 11) необходимо продемонстрировать закономерности географического распределения, используя один из 24 широкотетийских родов. На рисунке 13 графически отображен кластерный анализ рода *Blaps* на основе коэффициента сходства Жаккара. В состав рода включены 166 видов и подвидов из 25 стран, территории которых располо-

жены в Тетийской области (табл. 2). Как видно из дендрограммы (рис. 13), род *Blaps* демонстрирует те же тенденции и географические связи, что и все остальные виды, вместе взятые. Отчетливо выделяются два кластера с восточно-тетийским и западно-тетийским комплексами видов, фауна Турции по-прежнему сходна с таковой Греции, а Кавказ на всех трех дендрограммах показывает сходство с Ираном (за счет общих видов на Малом Кавказе). Сходная филогеографическая картина по роду *Blaps* выявлена французскими коллегами [146].



**Рис. 11.** Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун субрегионов Тетийской области на основе распространения тетийских родов  
**Fig. 11.** The dendrogram of faunistic similarity (the Jaccard similarity coefficient) of subregions of the Tethys region based on distribution of the Tethys genera

Подводя итоги, необходимо также учесть возможные ранее не упоминавшиеся причины высокого таксономического разнообразия отдельных крупных субрегионов Тетийской области. Прежде всего, необходимо учитывать, что фауна многих регионов формировалась по островному типу. Так, Анатолия была гигантским островом в центре Тетиса с минимум позднего эоцена до раннего миоцена [152]. Реликтовые лесные массивы из черной сосны, ливанского кедра и турецкого дуба сохранились благодаря мягкому климату с миоцена, так как хвойные леса из *Cedrus*, *Picea*, *Abies* и *Pinus* известны в Центральной Анатолии минимум со среднего миоцена [153].

Благодаря тому, что влияние плейстоценовых оледенений было минимальным, эти хвойные массивы сохранились также в горах Атласа. Возможно, что эндемичные роды *Neorini* сформировались позже, однако островная изоляция и сохранность реликтовых лесных массивов были предпосылками для формирования впоследствии высокого родового эндемизма. Начиная с середины позднего миоцена Анатолийская суша широко соединяется с Балканами, с конца среднего миоцена устанавливается прочная связь Анатолии с Иранской сушей, а начиная с позднего миоцена и на протяжении плиоцена аридизация климата, затронувшая и Центральную Анатолию, существенно сократи-



ла и фрагментировала реликтовые миоценовые лесные массивы, что уже внутри самой Анатолии послужило фактором островной изоляции для чернотелок трибы *Helopini*. Иберийская суша еще с позднего эоцена существовала как полуостров, который позже был изолирован от континента Пиренеями, поэтому и здесь применим островной принцип формирования фауны. В середине миоцена Италия (Калабрия) на востоке и Иберийская суша на западе соединя-

лись через Пелоританскую сушу (отделявшую западноредиземноморский бассейн от восточноредиземноморского) с горами Атласа, периодическая связь Иберии с Северной Африкой существовала до плиоцена. Именно этим объясняется близость фауны Иберии, Италии и гор Атласа. Прочная связь Арабского полуострова с Иранской сушей установилась также в позднем миоцене, а до этого периода он существовал как полуостров Африканского континента.

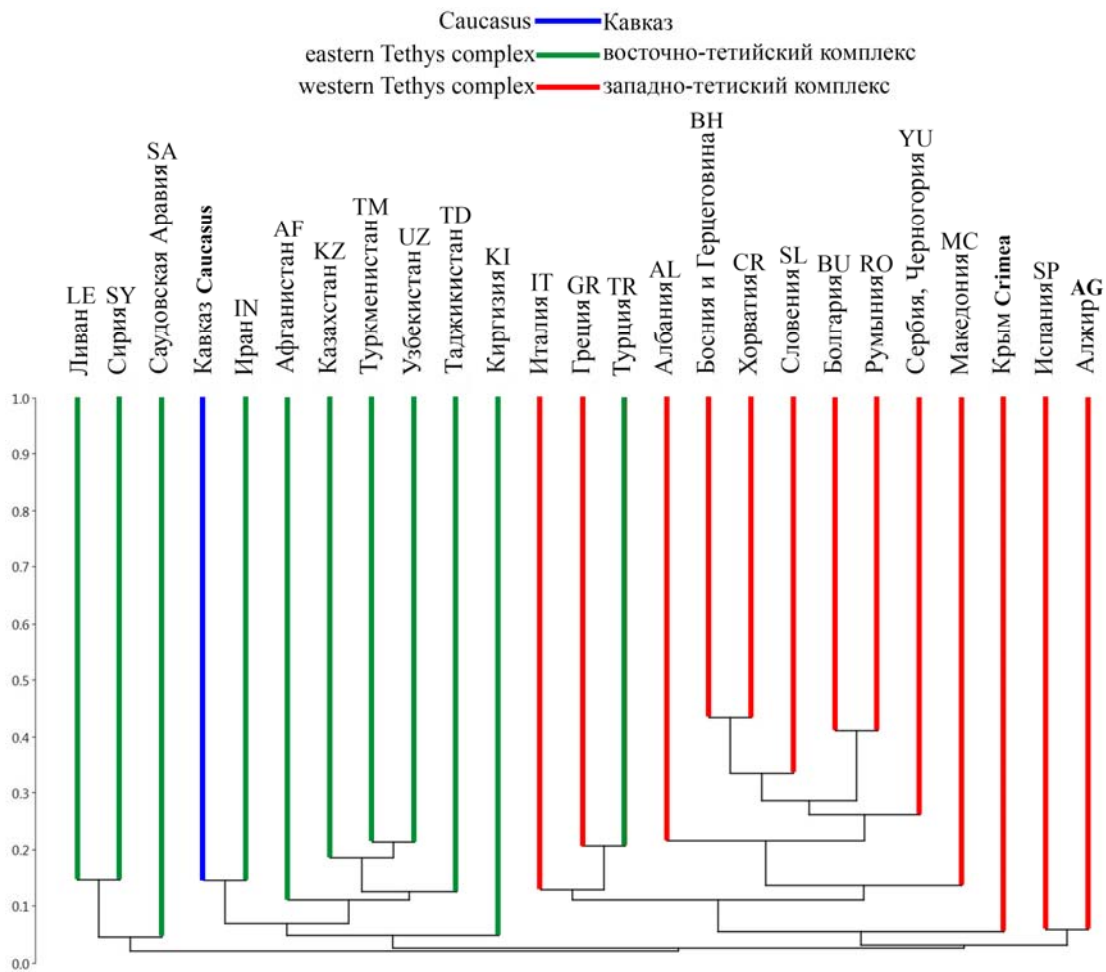


Рис. 12. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун различных районов Тетийской области на основе распространения видов

Fig. 12. The dendrogram of faunistic similarity (the Jaccard similarity coefficient) of different parts of the Tethys region based on distribution of species. The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [4]

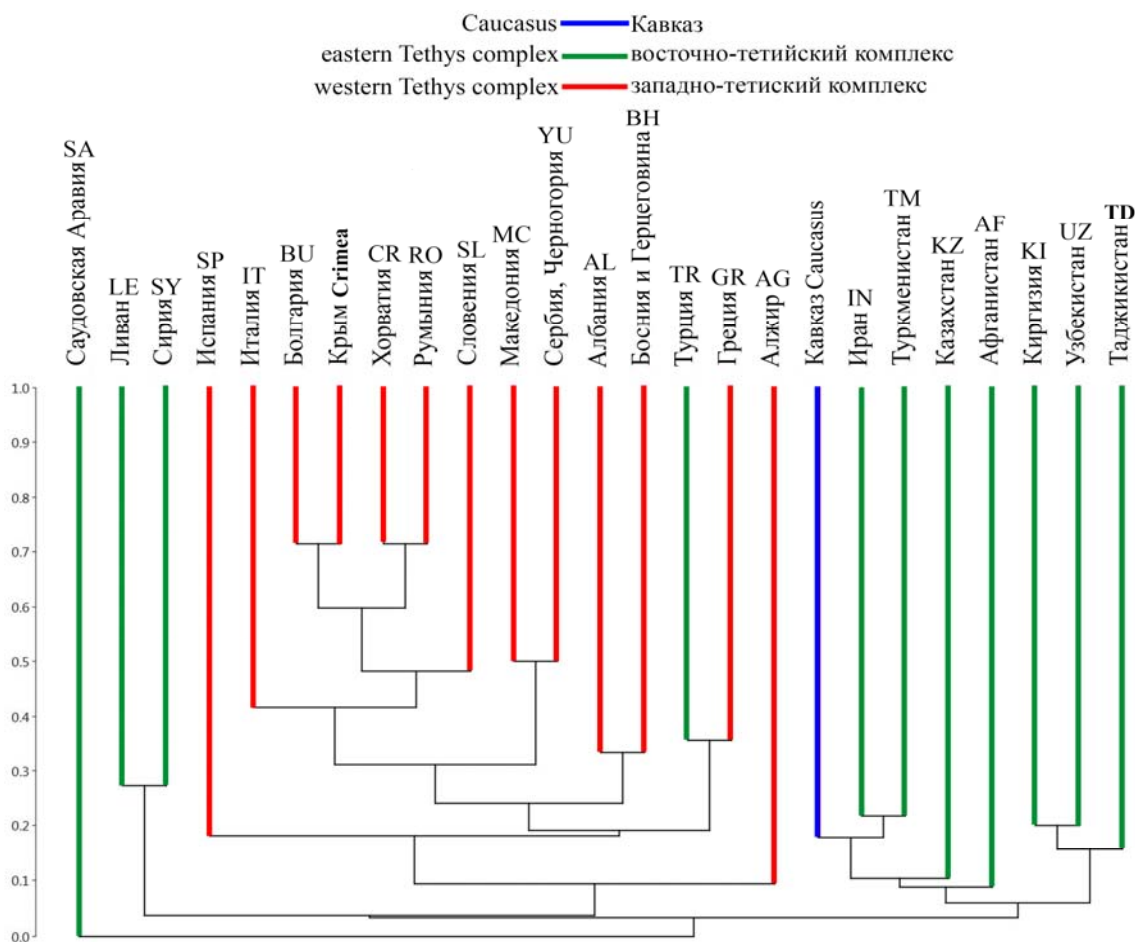
Большой Кавказ начал формироваться как остров значительно позже, чем Анатолия, Иберия и Калабрия, в раннем миоцене. А прочная его связь с Ирано-Анатолийской сушей установилась в позднем миоцене – раннем плиоцене. Соответственно, фауна Большого Кавказа формировалась как островная, однако этого отрезка времени, вероятно, не хватило для эволюции чернотелок родового уровня. Тем не менее благодаря сохранившейся позднетретичной флоре

в фауне Большого Кавказа наблюдается большое видовое разнообразие среди лесных чернотелок, особенно среди древнего голарктического рода *Nalassus*, для которого Большой Кавказ стал центром мирового разнообразия, а также для южнопалеарктическо-палеотропического рода *Laena*, большинство видов которого в западной части Палеарктики обитают в лесной подстилке [136]. Благодаря миоцено-плиоценовой связи с Иранской сушей Большой



Кавказ обогатился родами иранского происхождения (*Calyptopsis*, *Caenoblaps*, *Hedyphanes*), а также некоторыми гирканскими лесными видами (*Laena hispida*), что также от-

ражается на связях Большого Кавказа с восточным комплексом.



**Рис. 13.** Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун различных районов Тетийской области на основе распространения видов рода *Blaps*

**Fig. 13.** The dendrogram of faunistic similarity (the Jaccard similarity coefficient) of different parts of the Tethys region based on distribution of species of the genus *Blaps*. The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [4]

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализ распределения и таксономического разнообразия чернотелок свидетельствует о длительном развитии тенебрионидафаун прибрежных и островных экосистем океана Тетис, а впоследствии независимом

расцвете этих фаун в различных районах Тетийской пустынно-степной области по мере отступления вод океана, аридизации и орогенеза.

**Благодарности:** Исследование выполнено при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации, соглашение № 14.574.21.0109 (уникальный идентификатор прикладных научных исследований (проекта) – RFMEFI57414X0109).

**Acknowledgements:** The study is supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation, Agreement No. 14.574.21.0109 (an unique identifier for Applied Scientific Researches (Project) RFMEFI57414X0109).





