



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-4-634-653><https://zoobank.org/References/5B707884-0298-48F9-B555-A302F41068AD>

УДК 595.763.36; 581.41; 574

Анализ паттернов хетотаксии гонококситов выявляет новые диагностические признаки у жуков-карапузиков (Coleoptera: Histeridae)

В. В. Бичевой

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, 119234, г. Москва, Россия

Сведения об авторе

Бичевой Владислав Витальевич
 E-mail: vladislav.bichevoy@gmail.com
 SPIN-код: 6409-5881
 Scopus Author ID: 57443152100
 ResearcherID: GSJ-0685-2022
 ORCID: 0009-0007-9260-3405

Аннотация. Histeridae — семейство хищных жуков, распространенных по всему миру и заселяющих биотопы, связанные с их жертвами — личинками других групп насекомых. В результате жуков-карапузиков часто встречаются в разлагающихся органических остатках как животного, так и растительного происхождения. Признаки полового аппарата самок редко используются для видовой диагностики Histeridae, вероятно, вследствие представлений о малой значимости его структур в эволюции жуков. В настоящей работе приводятся новые морфологические признаки гонококситов, которые были обнаружены при применении методов световой микроскопии и сканирующей электронной микроскопии. В кутикуле гонококситов были обнаружены поры с хетами и поры без них. Поры без хет, возможно, выполняют рецепторную функцию, так как образуют регулярно расположенные скопления. В положении отдельных хет закономерностей не выявлено, однако обнаружены, вероятно, гомологичные скопления, что позволило выделить на поверхности гонококситов вентральное, дистальное, дорзальное и медиальное поля хет. У видов трибы Histerini впервые обнаружены вооруженные шипами хеты, которые, вероятно, способствуют продвижению яиц во время яйцекладки. Была отмечена положительная корреляция между площадью внутренней поверхности гонококсита, числом хет и микропор.

Ключевые слова: хетотаксия, гонококситы, кокситы, диагностические признаки

Права: © Автор (2025). Опубликовано Российской государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0

Analysis of gonocoxite chaetotaxy patterns reveals new diagnostic characters in hister beetles (Coleoptera: Histeridae)

V. V. Bichevoy

Lomonosov Moscow State University, Structure 12, 1 Leninskie Gory, 119234, Moscow, Russia

Author

Vladislav V. Bichevoy
 E-mail: vladislav.bichevoy@gmail.com
 SPIN: 6409-5881
 Scopus Author ID: 57443152100
 ResearcherID: GSJ-0685-2022
 ORCID: 0009-0007-9260-3405

Abstract. Histeridae is a globally distributed family of predatory beetles that inhabit biotopes associated with their prey, primarily the larvae of other insect groups. Consequently, hister beetles are frequently found in decomposing organic matter of both animal and plant origin. The features of the female genital apparatus are seldom used for species diagnosis in Histeridae, likely due to the perception of their limited significance in beetle evolution. This study presents new morphological characteristics of the gonocoxites, identified using light microscopy and scanning electron microscopy. Pores bearing setae and pores without them were found in the gonocoxite cuticle. The pores without setae may serve a sensory function, as they form regularly arranged clusters. No specific patterns were identified in the arrangement of individual setae; however, presumably homologous clusters were found, allowing for the identification of ventral, distal, dorsal, and medial chaetal fields on the gonocoxite surface. In species of the tribe Histerini, spine-bearing setae were discovered for the first time; these likely aid in egg movement during oviposition. A positive correlation was noted between the internal surface area of the gonocoxite, the number of setae, and the number of micropores.

Keywords: chaetotaxy, gonocoxites, coxites, diagnostic characters

Copyright: © The Author (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Введение

В систематике и видовой диагностике применяются признаки расположения щетинок (хет) на теле насекомых (Solodovnikov 2007; Alarie, Michat 2023). По Histeridae Gyllenhal, 1808 существуют работы, в которых приводятся данные о положении хет личинок жуков-карапузиков (Yus-Ramos, García 2009; Zaitsev, Zaitsev 2019), а также о строении и положении хет булавы усиков (De Marzo, Vienna 1982), верхней губы, передних и задних голеней имаго (Lackner 2010).

Histeridae — семейство хищных жуков, распространенных по всему миру и заселяющих биотопы, связанные с их жертвами — личинками других групп насекомых. Вследствие этого жуков-карапузиков часто встречают в разлагающихся органических остатках как животного, так и растительного происхождения. Яйцеклад

жуков-карапузиков представлен VIII и IX брюшными сегментами, в состав IX сегмента входят гонококситы (Ôhara 1989). Гонококситы жуков-карапузиков сильно склеротизованы, сплюснуты с двух сторон, имеют ложковидную или клиновидную форму (Крыжановский, Рейхардт 1976). С внутренней (рис. 1b) и наружной (рис. 1c) стороны они густо покрыты хетами, каждая из которых соединена с порой в кутикуле (Шванвич 1949).

В работе Крыжановского и Рейхардта (Крыжановский, Рейхардт 1976) отмечалось диагностическое значение характера расположения и количества хет на VIII стерните самцов рода *Saprinus*. Однако признаки полового аппарата самок редко используются для видовой диагностики жуков-карапузиков, и работ, посвященных хетатоксии их яйцеклада, немного. В своих исследованиях (Бичевой 2022; 2024a; 2024b; Козьминых и др. 2025) автор схе-

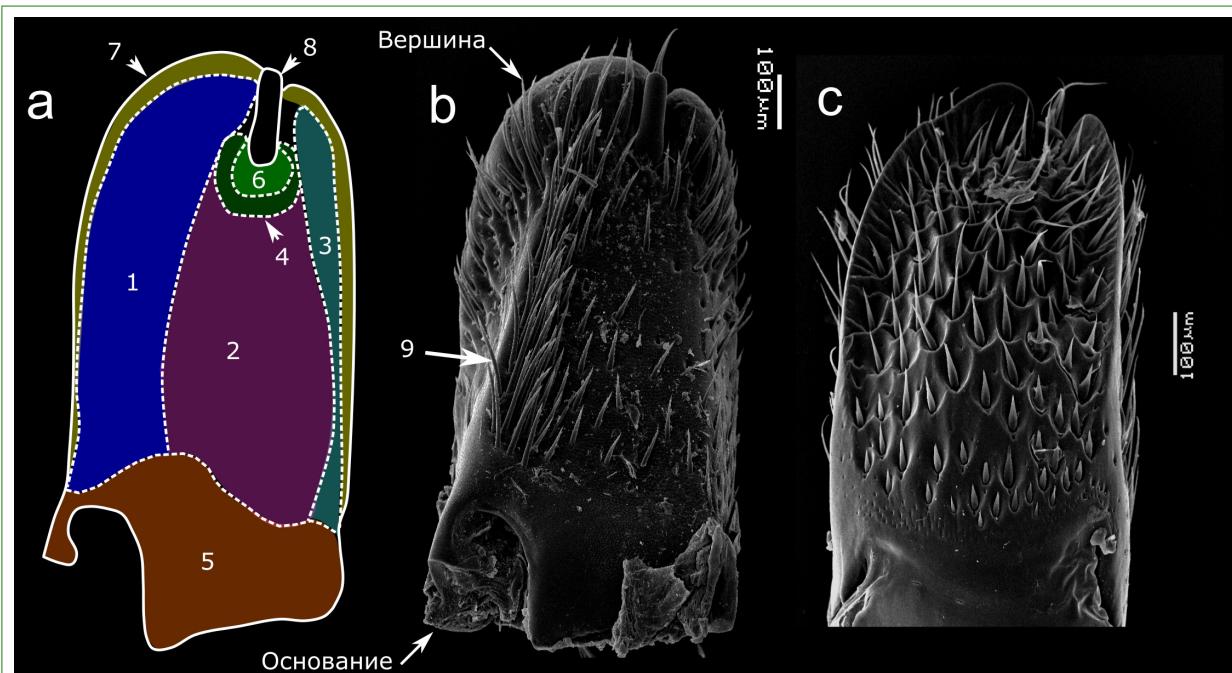


Рис. 1. Схема положения хетовых полей (a); электронограммы внутренней поверхности (b) гонококсита *Hister illigeri* и внешней поверхности (c) гонококсита *Margarinotus brunneus*: 1 — дорзальное поле; 2 — медиальное поле; 3 — вентральное поле; 4 — дистальное поле; 5 — базальная часть гонококсита; 6 — сочленовая мембрана; 7 — закраина; 8 — стилус; 9 — дорзальное продольное вдавление

Fig. 1. Schematic of setal field positions (a); SEM image of the inner (b) surface of the gonocoxa for *Hister illigeri*, and outer (c) surface of the gonocoxite for *Margarinotus brunneus*. 1 — dorsal field; 2 — medial field; 3 — ventral field; 4 — distal field; 5 — base of the gonocoxite; 6 — articular membrane; 7 — gonocoxite border; 8 — stylus; 9 — longitudinal channel

матично показывает расположение хет на яйцекладе, однако использование этого метода ограничено возможностями световой микроскопии и слабой видимостью полупрозрачных хет. Кроме того, известна работа (Kikuchi, Ôhara 2024), посвященная исследованию морфологии *Sphaerites glabratus* (Fabricius, 1792), относящегося к близкому для жуков-карапузиков семейству Sphaeritidae, в которой приводятся данные о расположении хет полового аппарата самок.

