

ПОЛОВОЙ АППАРАТ САМОК ВИДОВ РОДА *HOLELEPTA* (COLEOPTERA, HISTERIDAE, HISTERINAE, HOLELEPTINI) И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ГРУППЫ

© 2024 г. В.В. Бичевой*

Кафедра энтомологии Биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*e-mail: vladislav.bychevoy@gmail.com

Поступила в редакцию 13.10.2023 г.

После доработки 27.09.2024 г.

Принята к публикации 28.09.2024 г.

Большинство видов рода *Holelepta* отличается плоским телом и необычным строением яйцеклада, адаптированного к откладке яиц в разлагающуюся древесину. Кладистический анализ, основанный на 33 признаках внешнего строения имаго и 15 признаках яйцеклада, подтверждает монофилию рода. Подрод *Holelepta* отличается большим числом апоморфных признаков по сравнению с подродом *Leionota*. В ходе исследования не было обнаружено признаков, поддерживающих монофилию *Leionota*. Гонококситы большинства видов подрода *Holelepta* несут зубовидные или пильчатые выросты, которые помогают в раздвигании субстрата во время откладывания яиц. Вальвиферы имеют продольные утолщения, которые дополнительно увеличивают их прочность. Данные показывают невысокую степень значимости признаков полового аппарата самок для филогенетических реконструкций. Половой аппарата самок *Holelepta* в большей степени подвержен конвергенциям и параллелизмам по сравнению с признаками их внешнего строения.

Ключевые слова: жуки, гениталии самок, яйцеклад, сперматека, внешнее строение

DOI: 10.31857/S0044513424100032, **EDN:** tmqykh

Holelepta Paykull 1811 — типовой род жуков-карапузиков трибы Hololeptini Норе 1840. Виды этого рода отличаются от большинства других жуков-карапузиков сильно уплощённой формой тела, что связано с образом жизни: личинки и имаго охотятся под корой деревьев, где преследуют своих жертв (Крыжановский, Рейхардт, 1976), известны виды из подрода *Leionota*, которые адаптировались к обитанию в пазухах листьев агавы (Salcedo-Delgado et al., 2018) и в гниющих тканях столбчатых кактусов (Pfeiler et al., 2010).

Также в состав трибы Hololeptini входят роды *Dimalus* Marseul 1870 (1 вид), *Petalosoma* Lewis 1903 (1 вид), *Eutidium* Lewis 1903 (17 видов), *Pliotona* Carnochan 1917 (5 видов) и *Oxysternus* Erichson 1834 (1 вид).

Род *Holelepta* включает 106 видов (Mazur, 2011) и разделяется на два подрода: *Holelepta* и *Leionota* Marseul 1853. В подрод *Holelepta* входит 76 видов, большинство из которых обитает на территории Южной Америки, южной части Азии и Африки. Виды подрода *Leionota* распространены в Южной

и Северной Америке, один вид известен из западной Африки (Mazur, 2011).

По-видимому, первые данные о строении яйцеклада жуков-карапузиков были получены Бикхардтом (Bickhardt, 1916). Дегалье (Dégallier, 1981) использовал строение сперматеки и гонококситов для диагностики видов рода *Euspilotus* Lewis 1907. Слипиньский и Мазур (Ślipiński, Mazur, 1999) в работе по филогении семейства Histeridae использовали два состояния признака гонококситов: 1) хорошо развитые, склеротизованные и ковшевидные или 2) сильно редуцированные. Катерино и Воглер (Caterino, Vogler, 2002) использовали два состояния вальвиферов — 1) полуцилиндрические 2) похожие на весло; три состояния сперматеки — 1) прикреплена к вершине совокупительной сумки, 2) прикреплена к основанию совокупительной сумки, 3) соединена с общим яйцеводом.

Катерино и Тишечкин (Caterino, Tishechkin, 2015) в работе, посвященной филогении представителей трибы Exosternini Нового Света, использовали 30 признаков полового аппарата самок:

четыре признака формы и строения VIII тергита; четыре признака формы и строения VIII стернита; три признака формы и строения IX стернита; один признак вальвиферов; шесть признаков формы и строения гонококситов; один признак стилуса; два признака, описывающих строение совокупительной сумки; семь признаков формы и строения сперматеки и железы сперматеки. Катерино и Тишечкин предположили наличие X тергита в составе яйцеклада и предложили два состояния признаков этой структуры. Приведенные Катерино и Тишечкиным состояния признаков не были использованы в настоящей работе, так как половой аппарат самок видов трибы *Exosternini* сильно отличается от таковых у видов рода *Hololepta*.

В Палеарктической области отмечено только 12 видов рода *Hololepta* (Lackner et al., 2015), из которых на территории России встречаются два — *Hololepta plana* (Sulzer 1776) и *H. amurensis* Reitter 1879 (Крыжановский, Рейхардт, 1976; Крыжановский, 1989). *H. plana* — широко распространен на территории России, а *H. amurensis* встречается в Приморье и на юге Хабаровского края. Для обоих этих видов строения яйцеклада до сих пор не было описано. Строение сперматеки *H. plana* описано в работе Де Марцо и Виенны (De Marzo, Vienna, 1982). Изображение сперматеки *H. amurensis* приведено в работе Охары (Ohara, 1991).

Дирингс (Dierings, 2021) привела описание строения полового аппарата самок 12 видов подрода *Leionota* Marseul 1853 из Южной Америки и изображения полового аппарата *Hololepta* (*Leionota*) *reichii* и *Hololepta* (*Leionota*) *quadridentata*, но из-за схематичности рисунков ее данные не были использованы в настоящей работе, хотя были использованы фотографии имаго этих жуков.

Известно немало работ, в которых используется строение полового аппарата самок для реконструкции филогении семейства Histeridae. Вероятно, строение полового аппарата самцов *Hololepta*, по аналогии с другими группами Coleoptera, также может нести в себе филогенетический сигнал. По сравнению с половым аппаратом самцов, ценность полового аппарата самок жуков-карапузиков для целей филогенетических реконструкций не вполне ясна. В работе Лакнера и Тарасова (Lackner, Tarasov, 2019) приводится подобный анализ, основанный на данных внешнего строения и полового аппарата обоих полов жуков подсемейства Saprininae. Для Saprininae эти авторы сообщают об умеренной полезности признаков полового аппарата самок для филогенетических задач. Для подсемейства Histerinae подобные работы неизвестны.

В настоящей работе описано строение полового аппарата самок некоторых видов рода *Hololepta*,

и на основе внешнего строения и признаков полового аппарата самок предпринята попытка реконструкции предполагаемой филогении рода. Кроме того, была проанализирована пригодность признаков полового аппарата самок для целей филогенетических реконструкций *Hololepta*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованный материал хранится в коллекциях Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова (ЗММУ), на кафедре энтомологии МГУ имени М.В. Ломоносова (КЭ МГУ), Зоологического института РАН (ЗИН РАН) и в личной коллекции автора (КВБ).

Половой аппарат насекомых очищали от мышц и просветляли в водном растворе КОН (5–10%) при комнатной температуре в течение 24 часов или нескольких суток в зависимости от степени склеротизованности яйцеклада. За процессом просветления наблюдали один раз в сутки, продолжая просветление до тех пор, пока не осветлялись тела гонококситов. После этого препараты отмывали в 96% этаноле.

После просветления гениталии фотографировали при помощи цифровой камеры Levenhuk M500 BASE через окуляр микроскопа Микромед 3 Professional. Фотографии имаго жуков и их яйцекладов сделаны камерой Canon EOS-6D с объективом Canon MP-E65 мм. Стекинг фотографий осуществляли в программе Zerene Stacker Professional 1.04, после чего гениталии были перерисованы при помощи графического редактора Inkscape 1.10 и GIMP 2.10.

Кладистический анализ был выполнен в программе TNT 1.5 (Goloboff, Catalano, 2016), с использованием функции Traditional Search с 100 000 репликациями. Состояния признаков были отмечены на консенсусном дереве в программе Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999–2002), там же были рассчитаны CI (consistency index) и RI (retention index) индексы.

Длина и высота тела самок жуков были измерены в программе ImageJ 1.53e. Так как жуки способны втягивать голову и пигидий, за длину тела жуков была принята сумма длин переднеспинки и надкрылий по средней линии тела.

Система и номенклатура видов трибы *Hololeptini* в настоящей работе соответствует каталогу Мазура (Mazur, 2011).

Термины, описывающие основные структуры полового аппарата самок жуков-карапузиков, приведены в предыдущей работе (Бичевой, 2022). После изучения положения гонококситов в брюшной полости самок, было обнаружено, что гонококситы в состоянии покоя ориентированы продольно.

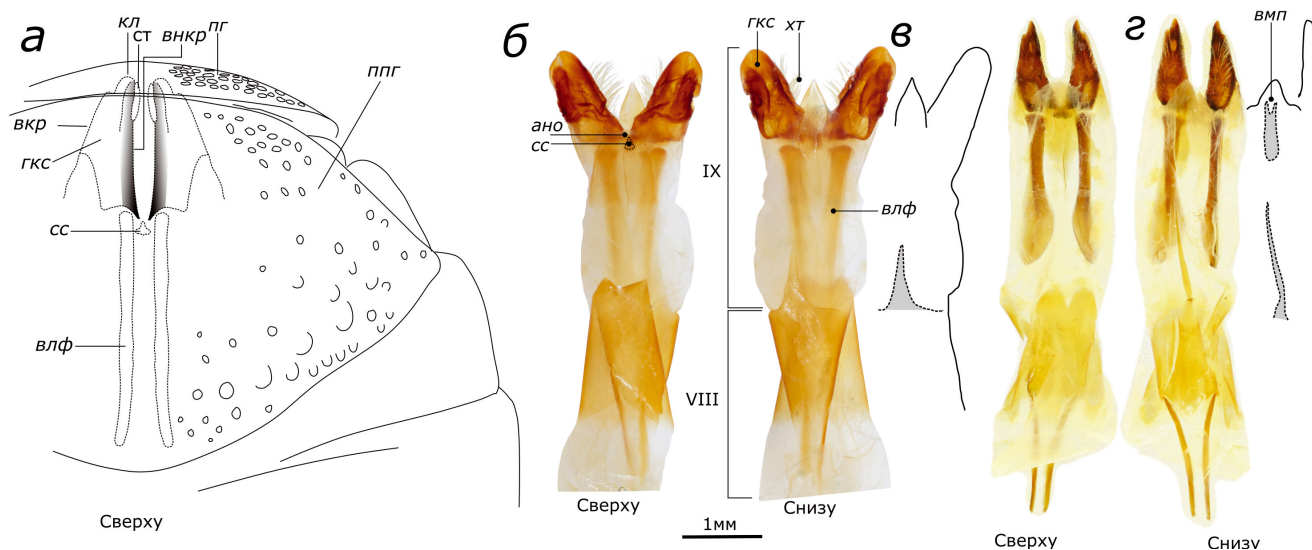


Рис. 1. Детали строения полового аппарата *Hololepta* и *Plaesius javanus*: а – яйцеклад внутри брюшка у *H. amurensis* (сверху, пропорции склеритов и брюшка соблюдены); б, в – расправленный половой аппарат *H. baulnyi* (сфотографирован после вымачивания в 96% этаноле в течение нескольких дней); г, д – расправленный половой аппарат *Plaesius javanus*. ано – анальное отверстие, вкр – внешний край, влф – вальвифер, вмп – вентромедиальная пластина, внкр – внутренний край, гкс – гоноксит, кл – киль, пг – пигидий, ппг – пропигидий, сс – сочленовный склерит, ст – стилус, хт – хета.

И так как гонокситы имеют форму сплюснутых полых цилиндров, то “закраина”, как и край гоноксита, в отмеченной части отсутствует. Таким образом, “закраина” соответствует килевидному утолщению и выросту кутикулы. Поэтому в настоящей работе термин “закраина”, который в предыдущей работе обозначал вытянутый край гонокситов, был заменен на термин “киль” (рис. 1).

Для описания сперматеки использована терминология, которая предложена Де Марцо (De Marzo, 2008).

Принятые в работе сокращения: отношение длины стилуса к длине сочленовной мембраны в месте наибольшего диаметра (вдоль длины гоноксита) – st/am . Положение промеров изображено на рис. 10, на примере *Plaesius javanus*. Отношение длины сосуда сперматеки к длине протока сперматеки – rt/dt . Положение промеров изображено на рис. 11, на примере *H. baulnyi*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Hololepta (Hololepta) amurensis Reitter 1879

Исследованный материал. Россия: Приморский край, Лазовский заповедник, 20.VII.1979 (П.К. Маакин, В.А. Потоцкая), 2 ♀♀ (ЗММУ); с. Каменушка в окрестностях Уссурийска, 17.VII.1989 (Н.Б. Никитский), 1 ♀ (ЗММУ); там же, 25–26.VI.1980 (Н.Б. Никитский, В.В. Белов), 2 ♀♀ (ЗММУ); там же, вырубка, 24.VI.1979

(Михеичев, Н.Б. Никитский), 1 ♀ (ЗММУ); Сахалинская обл., о-в Кунашир, в окрестностях с. Менделеево, 27.VII.1985 (Н.Б. Никитский), 1 ♀ (ЗММУ).

Исследовано четыре препарата гениталий самок.

Распространение. Россия (Крыжановский, Рейхардт, 1976); Корея, о-в Тайвань (Mazur, 2011; Lackner et al., 2015); Япония (Ōhara, 1994).

Строение полового аппарата самок. Гонакокситы в форме пирамиды с широкой апикальной вырезкой. $st/am = 1.2$. Киль гладкий, светлее тела гоноксита. Вершина стилуса не достигает края гоноксита. Сочленовная мембрана овальная, с одной хетой. На внешней стороне гоноксита находится хорошо развитый зубец. В основании гоноксита находится пара бороздок, средняя часть которых сильно расширена, из-за чего кутикула в этих местах истончена и выглядит как светлые овалы. Сочленовный склерит в форме треугольника. $rt/dt = 0.3$. Место перехода сосуда в проток сперматеки сильно сужено. Железа соединена с протоком сперматеки. Проток сперматеки расширен в месте соединения с совокупительной сумкой.

Hololepta (Hololepta) baulnyi Marseul 1857

Исследованный материал. Вьетнам: провинция Хоабинь, 1933 (R.P.A. de Cooman), 1 ♀ (ЗИН РАН); Китай: “Юньнань, Сяомоньян, 850 м.”, 2.IV.1957 (Ван Шу-юн), 1 ♂ (ЗИН РАН);

“окр. Чэли, Шигуяо, 750 м.”, 27.IV.1957 (Д. Панфилов), 2 ♀♀ (ЗИН РАН).

Исследовано три препарата гениталий самок.

Распространение. Вьетнам (экземпляры из настоящей работы); Индонезия: Суматра (Mazur, 2011); Китай (экземпляры из настоящей работы); Непал (Lackner et al., 2015); Пакистан (Lackner et al., 2015).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы вытянуто-овальной формы, без апикальной вырезки. Киль гладкий, светлее тела гонококсита. $st/am = 1.3$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальная, с одной хетой. На внешней стороне гонококсита находится значительное утолщение кутикулы, без зубца. Дорсальная бороздка сильно смещена к краю и разделена на два фрагмента. Сочленовный склерит треугольной формы. $rt/dt = 1.8$. Место перехода сосуда в проток сперматеки слабо сужено.