Особенности географического распространения видов рода *Blaps* в Тетийском регионе

Таблица 2

Table 2

Features of the geographical distribution of species *Blaps* of the Tethys region

№	Наименование вида Name of Species	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Югославия / Yugoslavia	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan	
			<b>Genus <i>Blaps</i> Fabricius, 1775</b>																								
	<b>Subgenus <i>Arenoblaps</i> G. S. Medvedev, 1999</b>																										
1.	<i>hiemalis</i> Semenov & Bogatchev, 1940																							+		+	
	<b>Subgenus <i>Blaps</i> Fabricius, 1775</b>																										
2.	<i>abbreviata abbreviata</i> Ménétriés, 1836						+	+	+	+	+	+	+			+		+		+							
3.	<i>*adelaе</i> L. Soldati & F. Soldati, 1999															+											
4.	<i>*afghanistanica</i> Gridelli, 1954																				+						
5.	<i>*angusta</i> Seidlitz, 1893																			+							
6.	<i>anura</i> Seidlitz, 1893																				+				+	+	
7.	<i>appendiculata</i> Motschulsky, 1851	+																									
8.	<i>aruktavikus</i> G. S. Medvedev, 2004																								+	+	
9.	<i>armeniaca</i> Baudi di Selve, 1876														+												
10.	<i>badakschanica</i> Kaszab, 1960																				+				+		
11.	<i>*balashovi</i> Bogatchev & G. S. Medvedev, 1974																								+		
12.	<i>ballioni</i> Skopin, 1977																						+				
13.	<i>barrancoi</i> Castro Tovar, 2014*		+																								
14.	<i>batesi</i> Allard, 1880																			+							
15.	<i>*bedeli bedeli</i> Chatanay, 1914		+																								
16.	<i>*bedeli torresallai</i> Español, 1961		+																								
17.	<i>bengalensis</i> Hope, 1831																				+	+					



№	Наименование вида Name of Species	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Югославия / Yugoslavia	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan
18.	<i>bifurcata strauchii</i> Reiche, 1861	+																								
19.	<i>binominata</i> Escalera, 1914	+																								
20.	<i>bogatshevi</i> G. S. Medvedev, 1964																							+	+	
21.	<i>*bucharensis</i> Seid- litz, 1893																									+
22.	<i>*bushirensis</i> Kaszab, 1959																			+						
23.	<i>caraboides cara- boides</i> Allard, 1882																				+	+	+		+	
24.	<i>*caraboides inter- mittens</i> Kaszab, 1962																					+				
25.	<i>*caspica</i> Chigray, Nabozhenko, Ab- durakhmanov & Shapovalov, 2016*																					+				
26.	<i>clotzeri</i> Fischer von Waldheim, 1844																			+				+		
27.	<i>conradtii</i> Seidlitz, 1893																					+	+	+	+	+
28.	<i>cordicollis</i> Solier, 1848																		+							
29.	<i>*cretensis</i> Koch, 1948								+																	
30.	<i>cribrosa</i> Solier, 1848															+			+							
31.	<i>dehaani</i> Baudi di Selve, 1875																			+	+			+		
32.	<i>deplanata</i> Ménétériés, 1832														+					+		+		+		+
33.	<i>dispar</i> Seidlitz, 1893																							+		
34.	<i>elliptica</i> Seidlitz, 1893																							+		
35.	<i>emondi</i> Solier, 1848	+																								
36.	<i>*evanida</i> Seidlitz, 1893																					+				
37.	<i>eximia</i> Semenov & Bogatchev, 1936																					+				
38.	<i>*faustii bactriana</i> Bogatchev, 1959																								+	
39.	<i>faustii faustii</i> Seid- litz, 1893																				+	+		+	+	+
40.	<i>felix</i> Waterhouse,																			+	+			+		



№	Наименование вида Name of Species	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Югославия / Yugoslavia	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan
41.	<i>*ferganica</i> Bogatchev, 1959																						+			
42.	<i>*freibergeri</i> Skopin, 1969																							+		
43.	<i>gibba</i> Laporte, 1840		+	+				+	+																	
44.	<i>gigas</i> Linnaeus, 1767	+	+	+	+		+	+	+			+		+		+							+			
45.	<i>*glazunovi</i> Se- menov & Bo- gatchev, 1936																			+						
46.	<i>graeca</i> Solier, 1848								+							+										
47.	<i>*granulata altynemelis</i> Skopin, 1966																						+			
48.	<i>granulata granulata</i> Gebler, 1825																						+	+		
49.	<i>granulata granulosa</i> Ménétriés, 1854																						+			
50.	<i>*granulata kirgistica</i> Skopin, 1966																						+			
51.	<i>*granulata oblitera- ta</i> Ménétriés, 1849																						+			
52.	<i>*granulata stackel- bergi</i> Bogatchev, 1952																						+			
53.	<i>granulata turcoma- na</i> Fischer von Waldheim, 1843																						+	+		+
54.	<i>*granulipennis</i> Skopin, 1966																						+			
55.	<i>haarlovi</i> Gridelli, 1954																					+			+	
56.	<i>haberti</i> Peyerimhoff, 1931	+																								
57.	<i>*hispanica</i> Laporte, 1840		+																							
58.	<i>holconota</i> Fischer von Waldheim, 1844																					+	+		+	+
59.	<i>indicola</i> Bates, 1879																			+	+					
60.	<i>*inflatipennis</i> J.R. Sahlberg, 1908																+									
61.	<i>inflexa</i> Zubkov, 1833																						+		+	
62.	<i>jakovlevi</i> Semenov & Bogatchev, 1936																					+		+		



№	Наименование вида Name of Species	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Югославия / Yugoslavia	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan
		63.	<i>*jeannei</i> J. Ferrer & L. Soldati, 1999															+								
64.	<i>judaeorum</i> Miller, 1861																	+	+							
65.	<i>*kabuliensis</i> Kaszab, 1960																					+				
66.	<i>*kadyrbekovi</i> G. S. Medvedev, 2004																						+			
67.	<i>*kasatkini</i> Chigray & Nabozhenko, 2016																				+					
68.	<i>*klapperichi</i> Kaszab, 1960																					+				
69.	<i>kollari kollari</i> Seidlitz, 1893																				+					
70.	<i>*kovali</i> Nabozhenko et Abdurakhmanov, 2011															+										
71.	<i>*lata</i> Seidlitz, 1893																+									
72.	<i>lethifera lethifera</i> Marsham, 1802	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+				+		+		+		
73.	<i>lethifera pterotapha</i> Fischer von Waldheim in Ménétrés, 1832														+	+				+				+		
74.	<i>*lindbergi</i> Kaszab, 1959															+										
75.	<i>*lineata</i> Laporte, 1840	+																								
76.	<i>longicornis</i> Kraatz, 1882																						+			+
77.	<i>longula</i> Reiche & Saulcy, 1857															+										
78.	<i>pubica</i> Ballion, 1888														+	+				+						
79.	<i>*lusitanica ceballosi</i> Koch, 1944		+																							
80.	<i>*lusitanica Española</i> Koch, 1944		+																							
81.	<i>lusitanica lusitanica</i> Herbst, 1799		+																							
82.	<i>*magica</i> Erichson, 1841	+																								
83.	<i>medvedevi</i> Bogatchev, 1961																							+	+	
84.	<i>*menetrisiana</i> Bogatchev, 1948													+												



№	Наименование вида Name of Species	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Югославия / Yugoslavia	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan
85.	<i>mortisaga</i> Linnaeus, 1758		+	+		+		+	+		+	+		+	+	+				+				+		
86.	<i>motschulskiana</i> Bogatchev, 1947																				+				+	
87.	<i>mucronata</i> Latreille, 1804	+	+	+			+	+	+		+			+		+										
88.	<i>murgabensis</i> Bogatchev, 1961																							+	+	
89.	<i>mutata</i> Gemminger, 1870															+	+	+								
90.	<i>*neoscabiosa</i> Nabozhenko, 2008																			+						
91.	<i>*nitens rachyuran</i> Küster, 1848		+																							
92.	<i>*nitens mercatii</i> Canzoneri, 1969			+																						
93.	<i>nitens nitens</i> Laporte, 1840	+																								
94.	<i>nitens praedeserta</i> Koch, 1944	+																								
95.	<i>nitens requieni</i> Solier, 1848	+																								
96.	<i>nitida</i> Fischer von Waldheim, 1844																					+				
97.	<i>*nuristanica</i> Kaszab, 1959																				+					
98.	<i>oblonga</i> Kraatz, 1883																								+	+
99.	<i>ocreata</i> Allard, 1880								+							+										
100.	<i>oertzenii</i> Seidlitz, 1893								+							+										
101.	<i>*oglobini</i> Semenov & Bogatchev, 1936																									+
102.	<i>ominosa</i> Ménétriés, 1832														+	+				+	+					
103.	<i>*paludani</i> Kaszab, 1959																					+				
104.	<i>parvicollis</i> Zubkov, 1829														+							+				
105.	<i>*pavlovskii</i> Bogatchev, 1959																								+	
106.	<i>*persica</i> Seidlitz, 1893																				+					
107.	<i>*persicola</i> Seidlitz, 1893																				+					
108.	<i>*petitii</i> Pierre, 1964																+									





№	Наименование вида Name of Species	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Югославия / Yugoslavia	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan
109	<i>*petra</i> Chirgay, Nabozhenko & Keskin, 2015																+									
110	<i>plana</i> Solier, 1848	+	+										+			+										
111	<i>*platythorax</i> Gem- minger, 1870																			+						
112	<i>*povolnyi</i> Kaszab, 1970																				+					
113	<i>*prodigiosa</i> Erichson, 1841	+																								
114	<i>propheta propheta</i> Reiche, 1861	+																								
115	<i>pruinosa</i> Eversmann in Faldermann, 1836														+							+		+		
116	<i>*pseudocaudata</i> Kaszab, 1960																				+					
117	<i>pterosticha</i> Fischer von Waldheim, 1844																					+	+			
118	<i>puella</i> Allard, 1880															+										
119	<i>*punctostriata</i> Solier, 1848																			+						
120	<i>putrida</i> Motschulsky, 1845																					+				
121	<i>reichardi</i> Semenov & Bogatchev, 1936																						+		+	+
122	<i>rotundata</i> Solier, 1848															+		+								
123	<i>*scabiosa</i> Baudi di Selve, 1874																									+
124	<i>*scabriuscula</i> <i>scabriuscula</i> Mene- teries, 1832														+											
125	<i>*scabriuscula</i> <i>subalpina</i> Ménétriés, 1832																									
126	<i>scutellata</i> Fischer von Waldheim, 1844																				+	+		+		
127	<i>*semenovi</i> Bo- gatchev, 1939																						+			
128	<i>seriata</i> Fischer von Waldheim, 1820																			+				+		+
129	<i>*shach</i> Kaszab, 1970																				+					
130	<i>*simplex</i> Kaszab, 1960																				+					
131	<i>splichall</i> Gebien,															+										



№	Наименование вида Name of Species	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Югославия / Yugoslavia	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan	
	1913																										
132	<i>*stoliczkana</i> Bates, 1879																									+	
133	<i>*subcordata</i> Seidlitz, 1893																						+				
134	<i>*superstitiosa icosiensis</i> Peyerimhoff, 1925	+																									
135	<i>superstitiosa superstitiosa</i> Erichson, 1841	+																									
136	<i>taeniolata</i> Ménétriés, 1832								+						+	+	+	+		+					+		
137	<i>*tenuicauda</i> Seidlitz, 1893																						+				
138	<i>tenulcollis</i> Solier, 1848								+								+										
139	<i>*tenuepunctata</i> Motschulsky, 1860																						+				
140	<i>tibialis</i> Reiche & Saulcy, 1857					+		+					+		+												
141	<i>*tibiella</i> Seidlitz, 1893															+											
142	<i>titanus</i> Ménétriés, 1849																			+					+		
143	<i>transversalis</i> Fischer von Waldheim, 1844																						+				
144	<i>*trapezoidalis</i> Kaszab, 1970																					+					
145	<i>*tridentata</i> Waterhouse, 1889																					+					
146	<i>*tsharynensis balchashensis</i> Skopin, 1966																						+				
147	<i>*tsharynensis tsharynensis</i> Skopin, 1961																						+				
148	<i>*turcomanorum</i> Seidlitz, 1893																										+
149	<i>*turkestanica</i> Seidlitz, 1893																										+
150	<i>*tuxeni</i> Gridelli, 1954																				+						
151	<i>variolosa</i> Faldermann, 1835																								+		
152	<i>*verrucosa</i> Adams,														+												