В недавней работе о строении яйцеклада жуков-карапузиков (Бичевой 2022) впервые упоминается о наличии хет сочленовной мембранны. Хеты сочленовной мембранны были обнаружены у видов из подсемейств Histerinae (*Hister* и *Margarinotus*), Saprininae (*Saprinus* и *Chalcionellus*) и Dendrophilinae (*Acritus*). У видов рода *Hypocaccus* из подсемейства Saprininae хеты сочленовной мембранны не обнаружены. Эти данные позволяют предположить, что результат исследования хетома яйцеклада может дать новые признаки для видовой диагностики жуков-карапузиков.

Настоящая работа — продолжение исследований (Бичевой 2022; 2024a; 2024b) строения полового аппарата самок жуков-карапузиков, цель которой — изучить характер положения хет и пор на поверхности гонококситов Histeridae для выявления новых диагностических признаков. Это позволит расширить возможности систематики и видовой диагностики изучаемых насекомых.

Материалы и методы исследования

Методика препарирования и обработки материала подробно описана ранее (Бичевой 2022). Для детального изучения внешнего строения гонококситов жуков-карапузиков под сканирующим электронным микроскопом (СЭМ) модели Jeol JSM-6380, работающим при напряжении 20 кВ, препараты обезвоживали в этаноле возрастающей концентрации и абсолютном ацетоне. После высыхания на открытом воздухе на препараты напыляли слой золота с пал-

ладием толщиной 20 нм в установке Giko IB-3 на базе МГУ им. М. В. Ломоносова.

Для исследования при помощи световой микроскопии гонококситы были просветлены в растворе KOH (5–10 %) в течение суток и сфотографированы при помощи цифровой камеры Toupcam U3CMOS. Фотографии гонококсита (рис. 2: 1–3) сделаны камерой Canon EOS-6D с объективом Canon MP-E 65 мм.

Стекинг фотографий, полученных при помощи световой микроскопии, осуществляли в программе Adobe Photoshop 2014. Вращение и масштабирование полученных изображений выполнено в GIMP 2.10.36. При помощи программы ImageJ 1.53e измерена площадь внутренней поверхности гонококситов. Построение диаграмм выполнено в GraphPad Prism 8.0.1.

Алгоритм обработки изображений, получения и визуализации данных

1. Координаты положения хет и пор на изображениях получены в программе tps-Dig2 v.2.32. Для работы с изображениями, а не с tps-файлами необходимо в поле выбора «Input source: File» сменить тип файла на «All graphics».

2. После расстановки меток в tpsDig2 их координаты сохранены в файл с расширением tps.

3. Далее tps-файлы отредактированы при помощи программы Notepad++ v.8.4.7. Первая строка tps-файла содержит число расположенных меток, затем следуют их координаты. В последней строке файла приводится название исследуемого изображения.

4. Координаты точек скопированы и перенесены в таблицу MS Excel 2016 при помощи функции «Мастер импорта текста». В полученных данных каждая строка представляет собой координаты в двумерном пространстве. Первый столбец соответствует координатам по оси *x*, второй — *y*.

5. Визуализация положения хет выполнена в программе Past 4.01 при помощи ядерной оценки плотности точек на карте (функция — Kernel density map). Использовались параметры: Kernel function = Gaussian, radius = optimal (Hammer et al. 2001).

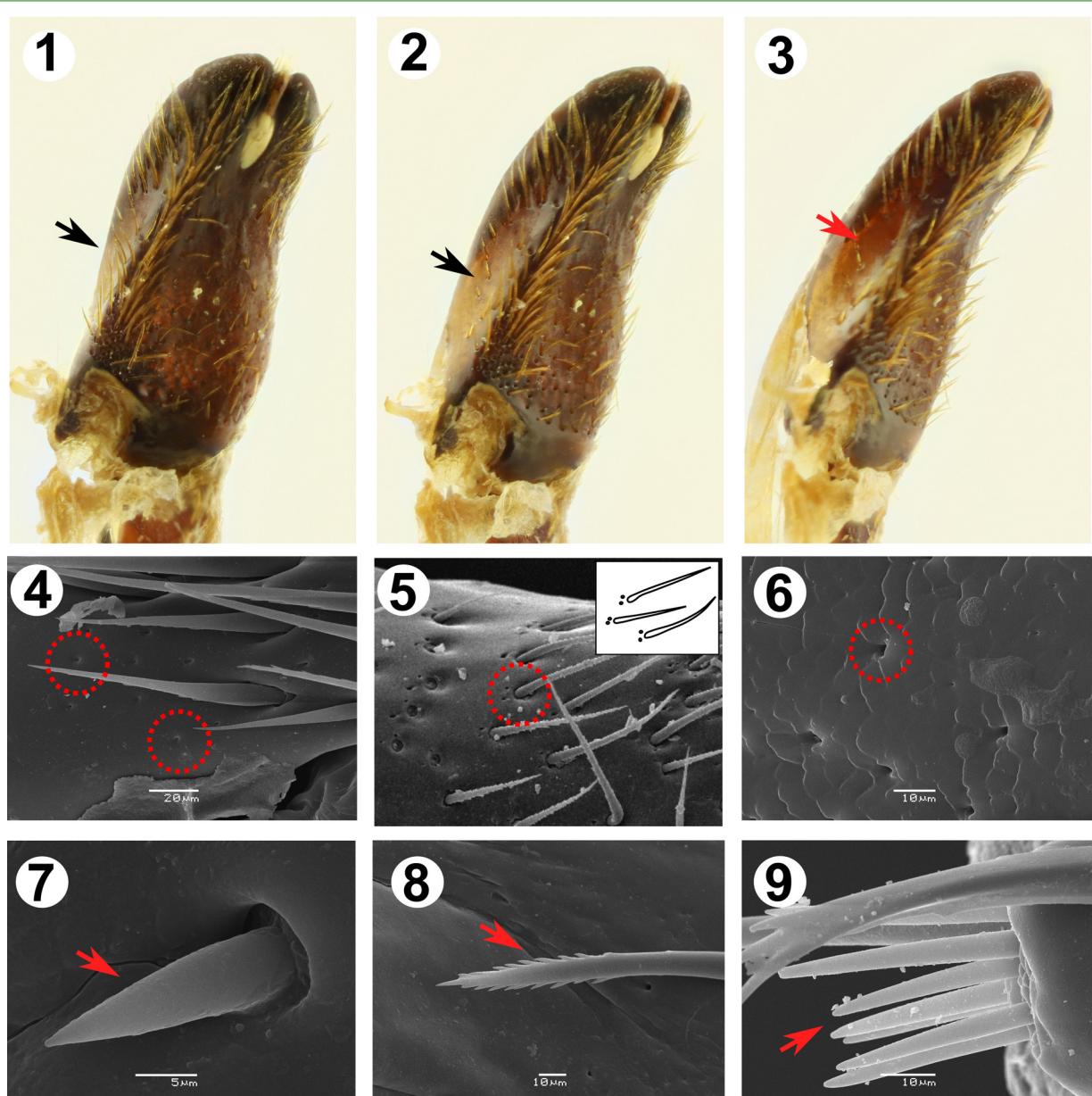


Рис. 2. Строение гонококситов исследованных жуков-карапузиков: 1–3 — гонококсит *Hister quadrimaculatus*, расположенный под разным углом обзора, стрелкой отмечено положение продольного желоба; 4 — кутикула гонококсита *Margarinotus brunneus*; 5 — кутикула гонококсита *Margarinotus bipustulatus*. Пунктиром отмечено положение микропор; 6 — кутикула гонококсита; 7 — хета сочленовой мембранны; 8 — хета с зубчиками со средней части тела гонококсита; 9 — хеты вершины стилуса, стрелочкой отмечены хеты разного строения.