Hololepta (Hololepta) elongata Erichson 1834

Исследованный материал. Вьетнам: “Куи-чау [Qui Châu (Quỳ Hô)]”, 4–5.II.1964 (О.Н. Кабаков), 1 ♀ (ЗИН РАН); “Шон-зчонг [поселок Шон Зьонг (Con Suông)]”, 12.I.1962 (О.Н. Кабаков), 1 ♀ (ЗИН РАН); “Буон-Лой [Buôn Luy]”, 27.VI.1982 (Л.Н. Медведев), 1 ♂ (ЗИН РАН); Китай: провинция Юньнань, “Ганланба”, 540 м над ур. м., 16.III.1957 (Лю Да-хуа), 1 ♂ (ЗИН РАН); там же, 650 м, 16.III.1967, (Ван Шу-юн), 1 ♀ (ЗИН РАН).

Исследовано три препарата гениталий самок.

Распространение. Вьетнам (экземпляры из настоящей работы); Индия (Pal, Biswas, 1984; Mazur et al., 2014); Индонезия: Ява (Mazur, 2011); Китай (экземпляры из настоящей работы); Папуа — Новая Гвинея (Telnov et al., 2016); Филиппины (Mazur et al., 2015).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы овальной формы, сильно удлинённые. Вершина гонококсита с глубокой вырезкой, киль широкий. $st/am = 1.5$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Киль гладкий, светлее тела гонококситов. Сочленовная мембрана овальной формы с одной хетой. На внешней стороне гонококсита находится хорошо развитый зубец. В основании гонококсита пара бороздок в виде светлых овалов. Сочленовный склерит треугольной формы со вздутым основанием. $rt/dt = 0.3$. Место перехода сосуда в проток сперматеки сильно сужено, проток в этом месте сильно расширен. Железа соединена с протоком сперматеки. Проток сперматеки расширен в месте соединения с совокупительной сумкой.

Hololepta (Hololepta) feae Lewis 1892

Исследованный материал. Вьетнам: “Тханьса [деревня, в окрестностях города Тхайнгуен]”, 7–8.I.1964 (О.Н. Кабаков), 1 ♂ (ЗИН РАН); “Шон-зуонг [поселок, в окрестностях города Sơn Đông]”, под оберткой гнилого бамбука, 30.I.1962 (О.Н. Кабаков), 1 ♀ (ЗИН РАН); “горы 50 км No Тхой-пруен”, 7.I.1964 (О.Н. Кабаков), 1 ♂ (ЗИН РАН).

Исследован один препарат гениталий самок.

Распространение. Мьянма (Бирма), Вьетнам (Mazur, 2011).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы широкие и короткие, киль с пятью крупными зубцами. Киль гладкий, светлее тела гонококсита. $st/am = 1.5$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана яйцевидная, с одной хетой. На внешней стороне гонококсита находится пиловидный зубец. В основании гонококсита дорсальная бороздка в виде светлого овала, вентральная бороздка не обнаружена. На рисунке проток сперматеки в области соединения с совокупительной сумкой поврежден, поэтому отношение длины сосуда сперматеки к длине протока сперматеки измерить не удалось (вероятно, $rt/dt > 0.29$). Место перехода сосуда в проток сперматеки сильно сужено. Железа соединена с протоком сперматеки.

Hololepta (Hololepta) higoniae Lewis 1894

Исследованный материал. “Сев. Вьетнам, Бден-Лоц”, 20.VI.1982, 1 ♂ (ЗММУ); Вьетнам: “Куа-Рао [поселок Cù Rào] ≈ 500 м”, 28.IX.1962 (О.Н. Кабаков), 1 экз. без полового аппарата [вероятно, утерян] (ЗИН РАН); Тонкин, провинция Хоабинь, 1933, (Р.А. Cooman), 1 экз. без полового аппарата [вероятно, утерян] (ЗИН РАН); Китай: Юньнань, Ганланба, 650 м над ур. м., 16.III.1957 (Цзан Лин-чао), 1 ♀ (ЗИН РАН), Юньнань, Ганланба, 650 м над ур. м., 16.III.1957 (Ван Шу-юн), 1 ♀ (ЗИН РАН).

Исследовано два препарата гениталий самок.

Распространение. Вьетнам (экземпляры из настоящей работы); Тайвань, Китай, Филиппины (Mazur, 2011); Япония (Ôhara, 1991a).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы овальной формы. Киль гонококситов широкий, светлее тела гонококсита, с продольными морщинками. $st/am = 1.6$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы, с одной хетой. На внешней поверхности гонококсита находится гребневидное утолщение кутикулы. В основании гонококсита пара бороздок в виде светлых овалов. Форма сочленовного склерита близка к треугольной. $rt/dt = 0.6$. Место перехода сосуда в проток

сперматеки сильно сужено. Проток сперматеки сильно расширен в апикальной части и в месте соединения с совокупительной сумкой. Железа соединена с протоком сперматеки.

***Hololepta (Hololepta) indica* Erichson 1834**

Исследованный материал. Вьетнам: “Ma Da”, 27.XII.1990 (S. Murzin), 1 ♀; 50 км NO Тхой [далее неразборчиво] 8.II.1963 (О. Кабаков), 1 ♀.

Исследовано два препарата гениталий самок.

Распространение. Индия (Bickhardt, 1913); Индонезия: Суматра (Mazur et al., 2015; Telnov et al., 2016); Ява, Филиппины (Mazur, 2011), Вьетнам (экземпляры из настоящей работы).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы овальной формы. Киль гонококситов широкий, светлее тела гонококсита, гладкий. $st/am = 1$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы, с одной хетой. На внешней поверхности гонококсита находится хорошо различимое утолщение кутикулы, без зубца. В основании гонококсита пара бороздок в виде светлых овалов. Вентральная бороздка смещена к краю. Форма сочленовного склерита близка к треугольной. Строение сперматеки исследовать не удалось.

***Hololepta (Hololepta) laevigata* Guérin-Ménéville 1833**

Исследованный материал. “Суматра” [вероятно, этикетка ошибочна] (Н.И. Фурсов), 1 экз. без полового аппарата [вероятно, утерян] (ЗММУ); Вьетнам: “SW Куи-чау ≈ 300 ”, 15.II.1963 (О. Кабаков) (ЗИН РАН), 1 ♂, 1 ♀; Китай: Юньнань, Ганланба, 650 м над ур. м., 15.III.1957 (Ван Шу-юн), 2 экз., 1 ♀ (ЗИН РАН).

Исследовано два препарата гениталий самок.

Распространение. Индия (Bickhardt, 1913); Филиппины (Mazur et al., 2015).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы пирамидальной формы. Киль широкий, светлее тела гонококсита, гладкий, на вершине с вырезкой. $st/am = 2$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы, с одной хетой. Гонококсит на внешней поверхности с зубцом. В основании гонококсита пара бороздок в виде скопления пор. Дорсальная бороздка слабо различима. Форма сочленовного склерита близка к треугольной. Строение сперматеки *H. laevigata* идентично строению сперматеки *H. amurensis*. $rt/dt = 0.3$.

***Hololepta (Hololepta) plana* (Sulzer 1776)**

Исследованный материал. Россия: Волгоградская обл., между станицей Новогригорьевская и Трёхостровская, в окрестностях

берега реки Дон, 49°5' с.ш., 43°55' в.д., под корой тополя, 1–5.V.2019 (В. Бичевой), 1 ♀ (КВБ); г. Москва, Серебряный Бор, под корой ивы, 18.V.1987 (В. Грачёв), 1 ♀ (КЭ МГУ); Приморский край, в окрестностях Уссурийска, Каменущка, 7.VII.1979 (Михеевчев, Н.Б. Никитский), 1 ♀ (КЭ МГУ); Приморский край, в окрестностях г. Артём, 45°59' с.ш., 135°56' Е, 6–20.VIII.2021 (О.Г. Брехов), 1 ♀ (КВБ); Ставропольский край, Георгиевский район, окр. с. Краснокумское, лес, под корой бука, 20.V.2020 (М. Андриарди), 3 ♀♀ (КВБ).

Исследовано пять препаратов гениталий самок.

Распространение. Россия, Таджикистан (Крыжановский, Рейхардт, 1976); Украина (Трач, 2012).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы удлинённо-овальные, без апикальной вырезки. Киль гонококситов гладкий, светлее тела гонококситов. $st/am = 1.5$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы, выпуклая, с одной хетой. На внешней стороне гонококситов находится склеротизованный зубец, который, по-видимому, помогает зацепиться краю гонококсита, при раздвигании субстрата во время яйцекладки. При рассмотрении сверху расправленного яйцеклада зубец виден в виде тёмного силуэта. Сочленовный склерит каплевидный. Проток сперматеки длинный, с расширенным и склеротизованным окончанием, железа сперматеки значительно длиннее протока сперматеки. $rt/dt = 0.6$. Железа соединена с сосудом сперматеки. Сперматека окружена полупрозрачной оболочкой (2 экз. из Ставропольского края), у одного экземпляра из Москвы оболочка отсутствовала (вероятно, результат повреждения сперматеки во время препарирования).

***Hololepta (Hololepta) semicincta* Marseul 1853**

Исследованный материал. “Демократическая Республика Конго – Танзания, гора Килиманджаро”, (Е.А. Büttcher), 3 ♀♀ (ЗММУ).

Исследовано три препарата гениталий самок.

Распространение. Эфиопская область (Mazur, 2011), Сенегал (Vienna et al., 2017).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы вытянуто-овальной формы, шире, чем у предыдущих видов, без апикальной вырезки. Киль гладкий и широкий, светлее тела гонококситов. $st/am = 1.7$. Вершина стилуса не достигает края вершины гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы. Сочленовный склерит ромбовидной формы с острыми краями. На рисунке проток сперматеки поврежден, отношение длины сосуда сперматеки к длине протока сперматеки измерить не удалось.

***Hololepta (Leionota) quadridentata* Oliver 1789**

Исследованный материал. Франция: Гвиана, остров Кейен, “La Chaumiere” (N. Degallier), 1♀ (ЗИН РАН); 2 км ЮЮВ Синнамари, “Station de Parakou”, 20 м над ур. м. (Гусаров), 21–22.VI.1995, 1♂ (ЗИН РАН); “Венесуэла” [вероятно, этикетка ошибочна] (Н.И. Фурсов), 1♂ (ЗММУ).

Исследован один препарат гениталий самок.

Распространение. Центральная и Южная Америка (Mazur, 2011); Бразилия (Dierings, 2021); Франция: Гвиана (Dégallier, Kanaar, 2001).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы вытянуто-овальной формы, с апикальной вырезкой. Киль светлее тела гонококсита. $st/am = 1.4$. Стилус длинный, достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана вытянуто-овальной формы. Вентральная бороздка в виде светлого овала, дорсальная бороздка не обнаружена. $rt/dt = 1.6$. Место перехода сосуда в проток сперматеки сужено, проток в этом месте не расширен. Железа соединена с сосулом сперматеки.

***Hololepta (Leionota) reichii* Marseul 1853**

Исследованный материал. “Brasilien”, 1♀ (ЗИН РАН).

Исследован один препарат гениталий самок.

Распространение. Бразилия (Dierings, 2021); Франция: Гвиана (Dégallier, Kanaar, 2001); Центральная Америка (Mazur, 2011).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы широкие, лопатовидной формы, край гладкий без вырезки. Киль широкий и гладкий, светлее тела гонококситов. $st/am = 2$. Стилус достигает края вершины гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы с одной хетой. Форма сочленовного склерита близка к треугольной. Вентральная и дорсальная бороздки не обнаружены. Отношение длины сосуда сперматеки к длине протока сперматеки: $rt/dt = 1.5$. Место перехода сосуда в проток сперматеки сужено, проток в этом месте не расширен. Железа соединена с сосулом сперматеки.

Виды, принятые в качестве внешней группы в настоящей работе

***Oxysternus maximus* (Linnaeus 1767)**

Данный вид входит в состав трибы Hololeptini (Mazur, 2011) и близок к *Hololepta* (Ślipiński, Mazur, 1999).

Исследованный материал. Франция: Гвиана, 2 км ЮЮВ Синнамари, “Station de Parakou”, 5°16' с.ш., 52°56' з.д., 20 м, Гусаров, 21–22.VI.1995, 1♂ (ЗИН РАН).

Распространение. Бразилия (Gonçalves, Leivas, 2017); Перу (Tishechkin, Dégallier, 2015).

***Plaesus javanus* Erichson 1834**

Входит в состав трибы Platysomatini (Mazur, 2011), которая, согласно последним данным, близка к группе Hololeptini (Ślipiński, Mazur, 1999; McKenna et al., 2014).

Исследованный материал. Филиппины: остров Минданао, муниципалитет Аламада – северная часть Котабаты, Дадон, 7°11' с.ш., 124°13' в.д., I.2020, 1♀ (КВБ).

***Hister quadrimaculatus* Linnaeus 1758**

Вид входит в состав трибы Histerini, которая более удалена от Hololeptini, чем Platysomatini (McKenna et al., 2014). Для вида приведено описание гонококсита в работе автора настоящей статьи (Бичевой, 2022), сперматеки в работе Де Марцо и Виенны (De Marzo, Vienna, 1982).

Исследованный материал. Россия: Саратовская обл., Саратовский район, окр. с. Синенькие, 51°14'42.30" с.ш., 45°44'38.32" в.д., 22.V.2021 (И.А. Забалуев), 1♂ (КВБ). Волгоградская обл.: Волгоград, Красноармейский район, 15.VII.2023 (В. Бичевой), 1♀; г. Волгоград, Красноармейский район, 15.VII.2023 (В. Бичевой), 1♀.

Распространение. Европа, Азия (Mazur, 2011).

Литературные данные:

Iliotona markusbevae Sokolov 2005 и *Iliotona gilli* Sokolov et Tishechkin 2010 были использованы в качестве внешней группы, так как имеются подробное описание и фотографии видов (Sokolov, 2005; Sokolov, Tishechkin, 2010). Фотографии видов использовались в качестве дополнительных данных о морфологическом разнообразии признаков Hololeptini. Однако из-за ограниченности имеющихся сведений о признаках сами виды не были включены в кладистический анализ в настоящей работе.

Признаки внешнего строения имаго и полового аппарата самок

Далее приведен список признаков и их состояний у исследованных видов. Состояние признака внешней группы кодировали цифрой 0, а предположительно продвинутые состояния, которые не встречаются у вида из внешней группы, цифрами от 1 до 4. Неопределенные состояния признака и отсутствующие данные отмечали в матрице символом “?” (табл. 1). Признаки и их описания, которые впервые были использованы для кладистической реконструкции филогении жуков-карапузиков, отмечены “*”.