№	Наименование вида Name of Species	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Югославия / Yugoslavia	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan
	<b>1817</b>																									
153	<i>vialattei</i> Peyerimhoff, 1920	+																								
154	<i>virgo</i> Seidlitz, 1893																						+			
155	<i>waltii</i> Seidlitz, 1893		+																							
156	<i>wiedemannii</i> Solier, 1848																		+							
157	<i>*wolinskii</i> Bodemeyer, 1927																			+						
158	<i>*zarudniana chorrassanica</i> Semenov & Bogatchev, 1936																			+						
159	<i>*zarudniana persis</i> Semenov & Bogatchev, 1936																			+						
160	<i>*zarudniana zarudniana</i> Semenov & Bogatchev, 1936																			+						
161	<i>zugmayeri</i> Schuster, 1935																			+						
	<b>Subgenus <i>Dineria</i> Motschulsky, 1860</b>																									
162	<i>halophila</i> Fischer von Waldheim, 1820					+	+		+	+	+	+	+	+								+				
163	<i>*lar</i> Bogatchev, 1947																									+
	<b>Subgenus <i>Prosoblapsia</i> Skopin &amp; Kaszab, 1978</b>																									
164	<i>*allardiana alaiensis</i> Seidlitz, 1893																									+
165	<i>maeander</i> Kraatz, 1885																						+			+
166	<i>transversimulcata meanderoides</i> Skopin, 1977																						+			+
	<b>Всего / Total:</b>	<b>20</b>	<b>14</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>13</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>15</b>	<b>25</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>3</b>	<b>29</b>	<b>26</b>	<b>32</b>	<b>15</b>	<b>27</b>	<b>15</b>	<b>21</b>



### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Kergoat G.L., Bouchard P., Clamens A.L., Abbate J.L., Jourdan H., Jabbour-Zahab R., Genson G., Soldati L., Condamine F.L. Cretaceous environmental changes led to high extinction rates in a hyperdiverse beetle family // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. Vol. 14. P. 1–13.
2. Набоженко М.В., Лебедева Н.В., Набоженко С.В., Лебедев В.Д. Таксоцэн чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) в экотоне «лес–степь» // *Энтомологическое обозрение*. 2016. Т. 95, вып. 1. С. 137–152.
3. Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В. Определитель и каталог жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) Кавказа и юга европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 361 с.
4. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 5. Tenebrionidea. Stenstrup: Apollo books, 2008. 670 p.
5. Абдурахманов Г.М., Шохин И.В., Теймуров А.А., Абдурахманов А.Г., Гаджиев А.А., Даудова М.Г., Магомедова М.З., Иванушенко Ю.Ю. Использование элементов морфоэкологических адаптаций организма к окружающей среде при палеогеографических реконструкциях биот (построение исторических схем формирования флоры и фауны) Тетийской пустынно-степной области // *Юг России: экология, развитие*. 2016. Т. 11, №2. С. 9–31. DOI:10.18470/1992-1098-2016-2-9-31.
6. Motschulsky V. Die Coleopterologischen Verhältnisse und die Käfer Russlands, von Victor V. Motschulsky // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 1845. Vol. 18, No. 3. P. 1–141.
7. Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии (главным образом на материале по жесткокрылым насекомым). М. – Л.: Наука, 1965. 419 с.
8. Ménétriés E. Catalogue raisonné des objets de zoologie recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse entrepris par l'ordre de S. M. l'Empereur. Académie des Sciences St.-Petersbourg. 1832. xxxiii + 272 + iv + (1).
9. Ménétriés E. Descriptions des Insectes recueillis par feu M. Lehmann. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg, Sixième série. 1848–1849. 1848 [II], T. 8, pt. 2, livr. 1/2. P. 17–66. 1849 [XI]. T. 8, pt. 2, livr. 4. P. 217–328.
10. Ménétriés E. Insecten, gesammelt in der Gegend von Nachitschevan und im nördlichen Persien. Bestimmt von Dr. Ménétriés (1850) // *Nouvelles Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 1860. Т. 12. P. 247–248.
11. Крыжановский О.Л. Э.Ф. Менетриэ (1801–1861) // *Труды Зоологического института РАН*. Т. 292. Отечественные зоологи. СПб.: ЗИН РАН, 2002. С. 6–11.
12. Kraatz G. Revision der Tenebrioniden der alten Welt aus Lacordaire's Gruppen der Erodiides, Tentyriides, Akisides, Pimeliides, und der europäischen Zophos is-Arten. Berlin, 1865. 393 p.
13. Heyden L. von, Reitter E., Weise J. *Catalogus Coleopterorum Europae et Caucasi*. Editio tertia. Berlin: Libraria Nicolai, 1883. 228 p.
14. Heyden L. von, Reitter E., Weise J. *Catalogus Coleopterorum Europae, Caucasi et Armeniae rossicae*. Mödling: E. Reitter, 1891. 420 p.
15. Heyden L., Reitter E., Weise J. *Catalogus Coleopterorum Europae, Caucasi et Armeniae Rossicae*. Editio secunda. Berlin: Paskau, Caen, 1906. 4 p. + 774 columns.
16. Schuster A. *Monographie der Coleopterengattung Laena Latreille* // *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*. 1916. Vol. 66. P. 495–629.
17. Gridelli E. *Catalogo regionato delle species della famiglia Tenebrionidae a me nota dell'Afghanistan (Coleoptera)* // *Atti del Museo Civico di Storia Naturale Trieste*. 1954. Vol. 19. P. 169–292.
18. Gridelli E. *Tenebrionidae* // *Porta A. Fauna Coleopterorum italica*. Supplementum II. Sanremo: Soc. An. G. Gandolfi, 1949. 386 p.
19. Semenov A.P. *Diagnoses coleopterorum novorum ex Asia centrali et orientali* // *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*. 1891. Vol. 25. P. 262–382.
20. Semenov A.P. *Symbolae ad cognitionem pimeliidarum*. I–III // *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*. 1893. Vol. 27. P. 249–264.
21. Семёнов-Тян-Шанский А.П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых (с картой). М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 15 с., 1 карта.
22. Bogdanov-Katjkov N.N. *Tentyriinae de la collection V.I. Motschulsky (Coleoptera, Tenebrionidae)* // *Известия Императорской Академии наук*. Серия 7. 1915. Т. 19. Вып. 7. С. 598–610.
23. Крыжановский О.Л. Г.Г. Якобсон (1871–1926) // *Труды Зоологического института РАН*. Т. 292. Отечественные зоологи. СПб.: ЗИН РАН, 2002. С. 12–17.
24. Якобсон Г.Г. *Жуки России и Западной Европы*. Руководство к определению жуков. Петроград: Изд-во А.Ф. Девриена, 1905–1916. 1024 с.
25. Рейхардт А.Н. *Жуки-чернотелки трибы Opatrini Палеарктической области*. Определители по фауне СССР. Вып. 19. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 224 с.
26. Богачёв А.В. *Материалы к познанию фауны жуков Апшеронского полуострова* // *Труды Азербайджанского отделения Закавказского филиала АН СССР*. 1934. Т. 7. С. 14–71.
27. Богачёв А.В. *Реликтовые элементы в восточной части АзССР* // *Известия Азербайджанского филиала АН СССР*. 1938. Вып. 2. С. 85–88.
28. Богачёв А.В. *Список видов жуков из семейств Tenebrionidae и Scarabaeidae*. (Собраны в Нах. АССР в 1933 г.) // *Труды Зоологического института Азербайджанского филиала АН СССР*. 1938. Т. 8. С. 135–154.
29. Богачёв А.В. *Обзор видов сем. Tenebrionidae Кавказа и сопредельных стран* // *Бюллетень государственного музея Грузии*. 1938. Т. 9. С. 118–127.
30. Богачёв А.В. *Фауна бинагадинских Кировых пластов Coleoptera* // *Известия Азербайджанского филиала АН СССР*. 1939. Вып. 1–2. С. 135–141.
31. Богачёв А.В. *Фауна Бинагадинских Кировых пластов. Жуки – Coleoptera* // *Труды естественно-*



- исторического музея АН АзССР. 1948. Вып. 1–2. С. 137–160.
32. Semenov Tian-Shanskij A., Bogatshev A. Supplément à la Révision du genre *Blaps* F. (Coleoptera, Tenebrionidae) de G. Seidlitz, 1893 // Festschrift zum 60. Geburtstag von Professor Dr. Embrik Strand. Riga: Izdevnieciba "Latvija", 1936. Vol. 1. P. 553–568.
33. Kaszab Z. Revision der Tenebrioniden – Tribus Platyscelini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1940. Bd. 30. H. 1. S. 119–235; H. 3. S. 896–1004.
34. Kaszab Z. Beiträge zur Kenntnis der Tenebrioniden Fauna Kleinasien // Folia entomologica Hungarica. 1938. Vol. 5, No. 1–4. P. 2–7.
35. Kaszab Z. Vasvári Miklós kisázsiai gyűjtőtűjainak állattani eredményei II. Gyászbogarak (Tenebrionidae). [Zoologische Ergebnisse der Ersten (VI–X. 1936) und zweiten (V–VIII. 1937) Forschungsreise N. Vasvári's in Kleinasien. II. Schwarzkäfer (Tenebrionidae)] // Matematikai és természettudományi értesítő. 1939. Vol. 58. P. 578–590.
36. Antoine M. Notes d'entomologie marocaine. XXVI. Le genre *Sabularius* Esc. // Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc. 1937. Vol. 17. P. 174–181.
37. Antoine M. Notes d'entomologie Marocaine XLIV. Matériaux pour l'étude des Helopinæ du Maroc (Col. Tenebrionides) // Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc. [1945–1947] 1949. Vol. 25–27. P. 123–162.
38. Gebien H. Pars. 15, 22 (1910), pars. 28, 37 (1911): Tenebrionidae, Trictenotomidae // Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio W. Junk editus a S. Schenking. Berlin: W. Junk, 1910–1911. Vol. 18. P. 1–740.
39. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden (Col. Heteromera) Teil. 1 // Pubblicazioni del Museo Entomologico "Pietro Rossi" Duino. Vol. 2. P. 505–883.
40. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2 // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1938. Bd. 28. P. 283–314 (402–433), p. 397–428 (434–465).
41. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2 // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1939. Bd. 29. P. 443–474 (466–497), p. 739–770 (498–529).
42. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2 // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1940. Bd. 30. P. 405–436 (530–561), p. 755–786 (562–593), p. 1061–1092 (594–625).
43. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2 // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1941. Bd. 31. P. 331–362 (626–657), p. 803–834 (658–689), p. 1131–1146 (690–705).
44. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2, 3 // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1942. Bd. 32. P. 308–346 (706–744), p. 729–760 (745–777).
45. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 3 // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1943. Bd. 33. P. 399–430 (778–809), p. 895–926 (810–841).
46. Papp Ch.S., Seeno T.N., Zoltán Kaszab. A Personal Tribute on the Occasion of his 65<sup>th</sup> Birthday // Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey Tutzing bei München. 1981. Vol. 29. P. 1–73.
47. Kaszab Z. Neue Leptodes-Arten aus Asien, nebst einer Revision der Leptodini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1959. Vol. 4. P. 349–368.
48. Kaszab Z. Revision der Tenebrioniden-Gattung *Microdera* Eschsch. (Coleoptera) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1966. Vol. 12. P. 279–305.
49. Kaszab Z. Die Arten der Gattung *Philhammus* Fairm. (Coleoptera, Tenebrionidae) // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. 1967. Vol. 59. P. 291–296.
50. Kaszab Z. Revision der asiatischen Arthrodisis-artigen Erodiiini (Coleoptera: Tenebrionidae) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1979. Vol. 25. P. 69–119, 1 pl.
51. Kaszab Z. The 3<sup>rd</sup> Danish Expedition to Central Asia. Zoological Results 24. Ergänzungen zur Tenebrioniden (Insecta). Aufarbeitung von Dr. E. Gridelli der 3. Dänischen Zentralasiatischen Expedition // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i København. [1958] 1959. Vol. 120. P. 237–255.
52. Kaszab Z. Die Tenebrioniden Afghanistans, auf Grund der Ergebnisse der Sammelreise des Herrn J. Klapperich in den Jahren 1952/53 (Col.) // Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey. 1959. Vol. 10. P. 321–404, 10 pls.
53. Kaszab Z. Die Tenebrioniden Afghanistans, auf Grund der Ergebnisse der Sammelreise des Herrn J. Klapperich in den Jahren 1952/53 (Col.). 1. Fortsetzung und Schluss // Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey. 1960. Vol. 11. P. 1–179.
54. Kaszab Z. Ergebnisse der Deutschen Afghanistan-Expedition 1956 der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe. Tenebrionidae (Coleoptera) // Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland. 1961. Vol. 19. P. 235–238.
55. Kaszab Z. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans (Sammelergebniss von O. Jakeš 1963–64, D. Povolný & Fr. Tenora 1966, J. Šimek 1965–66, D. Povolný, J. Geiser, Z. Šebek & Fr. Tenora 1967) Tenebrionidae, Col. // Časopis Moravského Musea, Vědy přírodní 53, Supplementum. 1968. 7–124, 4 pls.
56. Kaszab Z. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans (Sammelergebniss von O. Jakeš 1963–64, D. Povolný & Fr. Tenora 1966, J. Šimek 1965–66, D. Povolný, J. Geiser, Z. Šebek & Fr. Tenora 1967). Tenebrionidae, Col. // Časopis Moravského Musea, Vědy přírodní 54, Supplementum. 1970. 5–182, 23 pls.
57. Kaszab Z. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Tenebrionidae // Fauna of Saudi Arabia. 1979. Vol. 1. P. 257–288.
58. Kaszab Z. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Tenebrionidae (Part 2) Zusammenfassung der bis jetzt bekannt gewordenen Tenebrioniden (First part) // Fauna of Saudi Arabia. 1981. Vol. 3. P. 276–401.
59. Kaszab Z. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Tenebrionidae (Part 2) Zusammenfassung der bis jetzt bekanntgewordenen Tenebrioniden (Second part) // Fauna of Saudi Arabia. 1982. Vol. 4. P. 124–243.
60. Kaszab Z. Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes 70. Beitrag // Beiträge zur Entomologie. 1967. Vol. 17, No. 3/4. P. 547–571.