Fig. 2. Structure of the gonocoxite in the studied hister beetles: 1–3 — gonocoxite of *Hister quadrimaculatus* from different viewing angles; arrow indicates longitudinal channel; 4 — gonocoxite cuticle of *Margarinotus brunneus*; 5 — gonocoxite cuticle of *Margarinotus bipustulatus*. The dotted line indicates the location of the micropores; 6 — gonocoxite cuticle; 7 — seta of the articular membrane; 8 — denticulate seta located in the middle part of the gonocoxite; 9 — setae of the stylus apex, arrows show different types of setae.

6. Далее полученные слаженные карты плотности были сохранены и отредактированы в графическом редакторе Inkscape 1.2. С использованием функции прозрачности выбранного слоя выполнено сопоставление положения карты плотно-

сти 1.2. С использованием функции прозрачности выбранного слоя выполнено сопоставление положения карты плотно-

сти с силуэтом гонококсита (пунктирная линия на рисунках).

Данный подход к картированию расположения хет на поверхности структуры насекомого впервые предложен в работе Шилдса и Хильдебранда (Shields, Hildebrand 1999). Основное отличие настоящего исследования от их работы заключается в применении метода оценки плотности хет, что позволило выявить их скопления на поверхности гонококсита.

Терминология. Термины, используемые в настоящей работе, в основном соответствуют терминам из предыдущей работы автора (Бичевой 2022). Однако для более точного описания положения хет на внутренней поверхности гонококсита были введены новые обозначения. На рисунке 1 приведена схема (а) расположения выделенных полей хет гонококсита *Hister illigeri* Duftschmid, 1805. Установлено, что хеты формируют закономерные скопления, которые были классифицированы на четыре поля:

1. Вентральное поле — находится на вентральном скате гонококсита (рис. 1: 1).

2. Дистальное поле — дугой окружает сочленовную мембрану со стороны основания (рис. 1: 4).

3. Дорзальное поле — находится на дорзальном скате гонококсита (рис. 1: 3).

4. Медиальное поле — находится в средней части внутренней поверхности гонококсита (рис. 1: 2).

Основание гонококсита (рис. 1: 5) обычно лишено хет. За стилусом у некоторых видов находится канал, в который вкладывается стилус. Канал такжещен пор и хет.

Далее приведен материал, который использовался в настоящей работе.

Материал, исследованный при помощи СЭМ

Histerinae Gyllenhal, 1808

Histerini Gyllenhal, 1808

Hister illigeri Duftschmid, 1805: Узбекистан, Байсун, 19.06.2023, А. С. Просвирев leg., 1 ♀.
H. quadrimaculatus Linnaeus, 1758: Россия, Волгоградская обл., Волгоград, Советский р-н, опытно-производственное хозяйство «Орошаемое», 2019, 2 ♀.

Margarinotus bipustulatus (Schrank, 1781): Россия, Волгоградская обл., Камышенский р-н, территория природного парка «Щербаковский», 02.05.2010, 1 ♀.

M. brunneus (Fabricius, 1775): Россия, Волгоградская обл., Светлоярский р-н, Чапурниковская балка, 27.04–28.05.2018, 3 ♀.

M. obscurus (Kugelann, 1792): Россия, Астраханская обл., Красноярский р-н, пос. Досанг, 07.05.2016, И. А. Забалуев leg., 1 ♀.

Hololeptini Hope, 1840

Hololepta plana (Sulzer, 1776): Киргизия, Сары-Челек, 19.05–24.05. ГОД??, 1 ♀.

Tribalinae Bickhardt, 1914

Pseudepierus italicus (Paykull, 1811): Россия, Краснодарский край, Геленджик, долина р. Яшамба, 16.05.2023, И. А. Забалуев leg., 1 ♀.

Saprininae Blanchard, 1845

Saprinini Blanchard, 1845

Saprinus biguttatus (Steven, 1806): Россия, Астраханская обл., Красноярский р-н, пос. Досанг, 16–18.04.2021, 2 ♀.

S. caerulescens (Hoffmann, 1803): Россия, Астраханская обл., Харабалинский р-н, пос. Сероглазово, 07.05.2016, И. А. Забалуев leg., 2 ♀.

S. virescens (Paykull, 1798): Россия, «Обливка» [вероятно, Ростовская обл., станица Обливская], 20–28.05.1984, 1 ♀.

Материал, исследованный при помощи световой микроскопии

Histerinae Gyllenhal, 1808

Histerini Gyllenhal, 1808

Atholus scutellaris (Erichson, 1834): Ю. Таджикистан, Курган-Тюбе, 25.07.1939, О. Л. Крыжановский leg. et det., 1 ♀;

Eudiplister sp.: Волгоградская обл., Светлоярский р-н, к ЮЗ от п. Киров, 12.05.2019, 1 ♀;

Hister illigeri: Киргизстан, Бишкек, 2.5 км Ю Кок-Джара, 02–07.05.2014, С. К. Корб leg., 3 ♀; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, Козья гора, 09.05.2021, О. Г. Брехов leg., 1 ♀;

Hister quadrinotatus Scriba, 1790: Россия, Волгоградская обл., Камышенский р-н, территория природного парка «Щербаковский», 24–29.05.2021, нора байбака, 1 ♀;

Margarinotus bipustulatus: Казахстан, Западно-Казахстанская обл., станция «Джаныбек», 09.04.1973, Лесополоса, 1 ♀;

Saprininae

Saprinus planiusculus Motschulsky, 1849: Волгоградская обл., Светлоярский р-н, песчаный карьер к Ю-З от п. Киров, 19–31.07.2022, ловушка с куриным мясом, 2 ♀;

Saprinus rugifer (Paykull, 1809): Волгоградская обл., Светлоярский р-н, песчаный карьер к Ю-З от п. Киров, 19–31.07.2022, ловушка с куриным мясом, 1 ♀;

Saprinus subnitescens Bickhardt, 1909: Волгоградская обл., Светлоярский р-н, песчаный карьер к Ю-З от п. Киров, 19–31.07.2022, ловушка с куриным мясом, 4 ♀.

Результаты

Проанализировано положение и строение хет на внутренней поверхности гонококситов у 16 видов жуков-карапузиков при помощи световой микроскопии (8 видов, 14 экз.) и сканирующего электронного микроскопа (10 видов, 24 экз.). Для *Hister illigeri* и *Margarinotus bipustulatus* были использованы оба метода.

У *Hister illigeri* дорзальное хетовое поле разделено продольным ребром на две половины (рис. 1). На половине, которая соседствует с медиальным хетовым полем, находится крупное скопление хет. Это скопление начинается у основания гонококсита и достигает вершины (рис. 3: 3–8). Число и плотность хет на скате желоба уменьшается, так же как у *Hister quadrimaculatus* (рис. 2: 1–3, стрелка). Вентральное хетовое поле узкое и вытянуто вдоль длины гонококсита; число и близость расположения хет увеличиваются к вершине (рис. 3: 7–8). Основание гонококсита широкое, без хет. Дистальное хетовое поле неплотное, соответствует медиальному полю. Микропоры обнаружены на всей внутренней поверхности гонококсита. Они отличаются чрезвычайно небольшими размерами, из-за чего не удалось их полное картирование. Число микропор увеличивается к вершине гонококсита, особенно вокруг сочленовой мембранны.

У *Hister quadrimaculatus*, так же как и у *H. illigeri*, дорзальное поле разделено на две половины. На рисунке 2 (1–3) стрелками обозначено положение продольного желоба, также на рисунке видно отличие в числе и плотности хет, расположенных на скате и на ребре гонококсита. Дорзальное поле хет сильнее смещено к краю гонококсита, чем у *H. illigeri*. Наибольшая плотность хет обнаружена на дорзальном и в меньшей степени на вентральном поле. Медиальное поле хет неплотное, соответствует дистальному полю. Основание гонококсита широкое, без хет.