Таблица 1. Матрица состояний признаков изученных видов рода *Hololepta*

Номер признака	<i>Hololepta amurensis</i>	<i>Hololepta baulnyi</i>	<i>Hololepta elongata</i>	<i>Hololepta feae</i>	<i>Hololepta higoniae</i>	<i>Hololepta indica</i>	<i>Hololepta laevigata</i>	<i>Hololepta plana</i>	<i>Hololepta semicincta</i>	<i>Hololepta quadridentata</i>	<i>Hololepta reichii</i>	<i>Oxysternus maximus</i>	<i>Plaesius javanus</i>	<i>Hister quadrimaculatus</i>
1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
2	1	1	2	1	2	?	2	1	1	1	?	1	1	0
3	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?
4	1	1	1	1	1	?	?	?	?	0	0	0	1	0
5	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	0	1	0	0
6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?
7	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	0
8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
9	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	0	0
10	1	1	2	1	2	1	2	1	1	?	?	?	0	0
11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	?
12	1	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
13	1	1	0	?	0	0	0	0	?	1	?	0	0	0
14	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?	?	0
15	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	0	0	0
16	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
18	0	0	2	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0
19	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0	0
20	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
21	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	0
22	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	?
23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
24	0	0	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0
25	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
26	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
27	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
28	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
29	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0
30	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	0	0	0
31	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	0
32	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	1
35	1	1	1	1	1	1	1	1	2	?	1	?	1	0
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	1	0
37	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	0
38	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	1	0
39	0	2	1	0	1	2	0	1	0	0	0	?	0	0

Таблица 1. Окончание

Номер признака	<i>Holelepta amurensis</i>	<i>Holelepta baulnyi</i>	<i>Holelepta elongata</i>	<i>Holelepta feae</i>	<i>Holelepta higoniae</i>	<i>Holelepta indica</i>	<i>Holelepta laevigata</i>	<i>Holelepta plana</i>	<i>Holelepta semicincta</i>	<i>Holelepta quadridentata</i>	<i>Holelepta reichii</i>	<i>Oxysternus maximus</i>	<i>Plaesus javanus</i>	<i>Hister quadrimaculatus</i>
40	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0
41	1	2	1	0	2	2	2	2	2	1	2	?	0	1
42	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	?	0	0
43	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0
44	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	0	0
45	1	?	1	1	1	?	1	0	?	0	0	?	0	?
46	1	0	2	1	2	?	1	0	?	0	0	?	0	?
47	1	?	1	?	1	?	1	2	?	1	1	?	?	?
48	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	1

Примечание. Номера признаков указаны в разделе “Признаки внешнего строения имаго и полового аппарата самок”.

Признаки внешнего строения имаго:

1. Голова, поверхность лба. Поверхность лба без бугорка (0) (рис. 2а), или с бугорком (1) (рис. 2б). У *Iliotona* лоб гладкий, без бугорков.

2. Голова, состояние верхней губы. Верхняя губа при рассмотрении сверху с бугорком (0) (рис. 3б); неглубокой вырезкой, которая меньше 1/2 длины губы (1) (рис. 2а); с глубокой U-образной вырезкой, которая занимает 1/2 длины верхней губы (2) (рис. 2б). Верхняя губа *I. markusbevae* плоская при рассмотрении сверху, верхняя губа *I. gilli* имеет небольшую вырезку.

3. Голова, бороздка за глазами. За глазами нет фрагмента бороздки (0) (рис. 2а), за глазами короткий фрагмент бороздки (1) (рис. 2у).

4. Голова, бороздка над глазами. Над глазами находится бороздка (0) (рис. 3а); над глазами нет бороздки (1) (рис. 2а). У *Iliotona* над глазами находится фрагмент лобной бороздки.

5. Голова, лобная бороздка впереди лба, близ наличника. Лобная бороздка развита впереди, посередине прервана (0) (рис. 3б); лоб впереди без бороздки (1) (рис. 3а).

6. Голова, надглазничный зубец. Впереди глаз зубца нет (0) (рис. 3б); перед глазами зубец хорошо развит (1) (рис. 2б).

7. Голова, мандибулы. Число видимых сверху внутренних зубцов мандибул два (0) (рис. 3а); один (1); мандибулы без зубцов (2) (рис. 2у).

8. Голова, мандибулы. На вентральной стороне мандибул нет зубцов вдоль желобка для вклидывания максилл (0) (рис. 2а); мандибулы имеют

расширение на месте зубца или зубец на вентральной стороне мандибул хорошо развит (1) (рис. 2а).

9. Голова, вмятина за глазами. Вмятины за глазами нет или она слабо развита (0) (рис. 3б); вмятина за глазами хорошо развитая глубокая (1) (рис. 2б).

10. Переднеспинка, диск переднеспинки. Продольная линия диска переднеспинки в виде очень короткого фрагмента в ее основании (0); не длиннее 1/2 длины переднеспинки (1) (рис. 2у); продольная линия занимает 3/4 длины переднеспинки (2) (рис. 2л). У *Iliotona* так же, как у части видов *Holelepta* продольная линия заходит за середину и занимает 3/4 длины переднеспинки.

11. Переднеспинка, краевая бороздка. Краевая бороздка грубая, хорошо различимая сверху (0) (рис. 3а); краевая бороздка тонкая, почти неразличимая (1) (рис. 3к). У *I. markusbevae* краевая бороздка грубая, хорошо различимая.

12. Переднеспинка, латеральный край. Латеральный край гладкий (0) (рис. 2б, 2е); с пунктировкой (1) (рис. 2м), с грубыми морщинками (2) (рис. 2у).

13. Переднеспинка, ямки в передних углах самцов. У самцов в передних углах переднеспинки нет ямок (0) (рис. 2л); ямки хорошо развиты (1) (рис. 2м). У *Iliotona* в передних углах нет ямок.

*14. Переднеспинка, вид сбоку, изгиб. Изгиб края переднеспинки не развит (0) (рис. 3л); край переднеспинки изгибается (1) (рис. 3к).

15. Надкрылья, дорсальные бороздки. Надкрылья имеют больше двух цельных дорсальных бороздок (0)

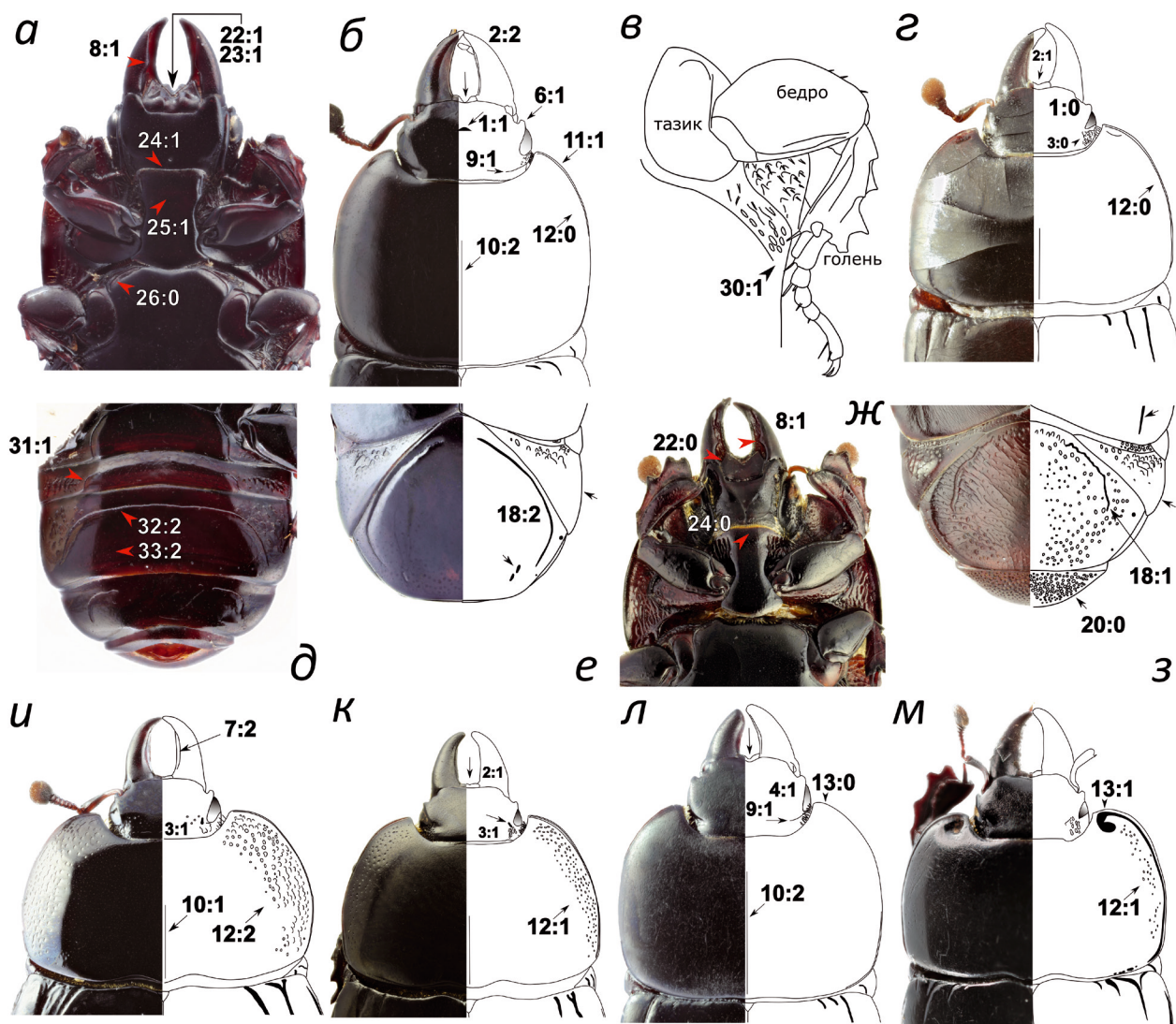


Рис. 2. Детали внешнего строения имаго видов рода *Hololepta*. *H. elongate*: а – передняя часть тела снизу, б – передняя часть тела сверху, в – среднегрудь и средняя нога, д – брюшко снизу, е – брюшко сверху. *H. semicuncta*: г – передняя часть тела сверху, ж – передняя часть тела снизу, з – брюшко сверху. *H. feae*: и – переднеспинка и голова. *H. baulni*: к – переднеспинка и голова. *H. higoniae*: л – переднеспинка и голова. *H. amurensis*: м – переднеспинка и голова. Здесь и далее числами до двоеточия отмечен номер признака, после двоеточия – его состояние.

(рис. 5б); надкрылья только с одной цельной дорсальной бороздкой (1) (рис. 5е); надкрылья без цельных дорсальных бороздок (2) (рис. 5д).

16. Надкрылья, плечевая ямка. Плечевая ямка не выражена, сбоку ложные эпиплевры надкрылий почти гладкие, выпуклые (0) (рис. 3в); плечевая вмятина хорошо выражена (1) (рис. 3г).

17. Надкрылья, вершина. Угол между апикальным краем надкрылий и швом равен 90° (0) (рис. 5а), угол между апикальным краем надкрылий и швом больше 90° (1) (рис. 5е).

18. Пропигидий, бороздки. Пропигидий без бороздок (0); пропигидий с бороздками,

которые не длиннее половины длины пропигидия (1) (рис. 2з); пропигидий с длинными бороздками, заходящими за середину пропигидия (2) (рис. 2е). Пропигидий *Iliotona* без бороздок.

19. Пропигидий, положение дорсальной поверхности пропигидия по отношению к надкрыльям. Дорсальная сторона пропигидия расположена косо под углом (0); или пропигидий и надкрылья находятся в одной плоскости (1).

20. Пигидий, характер пунктировки. Пигидий грубо пунктирован, поры крупные и глубокие (0) (рис. 4а); пигидий гладкий или в микроскопических нежных точках (1) (рис. 4д).



Рис. 3. Детали строения исследованных жуков-карапузиков (Histeridae: Histerinae). *Oxysternus maximus*: а – передняя часть тела сверху, з – тело жука сбоку. *Hister quadrimaculatus*: б – передняя часть тела сверху под углом. *Hololepta reichii*: в – тело жука сбоку, к – передняя часть тела сбоку. *H. laevigata*: г – тело жука сбоку, и – передняя часть тела сбоку. *H. plana*: д – тело жука сбоку. *Plaesus javanus*: е – передняя часть тела снизу. *Hololepta elongata*: ж – передняя конечность жука.

21. Пигидий, длина относительно пропигидия. Пигидий длиннее пропигидия (0); длина пропигидия приблизительно равна длине пигидия (1); пигидий короче половины длины пропигидия (2).

22. Нижняя губа. Видимая часть нижней губы по краям гладкая, без бороздок (0) (рис. 2ж); с отчетливыми бороздками вдоль края (1) (рис. 2а).

23. Нижняя губа, хеты. Нижняя губа покрыта хетами (0) (рис. 2е); без хет (1) (рис. 2а).

24. Переднегрудь, горловая лопасть. Вершина горловой лопасти выпуклая, аркообразная (0) (рис. 2е); спереди плоская, прямо обрубленная (1) (рис. 2а); передний край с вырезкой (2).

25. Переднегрудь, горловая лопасть. Шов горловой лопасти различим или намечен в виде широкой поперечной вмятины (0) (рис. 3е); шов неразличим (1) (рис. 2а).

*26. Среднегрудь, передние выступы. Передние выступы среднегруды образуют угол больше 90° (0) (рис. 2а), угол 80°–90° (1); угол меньше 30° (2).

*27. Передние конечности, голени. Основание голени, рядом с местом сочленения с бедром гладкое (0); с зубцом (1) (рис. 3ж).

28. Передние конечности, голени. Бороздка для вкладывания лапок прямая (0); S-образная (1) (рис. 3а).

*29. Средние конечности, бедра. Дистальный край бедра без фрагмента медиальной бороздки (0); с коротким фрагментом медиальной бороздки (1); с длинной бороздкой, 2/3 длины бедра (2).

*30. Заднегрудь, боковая линия. Боковая линия заднегруды короткая, сильно удалена от эпистернов заднегруды (0); боковая линия короткая, вершина практически сливается со швом эпистернов (1) (рис. 2в); боковая линия длинная и частично сливается со швом эпистернов заднегруды (2).

*31. Второй видимый стернит. Бока стернита без бороздок (0); с одной парой несоединенных бороздок (1) (рис. 2д); с поперечной бороздкой аркообразной формы (2).