61. Español F. Los *Probraticus* de Espana (Col. Tenebrionidae) // Eos. 1956. Vol. 32. P. 83–123.
62. Español F. Los *Cylindronotini* de la Peninsula Ibérica (Col. Tenebrionidae) // Eos. 1961. Vol. 37. P. 135–160.
63. Español F. Los *Blaps* de la Peninsula Ibérica (Col. Tenebrionidae) // Eos. 1961. Vol. 37. P. 399–414.
64. Español F. Revision de los *Phylan* ibéricos (Col. Tenebrionidae) // Eos. 1945. Vol. 21. P. 297–357, pl. xiii.
65. Español F. Revisión del género *Micrositus* (Col. Tenebrionidae) // Trabajos del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona, Nueva Seria. Zoológica. 1947. Vol. 1. P. 5–60.
66. Español F. Los *Colpotus* del Mediterraneo Occidental (Col. Tenebrionidae) // Eos. 1953. Vol. 29. P. 123–142.
67. Kühnelt W. Ergebnisse der österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Die Tenebrioniden Irans // Sitzungsberichte der österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. 1957. Bd. 166. H. 2. S. 65–102.
68. Kühnelt W. Catalogus faunae Graeciae. Pars I. Tenebrionidae. Athènes: To VOUNO, 1965. 60 p.
69. Schawaller W. Tenebrionidae aus dem Vorderen Orient I (Insecta, Coleoptera). Tenebrionidae from the Middle East I (Insecta, Coleoptera) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie). 1982. P. 1–14
70. Ferrer J., Soldati L. Contribution à l'étude des Tenebrionidae de Turquie (Insecta, Coleoptera) // Entomofauna. 1999. Vol. 20. P. 53–92.
71. Богачёв А.В. Новый род жуков-чернотелок из Таджикистана *Allotadzhikistania*, gen. nov. (Tenebrionidae, Pimeliini) // Доклады Академии наук Таджикской ССР. 1960. Т. 3, вып. 1. С. 43–46.
72. Богачёв А.В. Новый своеобразный род жуков-чернотелок, найденных в Таджикистане – *Tadzhikistania*, gen. nov. (Coleoptera, Tenebrionidae) // Доклады Академии наук Таджикской ССР. 1960. Т. 3, вып. 3. С. 35–37.
73. Богачёв А.В. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae) Средней Азии и Казахстана. Автореф. дис. ... доктора биол. наук. Душанбе: Изд-во АН Таджикской ССР, 1965. 38 с.
74. Скопин Н.Г. Материалы по фауне и экологии чернотелок (Col., Tenebr.) юго-восточного Казахстана // Труды научно-исследовательского института защиты растений. 1961. Вып. 6. С. 192–208.
75. Скопин Н.Г. Материалы по фауне чернотелок Мангышлака и северо-западного Устюрта // Труды научно-исследовательского института защиты растений. 1964. Вып. 8. С. 277–297.
76. Скопин Н.Г. Жуки-чернотелки южного Казахстана и их хозяйственное значение // Труды казахского научно-исследовательского института защиты растений. 1968. Вып. 10. С. 73–114.
77. Рихтер В.А., Коротяев Б.А. Памяти Г. С. Медведева (1931–2009) // Энтомологическое обозрение. 2010. Т. 89, вып. 4. С. 917–929.
78. Медведев Г.С. Типы ротовых аппаратов чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Туркмении // Зоологический журнал. 1959. Т. 38, вып. 8. С. 1214–1229.
79. Медведев Г.С. Типы эколого-морфологических приспособлений чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Туркмении. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Наука, 1961. 15 с.
80. Медведев Г.С. Типы адаптаций строения ног пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтомологическое обозрение. 1965. Т. 44, вып. 4. С. 803–826.
81. Медведев Г.С. Эколого-морфологические типы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии // Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе: Ирфон, 1970. С. 26–44.
82. Медведев Г.С., Непесова М.Г. Определитель жуков-чернотелок Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1985. 180 с.
83. Абдурахманов Г.М., Медведев Г.С. Каталог жуков-чернотелок Кавказа. Махачкала: ДГПУ, 1994. 212 с.
84. Ангелов П.А., Медведев Г.С. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) Болгарии // Энтомологическое обозрение. 1981. Т. 60, вып. 2. С. 302–315.
85. Медведев Г.С. Эволюция и система жуков-чернотелок трибы *Blaptini* (Coleoptera, Tenebrionidae) // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 53. СПб.: ЗИН РАН, 2001. 332 с.
86. Medvedev G.S. On connections of the sand desert faunas of Tenebrionidae (Coleoptera) of Middle Asia, Iran and Afghanistan // Contributions to systematics and biology of beetles. Papers celebrating the 80<sup>th</sup> birthday of Igor Konstantinovich Lopatin. Sofia – Moscow: Pensoft, 2005. P. 299–314.
87. Егоров Л.В. Новые виды жуков-чернотелок рода *Oodescelis* Motsch. (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтомологическое обозрение. 1987. Т. 66. Вып. 4. С. 800–802.
88. Егоров Л.В. Обзор жуков-чернотелок рода *Platyscelis* Latr. (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны СССР // Энтомологическое обозрение. 1989. Т. 68. Вып. 2. С. 336–352.
89. Егоров Л.В. К систематике трибы *Platyscelidini* (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтомологическое обозрение. 1990. Т. 69. Вып. 2. С. 401–412.
90. Егоров Л.В. Новые виды чернотелок рода *Biogamix* Vat. (Coleoptera, Tenebrionidae) // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 211. Проблемы систематики жесткокрылых насекомых. Л.: ЗИН АН СССР, 1990. С. 117–134.
91. Егоров Л.В. О системе жуков-чернотелок трибы *Platyscelidini* (Coleoptera, Tenebrionidae) мировой фауны // Энтомологическое обозрение. 2004. Т. 83, вып. 3. С. 581–613, 765–766.
92. Егоров Л.В. Обзор жуков-чернотелок рода *Trichomyatis* Schuster, 1931 (Coleoptera: Tenebrionidae: Platyscelidini) // Труды Русского энтомологического общества. Т. 77. СПб., 2006. С. 85–93.
93. Egorov L.V. About composition of the genus *Myatis* Bates, 1879 (Coleoptera, Tenebrionidae, Platyscelidini) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2006. Т. 2, вып. 1. С. 73–78.
94. Penrith M.L. Revision of the *Zophosini* (Coleoptera: Tenebrionidae). Part 10. Key to the subgenera, supplement, evolution and biogeography of the tribe and catalogue // Cimbebasia. Ser. A. 1986. Vol. 6, No. 10. P. 418–502.



95. Крыжановский О.Л., Непесова М.Г. Опыт реконструкции генезиса пустынной фауны чернотелок Туркменистана // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1990. Вып. 4. С. 3–9.
96. Абдурахманов Г.М. Состав и распределение жесткокрылых восточной части Большого Кавказа. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во, 1981. 269 с.
97. Абдурахманов Г.М. О связях фаун жесткокрылых (Coleoptera) аридных районов восточной части Большого Кавказа и Средней Азии // Энтомологическое обозрение. 1983. Т. 62, вып. 3. С. 481–497.
98. Абдурахманов Г.М. Причины различий состава горной энтомофауны восточной и западной частей Большого Кавказа // Доклады АН СССР. 1984. Т. 274, N1. С. 244–247.
99. Абдурахманов Г.М. 1988. Восточный Кавказ глазами энтомолога. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во. 136 с.
100. Абдурахманов Г.М., Исмаилов Ш.И., Лобанов А.Л. Новый подход к проблеме объективного зоогеографического районирования. Махачкала: Дагпедуниверситет, 1995. 325 с.
101. Pisano P., Leo P. Helopinae (Coleoptera Tenebrionidae) di Sardegna: zoogeografia e filogenesi // Lavori della Società italiana di Biogeografia (N. S.). 1983. Vol. 8. P. 691–714.
102. Fattorini S., Leo P., Salvati L. Biogeographical observations of the darkling beetles of the Aegean Islands (Coleoptera, Tenebrionidae) // Fragmenta Entomologica. 1999. Vol. 31, No. 2. P. 339–375.
103. Ferrer J. Análisis cladístico de la tribu Pedinini (Coleoptera, Tenebrionidae) de la Península Ibérica, descripción de un nuevo género y comentarios sobre el género *Psammodoinellus* Leo, 1981 // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). 2013. No. 53. P. 31–55.
104. Ferrer J. Nuevos *Eumicrositus* Español, 1947 de la Península Ibérica y notas sobre el complejo supraespecífico de *E. ulissiponensis* (Germar, 1824) (Coleoptera, Tenebrionidae, Pedinini) // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). 2014. No. 54. P. 127–144.
105. Ferrer J. El género *Dendarophylan* Español, 1947 (Coleoptera, Tenebrionidae, Pedinini) // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). 2015. No. 56. P. 61–72.
106. Ferrer J., Iwan D. Revisión del género *Heliopates* Dejean, 1834 (Coleoptera, Tenebrionidae). I: Las especies de la Península Ibérica, Baleares y Sicilia // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). 2012. No. 50. P. 115–147.
107. Leo P., Liberto A. Un nuovo genere e una nuova specie di Melambiina dell'Oman (Coleoptera, Tenebrionidae) // Fragmenta entomologica, Roma. 2011. Vol. 43, No. 2. P. 157–166.
108. Ferrer J. Nuevas especies y claves de las *Pimelia* Franco-Ibéricas (Coleoptera, Tenebrionidae) y notas sobre *Pimelia* (*Amblyptera*) de Marruecos // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). 2012. No. 50. P. 219–253.
109. Lillig M. Revision des Subgenus *Symphoxycara* Koch, 1943 der Gattung *Oxycara* Solier, 1835 (Coleoptera, Tenebrionidae, Tentyriini) // Coleoptera. 2001. Vol. 5. P. 363–389.
110. Lillig M. Nomenclatural changes and notes on the distribution of some species of the genus *Adesmia* Fischer von Waldheim, 1822 from the Middle East (Coleoptera: Tenebrionidae, Pimeliinae) // Entomologische Zeitschrift. 2005. Vol. 115, No. 5. P. 233–235.
111. Lillig M. Two new species of the genus *Erodus* Fabricius, 1775 from Oman and Syria (Coleoptera, Tenebrionidae, Pimeliinae) // Zoology in the Middle East. 2009. Vol. 48. P. 75–80.
112. Lillig M., Pavlíček T. *Astorthocnemis becvarorum*, a New Genus and a New Species from the Middle East (Coleoptera: Tenebrionidae, Pimeliinae, Platypini) // Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins. 2002. Vol. 27, No. 3/4. P. 97–104.
113. Ferrer J., Whitehead P. The genus *Xanthomus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae), its evolutionary history and conservation significance // Annales Zoologici. 2002. T. 52, No. 3. P. 383–401.
114. Набоженко М.В. О системе трибы Helopini и обзор жуков-чернотелок родов *Nalassus* Mulsant и *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) Европейской части СНГ и Кавказа // Энтомологическое обозрение. 2001. Т. 80, вып. 3. С. 627–668.
115. Набоженко М.В. Ревизия рода *Catomus* Allard, 1876 и сближаемых с ним родов (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны Кавказа, Средней Азии и Китая // Энтомологическое обозрение. 2006. Т. 85. Вып. 4. С. 798–857.
116. Nabozhenko M.V., Chang H., Xu Li, Pu H., Jia S. A new species and a new genus of comb-clawed beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Alleculinae) from Lower Cretaceous of Yixian (China, Laoning) // Paleontological Journal. 2015. Vol. 49, No. 13. P. 1420–1423.
117. Nabozhenko M.V. Taxonomic notes on the genera *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820 and *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Turkey // Journal of Insect Biodiversity. 2013. Vol. 1, No. 8. P. 1–9.
118. Nabozhenko M.V., Lillig M. A new subgenus and species of the genus *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Israel and Egypt // Zootaxa. 2013. Vol. 3641, No. 2. P. 188–192.
119. Набоженко М.В. Новый род жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Вестник зоологии. 2002. Т. 36, N2. С. 41–46.
120. Набоженко М.В., Кескин Б. Новый род и вид жуков-чернотелок трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) из Турции // Энтомологическое обозрение. 2010. Т. 89, вып. 4. С. 840–844.
121. Keskin B., Nabozhenko M.V. *Idahelops alpagutae* (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini): a new genus and species from the Aegean region of Turkey // Zootaxa. 2012. Vol. 3207. P. 63–67.
122. Keskin B., Nabozhenko M. The new genus *Taurohelops* (Coleoptera: Tenebrionidae) from Anatolia, Turkey // The Coleopterists Bulletin. 2015. Vol. 69, No. 4. P. 83–92.
123. Leo P., Liberto A. Un nuovo genere di Helopini della Grecia (Coleoptera, Tenebrionidae) // Fragmenta Entomologica. 2003. Vol. 34, No. 2. P. 299–309.
124. Viñolas A., Cartagena M.C. Fauna de Tenebrionidae de la Península Ibérica y Baleares. Volume 1. Lagriinae y