У *Hister quadrinotatus* хеты распределены, по сравнению с другими видами *Hister*, более равномерно, что качественно отличает строение гонококситов этого вида от предыдущих. Дорзальное поле хет не разделено желобом. Плотность хет увеличивается у основания дорзального поля (рис. 3: 9), дистальное поле хет неплотное, соответствует медиальному полю.

Margarinotus bipustulatus имеет повышенную плотность хет в апикальной части дорзального поля (рис. 4: 6–8) и базальной части вентрального поля (рис. 4: 6–8). Как у *Hister quadrinotatus*, хеты расположены равномерно. В средней части гонококсита плотность хет несколько уменьшается, но по сравнению с видами рода *Hister* плотность хет дистального поля выше. В вершине вентрального хетового поля находится скопление микропор (рис. 8: 3–5). В области медиального хетового поля микропоры ассоциированы с хетами таким образом, что в основании каждой хеты находится пара микропор (рис. 2: 5), этот признак отличает *M. bipustulatus* от остальных видов.

У *Eudiplister* sp. хеты образуют скопление в вершине и в основании дорзального хетового поля (рис. 3: 2). У *Eudiplister* sp., в отличие от всех остальных исследованных *Histerini*, меньше всего хет на внутренней поверхности гонококситов (табл. 1). Дорзальный желоб не был обнаружен. Дистальное и медиальное поля неплотные.

У *Atholus scutellaris* хеты распределены равномерно, с относительно небольшим скоплением в основании вентрального и в вершине дорзального поля (рис. 3: 1). Дис-

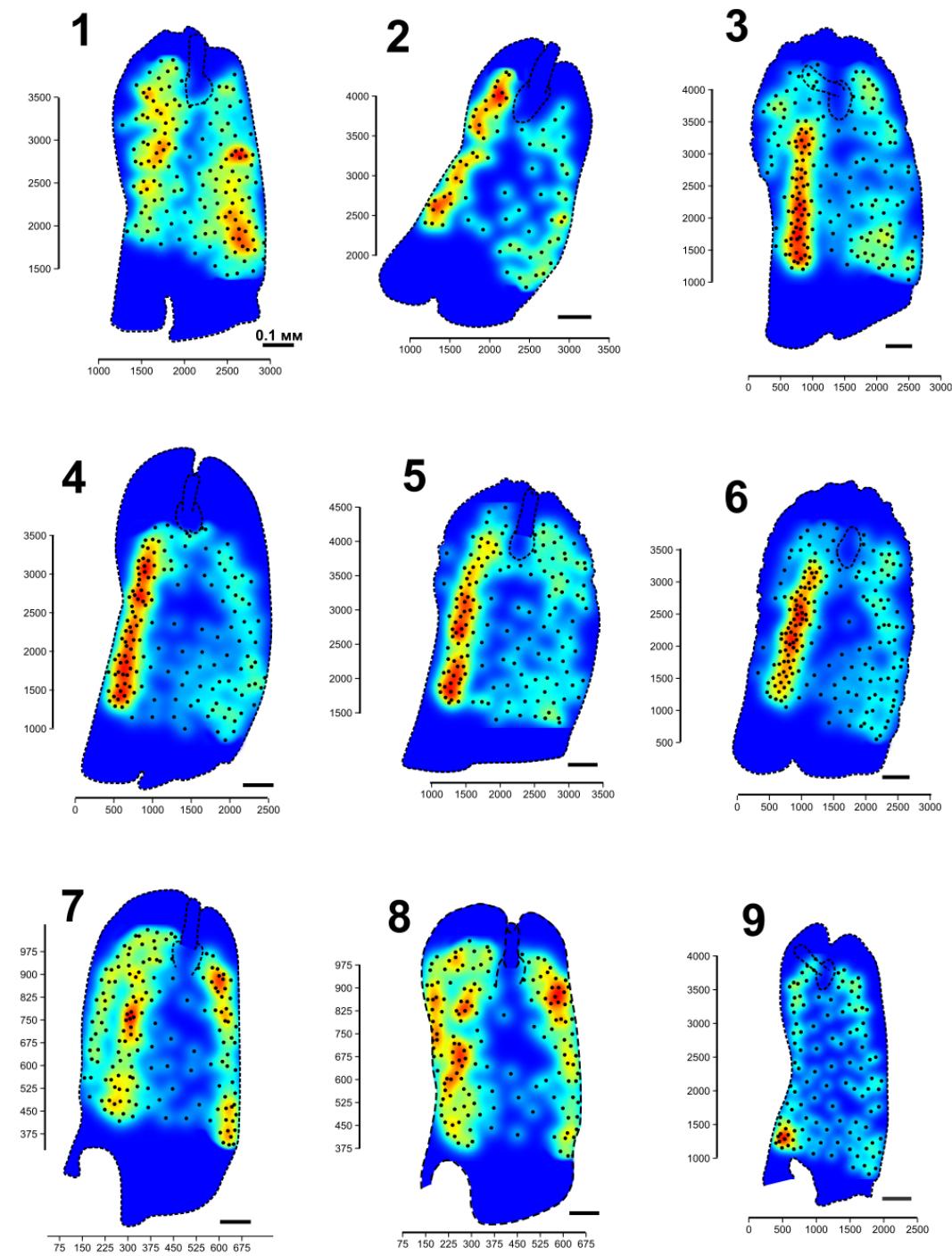


Рис. 3. Сглаженная карта плотности положения хет внутренней поверхности гонококсита. Шкалы — значения координат точек в пикселях. От красного до синего отмечена плотность хет: красный — максимальная плотность, синий — минимальная. Здесь и далее: el — данные, полученные на основании электронограмм, light — данные, полученные на основании световой микроскопии: 1 — *Atholus scutellaris* (light); 2 — *Eudiplister* sp. (light); 3–6 — *Hister illigeri* (light), стилус утерян; 7, 8 — *Hister illigeri* (el); 9 — *Hister quadrinotatus* (light)

Fig. 3. Smooth color map of setal density on the inner surface of the gonocoxite. The scales show the coordinates of the setae in the image. Density is color-coded from red (maximum) to blue (minimum). Abbreviations: el — data from SEM; light — data from light microscopy: 1 — *Atholus scutellaris* (light); 2 — *Eudiplister pejroni* (light); 3–6 — *Hister illigeri* (light), stylus lost; 7, 8 — *Hister illigeri* (el); 9 — *Hister quadrinotatus* (light)