32. Третий видимый стернит. Бока стернита без бороздки (0); с одной парой не соединенных между

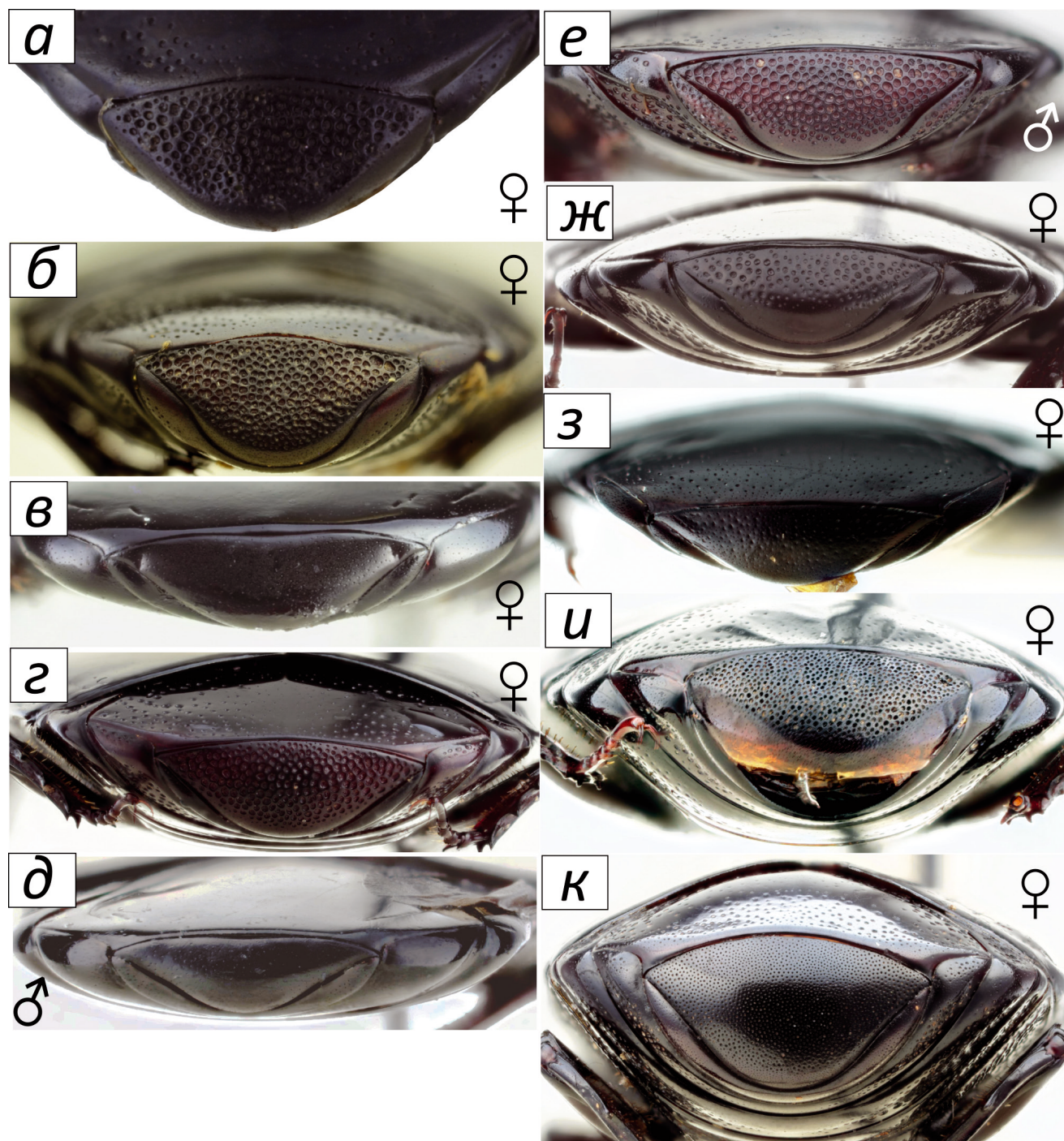


Рис. 4. Пунктировка пигидия имаго видов рода *Hololepta*: а – *Hololepta amurensis*, б – *H. baulni*, в – *H. elongata*, г – *H. feae*, д – *H. higoniae*, е – *H. indica*, ж – *H. laevigata*, з – *H. plana*, и – *H. quadridentata*, к – *H. reichii*.

собой бороздок (1); с поперечной бороздкой аркообразной формы (2) (рис. 2д).

33. Третий видимый стернит, длина относительно первого стернита. Длина третьего стернита меньше длины первого стернита (0); длина равна

длине первого стернита (1); длиннее первого стернита (2) (рис. 2д).

Признаки полового аппарата самок:

*34. Сочленовный склерит (рис. 6). Апикальная часть сочленовного склерита одновершинная (0); двухвершинная (1).

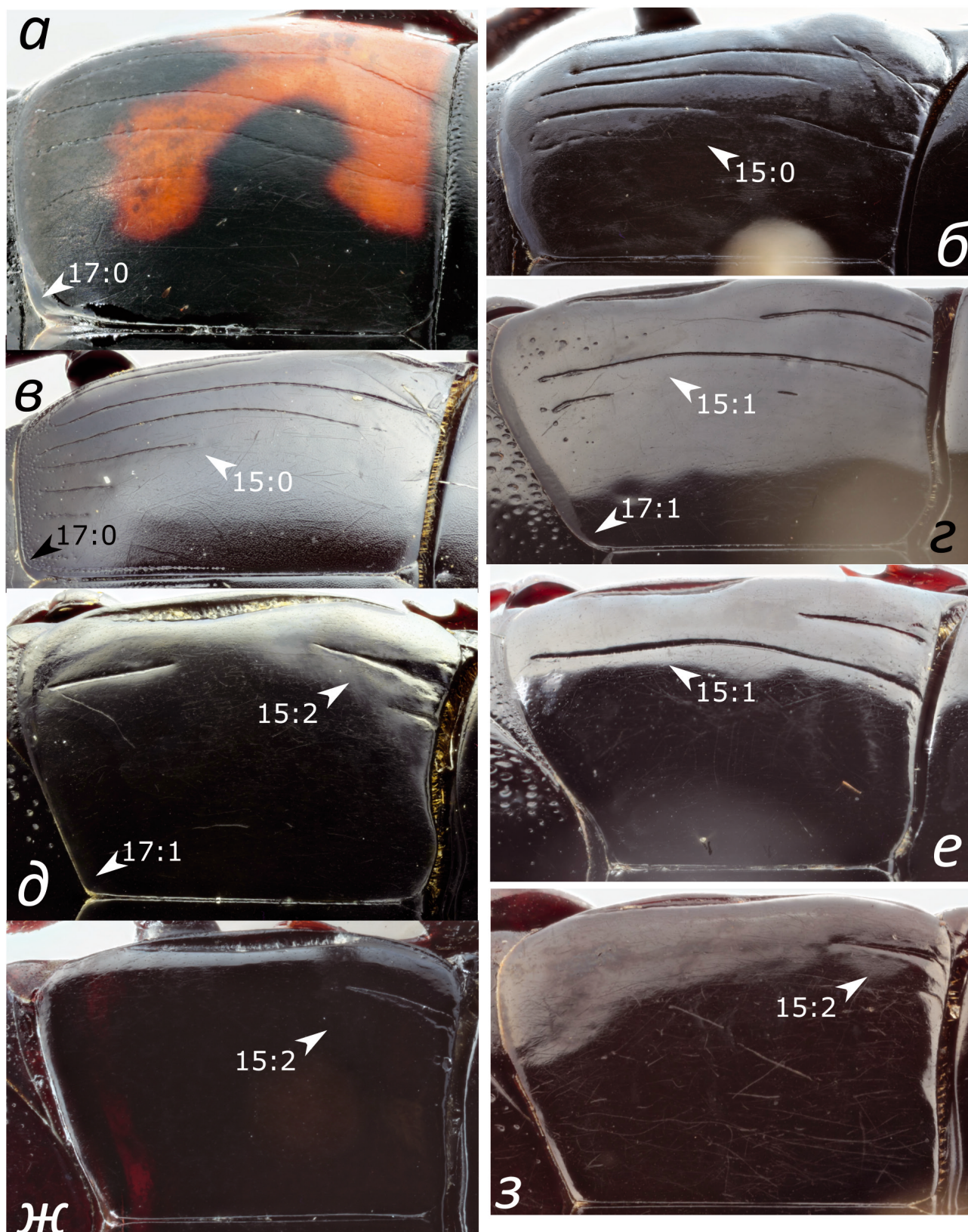


Рис. 5. Надкрылья исследованных жуков-карапузигов (Histeridae, Histerinae), вид сверху: *a* – *Hister quadrimaculatus*, *б* – *Oxysternus maximus*, *в* – *Plaesius javanus*, *з* – *Hololepta reichii*, *д* – *Hololepta baulni*, *е* – *Hololepta quadridentata*, *ж* – *Hololepta plana*, *3* – *Hololepta laevigata*.

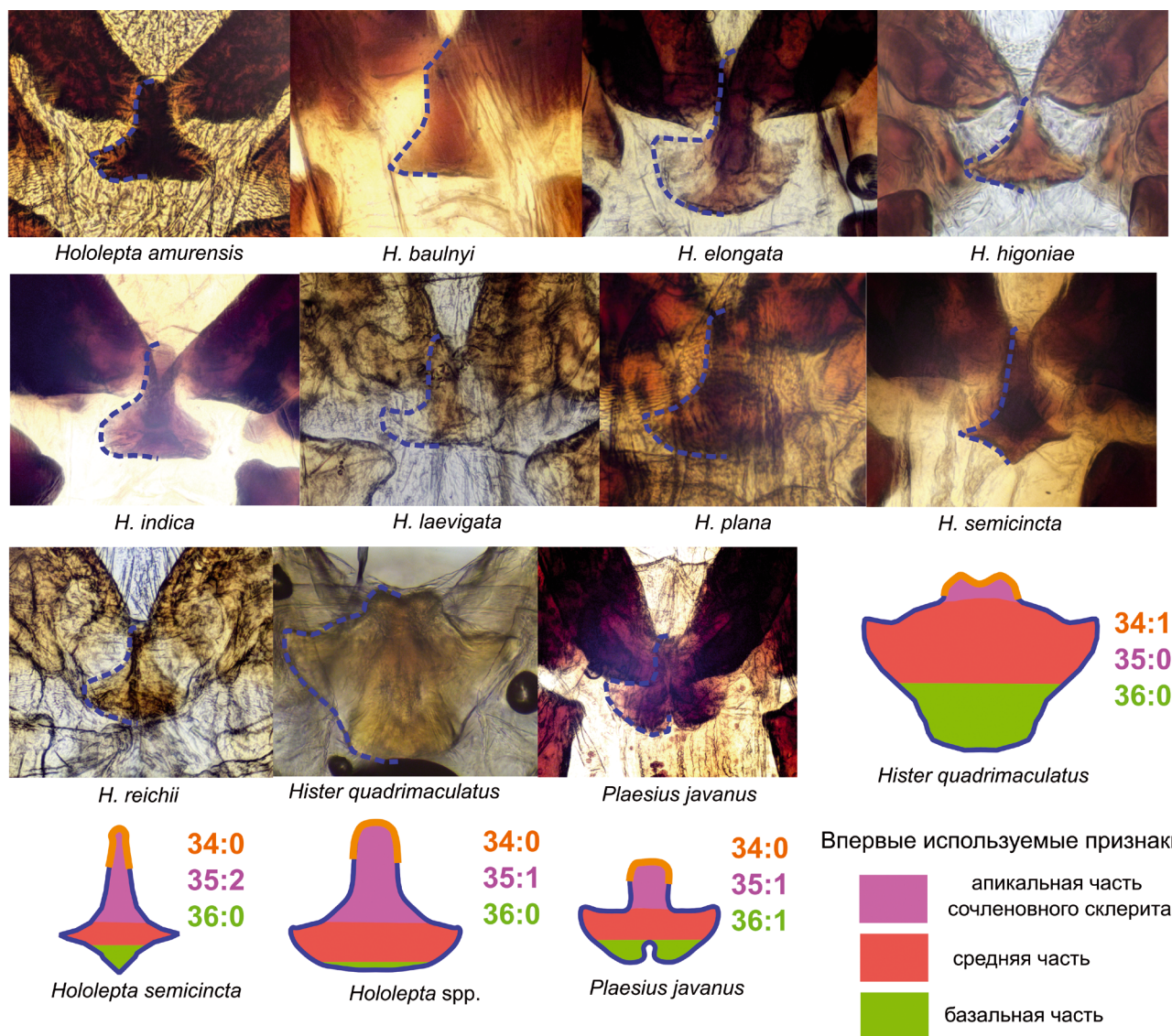


Рис. 6. Строение сочленовного склерита исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

*35. Сочленовный склерит (рис. 6). Апикальная часть плоская (0); вытянутая (1); сильно вытянутая, острая (2).

*36. Сочленовный склерит (рис. 6). Базальная часть выпуклая (0); с вырезкой (1).

*37. Вальвифер (рис. 7). Вальвифер не имеет продольного гребня вдоль дорсо-вентральной оси (0); гребень присутствует (1).

*38. Гонококсит. Внешняя поверхность (рис. 8 и 9). Внешняя поверхность гонококсита без утолщения кутикулы (0), с утолщением в виде небольшого зубца (1); утолщение кутикулы покрывает всю внешнюю поверхность гонококсита, нередко есть один или несколько зубцов (2).

*39. Гонококсит. Сторона гонококсита, расположенная ближе к вентральной стороне, рядом с утолщением кутикулы в основании гонококситов (рис. 8 и 10). Бороздка бакулюма вентральной стороны гонококсита отсутствует (0); присутствует, небольшого размера (1); присутствует, представлена в виде значительного разрыва кутикулы гонококсита (2).

*40. Гонококсит. Бакулюм внешней стороны основания гонококсита (рис. 9). Бакулюм не расширен, отверстие в полость гонококсита крупное (0); бакулюм расширен, отверстие в полость гонококсита небольшое (1).