- Pimeliinae (Coleoptera). Barcelona: Argania Editio, 2005. 428 p.
125. Aliquò V., Rastelli M., Rastelli S., Soldati F. Coleotteri Tenebrionidi d'Italia – Darkling Beetles of Italy. Piccole Faune II. CD-Rom. Museo Civico di Storia Naturale di Carmagnola (Torino), Associazione Naturalistica Piemontese (Torino), Progetto Biodiversità, Comitato Parchi (Roma), 2007.
126. Soldati F. Fauna of France and Corsica. Coleoptera Tenebrionidae (Alleculinae excluded). Systematic Catalogue and Atlas. [Catalogue systématique et Atlas (édition bilingue)] // Mémoires de la Société Linnéenne de Bordeaux. Tome 6. Bordeaux, 2007. 186 p., 165 cartes.
127. Lillig M., Borg Barthet H., Mifsud D. An identification and informative guide to the Tenebrionidae of Malta (Coleoptera) // Bulletin of the Entomological Society of Malta. 2012. Vol. 5. P. 121–160.
128. Lillig M., Pavlíček T. The darkling beetles of the Sinai Peninsula (Coleoptera: Tenebrionidae excl. Lagriinae et Alleculinae) // Zoology in the Middle East. 2003. Supplementum. P. 1–87.
129. Schawaller W. Order Coleoptera, family Tenebrionidae (with the exception of the subfamily Alleculinae) // Arthropod fauna of the UAE. 2010. Vol. 3. P. 253–278.
130. Soldati L. The darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of Qatar. Warszawa: Natura optima dux Foundation, 2009. 120 p.
131. Tezcan S., Karsavuran Yu., Pehlivan E., Keskin B., Ferrer J. Contributions to the knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) from Turkey. Part I. Lagriinae, Pimeliinae, Bolitophaginae, Diaperinae // Türkiye Entomoloji Dergisi. 2004. Vol. 28. P. 99–114.
132. Tezcan S., Karsavuran Yu., Pehlivan E., Keskin B., Ferrer J. Contributions to the knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) from Turkey. Part II. Opatrinae, Tenebrioninae, Adeliinae // Türkiye Entomoloji Dergisi. 2004. Vol. 28. P. 163–180.
133. Kamiński M.J. Catalogue of the World Melambiina (Coleoptera: Tenebrionidae: Pedinini) // Annales Zoologici. 2011. Vol. 61. P. 281–333.
134. Iwan D., Ferrer J., Raš M. Catalogue of the World Gonocephalum Solier, 1834 (Coleoptera, Tenebrionidae, Opatrini). Part 1. List of the species and subspecies // Annales Zoologici. 2010. Vol. 60, No. 2. P. 245–304.
135. Iwan D., Ferrer J., Raš M. Catalogue of the World Gonocephalum Solier, 1834 (Coleoptera, Tenebrionidae, Opatrini). Part 1. List of the species and subspecies // Annales Zoologici. 2011. Vol. 61, No. 2. P. 259–276.
136. Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В. Реликтовые и эндемичные элементы в фауне жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Большого Кавказа // Юг России: экология, развитие. 2009. Т. 4, N2. С. 6–14.
137. Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В. Новые данные по составу, особенностям географического распространения и вероятным путям формирования фауны жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) прикаспийских и островных каспийских экосистем. Сообщение 1 // Юг России: экология, развитие. 2014. Т. 9, N1. С. 30–60. DOI: 10.18470/1992-1098-2014-1-30-60.
138. Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В. О фауногенезе жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Средней Азии // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11, N2. С. 170–177. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-170-177.
139. Замотайлов А.С., Орлов В.Н., Набоженко М.В., Охрименко Н.В., Хачиков Э.А., Шаповалов М.И., Шохин И.В. Основные пути формирования энтомофаунистических комплексов Северо-Западного Кавказа (на материале по жесткокрылым насекомым – Insecta, Coleoptera) // Энтомологическое обозрение. 2010. Т. 89, вып. 1. С. 178–218.
140. Набоженко М.В., Шохин И.В., Абдурахманов Г.М., Клычева А.Н., Марахонич А.В., Олейник Д.И. Основные закономерности распределения и генезис псаммофильных жесткокрылых понто-каспийского региона на примере Tenebrionidae и Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) // Юг России: экология, развитие. 2012. Т. 7, N1. С. 110–126. DOI: 10.18470/1992-1098-2012-1-110-126.
141. Kirejtshuk A.G., Merkl O., Kernegger F. A new species of the genus *Pentaphyllus* Dejean, 1821 (Coleoptera, Tenebrionidae, Diaperinae) from the Baltic amber and checklist of the fossil Tenebrionidae // Zoosystematica Rossica. 2008. Vol. 17. P. 131–137.
142. Kirejtshuk A.G., Nabozhenko M.V., Nel A. New genus and species of the tribe Opatrini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) from the Lowermost Eocene amber of Paris basin // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2010. Vol. 314. P. 191–196.
143. Nabozhenko M.V., Kirejtshuk A.G. *Cryptohelops menaticus* – a new genus and species of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Palaeocene of Menat (France) // Comptes Rendus Palevol. 2014. Vol. 13. P. 65–71.
144. Nabozhenko M.V., Perkovsky E.E., Chernei L.S. A new species of the genus *Nalassus* Mulsant (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from the Baltic amber // Paleontological Journal. 2016. Vol. 50, No. 9. P. 1–6.
145. Chang H.L., Nabozhenko M., Pu H.Y., Xu L., Jia S.H., Li T.R. First record of fossil comb-clawed beetles of the tribe Cteniopodini (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae) from the Jehol Biota (Yixian formation of China), Lower Cretaceous // Cretaceous Research. 2016. Vol. 57. P. 289–293.
146. Condamine F.L., Soldati L., Clamens A.-L., Rasplus J.-Y., Kergoat G. J. Diversification patterns and processes of wingless endemic insects in the Mediterranean Basin: historical biogeography of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae) // Journal of Biogeography. 2013. Vol. 40, iss. 10. P. 1899–1913.
147. Набоженко М.В. Жуки-чернотелки родов *Ectrotopsis* Allard, 1876 и *Xanthomus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) – представители супралиторальных фаун древних и современных морских бассейнов // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке. Материалы международной научной конференции, Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011. СПб.: СПбГУ, 2011. С. 111.
148. Iwan D., Matthews E. *Scleropatroides* Löbl and Merkl (Coleoptera: Tenebrionidae: Opatrini) discovered in Australia, with description of a new species and discussion of related genera // The Coleopterists Bulletin. 2015. Vol. 69, No. 4. P. 115–121.



149. Nabozhenko M.V. A review of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) of China with new concept of the distribution of the genus // *Caucasian Entomological Bulletin*. 2012. Vol. 8, Iss. 1. P. 33–36.

150. Alpagut Keskin N., Nabozhenko M., Şendoğan D., Keskin B. Molecular and morphological evidence for two well supported *Nalassus* (Coleoptera, Tenebrionidae) lineages from Turkey // *Abstracts of the International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions (13<sup>th</sup> ICZEGAR, 7–11 October 2015, Irakleio, Crete, Greece)*. Irakleio: Hellenic Zoological Society, 2015. P. 56.

151. Медведев Г.С. Таксономическое значение антеннальных сенсилл жуков-чернотелок (Coleoptera, Te-

nebrionidae) // *Труды Всесоюзного энтомологического общества*. Т. 58. Морфологические основы систематики насекомых. Ленинград: Наука, 1977. С. 61–86.

152. Popov N.P., Shcherba I.G. Stolyarov A.S. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. Moscow – Frankfurt am Main: Paleontological Institute RAS – Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, 2004. 51 pl.

153. Akkiraz M.S., Akgün F., Utescher T., Wilde V., Bruch A.A., Mosbrugger V., Uçbaş S.D. Palaeoflora and climate of Lignite-bearing Lower–Middle Miocene sediments in the Seyitömer and Tunçbilek sub-basins, Kütahya Province, Northwest Turkey // *Turkish Journal of Earth Sciences*. 2012. Vol. 21. P. 213–235.

## REFERENCES

1. Kergoat G.L., Bouchard P., Clamens A.L., Abbate J.L., Jourdan H., Jabbour-Zahab R., Genson G., Soldati L., Condamine F.L. Cretaceous environmental changes led to high extinction rates in a hyperdiverse beetle family. *BMC Evolutionary Biology*. 2014, vol. 14, pp. 1–13.

2. Nabozhenko M.V., Lebedeva N.V., Nabozhenko S.V., Lebedev V.D. The taxocene of lichen-feeding darkling Beetles (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) in a forest-steppe ecotone. *Entomological Review*. 2016, vol. 96, no. 1, pp. 101–113. DOI: 10.1134/S0013873816010115

3. Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V. *Opredelitel' i katalog zhukov-chernotelok (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) Kavkaza i yuga evropeyskoy chasti Rossii* [Keys and catalogue to darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) of the Caucasus and South of European part of Russia]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2011, 361 p. (In Russian).

4. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionidea. Stenstrup: Apollo books, 2008. 670 p.

5. Abdurakhmanov G.M., Shokhin I.V., Teymurov A.A., Abdurakhmanov A.G., Gadzhiev A.A., Daudova M.G., Magomedova M.Z., Ivanushenko Yu.Yu. The use of the elements of morphoecological adaptations of organisms to the environment under paleogeographic reconstructions of biotas of Tetyisky desertsteppe region (building schemes of historical formation of flora and fauna). *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 2, pp. 9–31. (In Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-9-31

6. Motschulsky V. Die Coleopterologischen Verhältnisse und die Käfer Russlands, von Victor V. Motschulsky. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 1845, vol. 18, no. 3, pp. 1–141.

7. Kryzhanovskiy O.L. *Sostav i proiskhozhdenie nazemnoy fauny Sredney Azii (glavnym obrazom na materiale po zhestkokrylym nasekomym)* [Composition and origin of terrestrial fauna of Middle Asia (based on material of beetles)]. Moscow – Leningrad, Nauka Publ., 1965, 419 p. (In Russian).

8. Ménétriés E. Catalogue raisonné des objets de zoologie recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse entrepris par l'ordre de S. M. l'Empereur. *Académie des Sciences St.-Petersbourg*. 1832. xxxiii + 272 + iv + (1).

9. Ménétriés E. Descriptions des Insectes recueillis par feu M. Lehmann. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*, Sixième série. 1848–1849. 1848 [II], T. 8, pt. 2, livr. 1/2. P. 17–66. 1849 [XI], T. 8, pt. 2, livr. 4. P. 217–328.

10. Ménétriés E. Insecten, gesammelt in der Gegend von Nachitschevan und im nördlichen Persien. Bestimmt von Dr. Ménétriés (1850). *Nouvelles Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 1860, t. 12, pp. 247–248.

11. Kryzhanovskiy O.L. E.F. Ménétriés (1801–1861). *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. T. 292. Otechestvennyye zoologi* [Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Vol. 292. The domestic zoologists]. St. Petersburg, Zoological Institute RAS Publ., 2002, pp. 6–11. (In Russian).