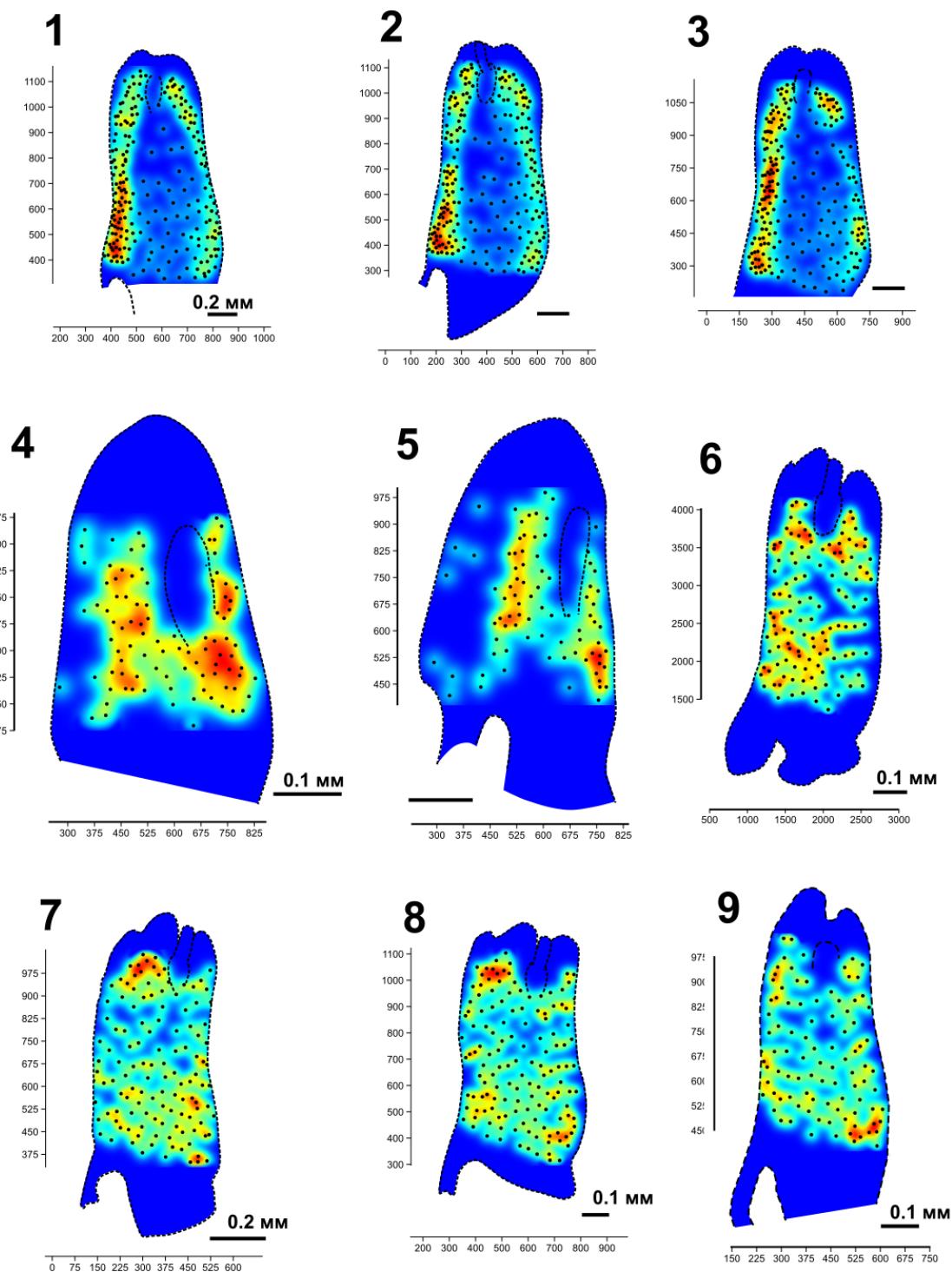


Рис. 4. Сглаженная карта плотности положения хет внутренней поверхности гонококсита: 1–3 — *Hister quadrimaculatus* (el); 4, 5 — *Hololepta plana* (el); 6 — *Margarinotus bipustulatus* (light); 7, 8 — *Margarinotus bipustulatus* (el); 9 — *Margarinotus obscurus* (el). 1, 2, 4, 5, 9 — стилус утерян. Обозначения см. к рис. 3

Fig. 4. Smooth density map of setae on the inner surface of the gonocoxite: 1–3 — *Hister quadrimaculatus* (el); 4, 5 — *Hololepta plana* (el); 6 — *Margarinotus bipustulatus* (light); 7, 8 — *Margarinotus bipustulatus* (el); 9 — *Margarinotus obscurus* (el). 1, 2, 4, 5, 9 — stylus lost. Labels as in Fig. 3

Средние значения числа обнаруженных хет, микропор, а также средние значения площади внутренней поверхности гонококситов у исследованных видов Histeridae (n — число исследованных экземпляров; прочерк означает, что число микропор измерить не удалось)

Таблица 1

Average values for the number of setae, micropores, and internal surface area of gonocoxites in the studied Histeridae species; n is the number of specimens studied; the symbol «—» means that the number of micropores was not determined

Table 1

Подсемейство	Триба	Вид (species)	Среднее число хет (average number of setae)	Среднее число микропор (average number of micropore)	Площадь гонококсита, мм ² (area of gonocoxite, mm ²)
Histerinae	Histerini	<i>Atholus scutellaris</i>	148 (n = 1)	—	0,33 (n = 1)
		<i>Eudiplister</i> sp.	74 (n = 1)	—	0,33 (n = 1)
		<i>Hister illigeri</i>	167 ± 5,96 (n = 6)	—	0,55 ± 0,02 (n = 6)
		<i>Hister quadrimaculatus</i>	211,5 ± 0,7 (n = 2)	—	1,25 ± 0,06 (n = 2)
		<i>Hister quadrinotatus</i>	111 (n = 1)	—	0,371 (n = 1)
		<i>Margarinotus bipustulatus</i>	131,5 ± 7,5 (n = 2)	84 ± 19 (n = 2)	0,43 ± 0,00 (n = 2)
		<i>Margarinotus brunneus</i>	130,5 ± 4,8 (n = 4)	60,3 ± 5,6 (n = 3)	0,59 ± 0,01 (n = 4)
		<i>Margarinotus obscurus</i>	96 (n = 1)	—	0,26 (n = 1)
	Hololeptini	<i>Hololepta plana</i>	88 ± 5 (n = 2)	37 ± 8 (n = 2)	0,11 ± 0,03 (n = 2)
Tribalinae		<i>Pseudepierus italicus</i>	24 (n = 1)	0 (n = 1)	0,05 (n = 1)
Saprininae	Saprinini	<i>Saprinus biguttatus</i>	105,6 ± 1,8 (n = 3)	21 (n = 1)	0,2 ± 0,00 (n = 3)
		<i>Saprinus caerulescens</i>	155 ± 1,15 (n = 3)	—	0,45 ± 0,02 (n = 3)
		<i>Saprinus planiusculus</i>	140,5 ± 4,5 (n = 2)	32 (n = 1)	0,25 ± 0,00 (n = 2)
		<i>Saprinus rugifer</i>	75 (n = 1)	—	0,12 (n = 1)
		<i>Saprinus subniterecens</i>	115,5 ± 4,6 (n = 4)	—	0,21 ± 0,00 (n = 4)
		<i>Saprinus veriscens</i>	62 (n = 1)	—	0,116 (n = 1)

тальное поле неплотное. У *A. Scutellaris*, в отличие от *Eudiplister* sp., в медиальном хетовом поле было обнаружено умеренное скопление хет.

У *Margarinotus obscurus* было обнаружено скопление хет в основании центрального хетового поля (рис. 4: 9). Подобное скопление хет в основании центрального поля было обнаружено у *Atholus scutellaris*

и *Margarinotus bipustulatus*. Дистальное поле у *M. obscurus* неплотное.

Для *Margarinotus brunneus* характерно наличие скопления хет в вершине дорзального и в основании центрального хетового поля (рис. 5: 1–5). Медиальное хетовое поле неплотное. Микропоры образуют скопления в вершине дорзального и в основании центрального хетовых полей (рис. 8: 5–8).