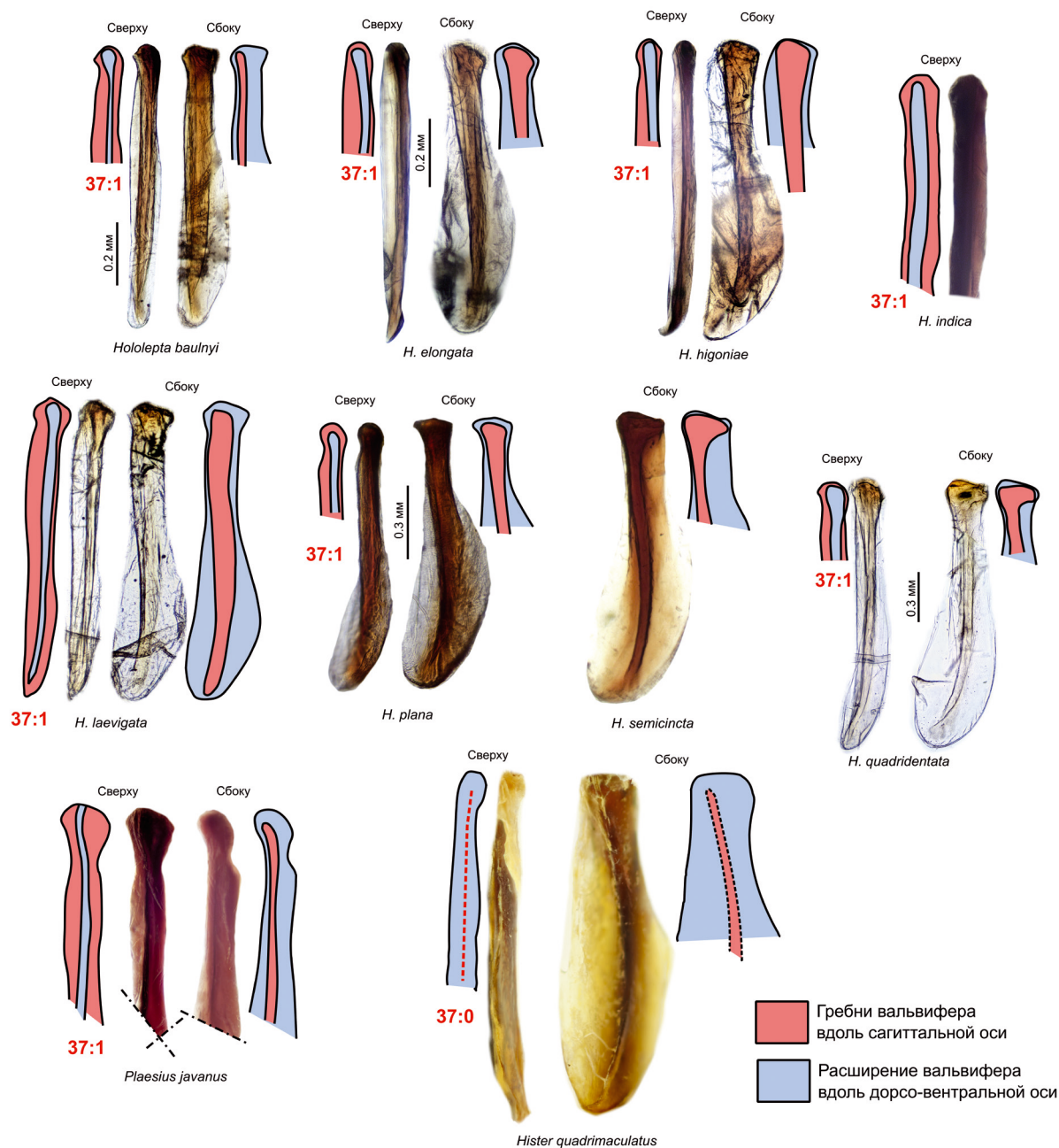


Рис. 7. Вальвиферы исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae). Вид сверху соответствует дорсо-вентральной оси тела жука; вид сбоку — сагиттальной оси тела.

*41. Гонококсит. Апикальная часть (рис. 9). Киль гонококсита с двумя апикальными вырезками (0); с одной вырезкой (1); без вырезки (2).

*42. Гонококсит. Сторона гонококсита, расположенная ближе к дорсальной стороне, у основания (рис. 10). Основание гонококсита гладкое, без дорсальной бороздки, утолщений кутикулы или скопления пор на ее месте (0); дорсальная бороздка присутствует, может выглядеть так же, как

утолщение кутикулы или скопления пор, формирующей сплошной светлый овал (1).

*43. Гонококсит. Сторона гонококсита, расположенная ближе к вентральной стороне, у основания (рис. 10). Основание гонококсита гладкое, без вентральной бороздки, утолщений кутикулы или скопления пор на ее месте (0); вентральная бороздка присутствует, может быть представлена утолщением кутикулы или скоплением пор (1).

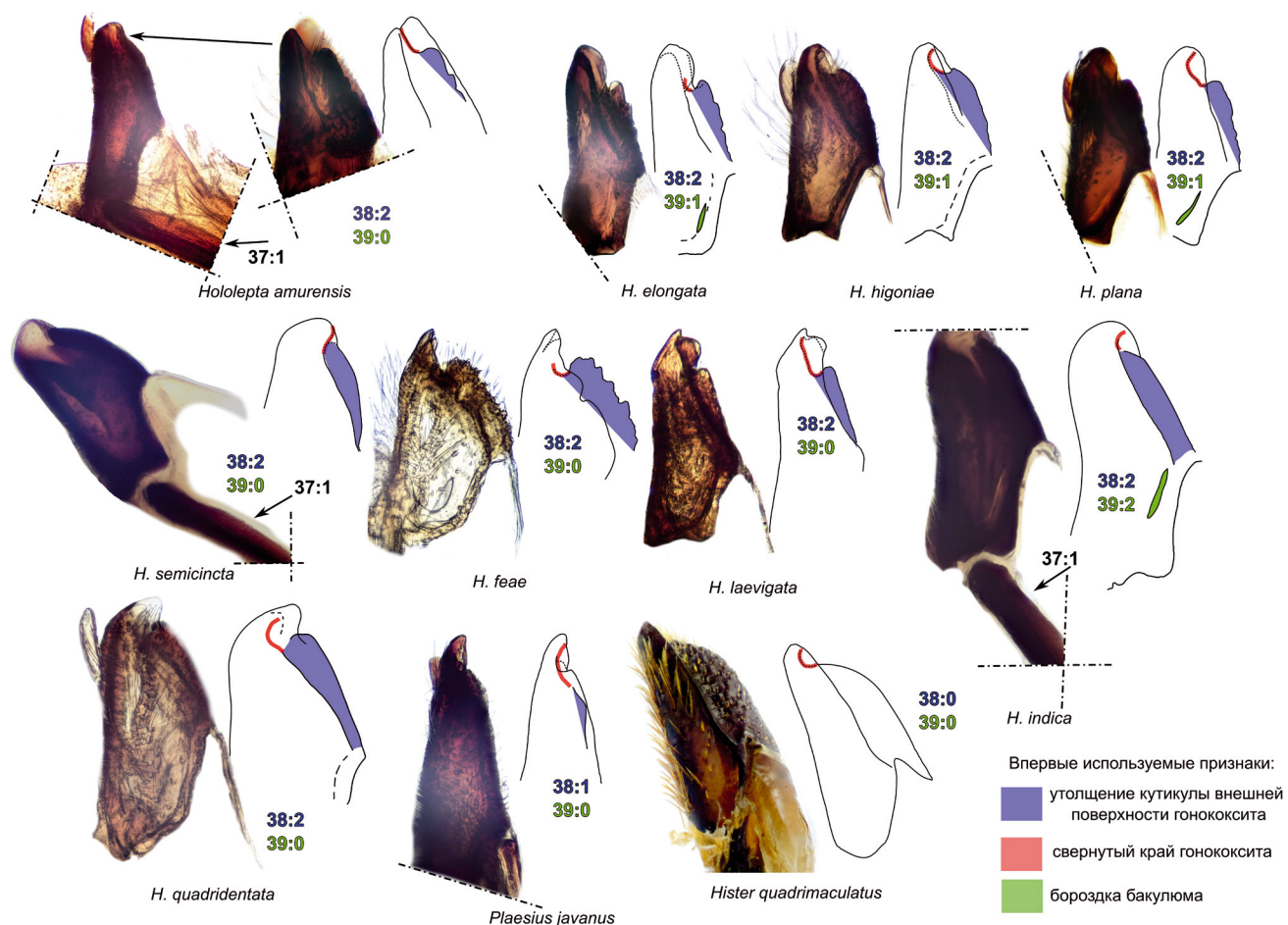


Рис. 8. Вентральная сторона гонококситов исследованных видов жуков-карапузику (Histeridae, Histerinae).

*44. Гонококсит. Зубец в основании гонококситов (рис. 10). Зубец отсутствует (0); присутствует (1).

*45. Сперматека. Место соединения протока железы сперматеки со сперматеккой (рис. 11). Железа сперматеки соединена с сосудом сперматеки (0); с протоком сперматеки (1).

*46. Сперматека. Расширение канала протока сперматеки на границе с сосудом (рис. 11). Расширение отсутствует или канал расширен не на границе с сосудом (0); присутствует небольшое расширение (1); канал сильно расширен (2).

*47. Сперматека (рис. 11). Проток сперматеки в области соединения с совокупительной сумкой не расширен (0); шарообразно вздут (1); расширен и склеротизован (2).

48. Сперматека. Число сосудов (рис. 11). Сосуд сперматеки один (0); сосудов сперматеки больше чем один (1).

Признаки и их состояния на полученных кладограммах

Первая кладограмма (рис. 12) основывается на данных по внешней морфологии жуков ($L = 56$, $CI = 83$, $RI = 86$). На ней виды трибы *Hololeptini* объединяются в группу за счет трех состояний признаков (5:1, лоб впереди без бороздки; 17:1, угол между апикальным краем надкрылий и швом больше 90° ; 23:1, нижняя губа без хет).

Виды рода *Hololepta* объединяются за счет девяти состояний признаков (6:1, 7:2, 8:1, 19:1, 21:2, 27:1, 30:2, 31:1, 33:1), большая часть из которых указана и для консенсусного дерева (кроме 19:1, положение пропигидия относительно пигидия).

На кладограмме виды *Hololepta* разделились на три группы. Первая группа представлена видами подрода *Leionota*. Монофилия этой группы поддерживается состоянием признака 29:2 (длинная медиальная бороздка бедер средних конечностей).

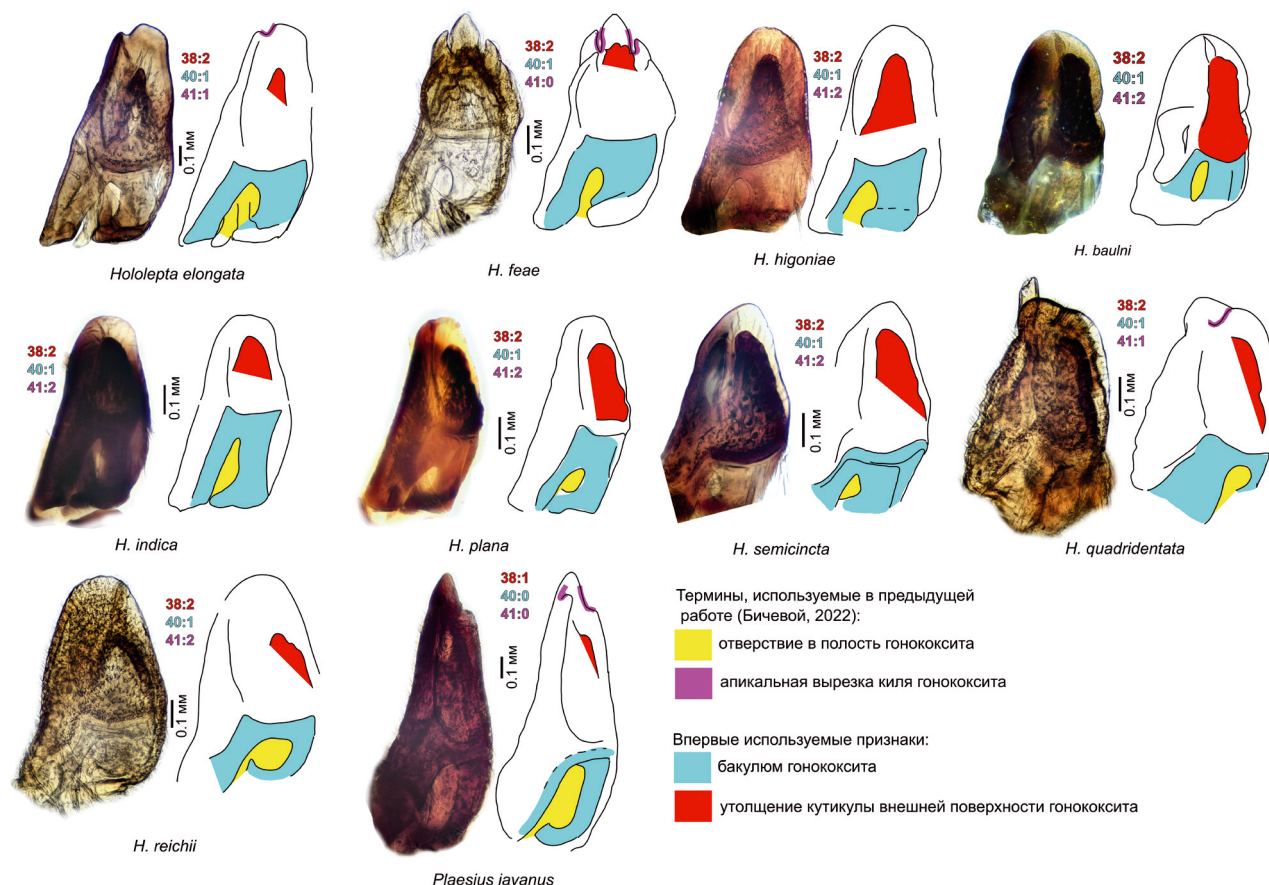


Рис. 9. Строение внешнего края гонококситов исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

Других признаков, поддерживающих кладу *Leionota*, не обнаружено.

Вторая и третья группа объединены признаками — 11:1 (краевая бороздка переднеспинки тонкая, почти неразличимая) и 16:1 (плечевая вмятина надкрылий хорошо выражена). Данные группы состоят из видов подрода *Hololepta*.

Вторая группа состоит из видов (*H. semicincta*, *H. amurensis*, *H. baulnyi* и *H. feae*), внешне схожих между собой: широкое коренастое тело, нередко в вершине надкрылий находится фрагмент дорсальной бороздки. Поддерживается эта клада состоянием признака — 3:1 (за глазами короткий фрагмент бороздки).

Третья группа представлена видами с разнообразным внешним обликом (*H. indica*, *H. plana*, *H. laevigata*, *H. higoniae* и *H. elongata*). Поддерживается эта клада состоянием признака — 9:1 (за глазами находится хорошо развитая вмятина).

Монофилия клады *H. laevigata*, *H. higoniae* и *H. elongata* поддерживается четырьмя состояниями признаков (2:2, 10:2, 30:1, 33:2).

Вторая кладограмма (рис. 13) основывается на данных полового аппарата самок жуков ($L = 35$, $CI = 57$, $RI = 37$).

Монофилия рода *Hololepta* на кладограмме поддерживается одним состоянием признака полового аппарата самок (40:1, бакулум расширен, отверстие в полость гонококсита небольшое). Состояний признаков, поддерживающих монофилию клады *Leionota*, не обнаружено.

Виды подрода *Hololepta* объединены тремя состояниями признаков (42:1, наличие дорсальной бороздки гонококсита; 44:1, наличие зубца в основании гонококсита; 45:1, железа сперматеки соединена с протоком сперматеки).