12. Kraatz G. Revision der Tenebrioniden der alten Welt aus Lacordaire's Gruppen der Erodiiides, Tentyriides, Akisides, Piméliides, und der europäischen Zophos is-Arten. Berlin, 1865, 393 p.

13. Heyden L. von, Reitter E., Weise J. *Catalogus Coleopterorum Europae et Caucasi*. Editio tertia. Berlin, Libreria Nicolai, 1883, 228 p.

14. Heyden L. von, Reitter E., Weise J. *Catalogus Coleopterorum Europae, Caucasi et Armeniae rossicae*. Mödling, E. Reitter, 1891, 420 p.

15. Heyden L., Reitter E., Weise J. *Catalogus Coleopterorum Europae, Caucasi et Armeniae Rossicae*. Editio secunda. Berlin, Paskau, Caen, 1906, 4 p. + 774 columns.

16. Schuster A. *Monographie der Coleopterengattung Laena Latreille*. Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. 1916, vol. 66, pp. 495–629.

17. Gridelli E. *Catalogo regionato delle species della famiglia Tenebrionidae a me nota dell'Afghanistan (Coleoptera)*. *Atti del Museo Civico di Storia Naturale Trieste*. 1954, vol. 19, pp. 169–292.

18. Gridelli E. *Tenebrionidae*. In: Porta A. *Fauna Coleopterorum italica*. Supplementum II. Sanremo, Soc. An. G. Gandolfi, 1949, 386 p.

19. Semenov A.P. Diagnoses coleopterorum novorum ex Asia centrali et orientali. *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*. 1891, vol. 25, pp. 262–382.





20. Semenov A.P. Symbolae ad cognitionem pimeliidarum. I–III. Horae Societatis Entomologicae Rossicae. 1893, vol. 27, pp. 249–264.
21. Semenov-Tyan-Shansky A.P. *Predely i zoogeograficheskie podrazdeleniya Palearkticheskoy oblasti dlya nazemnykh sukhoputnykh zhyvotnykh na osnovanii geograficheskogo raspredeleniya zhestkokrylykh nasekomykh (s kartoy)* [Limits and zoogeographic division of Palaearctic Region for terrestrial land animals on the basis of geographical distribution of Coleoptera (with map)]. Moscow – Leningrad, Academy of Science of USSR Publ., 1936, 15 p. (In Russian).
22. Bogdanov-Katjkov N.N. Tentyriinae de la collection V.I. Motschulsky (Coleoptera, Tenebrionidae). Izvestiya Imperatorskoy Akademii Nauk. Ser. 7. 1915, vol. 19, no. 7, pp. 598–610.
23. Kryzhanovky O.L. G.G. Jakobson (1871–1926). *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. T. 292. Otechestvennye zoologi* [Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Vol. 292. The domestic zoologists]. St. Petersburg, Zoological Institute RAS Publ., 2002, pp. 12–17.
24. Jakobson G.G. *Zhuki Rossii i Zapadnoy Evropy. Rukovodstvo k opredeleniyu zhukov* [Beetles of Russia and Western Europe. Guide to the determination of beetles.]. Petrograd, A.F. Devrien Publishing House, 1905–1916, 1024 p. (In Russian).
25. Reichardt A.I. *Zhuki-chemotelki triby Opatrini Palearkticheskoy oblasti* [Darkling beetles of the tribe Opatrini of the Palaearctic region]. Moscow – Leningrad, Academy of Sciences of the USSR Publ., 1936, 224 p. (In Russian).
26. Bogatshev A.V. Materials to the knowledge of the beetles fauna of Apsheron Peninsula. *Trudy Azerbaydzhanskogo otdeleniya Zakavkazskogo filiala AN SSSR*. 1934, vol. 7, pp. 14–71. (In Russian).
27. Bogatshev A.V. Relict elements in the eastern part of Azerbaijan SSR. *Izvestiya Azerbaydzhanskogo filiala AN SSR*, 1938, iss. 2, pp. 85–88. (In Russian).
28. Bogatshev A.V. List of species of beetles of the families Tenebrionidae and Scarabaeidae. (Collected in Nakhichevan ASSR in 1933). *Trudy Zoologicheskogo instituta Azerbaydzhanskogo filiala AN SSSR*. 1938, vol. 8, pp. 135–154. (In Russian).
29. Bogatshev A.V. Review of species of the family Tenebrionidae of the Caucasus and neighboring countries. *Byulleten' gosudarstvennogo muzeya Gruzii*. 1938, vol. 9, pp. 118–127. (In Russian).
30. Bogatshev A.V. Fauna of Binagadin bitumen stratum. Coleoptera. *Izvestiya Azerbaydzhanskogo filiala AN SSSR*. 1939, iss. 1–2, pp. 135–141. (In Russian).
31. Bogatshev A.V. Fauna of Binagadin bitumen stratum. Beetles – Coleoptera. *Trudy estestvenno-istoricheskogo muzeya AN AzSSR*. 1948, iss. 1–2, pp. 137–160. (In Russian).
32. Semenov Tian-Shanskij A., Bogatshev A. Supplément à la Révision du genre *Blaps* F. (Coleoptera, Tenebrionidae) de G. Seidlitz, 1893. *In: Festschrift zum 60. Geburtstag von Professor Dr. Embrik Strand*. Vol. 1. Riga, Izdevnieciba "Latvija", 1936, pp. 553–568.
33. Kaszab Z. Revision der Tenebrioniden – Tribus Platyscelini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*. 1940, Bd. 30, H. 1, S. 119–235; H. 3. S. 896–1004.
34. Kaszab Z. Beiträge zur Kenntnis der Tenebrioniden Fauna Kleinasiens. *Folia entomologica Hungarica*. 1938, vol. 5, no. 1–4, pp. 2–7.
35. Kaszab Z. Vasvári Miklós kisázsiai gyűjtőútjainak állattani eredményei II. Gyászbogarak (Tenebrionidae). [Zoologische Ergebnisse der Ersten (VI–X. 1936) und zweiten (V–VIII. 1937) Forschungsreise N. Vasvári's in Kleinasien. II. Schwarzkäfer (Tenebrionidae)]. *Matematikai és természettudományi értesítő*. 1939, vol. 58, pp. 578–590.
36. Antoine M. Notes d'entomologie marocaine. XXVI. Le genre *Sabularius* Esc. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*. 1937, vol. 17, pp. 174–181.
37. Antoine M. Notes d'entomologie Marocaine XLIV. Matériaux pour l'étude des Helopinæ du Maroc (Col. Tenebrionides). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*. [1945–1947] 1949, vol. 25–27, pp. 123–162.
38. Gebien H. Pars. 15, 22 (1910), pars. 28, 37 (1911): Tenebrionidae, Trictenotomidae. *In: Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio W. Junk editus a S. Schenckling*. Vol. 18. Berlin, W. Junk, 1910–1911, pp. 1–740.
39. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden (Col. Heteromera) Teil. 1. *Pubblicazioni del Museo Entomologico "Pietro Rossi" Duino*. 1937, vol. 2, pp. 505–883.
40. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2. Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1938, Bd. 28, pp. 283–314 (402–433), pp. 397–428 (434–465).
41. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2. Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft 1939, Bd. 29, pp. 443–474 (466–497), pp. 739–770 (498–529).
42. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2. Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1940, Bd. 30, pp. 405–436 (530–561), pp. 755–786 (562–593), pp. 1061–1092 (594–625).
43. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2. Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1941, Bd. 31, pp. 331–362 (626–657), pp. 803–834 (658–689), pp. 1131–1146 (690–705).
44. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 2, 3. Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1942, Bd. 32, pp. 308–346 (706–744), pp. 729–760 (745–777).
45. Gebien H. Katalog der Tenebrioniden. Teil. 3. Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1943, Bd. 33, pp. 399–430 (778–809), pp. 895–926 (810–841).
46. Papp Ch.S., Seeno T.N. Zoltán Kaszab. A Personal Tribute on the Occasion of his 65<sup>th</sup> Birthday. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey Tutzing bei München*. 1981, vol. 29, pp. 1–73.
47. Kaszab Z. Neue Leptodes-Arten aus Asien, nebst einer Revision der Leptodini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 1959, vol. 4, pp. 349–368.
48. Kaszab Z. Revision der Tenebrioniden-Gattung *Microdera* Eschsch. (Coleoptera). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 1966, vol. 12, pp. 279–305.
49. Kaszab Z. Die Arten der Gattung *Philhammus* Fairm. (Coleoptera, Tenebrionidae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*. 1967, vol. 59, pp. 291–296.





50. Kaszab Z. Revision der asiatischen Arthrodis-artigen Eroidiini (Coleoptera: Tenebrionidae). Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1979, vol. 25, pp. 69–119, 1 pl.
51. Kaszab Z. The 3<sup>rd</sup> Danish Expedition to Central Asia. Zoological Results 24. Ergänzungen zur Tenebrioniden (Insecta). Aufarbeitung von Dr. E. Gridelli der 3. Dänischen Zentralasiatischen Expedition. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i København. [1958] 1959, vol. 120, pp. 237–255.
52. Kaszab Z. Die Tenebrioniden Afghanistans, auf Grund der Ergebnisse der Sammelreise des Herrn J. Klapperich in den Jahren 1952/53 (Col.). Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey. 1959, vol. 10, pp. 321–404, 10 pls.
53. Kaszab Z. Die Tenebrioniden Afghanistans, auf Grund der Ergebnisse der Sammelreise des Herrn J. Klapperich in den Jahren 1952/53 (Col.). 1. Fortsetzung und Schluss. Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey. 1960, Vol. 11. P. 1–179.
54. Kaszab Z. Ergebnisse der Deutschen Afghanistan-Expedition 1956 der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe. Tenebrionidae (Coleoptera). Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland. 1961, vol. 19, pp. 235–238.
55. Kaszab Z. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans (Sammelergebniss von O. Jakeš 1963–64, D. Povolný & Fr. Tenora 1966, J. Šimek 1965–66, D. Povolný, J. Geiser, Z. Šebek & Fr. Tenora 1967) Tenebrionidae, Col. Časopis Moravského Musea, Vědy přírodní 53, Supplementum. 1968, pp. 7–124, 4 pls.
56. Kaszab Z. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans (Sammelergebniss von O. Jakeš 1963–64, D. Povolný & Fr. Tenora 1966, J. Šimek 1965–66, D. Povolný, J. Geiser, Z. Šebek & Fr. Tenora 1967). Tenebrionidae, Col. Časopis Moravského Musea, Vědy přírodní 54, Supplementum. 1970, pp. 5–182, 23 pls.
57. Kaszab Z. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Tenebrionidae. Fauna of Saudi Arabia. 1979, vol. 1, pp. 257–288.
58. Kaszab Z. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Tenebrionidae (Part 2) Zusammenfassung der bis jetzt bekannt gewordenen Tenebrioniden (First part). Fauna of Saudi Arabia. 1981, vol. 3, pp. 276–401.
59. Kaszab Z. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Tenebrionidae (Part 2) Zusammenfassung der bis jetzt bekannt gewordenen Tenebrioniden (Second part). Fauna of Saudi Arabia. 1982, vol. 4, pp. 124–243.
60. Kaszab Z. Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes 70. Beitrag. Beiträge zur Entomologie. 1967, vol. 17, no. 3/4, pp. 547–571.
61. Español F. Los *Probraticus* de Espana (Col. Tenebrionidae). Eos. 1956, vol. 32, pp. 83–123.
62. Español F. Los *Cylindronotini* de la Peninsula Ibérica (Col. Tenebrionidae) // Eos. 1961. Vol. 37. P. 135–160.
63. Español F. Los *Blaps* de la Peninsula Ibérica (Col. Tenebrionidae). Eos. 1961, vol. 37, pp. 399–414.
64. Español F. Revision de los *Phylan* ibéricos (Col. Tenebrionidae). Eos. 1945, vol. 21, pp. 297–357, pl. xiii.
65. Español F. Revisión del género *Micrositus* (Col. Tenebrionidae). Trabajos del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona, Nueva Seria. Zoológica. 1947, vol. 1, pp. 5–60.
66. Español F. Los *Colpotus* del Mediterraneo Occidental (Col. Tenebrionidae). Eos. 1953, vol. 29, pp. 123–142.
67. Kühnelt W. Ergebnisse der österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Die Tenebrioniden Irans // Sitzungsberichte der österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. 1957, Bd. 166, H. 2, S. 65–102.
68. Kühnelt W. Catalogus faunae Graeciae. Pars I. Tenebrionidae. Athènes: To VOUNO, 1965. 60 p.
69. Schawaller W. Tenebrionidae aus dem Vorderen Orient I (Insecta, Coleoptera). Tenebrionidae from the Middle East I (Insecta, Coleoptera). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie). 1982, pp. 1–14.
70. Ferrer J., Soldati L. Contribution à l'étude des Tenebrionidae de Turquie (Insecta, Coleoptera) // Entomofauna. 1999, vol. 20, pp. 53–92.
71. Bogatshev A.V. The new genus of darkling beetles from Tajikistan *Allotadzhiokistania*, gen. nov. (Tenebrionidae, Pimeliini). Doklady Akademii nauk Tadzhijskoy SSR. 1960, vol. 3, iss. 1, pp. 43–46. (In Russian).
72. Bogatshev A.V. The new unusual tenebrionid genus found in Tajikistan – *Tadzhiokistania*, gen. nov. (Coleoptera, Tenebrionidae). Doklady Akademii nauk Tadzhijskoy SSR. 1960, vol. 3, iss. 3, pp. 35–37. (In Russian).
73. Bogatshev A.V. Zhuki-chernotelki (Tenebrionidae) Sredney Azii i Kazakhstana [Darkling beetles (Tenebrionidae) of the Middle Asia and Kazakhstan]. SciD Abstract. Dushanbe, Academy of Sciences of Tajik SSR Publ., 1965, 38 p. (In Russian).
74. Skopin N.G. Materials to the fauna and ecology (Col., Tenebr.) of South-Eastern Kazakhstan. Trudy nauchno-issledovatel'skogo instituta zashchity rasteniy. 1961, iss. 6, pp. 192–208. (In Russian).
75. Skopin N.G. Material to the fauna of tenebrionids (Coleoptera, Tenebrionidae) of Mangyshlak and North-Western Ustyurt. Trudy nauchno-issledovatel'skogo instituta zashchity rasteniy. 1964, iss. 8, pp. 277–296. (In Russian).
76. Skopin N.G. Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Southern Kazakhstan and their economic significance. Trudy kazakhskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta zashchity rasteniy. 1968, iss. 10, pp. 74–114. (In Russian).
77. Richter V.A., Korotyaev B.A. In memory of G.S. Medvedev (1931–2009). *Entomological Review*. 2011, vol. 91, iss. 4, pp. 533–543. DOI: 10.1134/S001387381104018X.
78. Medvedev G.S. Types of mouthparts of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Turkmenistan. Zoologicheskii zhurnal, 1959, vol. 38, iss. 8, pp. 1214–1229. (In Russian).
79. Medvedev G.S. Tipy ekologo-morfologicheskikh prisposobleniy chernotelok (Coleoptera, Tenebrionidae) [Types of eco-morphological adaptations of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Turkmenistan]. Leningrad, Nauka Publ., 1961, 15 p.
80. Medvedev G.S. Types of leg adaptation structures of desert darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). Entomofauna. 1999, vol. 20, pp. 53–92.