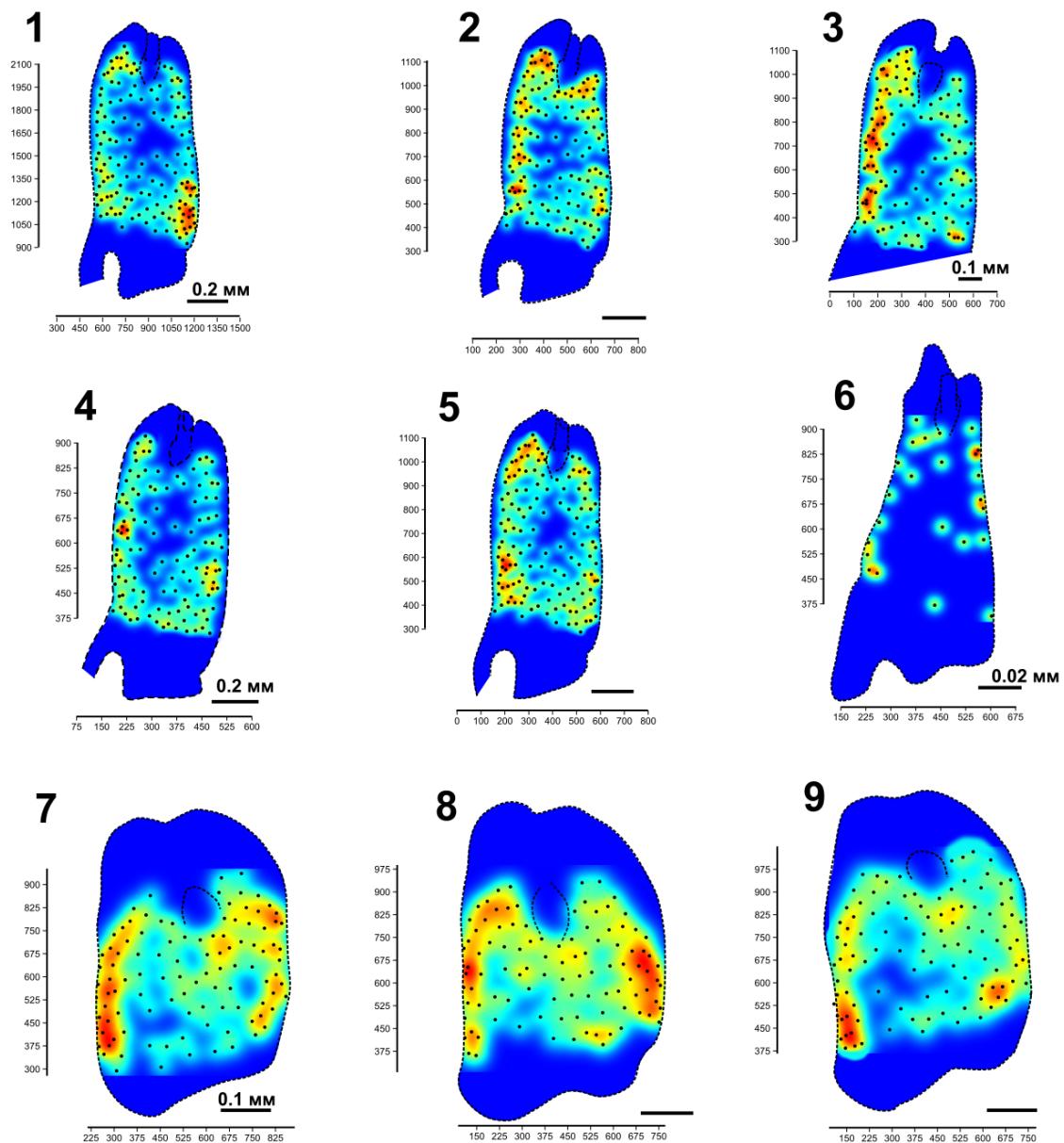


Рис. 5. Сглаженная карта плотности положения хет внутренней поверхности гонококсита: 1–5 — *Margarinotus brunneus* (el); 6 — *Pseudepierus italicus* (el); 7–9 — *Saprinus biguttatus* (el). 3, 7, 8, 9 — стилус утерян. Обозначения см. к рис. 3

Fig. 5. Smooth density map of setae on the inner surface of the gonocoxite: 1–5 — *Margarinotus brunneus* (el); 6 — *Pseudepierus italicus* (el); 7–9 — *Saprinus biguttatus* (el). 3, 7–9 — stylus lost. Labels as in Fig. 3

У видов трибы *Histerini* было обнаружено два типа хет — с шипиками по краю и без шипиков. Хеты, вооруженные шипиками, были обнаружены на всей внутренней поверхности тела гонококситов (рис. 2: 8; 10). Хеты без шипиков были обнаружены на вершине стилуса (рис. 2: 9) и на поверхности сочленовой мембранны (рис. 2: 7). У *Margarinotus brunneus* удалось исследовать строение внешней поверхно-

сти гонококсита (рис. 1 с), хеты внешней поверхности также лишены шипиков.

У *Hololepta plana*, в отличие от видов трибы *Histerini*, все хеты гонококсита без шипиков, а дорзальное, медиальное и вентральное поля слились с дистальным полем, где образуют единое скопление хет (рис. 4: 4, 5). У дорзального поля осталось несколько хет у самого края (рис. 4: 4, 5).

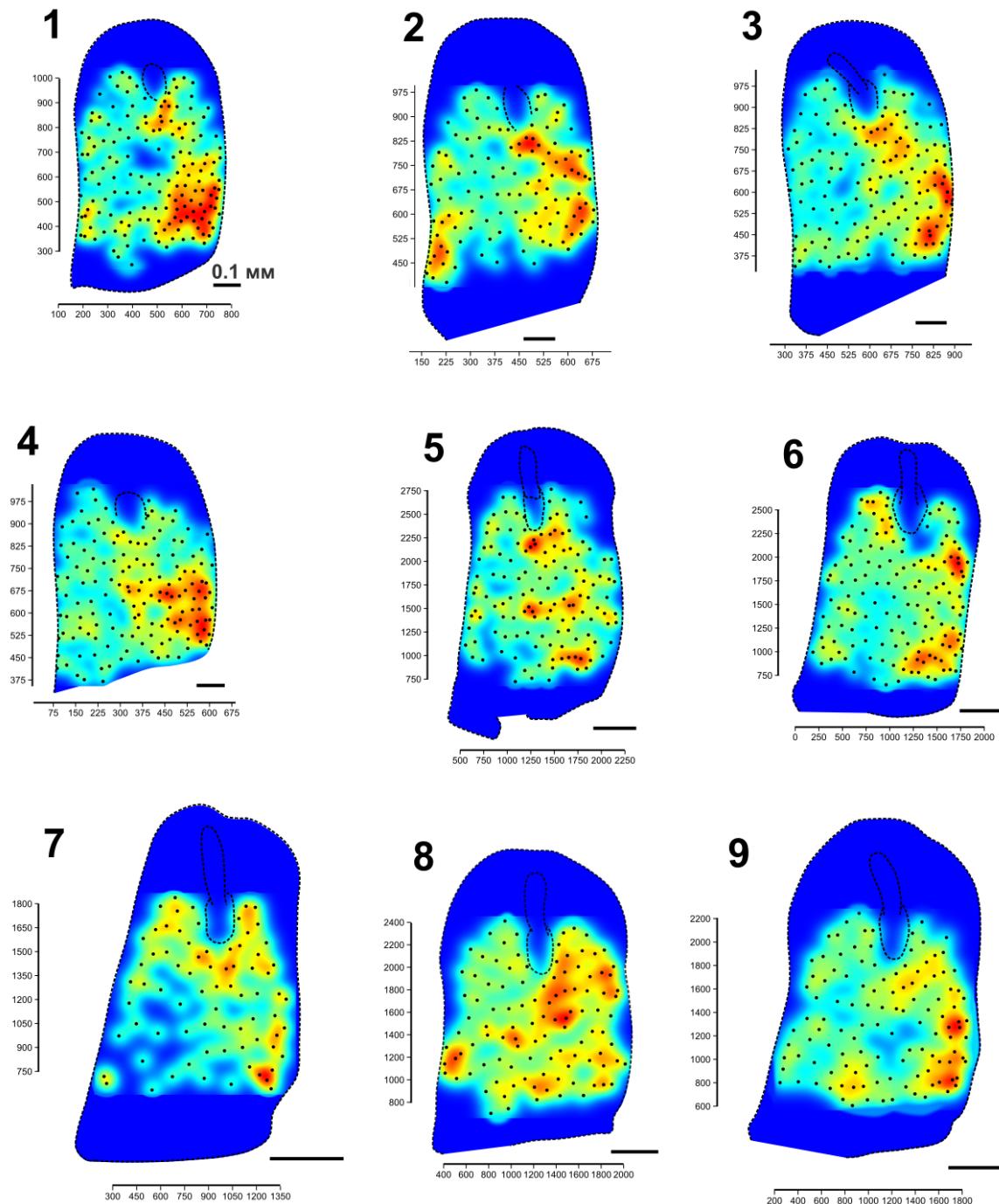


Рис. 6. Сглаженная карта плотности положения хет внутренней поверхности гонококсита: 1–4 — *Saprinus caerulescens* (el); 5, 6 — *Saprinus planiusculus* (light); 7 — *Saprinus rugifer* (light); 8, 9 — *Saprinus subnitescens* (light). 1, 2, 4 — стилус утерян. Обозначения см. к рис. 3

Fig. 6. Smooth density map of setae on the inner surface of the gonocoxite: 1–4 — *Saprinus caerulescens* (el); 5, 6 — *Saprinus planiusculus* (light); 7 — *Saprinus rugifer* (light); 8, 9 — *Saprinus subnitescens* (light). 1, 2, 4 — stylus lost. Labels as in Fig. 3