Последняя кладограмма (рис. 14) была получена при помощи анализа совмещенных данных полового аппарата самок и внешнего строения жуков ($L = 86$, $CI = 77$, $RI = 79$; фиолетовый — предположительные синапоморфии признаков внешнего строения имаго; синий — предположительные синапоморфии признаков полового аппарата самок). Ветвление между *Hololepta (Leionota) quadridentata* и всеми остальными видами рода *Hololepta*, а также ветвления внутри

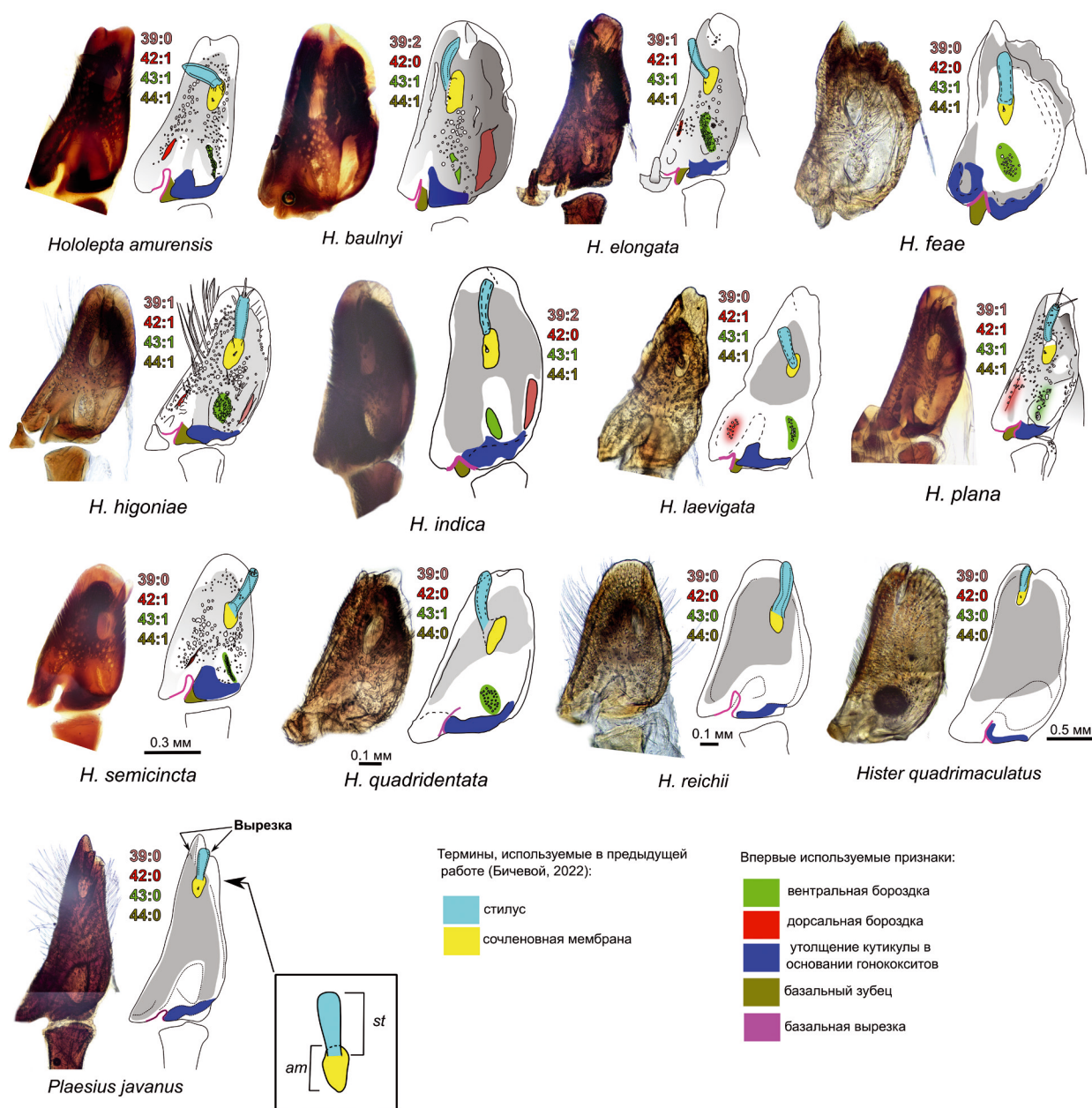


Рис. 10. Строение внутреннего края гонококситов исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

подрода *Hololepta*, которые поддерживаются только состояниями признаков полового аппарата самок, имеют значения бутстрэп-поддержек меньше 10%.

На дереве виды трибы *Hololeptini* объединяются двумя состояниями признаков внешнего строения (17:1, 23:1).

Виды рода *Hololepta* были объединены девятью признаками внешнего строения (6:1, 7:2, 8:1, 15:1, 21:2, 27:1, 30:2, 31:1, 33:1).

Наличие вентральной бороздки гонококсита (43:1, $L = 1$, $RI = 100$, $CI = 100$) и наличие изгиба

края переднеспинки (14:1, $L = 1$, $RI = 100$, $CI = 100$) объединяют все виды подрода *Hololepta*, а также *Hololepta (Leionota) quadridentata*, но не *Hololepta (Leionota) reichii*. У последнего вида вентральная бороздка гонококсита не обнаружена (43:0) и край переднеспинки прямой (14:0).

Монофилия подрода *Hololepta* поддерживается четырьмя состояниями признаков внешнего строения (9:1, 11:1, 15:2, 16:1) и одним состоянием полового аппарата самок (44:1). Наличие дорсальной бороздки (42:1, $L = 2$, $RI = 80$, $CI = 50$) на дереве

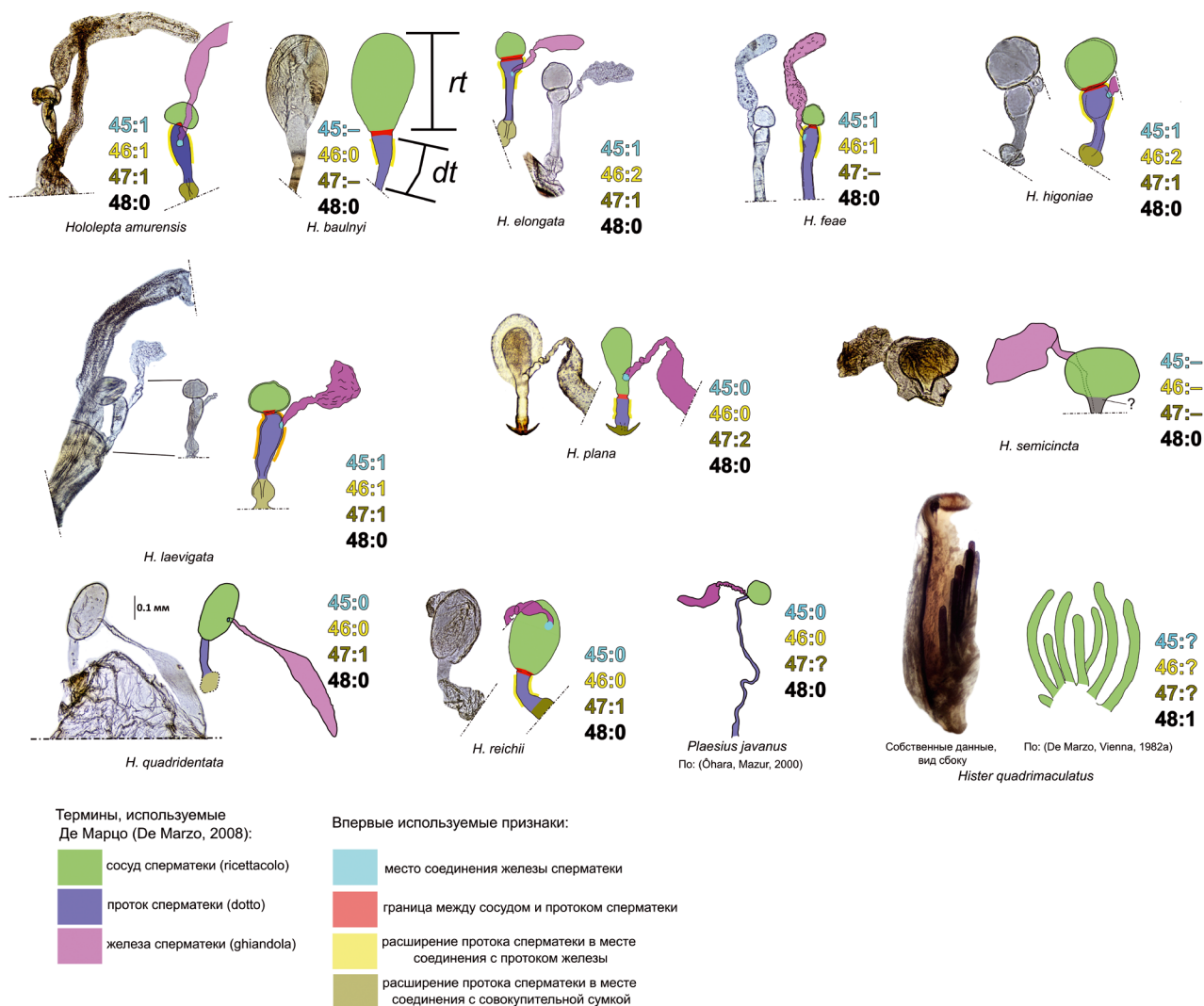


Рис. 11. Строение сперматек исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

объединяет большинство видов подрода *Hololepta*, кроме *H. indica*. В группе *H. baulnyi* – *H. feae* произошла, предположительно, инверсия состояния этого признака. Остальные виды подрода *Hololepta* (кроме *H. indica* и *H. plana*) объединены при помощи двух состояний признаков полового аппарата (45:1, 46:1, канал протока сперматеки расширен). Группа видов *H. elongata* объединяет пять состояний признаков внешнего строения (2:2, 10:2, 24:1, 30:1, 33:2). Группу видов *H. feae* объединяет один признак внешнего строения (3:1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты подтверждают, что триба Hololeptini и род *Hololepta* – монофилетические группы жуков-карапузиков. Монофилия трибы

поддерживается двумя состояниями признаков: угол между апикальным краем надкрылий и швом больше 90°, нижняя губа без хет. Монофилия трибы подтверждается результатами другой работы (Leivas et al., 2015), в которой анализировались признаки внешнего строения жуков *Oxysternus maximus*, *Hololepta (Leionota) minuta* Erichson 1834 и *Hololepta (Leionota) aradiformis* Erichson 1834.

Монофилия рода *Hololepta* в настоящей работе поддерживается набором общих предположительно уникальных синапоморфий внешнего строения имаго жуков: развитый надглазничный зубец; на вентральной стороне мандибулы имеют один зубец или имеют расширение на его месте; мандибулы на дорсальной стороне без зубцов; надкрылья с одной цельной бороздкой или без цельных бороздок; пигидий короче половины длины пропигидия;

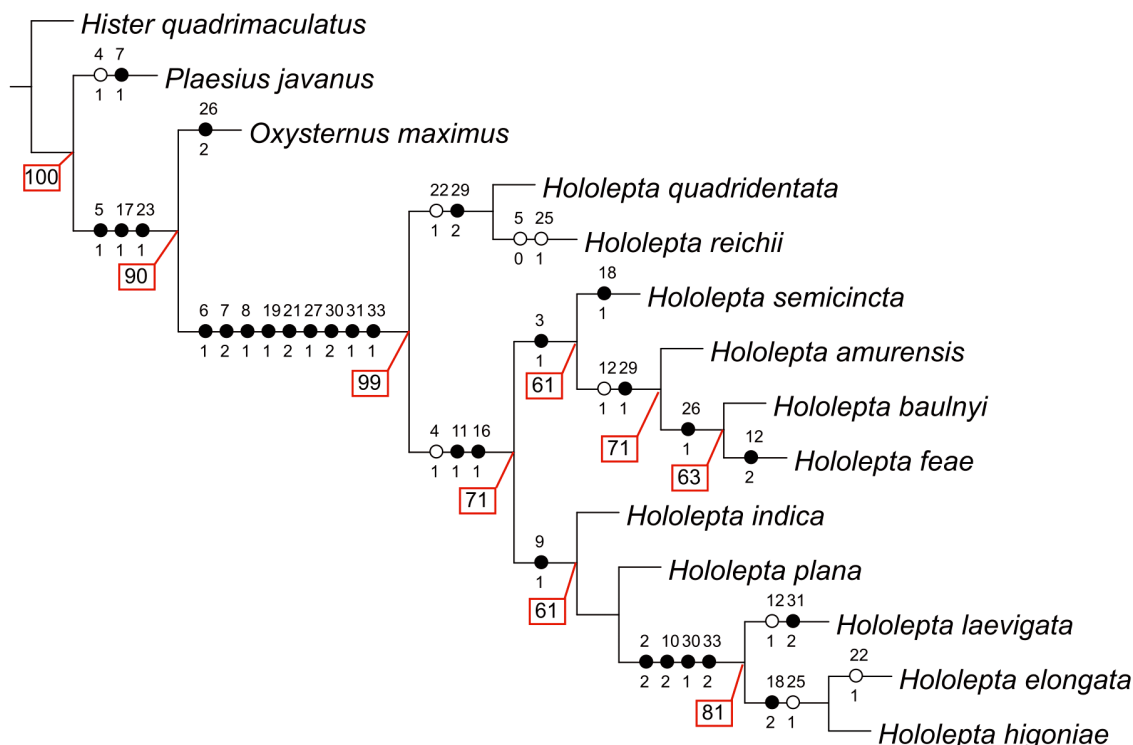


Рис. 12. Дерево ($L = 56$, $CI = 83$, $RI = 86$), основанное на признаках внешнего строения (1–33) исследованных жуков карапузиков (Histeridae, Histerinae). Числа в основании разветвлений клад — результаты бутстрэп-анализа ($N = 10\,000$) только для $p \geq 0.49$; черные кружки — предположительные синапоморфии, белые кружки — предположительные гомоплазии состояний признаков; над кружками — номера признаков; под кружками — обозначения состояния признаков.

основание голени, рядом с местом сочленения с бедром, имеет зубец; боковая бороздка заднегруди длинная и частично сливается со швом эпистернов или короткая, но сильно приближена к шву эпистерна; второй видимый стернит брюшка с одной парой бороздок; длина третьего видимого стернита равна длине первого видимого стернита или больше этой длины. В работе Охары и Мазура (Ôhara, Mazur, 2000) приведено описание *Althanus teretrioides* (Lewis 1903) (Histerinae, Platysomatini), в котором авторы указывают на наличие зубца в основании голени передней конечности, в месте сочленения с бедром. Это состояние признака принято и в настоящей работе как апоморфное для *Hololepta*. У остальных описанных видов трибы Platysomatini такой зубец не обнаружен. Вероятно, состояние 27:1 — ложный синапоморфный признак. Для проверки данного предположения требуется исследование видов Platysomatini. В этой же работе для *Idister omalodellus* Mazur 1989 и *Idister platysomoides* Mazur 1989 указано наличие бороздок на втором видимом стерните брюшка, но у *Idister* бороздки направлены поперек тела жука (в отличие от *Hololepta*, у которых бороздки идут вдоль).

Вероятно, состояние признака у *Idister* более примитивное, чем у *Hololepta*, у которых данная пара бороздок может соединяться и образовывать дугообразную фигуру.

Монофилия видов подрода *Leionota* на дереве (рис. 14), основанном на признаках внешнего строения и полового аппарата самок, не поддержана никакими признаками. В предыдущем исследовании (Carnochan, 1917) было указано, что нет признаков, которые могли бы отделить *Leionota* от *Hololepta*. Однако, согласно кладограмме, основанной на признаках внешнего строения (рис. 12), при помощи состояния признака медиальной бороздки передних бедер (29:2, $CI = 66$, $RI = 66$; бороздка длинная, 2/3 длины бедра) удалось разделить два подрода. Пригодность данного признака для демаркации подродов требует дополнительного исследования *Leionota*.