- mologicheskoe obozrenie. 1965, vol. 44, iss. 4, pp. 803–826. (In Russian).
81. Medvedev G.S. Eco-morphological types of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of the Middle Asia. Fauna i ekologiya nasekomykh Sredney Azii [Fauna and ecology of insects of the Middle Asia]. Dushnbe, Irfon Publ., 1970, pp. 26–44. (In Russian).
82. Medvedev G.S., Nepesova M.G. *Opredelitel' zhukov-chernotelok Turkmenistana* [Key to darkling beetles of Turkmenistan]. Ashkhabad, Ilim Publ., 1985, 180 p. (In Russian).
83. Abdurakhmanov G.M., Medvedev G.S. *Katalog zhukov-chernotelok Kavkaza* [Catalogue of darkling beetles of the Caucasus]. Makhachkala, Dagestan Pedagogical University Publ., 1994, 212 p. (In Russian).
84. Angelov P.A., Medvedev G.S. Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Bulgaria. *Entomologicheskoe obozrenie*. 1981, vol. 60, iss. 2, pp. 302–315. (In Russian).
85. Medvedev G.S. *Evolutsiya i sistema zhukov-chernotelok triby Blaptini (Coleoptera, Tenebrionidae). Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo* [Evolution and system of darkling beetles of the tribe Blaptini (Coleoptera, Tenebrionidae). Meetings in memory of N.A. Choldkovsky]. Iss. 53. St. Petersburg, Zoological Institute RAS Publ., 2001, 332 p. (In Russian).
86. Medvedev G.S. On connections of the sand desert faunas of Tenebrionidae (Coleoptera) of Middle Asia, Iran and Afghanistan // Contributions to systematics and biology of beetles. Papers celebrating the 80<sup>th</sup> birthday of Igor Konstantinovich Lopatin. Sofia – Moscow, Pensoft, 2005, pp. 299–314.
87. Egorov L.V. New species of the nocturnal ground beetles of the genus *Oodescelis* Motsch. (Coleoptera, Tenebrionidae). *Entomological Review*. 1988, vol. 67, iss. 3, pp. 156–158.
88. Egorov L.V. Review of the genus *Platyscelis* Latr. (Coleoptera, Tenebrionidae) of the USSR. *Entomological Review*, 1989, vol. 68, iss. 6, pp. 89–108.
89. Egorov L.V. On the systematics of tenebrionid beetles of the tribe Platyscelidini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Entomological Review*, 1990, vol. 69, no. 6, pp. 137–150.
90. Egorov L.V. New species of tenebrionid beetles of the genus *Bioramix* Bat. (Coleoptera, Tenebrionidae). *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*, 1990, vol. 211, pp. 117–134.
91. Egorov L.V. On the classification of the tenebrionid tribe Platyscelidini (Coleoptera, Tenebrionidae) of the world. *Entomological Review*, 2004, vol. 84, iss. 6, pp. 641–666.
92. Egorov L.V. Review of tenebrionid beetles of the genus *Trichomyatis* Schuster, 1931 (Coleoptera: Tenebrionidae: Platyscelidini). *Proceedings of the Russian Entomological Society*. St. Petersburg, 2006, vol. 77, pp. 85–93.
93. Egorov L.V. About composition of the genus *Myatis* Bates, 1879 (Coleoptera, Tenebrionidae, Platyscelidini). *Caucasian Entomological Bulletin*. 2006, vol. 2, iss. 1, pp. 73–78.
94. Penrith M.L. Revision of the Zophosini (Coleoptera: Tenebrionidae). Part 10. Key to the subgenera, supplement, evolution and biogeography of the tribe and catalogue. *Cimbebasia*. Ser. A. 1986, vol. 6, no. 10, pp. 418–502.
95. Kryzhanovsky O.L., Nepesova M.G. Reconstruction experience of the genesis of tenebrionid desert fauna of Turkmenistan. *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk*. 1990, iss. 4, pp. 3–9. (In Russian).
96. Abdurakhmanov G.M. *Sostav i raspredelenie zhestkokrylykh vostochnoy chasti Bol'shogo Kavkaza* [The composition and distribution of Coleoptera of the eastern part of the Greater Caucasus]. Makhachkala, Dagestan Book Publ., 1981, 269 p. (In Russian).
97. Abdurakhmanov G.M. About relations of beetle faunas (Coleoptera) of arid regions of the eastern part of Big Caucasus and Middle Asia. *Entomologicheskoe obozrenie*. 1983, vol. 274, no. 1, pp. 244–247. (In Russian).
98. Abdurakhmanov G.M. Reasons for differences of composition of mountain entomofauna in the eastern and the western parts of the Big Caucasus. *Doklady Akademii nauk SSSR*. 1984, Vol. 274, no. 1, pp. 244–247. (In Russian).
99. Abdurakhmanov G.M. *Vostochnyy Kavkaz glazami entomologa* [The Eastern Caucasus through the eyes of an entomologist]. Makhachkala, Dagestan Book Publ., 1988, 136 p. (In Russian).
100. Abdurakhmanov G.M., Ismaylov Sh.I., Lobanov A.L. *Novyy podkhod k probleme ob'ektivnogo zoogeograficheskogo rayonirovaniya* [A new approach to the problem of objective zoogeographical zoning]. Makhachkala, Dagestan Pedagogical University Publ., 1995, 325 p. (In Russian).
101. Pisano P., Leo P. Helopininae (Coleoptera Tenebrionidae) di Sardegna: zoogeografia e filogenesi. *Lavori della Società italiana di Biogeografia (N. S.)*. 1983, vol. 8, pp. 691–714.
102. Fattorini S., Leo P., Salvati L. Biogeographical observations of the darkling beetles of the Aegean Islands (Coleoptera, Tenebrionidae). *Fragmenta Entomologica*. 1999, vol. 31, no. 2, pp. 339–375.
103. Ferrer J. Análisis cladístico de la tribu Pedinini (Coleoptera, Tenebrionidae) de la Península Ibérica, descripción de un nuevo género y comentarios sobre el género *Psammaoirdoinellus* Leo, 1981. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*. 2013, no. 53, pp. 31–55.
104. Ferrer J. Nuevos *Eumicrositus* Español, 1947 de la Península Ibérica y notas sobre el complejo supra-específico de *E. ulissiponensis* (Germar, 1824) (Coleoptera, Tenebrionidae, Pedinini). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*. 2014, no. 54, pp. 127–144.
105. Ferrer J. El género *Dendarophylan* Español, 1947 (Coleoptera, Tenebrionidae, Pedinini). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*. 2015, no. 56, pp. 61–72.
106. Ferrer J., Iwan D. Revisión del género *Heliopates* Dejean, 1834 (Coleoptera, Tenebrionidae). I: Las especies de la Península Ibérica, Baleares y Sicilia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*. 2012, no. 50, pp. 115–147.
107. Leo P., Liberto A. Un nuovo genere e una nuova specie di Melambiina dell'Oman (Coleoptera, Tenebrionidae). *Fragmenta entomologica*, Roma. 2011, vol. 43, no. 2, pp. 157–166.