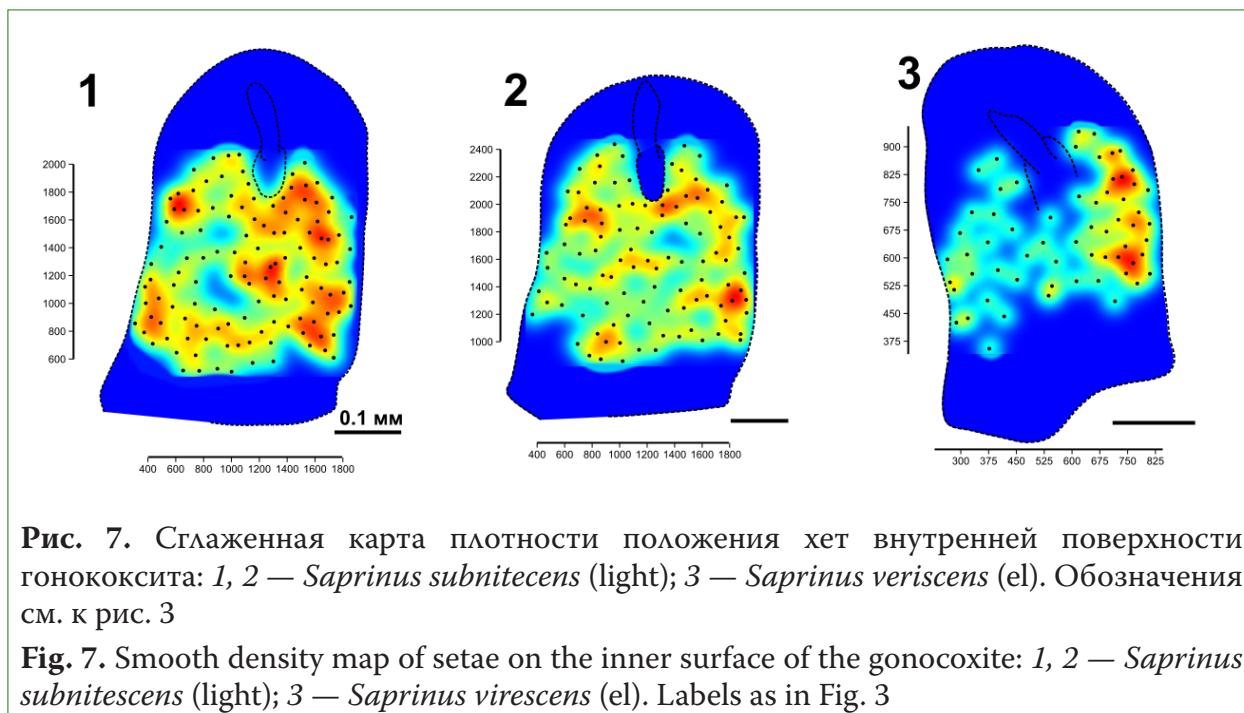


Рис. 7. Сглаженная карта плотности положения хет внутренней поверхности гонококсита: 1, 2 — *Saprinus subnitescens* (light); 3 — *Saprinus virescens* (el). Обозначения см. к рис. 3

Fig. 7. Smooth density map of setae on the inner surface of the gonocoxite: 1, 2 — *Saprinus subnitescens* (light); 3 — *Saprinus virescens* (el). Labels as in Fig. 3

Для *Pseudopierus italicus* (Tribalinae) характерно наличие небольшого числа хет (табл. 1), расположенных преимущественно на вентральном и дорзальном полях (рис. 5: 6), в медиальной части хеты практически отсутствуют. Микропоры у этого вида не обнаружены.

У *Saprinus biguttatus* дорзальное и вентральное поля почти сливаются с медиальным. Не обнаружена четкая граница между полями, и происходит плавный переход от вентрального к дорзальному скоплению хет (рис. 5: 7–9).

Для *Saprinus caeruleascens* характерно скопление хет в дистальном поле (рис. 6: 1–4), также было обнаружено скопление пор в основании вентрального поля (рис. 6: 1–4), у одного экземпляра зарегистрировано скопление пор в основании дорзального поля (рис. 6: 2).

У близких видов *Saprinus planiusculus* и *S. subnitescens* обнаружено похожее расположение скоплений хет. На рисунках 6 и 7 у этих видов отмечено скопление хет в дистальном поле и в основании вентрального. Однако виды отличаются формой гонококситов. У *S. planiusculus* гонококситы более вытянутые вдоль длины тела, а *S. subnitescens* имеет более широкие и короткие гонококситы. Удалось исследовать положение микропор у одного экземпляра *S. planiusculus* (рис. 8: 9): выявлено скопление микропор в области дистального поля.

Обнаружено, что у *Saprinus rugifer* в основании дорзального поля происходит снижение числа и плотности хет (рис. 6: 7); так же как у *S. planiusculus* и *S. subnitescens*, было обнаружено скопление хет в дистальном поле и в основании вентрального (рис. 6: 7).

У *Saprinus virescens* выявлено уменьшение числа и плотности хет в основании дорзального поля (рис. 7: 3), как у *S. rugifer*, и увеличение числа и плотности хет вентрального поля (рис. 7: 3).

У всех исследованных видов отмечена хета сочленовной мембранны, у *M. bipustulatus* сочленовная мембрана имеет две хеты (табл. 2).

Обсуждение

Изменчивость формы гонококситов и организация их порового аппарата.

Обнаружено, что микропоры у *Hister illigeri*, *H. quadrimaculatus*, *Hololepta plana*, *M. bipustulatus* и *S. planiusculus* образуют скопления в области дистального поля. У *M. bipustulatus* положение микропор сопряжено с положением щетинок (рис. 2: 5), а у *M. brunneus* обнаружены закономерно повторяющиеся скопления микропор в вершине дорзального поля. Форма гонококситов *Hister illigeri* сильно варьирует. На схемах видно, что у части видов апикальный край гонококситов имеет зазубрины. Вероятно, после

Таблица 2

Строение и распределение хет на внутренней поверхности гонококситов у различных видов Histeridae

Table 2

Structure and distribution of setae on the internal surface of the gonocoxites in various species of Histeridae

Вид / Таксон	Дорзальное поле	Центральное поле	Медиальное / Дистальное поле	Микропоры и уникальные признаки
1	2	3	4	5
Триба Histerini				
<i>Hister illigeri</i>	Разделено продольным ребром (вмятиной). Крупное скопление хет от основания до вершины на половине, соседней с медиальным полем.	Узкое, вытянутое. Число и плотность хет увеличивается к вершине.	Дистальное поле неплотное, соответствует медиальному.	Обнаружены по всей поверхности, крайне мелкие. Число увеличивается к вершине. Хеты двух типов: с шипиками (тело гонококсита) и без (на стилусе и сочленовой мембране).
<i>Hister quadrimaculatus</i>	Разделено продольным ребром (вмятиной). Плотность хет на скате уменьшается. Сильнее смещено к краю, чем у <i>H. illigeri</i> .	Наибольшая плотность.	Медиальное поле неплотное, соответствует дистальному.	Основание широкое, без хет. Хеты двух типов.
<i>Hister quadrinotatus</i>	Не разделено желобом. Распределение равномерное. Плотность увеличена у основания.		Дистальное поле неплотное, соответствует медиальному.	Качественно отличается от других <i>Hister</i> равномерным распределением хет. Хеты двух типов.
<i>Margarinotus bipustulatus</i>	Повышенная плотность хет в апикальной части.	Повышенная плотность в базальной части.	Плотность дистального поля выше, чем у <i>Hister</i> .	Уникальный признак: в медиальном поле пара микропор в основании каждой хеты. Скопление микропор в вершине центрального поля. Сочленовая мембрана имеет две хеты. Хеты двух типов.
<i>Eudiplaster</i> sp.	Скопление в вершине и основании. Желоб не обнаружен.		Неплотное.	Наименьшее число хет среди исследованных Histerini.
<i>Atholus scutellaris</i>	Равномерное распределение, небольшое скопление в вершине.	Равномерное распределение, небольшое скопление в основании.	Умеренное скопление хет в медиальном поле.	Дистальное поле неплотное.