Два состояния признаков внешнего строения и полового аппарата (14:1 и 43:1) разделяют *Hololepta* (*Leionota*) *reichii* и *Hololepta* (*Leionota*) *quadridentata* (последний вид занимает более близкое положение к подроду *Hololepta*). Однако

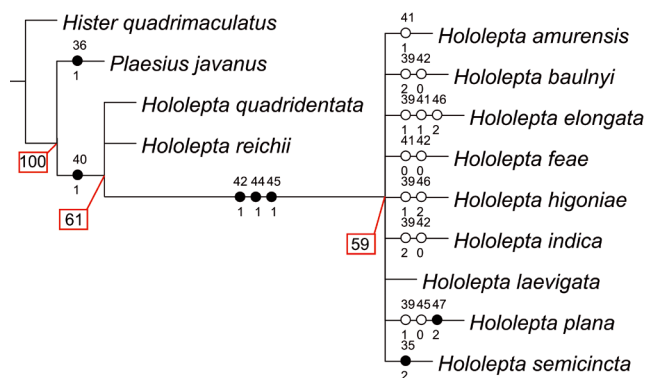


Рис. 13. Дерево ($L = 35$, $CI = 57$, $RI = 37$), основанное на признаках полового аппарата самок (34–50) исследованных жуков карапузиков (Histeridae, Histerinae). Числа в основании разветвлений клад – результаты бутстрэп-анализа ($N = 10000$) только для $p \geq 0.49$, черные кружки – предположительные синапоморфии, белые кружки – предположительные гомоплазии состояний признаков, над кружками – номера признаков, под кружками – обозначения состояния признаков.

значения бутстрэп-поддержки данного ветвления невелико (рис. 14).

Для *Leionota* характерно наличие предположительно примитивных состояний признаков: одна цельная дорсальная бороздка; широкая краевая бороздка переднеспинки; отсутствие плечевой ямки надкрылий. Карнохан (Carnochan, 1917) указывал, что подрод *Hololepta* отличается уплощенной, широкой и закругленной спереди переднегрудью; а подрод *Leionota* – приподнятой переднегрудью и часто усеченной. Качественные признаки горловой лопасти, при помощи которых возможно отличить подрод *Leionota* от подрода *Hololepta*, не обнаружены. Противоречие относительно признаков 14:1, 43:1 (состояния признаков, которые разделяют виды *Leionota* между собой и частично объединяют с видами подрода *Hololepta*) и 29:2 (состояние признака, которое разделяет *Leionota* и *Hololepta*) может быть устранено дополнительным исследованием видов подрода *Leionota*.

Монофилия подрода *Hololepta* на консенсусном дереве (рис. 14) поддерживается четырьмя состояниями признаков внешнего строения имаго (9:1, наличие вмятины за глазами; 11:1, наличие тонкой краевой бороздки переднеспинки; 15:2, надкрылья без цельных дорсальных бороздок; 16:1, плечевая вмятина хорошо выражена) и одним признаком полового аппарата самок (44:1, наличие базального зубца гоноксита). На приведенных иллюстрациях гонокситов видов трибы Platysomatini (Ôhara, Mazur, 2000) не указано наличие базального зубца, что дополнительно подтверждает ценность

признака 44 для демаркации родов *Hololepta* и Platysomatini.

Виды подрода *Hololepta* имеют сложные филогенетические взаимоотношения между собой. На консенсусной кладограмме (рис. 14) были образованы две группы. В основании групп находятся два вида – *H. indica* и *H. plana*. Несмотря на то, что в реконструкции филогении эти виды заняли базальное положение, вероятно, данным по их филогении недостаточно. При разном наборе данных эти виды занимали разное положение и имели наименьшее значение бутстрэп-поддержек, что косвенно указывает на недостаточность данных о морфологии внешнего строения имаго и полового аппарата самок для точного определения их положения на кладограмме.

Первая группа видов *H. elongata*, *H. higoniae* и *H. laevigata* образуют монофилетическую группу, которая поддерживается наибольшим числом признаков внутри подрода (пять признаков внешнего строения: 2:2, 10:2, 24:1, 30:1, 33:2). Виды данной группы встречаются в Индо-Малайской области (рис. 15).

Вторая группа видов (*H. semicincta*, *H. amurensis*, *H. baulnyi* и *H. feae*) поддерживается одним признаком внешнего строения (3:1, за глазами короткий фрагмент бороздки). Несмотря на то, что группа также кажется естественной, для подтверждения монофилии данной группы (из-за малого числа предположительно синапоморфных признаков) необходимо представить дополнительные доказательства. Виды данной группы встречаются в Индо-Малайской области, Афротропике и Палеарктике (рис. 15).

Однако было исследовано небольшое число видов рода *Hololepta*, поэтому предположение о монофилии выделенных групп требует дополнительных доказательств (например, молекулярных, эмбриологических или экологических) и имеет предварительный характер.

Клада *H. laevigata*–*H. higoniae* (рис. 15), вероятно, сформировалась на территории Индо-Малайской области, в пользу этого предположения говорит близость видов на кладограмме, а также близость их зоогеографического распространения. Другая группа видов *H. semicincta*–*H. feae* имеет более разнообразное зоогеографическое распространение (Афротропика, Палеарктика и Индо-Малайская область).

На диаграмме рассеивания виды, не связанные своей биологией с древесиной, – *Hister quadrimaculatus*, *Oxysternus maximus* и *Plaesus javanus* – заняли крайнее верхнее положение, отношение высоты к длине тела у этих жуков в среднем равно соответственно 0.54, 0.41 и 0.39. Виды *H. quadridentata* и *H. reichii* заняли на диаграмме

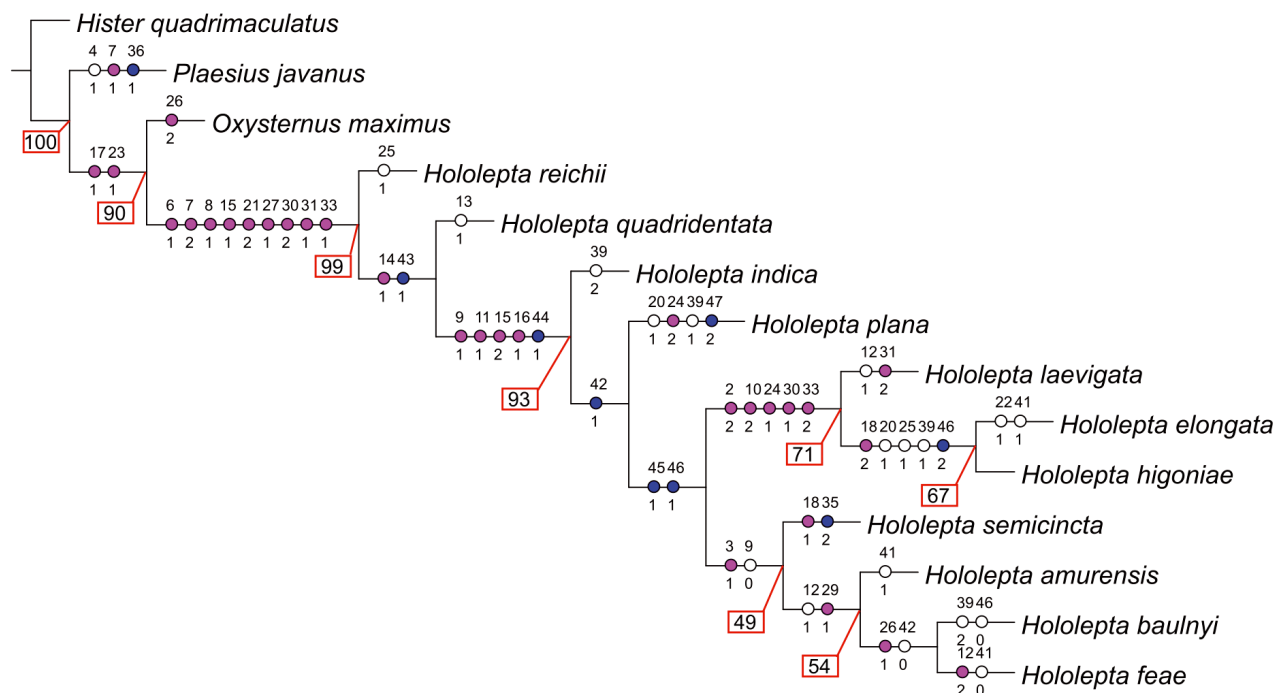


Рис. 14. Консенсусное дерево ($L = 86$, $CI = 77$, $RI = 79$), основанное на признаках внешнего строения и полового аппарата самок исследованных жуков карапузиков (Histeridae, Histerinae). Числа в основании разветвлений клад — результаты бутстрэп-анализа ($N = 10\,000$) только для $p \geq 0.49$, фиолетовые кружки — предположительные синапоморфии внешнего строения жуков, синие — полового аппарата, белые кружки — предположительные гомоплазии состояний признаков.

среднее положение, и отношение высоты к длине тела у этих жуков в среднем равно 0.40 и 0.41, что близко к значениям *Oxysternus maximus* и *Plaesius javanus*. Для видов *Hololepta higoniae*, *H. elongate* и *H. semicincta* характерны наименьшие значения отношения высоты к длине тела, в среднем 0.16, 0.19 и 0.20. Таким образом, *Hololepta higoniae*, *H. elongate* и *H. semicincta* — наиболее уплощенные виды *Hololepta*, по сравнению с остальными исследованными видами. Остальные *Hololepta* разделились на две группы. У первой группы (*H. amurensis*, *H. baulnyi* и *H. feae*) значение отношения высоты к длине тела в среднем варьирует от 0.30 до 0.34. У второй группы (*H. laevigata*, *H. plana*, *H. excisa* и *H. indica*) в среднем варьирует от 0.22 до 0.27. Виды этих двух групп характеризуются в меньшей степени уплощенностью тела, по сравнению с *Hololepta higoniae*, *H. elongate* и *H. semicincta*. Изгиб линии тренда на диаграмме показывает, что уплощение тела связано не только с уменьшением длины тела жука.

Впервые было обнаружено, что утолщение кутикулы в основании гонококситов и базальная вырезка гонококситов (рис. 10) — признаки, наличие которых характерно для *P. javanus*, *H. quadrimaculatus* и исследованных видов рода *Hololepta*. Вероятно, анализ состояний этих признаков может

оказаться полезным для будущих реконструкций филогении Histerinae. Также было обнаружено, что у видов *H. semicincta*, *H. indica*, *P. javanus* и *H. quadrimaculatus* киль гонококситов свернут относительно слабо по сравнению с килем *H. higoniae* и *H. plana*. Место изгиба киль у данных видов отмечено на рис. 8 красным цветом. У остальных видов *Hololepta* край гонококситов свернут сильнее, в некоторых случаях киль свернут в виде полукольца (*H. higoniae*, *H. plana* и *H. laevigata*) (рис. 8).

Виды семейства Cuscujidae обычно встречаются под корой отмирающих или мертвых деревьев, и их чрезвычайно плоские тела хорошо приспособлены к жизни под корой (Jin et al., 2020). Гонококситы у представителей этого семейства имеют треугольную форму, сильно вытянутые, слабо склеротизованы, без дополнительных выростов и зубцов (Leschen et al., 2005; Jin et al., 2020). Яйцеклад ксилофильного вида *Ancyrona diversa* (Pic 1921) (Coleoptera, Cleroidea, Trogossitidae) имеет пирамидальные гонококситы, со слабо склеротизованной основной частью, но сильно склеротизованным основанием (Lee et al., 2020). Согласно данным ряда авторов (Kirejtshuk, 2005; Wang, Hájek, 2018) о видах рода *Cupes* Fabricius 1801 и *Tenomerga* Neboiss 1984 (Coleoptera, Cupedidae), самки этих родов имеют слабо склеротизованный половой

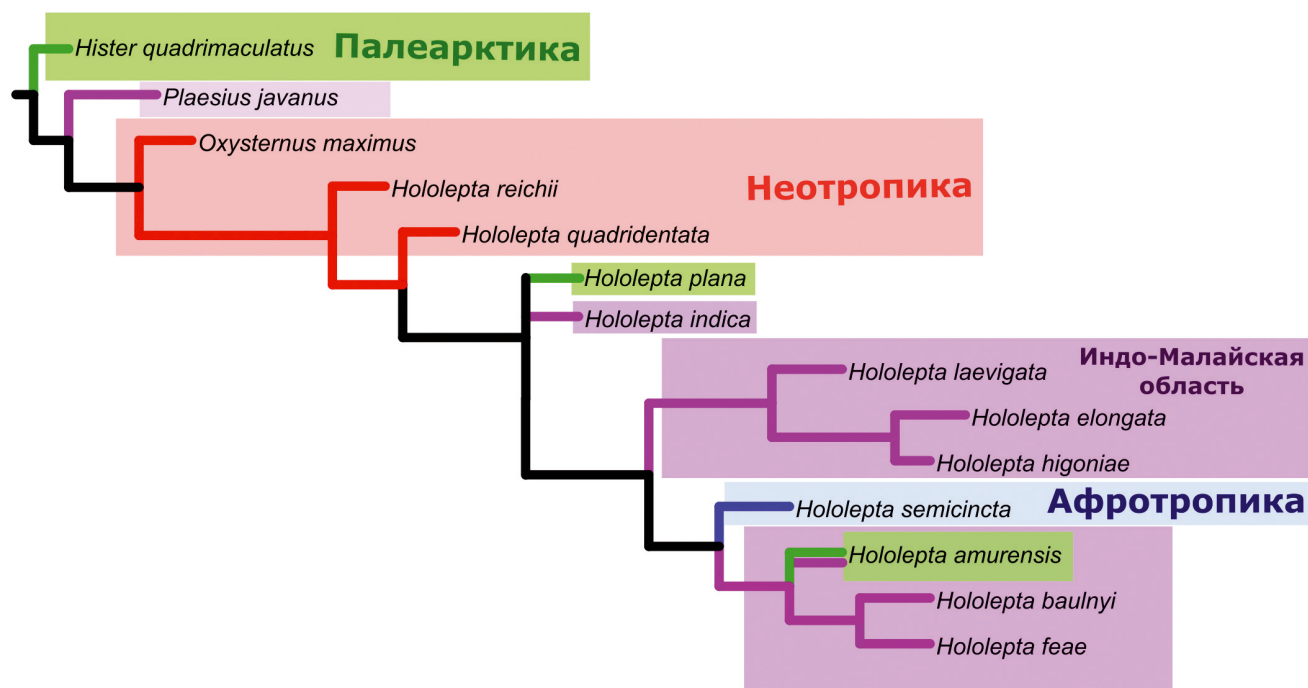


Рис. 15. Распределение исследованных видов по зоогеографическим областям. Изображенное дерево соответствует дереву на рис. 14.