108. Ferrer J. Nuevas especies y claves de las *Pimelia* Franco-Ibéricas (Coleoptera, Tenebrionidae) y notas sobre *Pimelia* (*Amblyptera*) de Marruecos. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). 2012, no. 50, pp. 219–253.
109. Lillig M. Revision des Subgenus *Symphoxycara* Koch, 1943 der Gattung *Oxycara* Solier, 1835 (Coleoptera, Tenebrionidae, Tentyriini). Coleoptera. 2001, vol. 5, pp. 363–389.
110. Lillig M. Nomenclatural changes and notes on the distribution of some species of the genus *Adesmia* Fischer von Waldheim, 1822 from the Middle East (Coleoptera: Tenebrionidae, Pimeliinae). Entomologische Zeitschrift. 2005, vol. 115, no. 5, pp. 233–235.
111. Lillig M. Two new species of the genus *Erodus* Fabricius, 1775 from Oman and Syria (Coleoptera, Tenebrionidae, Pimeliinae). Zoology in the Middle East. 2009, vol. 48, pp. 75–80.
112. Lillig M., Pavlíček T. *Astorthocnemis becvarorum*, a New Genus and a New Species from the Middle East (Coleoptera: Tenebrionidae, Pimeliinae, Platyopini). Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins. 2002, vol. 27, no. 3/4, pp. 97–104.
113. Ferrer J., Whitehead P. The genus *Xanthomus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae), its evolutionary history and conservation significance. Annales Zoologici. 2002, vol. 52, no. 3, pp. 383–401.
114. Nabozhenko M.V. On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of the genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of CIS and the Caucasus. Entomological Review. 2001, vol. 81, iss. 8, pp. 909–942.
115. Nabozhenko M.V. A revision of the genus *Catomus* Allard, 1876 and the allied genera (Coleoptera, Tenebrionidae) from the Caucasus, Middle Asia, and China. *Entomological Review*. 2006, vol. 86, iss. 9, pp. 1024–1072. DOI: 10.1134/S0013873806090065.
116. Nabozhenko M.V., Chang H., Xu Li, Pu H., Jia S. A new species and a new genus of comb-clawed beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Alleculinae) from Lower Cretaceous of Yixian (China, Laoning). *Paleontological Journal*. 2015, vol. 49, no. 13, pp. 1420–1423. DOI: 10.1134/S0031030115130079.
117. Nabozhenko M.V. Taxonomic notes on the genera *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820 and *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae) of Turkey. Journal of Insect Biodiversity. 2013, vol. 1, no. 8, pp. 1–9.
118. Nabozhenko M.V., Lillig M. A new subgenus and species of the genus *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Israel and Egypt. Zootaxa. 2013, vol. 3641, no. 2, pp. 188–192. DOI: 10.11646/zootaxa.3641.2.6.
119. Nabozhenko M.V. New genus of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). Vestnik zoologii. 2002, vol. 36, no. 2, pp. 41–46. (In Russian).
120. Nabozhenko M.V., Keskin B. A new genus and species of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) from Turkey. *Entomological Review*. 2010, vol. 90, iss. 9, pp. 1215–1218. DOI: 10.1134/S0013873810090071.
121. Keskin B., Nabozhenko M.V. *Idahelops alpagutae* (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini): a new genus and species from the Aegean region of Turkey. Zootaxa. 2012, vol. 3207, pp. 63–67.
122. Keskin B., Nabozhenko M. The new genus *Taurohelops* (Coleoptera: Tenebrionidae) from Anatolia, Turkey. The Coleopterists Bulletin. 2015, vol. 69, no. 4, pp. 83–92.
123. Leo P., Liberto A. Un nuovo genere di Helopini della Grecia (Coleoptera, Tenebrionidae). Fragmenta Entomologica. 2003, vol. 34, no. 2, pp. 299–309.
124. Viñolas A., Cartagena M.C. Fauna de Tenebrionidae de la Peninsula Ibérica y Baleares. Volume 1. Lagriinae y Pimeliinae (Coleoptera). Barcelona, Argania Editio, 2005, 428 p.
125. Aliquò V., Rastelli M., Rastelli S., Soldati F. Coleotteri Tenebrionidi d'Italia – Darkling Beetles of Italy. Piccole Faune II. CD-Rom. Museo Civico di Storia Naturale di Carmagnola (Torino), Associazione Naturalistica Piemontese (Torino), Progetto Biodiversità, Comitato Parchi (Roma), 2007.
126. Soldati F. Fauna of France and Corsica. Coleoptera Tenebrionidae (Alleculinae excluded). Systematic Catalogue and Atlas. [Catalogue systématique et Atlas (édition bilingue)]. Mémoires de la Société Linnéenne de Bordeaux. 2007, vol. 6., pp. 1–186, 165 maps.
127. Lillig M., Borg Barthet H., Mifsud D. An identification and informative guide to the Tenebrionidae of Malta (Coleoptera). Bulletin of the Entomological Society of Malta. 2012, vol. 5, pp. 121–160.
128. Lillig M., Pavlíček T. The darkling beetles of the Sinai Peninsula (Coleoptera: Tenebrionidae excl. Lagriinae et Alleculinae). Zoology in the Middle East. 2003. Supplementum, pp. 1–87.
129. Schawaller W. Order Coleoptera, family Tenebrionidae (with the exception of the subfamily Alleculinae). Arthropod fauna of the UAE. 2010, vol. 3, pp. 253–278.
130. Soldati L. The darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of Qatar. Warszawa: Natura optima dux Foundation, 2009, 120 p.
131. Tezcan S., Karsavuran Yu., Pehlivan E., Keskin B., Ferrer J. Contributions to the knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) from Turkey. Part I. Lagriinae, Pimeliinae, Bolitophaginae, Diaperinae. Türkiye Entomoloji Dergisi. 2004, vol. 28, pp. 99–114.
132. Tezcan S., Karsavuran Yu., Pehlivan E., Keskin B., Ferrer J. Contributions to the knowledge of the Tenebrionidae (Coleoptera) from Turkey. Part II. Opatrinae, Tenebrioninae, Adeliinae. Türkiye Entomoloji Dergisi. 2004, vol. 28, pp. 163–180.
133. Kamiński M.J. Catalogue of the World Melambiina (Coleoptera: Tenebrionidae: Pedinini). Annales Zoologici. 2011, vol. 61, pp. 281–333.
134. Iwan D., Ferrer J., Raš M. Catalogue of the World Gonocephalum Solier, 1834 (Coleoptera, Tenebrionidae, Opatrini). Part 1. List of the species and subspecies. Annales Zoologici. 2010, vol. 60, no. 2, pp. 245–304.
135. Iwan D., Ferrer J., Raš M. Catalogue of the World Gonocephalum Solier, 1834 (Coleoptera, Tenebrionidae, Opatrini). Part 1. List of the species and subspecies. Annales Zoologici. 2011, vol. 61, no. 2, pp. 259–276.



136. Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V. Relict and endemic elements in the fauna of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of the Big Caucasus. *Yug Rossii: ekologiya, razvitiye* [South of Russia: ecology, development]. 2009, vol. 4, no. 2, pp. 6–14. (In Russian).
137. Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V. New data about composition, geographic distribution and possible ways of forming of darkling beetles fauna (Coleoptera: Tenebrionidae) in Peri-Caspian and island Caspian ecosystems. Part 1. *South of Russia: ecology, development*. 2014, vol. 9, no. 3, pp. 44–81. (In Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2014-1-30-60
138. Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V. On faunogenesis of tenebrionid beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of Middle Asia. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 2, pp. 170–177. (In Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-170-177
139. Zamotajlov A.S., Orlov V.N., Nabozhenko M.V., Okhrimenko N.V., Khatschikov E.A., Shapovalov M.I., Shokhin I.V. Analysis of the Ways of Formation of the Entomofaunistic Complexes in the Northwest Caucasus Based on the Material on Coleopterous Insects (Coleoptera). *Entomological Review*. 2010, vol. 90, no. 3, pp. 333–371. DOI: 10.1134/S0013873810030048
140. Nabozhenko M.V., Shokhin I.V., Abdurakhmanov G.M., Klycheva A.N., Marakhonich A.V., Oleynik D.I. Basic laws of distribution and genesis of psammophilous Coleoptera of Ponto-Caspian region in the case of Tenebrionidae и Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *South of Russia: ecology, development*. 2012, vol. 7, no. 1, pp. 110–126. (In Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2012-1-110-126
141. Kirejtshuk A.G., Merkl O., Kernegger F. A new species of the genus *Pentaphyllus* Dejean, 1821 (Coleoptera, Tenebrionidae, Diaperinae) from the Baltic amber and checklist of the fossil Tenebrionidae. *Zoosystematica Rossica*. 2008, vol. 17, pp. 131–137.
142. Kirejtshuk A.G., Nabozhenko M.V., Nel A. New genus and species of the tribe Opatrini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) from the Lowermost Eocene amber of Paris basin. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2010, vol. 314, pp. 191–196.
143. Nabozhenko M.V., Kirejtshuk A.G. *Cryptohelops menaticus* – a new genus and species of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Palaeocene of Menat (France). *Comptes Rendus Palevol*. 2014, vol. 13, pp. 65–71.
144. Nabozhenko M.V., Perkovsky E.E., Chernei L.S. A new species of the genus *Nalassus* Mulsant (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from the Baltic amber. *Paleontological Journal*. 2016, vol. 50, no. 9, pp. 1–6.
145. Chang H.L., Nabozhenko M., Pu H.Y., Xu L., Jia S.H., Li T.R. First record of fossil comb-clawed beetles of the tribe Cteniopodini (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae) from the Jehol Biota (Yixian formation of China), Lower Cretaceous. *Cretaceous Research*. 2016, vol. 57, pp. 289–293.
146. Condamine F.L., Soldati L., Clamens A.-L., Rasplus J.-Y., Kergoat G. J. Diversification patterns and processes of wingless endemic insects in the Mediterranean Basin: historical biogeography of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Biogeography*. 2013, vol. 40, iss. 10, pp. 1899–1913. DOI: 10.1111/jbi.12144.
147. Nabozhenko M.V. Darkling beetles of genera *Ectromopsis* Allard, 1876 and *Xanthomus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) as representatives of the supralittoral faunas of paleo- and modern marine basins. *Fundamental'nye problemy entomologii v XXI veke. Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii* [Fundamental problems of entomology in the XXI century. Materials of international scientific conference (Saint-Petersburg, 16–20 May, 2011)]. Saint-Petersburg, Saint-Petersburg State University Publ., 2011, 111 p. (In Russian).
148. Iwan D., Matthews E. *Scleropatroides* Löbl and Merkl (Coleoptera: Tenebrionidae: Opatrini) discovered in Australia, with description of a new species and discussion of related genera. *The Coleopterists Bulletin*. 2015, vol. 69, no. 4, pp. 115–121.
149. Nabozhenko M.V. A review of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) of China with new concept of the distribution of the genus. *Caucasian Entomological Bulletin*. 2012, vol. 8, iss. 1, pp. 33–36.
150. Alpagut Keskin N., Nabozhenko M., Şendoğan D., Keskin B. Molecular and morphological evidence for two well supported *Nalassus* (Coleoptera, Tenebrionidae) lineages from Turkey. *In: Abstracts of the International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions (13<sup>th</sup> ICZEGAR, 7–11 October 2015, Irakleio, Crete, Greece)*. Irakleio, Hellenic Zoological Society, 2015, p. 56.
151. Medvedev G.S. Taxonomic significance of antennal sensilla of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). *Trudy Vsesoyuznogo entomologicheskogo obshchestva*. T. 58. *Morfologicheskie osnovy sistematiki nasekomykh* [Proceedings of the All-Union Entomological Society. Vol. 58. Morphological bases of insect systematics]. Leningrad, Nauka Publ., 1977, pp. 61–86. (In Russian).
152. Popov N.P., Shcherba I.G. Stolyarov A.S. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. Moscow – Frankfurt am Main: Paleontological Institute RAS – Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, 2004. 51 pl.
153. Akkiraz M.S., Akgün F., Utescher T., Wilde V., Bruch A.A., Mosbrugger V., Üçbaş S.D. Palaeoflora and climate of Lignite-bearing Lower–Middle Miocene sediments in the Seyitömer and Tunçbilek sub-basins, Kütahya Province, Northwest Turkey. *Turkish Journal of Earth Sciences*. 2012, vol. 21, pp. 213–235.





**СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ**  
**Принадлежность к организации**

**Гайирбег М. Абдурахманов\*** - академик РЭА, д.б.н., профессор, заслуженный деятель науки РФ, заведующий кафедрой биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, ул. Дахадаева, 21, Махачкала, 367001 Россия.  
e-mail: abgairbeg@rambler.ru

**Максим В. Набоженко** - к.б.н., ведущий научный сотрудник ПИБР ДНЦ РАН и доцент кафедры биологии и биоразнообразия Института экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, Махачкала, Россия. e-mail: nalassus@mail.ru

**Абдурахман Г. Абдурахманов** - член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры рекреационной географии и устойчивого развития, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, Махачкала, Россия.

**Юлия Ю. Иванушенко** - аспирант кафедры биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, Махачкала, Россия.

**Мадина Г. Даудова** - член-корреспондент РЭА, к.б.н., ст. преподаватель кафедры биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, Махачкала, Россия.

**Критерии авторства**

Гайирбег М. Абдурахманов и Максим В. Набоженко сформулировали концепцию, написали большую часть текста и сделали часть иллюстраций, Юлия Ю. Иванушенко и Мадина Г. Даудова составили таблицы, сделали кладистический анализ, оформили часть иллюстраций и подготовили рукопись к опубликованию в соответствии с правилами журнала. Абдурахман Г. Абдурахманов принимал участие в разработке концепции.

Первые два автора несут ответственность в случае обнаружения плагиата.

**Конфликт интересов**

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 28.05.2016  
Принята в печать 04.07.2016

**AUTHOR INFORMATION**  
**Affiliations**

**Gayirbeg M. Abdurakhmanov\*** - Academician of Russian Academy of Ecology, Doctor of Biological Sciences, Professor, Honored Scientist of Russia, Head of the department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University. 21 Dakhadaeva st., Makhachkala, 367001 Russia. e-mail: abgairbeg@rambler.ru

**Maxim V. Nabozhenko** - PhD, leading scientific researcher of Caspian Institute of Biological Resources RAS, associate professor of the department of biology and biodiversity of Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia. e-mail: nalassus@mail.ru

**Abdurakhman G. Abdurakhmanov** - corresponding member of REA, candidate of biological sciences, associate professor of the department of recreation geography and sustainable development, Institute of Ecology and Sustainable Development, DSU, Makhachkala, Russia.

**Yuliya Yu Ivanushenko** - postgraduate of Department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

**Madina G. Daudova** - corresponding member of REA, candidate of biological sciences, department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

**Contribution**

Gayirbeg M. Abdurakhmanov and Maxim V. Nabozhenko formulated the concept, wrote the most part of the text and made part of the illustrations, Yulia Yu. Ivanushenko and Madina G. Daudova completed the tables, made cladistic analyses, prepared part of the illustrations and the manuscript according to the rules of the journal. Abdurakhman G. Abdurakhmanov was involved in the development of concept.

The first two authors will be responsible in the case of plagiarism.

**Conflict of interest**

The authors declare no conflict of interest.

Received 28.05.2016  
Accepted for publication 04.07.2016