аппарат, без выростов и зубцов на внешней поверхности, и длинный стилус. У Anobiidae (Тоскина, 2003) тело гонокситов слабо склеротизовано, в их основании имеются утолщения кутикулы. Для ксилофильного вида *Lasconotus okadai* Aoki 2011 (Coleoptera, Tenebrionoidea, Zopheridae) (Lee et al., 2017), как и для предыдущих ксилофильных видов, характерны слабая склеротизация тела гоноксита и короткий стилус.

Таким образом, у ксилофильных жуков из перечисленных семейств яйцеклад имеет типичное для Coleoptera строение — гонокситы удлинённые,

слабо склеротизованные, сужаются к вершине, на которой находится более или менее длинный стилус. Среди жуков-карапузиков близким строением гонокситов обладают мелкие ксилофильные *Acrilus minutus* (Herbst 1791) (Бичевой, 2022) и *Paromalus koreanus* (Seung et Lee 2019) (Seung, Lee, 2019).

В отличие от упомянутых семейств ксилофильных жуков, у *Hololepta* кутикула гонокситов утолщена, а у некоторых видов есть выросты на наружной поверхности. Продольные утолщения вальвиферов, по-видимому, свойственны всем видам этого рода и дополнительно увеличивают их прочность. По этим признакам *Hololepta* сходна с видами Platysomatini (Ōhara, Mazur, 2000), у которых гонокситы и вальвиферы также сильно склеротизованы, имеются утолщения кутикулы на наружной поверхности гонокситов и вдоль тела вальвиферов. Однако у Platysomatini гонокситы треугольной или клиновидной формы, а стилусы находятся близ их вершины, что отличает их от *Hololepta*. Таким образом, род *Hololepta* обладает более продвинутом строением яйцеклада, нежели Platysomatini.

Полученные данные показали, что признаки полового аппарата самок менее пригодны для филогенетических реконструкций, чем признаки внешнего строения имаго жуков рода *Hololepta*.

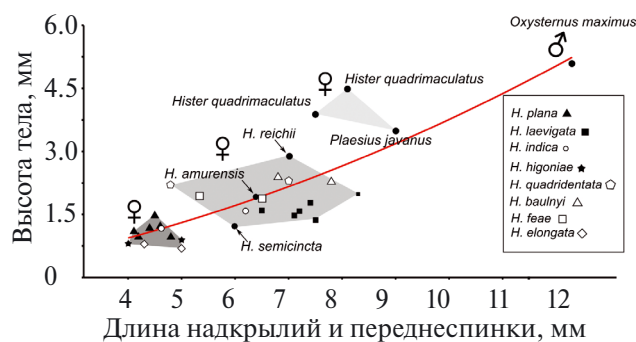


Рис. 16. Диаграмма рассеяния. Точками отмечены исследованные виды Histeridae. Красным цветом отмечена линия тренда.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен П. Н. Петрову за замечания по тексту статьи, А. С. Просвинову и А. В. Крупичкому за ценные советы и помощь в интерпретации результатов, а также В. Ю. Савицкому за предоставленную возможность исследования материалов, хранящихся в Зоологическом музее МГУ имени М. В. Ломоносова, помощь в работе с коллекцией и помощь в интерпретации результатов, Е. О. Щербакову за помощь при работе с программным обеспечением и ценные советы по содержанию статьи, Б. М. Катаеву за возможность исследования материалов, хранящихся в Зоологическом институте (ЗИН РАН). Линь Го помог в переводе этикеток некоторых жуков с китайского на русский язык, за что автор глубоко ему признателен.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе не использовались люди или живые животные, исследование основано на легальном музейном материале.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бичевой В. В., 2022. Особенности строения гени- талий самок жуков-карапузиков (Coleoptera, Histeridae) // Энтомологическое обозрение. Т. 101. № 4. С. 747–762.
- Крыжановский О. Л., 1989. Семейства Sphaeritidae и Histeridae / Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1 // Главный редактор: П. А. Лер. Л.: Наука. С. 294–310.
- Крыжановский О. Л., Рейхардт А. Н., 1976. Жуки надсе- мейства Histeridae (семейства Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae). Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 5. Вып. 4. Л.: Наука, 435 с.
- Тоскина И. Н., 2003. Роды *Gastrallus* Jacquelin du Val, 1860 и *Falsogastrallus* Pic, 1914 (Coleoptera: Anobiidae) па- леарктической Евразии // Russian Entomological Journal. V. 12. № 2. P. 187–197.
- Трач В. А., 2012. К морфологии, биологии и распростра- нению *Lobognioides andreinii* (Acari, Mesostigmata, Diplogyniidae) // Зоологический журнал. Т. 91. № 8. С. 928–928.
- Asakawa D., Senda Y., Yoshitomi H., 2020. Revision of the Ge- nus *Thymalus* (Coleoptera: Cleroidea: Thymalidae) of Ja- pan // Japanese Journal of Systematic Entomology. V. 26. № 1. P. 69–83.
- Bickhardt H., 1913. Coleoptera, III: Histeridae // Records of the Zoological Survey of India. V. 8. № 2. P. 121–125.
- Bickhardt H., 1916. Histeridae. In: P. Wytman – Genera In- sectorum, fasc. 166a. La Haye. P. 1–112.
- Carnochan F. G., 1917. Hololeptinae of the United States // Annals of the Entomological Society of Amer- ica. V. 10. P. 367–398.
- Caterino M. S., Tishechkin A. K., 2015. Phylogeny and gener- ic limits in New World Exosternini (Coleoptera: Histeri- dae: Histerinae) // Systematic Entomology. V. 40. № 1. P. 109–142.
- Caterino M. S., Vogler A. P., 2002. The phylogeny of the Histeroidea (Coleoptera: Staphyliniformia) // Cladistics. V. 18. № 4. P. 394–415.
- De Marzo L., 2008. Biodiversità della spermateca nei Coleot- teri // Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomolo- gia. V. 56. P. 69–96.
- De Marzo L., Vienna P., 1982. Studio morfologico della sper- mateca in Coleotteri Isteridi, con particolare attenzione alla tribù Saprinini // Entomologica. V. 17. P. 163–179.
- Dégallier N., 1981. Etude des *Euspilotus* du groupe *azureus* (Coleoptera, Histeridae, Saprininae) // Revue française d'Entomologie. V. 3. P. 59–67.
- Dégallier N., Kanaar P., 2001. Coleoptera Histeridae de Guy- ane française. III. Compléments au catalogue et notes systématiques // Bulletin de la Société entomologique de France. V. 106. № 2. P. 199–214.
- Dierings A. C., 2021. Revisão taxonômica das espécies sul-americanas de *Hololepta* (Leionota) Dejean, 1833 (Coleoptera: Histeridae). Resumo da Dissertação. Cu- ritiba: Universidade Federal do Paraná. 194 p.
- Goloboff P. A., Catalano S. A., 2016. TNT version 1.5, includ- ing a full implementation of phylogenetic morphomet- rics // Cladistics. V. 32. P. 221–238.
- Gonçalves G. M., Leivas F. W. T., 2017. Checklist de Histeri- dae do sul do Brasil (Insecta: Coleoptera: Staphylini- formia) // EntomoBrasilis. V. 10. № 3. P. 194–213.
- Jin M., Zwick A., Ślipiński A., Marris J. W., Thomas M. C., Pang H., 2020. A comprehensive phylogeny of flat bark beetles (Coleoptera: Cucujidae) with a revised classification and a new South American genus // Systematic Entomology. V. 45. № 2. P. 248–268.
- Kirejtshuk, A. G., 2005. A revision of the genus *Cupes* Fabri- cius, 1801 from Baltic amber and some notes on taxonomy and composition of the family Cupedidae (Coleoptera, Archostemata) // Mitteilungen aus dem Geologisch- Paläontologischen Institut der Universität Hamburg. V. 89. P. 55–84.

- Lackner T., Mazur S., Newton A.F., 2015. Family Histeridae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 2. Hydrophiloidea – Staphylinoidea, part 1. Leiden: Brill Publishers. P. 76–130.
- Lackner T., Tarasov S., 2019. Female genitalia are moderately informative for phylogenetic inference and not concerted with male genitalia in Saprininae beetles (Coleoptera: Histeridae) // Systematic Entomology. V. 44. № 4. P. 667–685.
- Lee S.G., Jung S.W., Kim Y.H., 2020. *Ancyrona diversa* New to Korea (Coleoptera: Cleroidea: Trogossitidae), with a Key to the Palaearctic Species of the Genus // Animal Systematics, Evolution and Diversity. V. 36. № 2. P. 139–142.
- Lee S.G., Kim I.K., Lim J., 2017. Two Zopheridae (Coleoptera: Tenebrionoidea) species new to Korea and a key to the Korean genera // Animal Systematics, Evolution and Diversity. V. 33. № 3. P. 189–194.
- Leivas F.W.T., Bicho C.L., Almeida L.M., 2015. Cladistic analysis of Omalodini Kryzhanovskij (Coleoptera: Histeridae: Histerinae) // Systematic Entomology. V. 40. № 2. P. 433–455.
- Leschen R.A.B., Lawrence J.F., Ślipiński S.A., 2005. Classification of basal Cucujoidea (Coleoptera: Polyphaga): cladistic analysis, keys and review of new families // Invertebrate Systematics. V. 19. № 1. P. 17–73.
- Mazur S., 2011. A concise catalogue of the Histeridae (Coleoptera). Warsaw University of Life Sciences. SGGW Press, Warsaw. 332 p.
- Mazur S., Shavrin A.V., Anichtchenko A.V., 2014. Contribution to the knowledge of the histerid beetles (Coleoptera, Histeridae) of North India // Linzer biologische Beiträge. V. 46. № 2. P. 1267–1275.
- Mazur S., Shavrin A.V., Anichtchenko A.V., Barševskis A., 2015. The histerid beetles (Coleoptera, Histeridae) of the Oriental region deposited in the Beetle Collection of Daugavpils University (DUBC) // Linzer Biologische Beiträge. V. 47. № 2. P. 1451–1466.
- McKenna D.D., Farrell B.D., Caterino M.S., Farnum C.W., et al., 2014. Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of nonphytophagous beetles // Systematic Entomology. V. 40. № 1. P. 35–60.
- Nixon K.C., 1999–2002. Winclada, ver. 1.0000. Published by the author. Ithaca, New York.
- Ôhara M., 1991. Redescriptions of the Japanese species of the genus *Holelepta* (Coleoptera, Histeridae), part 1 // Elytra. V. 19. № 1. P. 101–110.
- Ôhara M., 1991a. Redescriptions of the Japanese species of the genus *Holelepta* (Coleoptera, Histeridae), part 2 // Elytra. V. 19. № 2. P. 235–242.
- Ôhara M., 1994. A revision of the superfamily Histeroidea of Japan (Coleoptera) // Insecta Matsumurana. V. 51. 283 p.
- Ôhara M., Mazur S., 2000. A revision of the genera of the tribe Platysomatini (Coleoptera, Histeridae, Histerinae) part 3: redescrptions of the type species of *Althanus*, *Caenolister*, *Idister*, *Diister*, *Placodes*, *Plaesus*, *Hyposolenus* and *Aulacosternus* // Insecta Matsumurana. V. 57. P. 1–37.
- Pal T.K., Biswas S., 1984. Insecta: Coleoptera: Histeridae // Records of the Zoological Survey of India. V. 82. № 1–4. P. 129–137.
- Pfeiler E., Vergara-Quintanar J.E., Castrezana S., Caterino M.S., Markow T.A., 2010. Phylogenetic relationships of Sonoran Desert cactus beetles in the tribe Holeleptini (Coleoptera: Histeridae: Histerinae), with comments on the taxonomic status of *Iliotona beyeri* // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 56. № 1. P. 474–479.
- Salcedo-Delgado M., Figueroa-Castro P., Hernández-Ruiz A., Degallier N., González-Hernández H., 2018. Notes on three species of *Holelepta* (*Leionota*) Marseul, 1853 (Coleoptera: Histeridae), predators of the agave weevil *Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhal, 1838 (Coleoptera: Dryophthoridae) in Mexico // The Pan-Pacific Entomologist. V. 94. № 2. P. 59–66.
- Seung J., Lee S., 2019. First report of genus *Paromalus* Erichson, 1834 (Coleoptera: Histeridae) from Korea, with a description of one new species // Journal of Asia-Pacific Biodiversity. V. 12. № 2. P. 181–185.
- Ślipiński S.A., Mazur S., 1999. *Eपुरаеосоmа*, a new genus of Histerinae and phylogeny of the family Histeridae (Coleoptera, Histeroidea) // Annales Zoologici. V. 49. № 3. P. 209–230.
- Sokolov A.V., 2005. Additions to hister beetles (Coleoptera: Histeridae) fauna of Cuba, with description of new species of genus *Iliotona* Carnochan, 1917 // Russian Entomological Journal. V. 14. № 1. P. 83–85.
- Sokolov V.A., Tishechkin A.K., 2010. Description of a new species of the genus *Iliotona* (Coleoptera: Histeridae) from Guatemala // Russian Entomological Journal. V. 19. № 1. P. 47–49.
- Telnov D., Mazur S., Skale A., Weigel A., 2016. New notes on faunistics of the Histeridae (Coleoptera) from the Papuan region // Latvijas Entomologs. V. 53. P. 14–32.
- Tishechkin A.K., Degallier N., 2015. Beetles (Coleoptera) of Peru: A survey of the families. Histeridae // Journal of the Kansas Entomological Society. V. 88. № 2. P. 173–179.
- Vienna P., Gomy Y., Coache A., 2017. Contributo alla conoscenza degli Histeridae del Senegal (Insecta: Coleoptera) (II) // Faunitaxys. V. 5. № 6. P. 1–25.
- Wang C.B., Hájek J., 2018. Two new species of *Tenomer-ga* Neboiss from eastern Asia (Coleoptera: Cupedidae) // Zootaxa. V. 4526. № 4. P. 531–546.

THE FEMALE REPRODUCTIVE SYSTEM OF THE GENUS *HOLELEPTA* (COLEOPTERA, HISTERIDAE, HISTERINAE, HOLELEPTINI) AND ITS SIGNIFICANCE FOR THE SYSTEMATICS OF THE GROUP

V. V. Bichevoy*

Department of Entomology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

**e-mail: vladislav.bichevoy@gmail.com*

Most species of the genus *Holelepta* show flat bodies and atypical ovipositor structures, these latter being adapted to laying the eggs inside wood. Cladistic analyses based on 33 characters of the adult insect body and 15 characters of the ovipositor support the monophyly of the genus. The subgenus *Holelepta* has more apomorphic characters than does *Leionota*. This study did not reveal any characters that show the monophyly of *Leionota*. In most species of the subgenus *Holelepta* the gonocoxites bear teeth that help pushing out the substrate during oviposition. The valvifers in most *Holelepta* species have longitudinal thickenings to further increase their strength. Our data show that the characters of the ovipositor are lower in value for phylogenetic reconstructions. The reproductive system of female *Holelepta* is more prone to convergences and parallelisms compared to the features of their external structure.

Keywords: beetles, female genitalia, ovipositor, spermatheca, external structure