Таблица 2. Окончание
Table 2. End

1	2	3	4	5
<i>Margarinotus obscurus</i>		Скопление хет в основании.		Дистальное поле неплотное. Подобное скопление в основании центрального поля есть у <i>A. scutellaris</i> и <i>M. bipustulatus</i> .
<i>Margarinotus brunneus</i>	Скопление хет в вершине.	Скопление хет в основании.	Медиальное поле неплотное.	Скопление микропор в вершине дорзального и в основании центрального полей. Хеты на внешней поверхности лишены шипиков.
Триба Hololeptini				
<i>Hololepta plana</i>	Несколько хет у края. Все поля слиты в единое скопление хет в дистальной области.	(Слито с другими полями)	(Слито с другими полями)	Все хеты без шипиков. Сильно отличается от Histerini.
Подсемейство Tribalinae				
<i>Pseudepierus italicus</i>	Хеты присутствуют.	Хеты присутствуют.	Хеты практически отсутствуют.	Микропоры не обнаружены. Характерно небольшое общее число хет.
Подсемейство Saprininae				
<i>Saprinus biguttatus</i>	Практически сливается с медиальным и центральным. Четких границ нет, плавный переход.	(Слито с дорзальным полем)	(Слито с дорзальным полем)	
<i>Saprinus caerulescens</i>		Скопление пор в основании.	Скопление хет в дистальном поле.	У одного экземпляра также скопление пор в основании дорзального поля.
<i>Saprinus planiusculus</i>		Скопление хет в основании.	Скопление хет в дистальном поле.	Скопление микропор в дистальном поле (у одного экземпляра). Гонококситы вытянутые.
<i>Saprinus subniterecens</i>		Скопление хет в основании.	Скопление хет в дистальном поле.	Похоже на <i>S. planiusculus</i> , но гонококситы более широкие и короткие.
<i>Saprinus rugifer</i>	Уменьшение числа и плотности хет в основании.	Скопление хет в основании.	Скопление хет в дистальном поле.	
<i>Saprinus veriscens</i>	Уменьшение числа и плотности хет в основании.	Увеличение числа и плотности хет.		

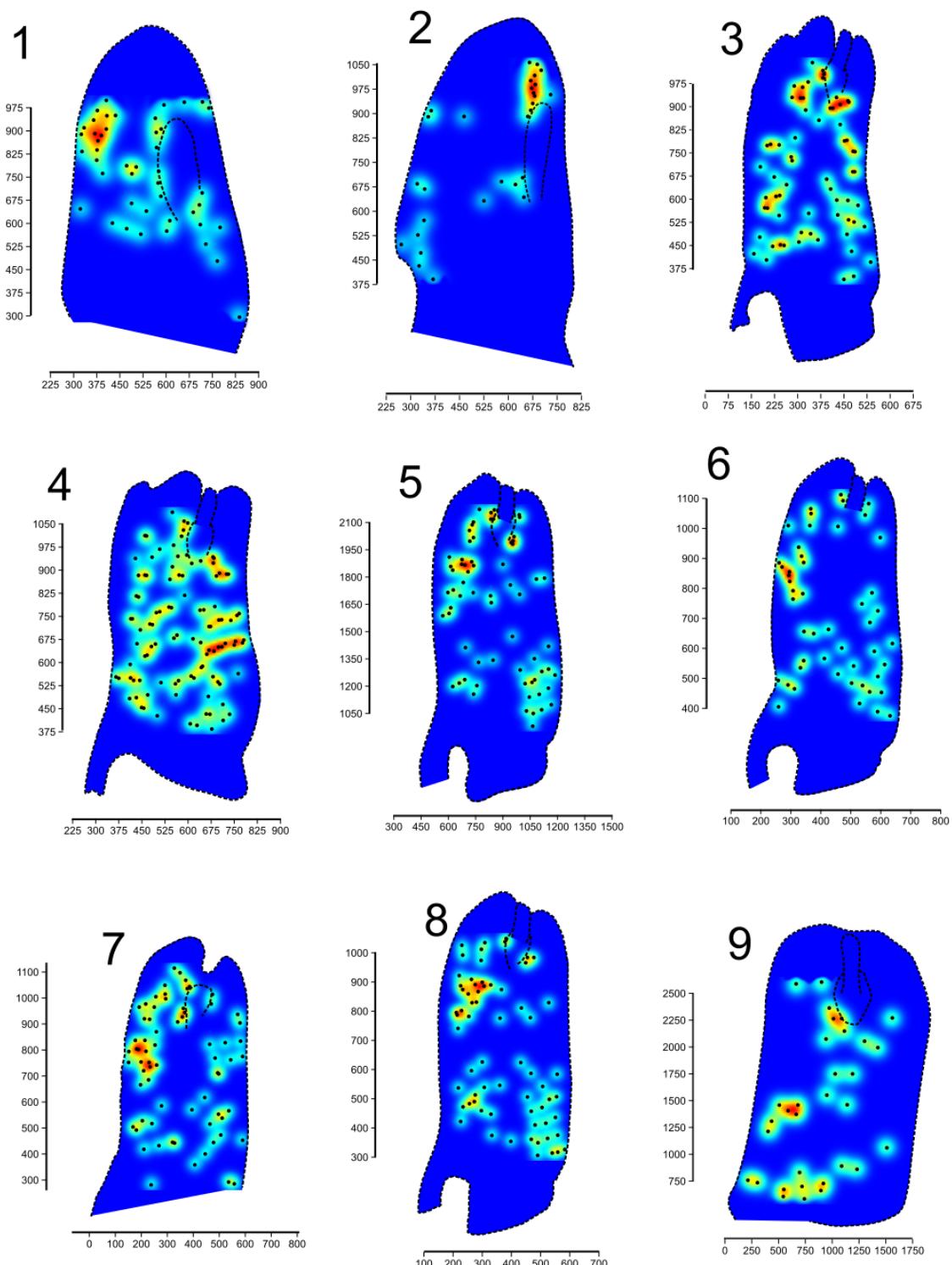


Рис. 8. Сглаженная карта плотности положения микропор на внутренней поверхности гонококсита: 1, 2 — *Hololepta plana* (el); 3, 4 — *Margarinotus bipustulatus* (el); 5–8 — *Margarinotus brunneus* (el); 9 — *Saprinus planiusculus* (light). Обозначения см. к рис. 3

Fig. 8. Smooth density map showing the location of micropores on the inner surface of the gonocoxite: 1, 2 — *Hololepta plana* (el); 3, 4 — *Margarinotus bipustulatus* (el); 5–8 — *Margarinotus brunneus* (el); 9 — *Saprinus planiusculus* (light). Labels as in Fig. 3

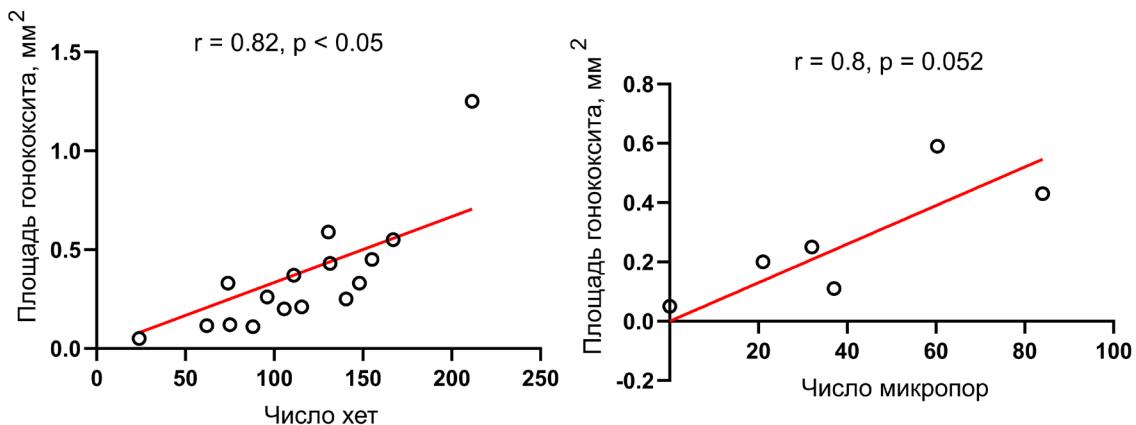


Рис. 9. Диаграмма, отражающая зависимость между площадью гонококсита (мм^2) и числом хет (слева) и микропор (справа). Кругами отмечены средние значения параметров (табл. 1) для исследованных видов Histeridae. Красным цветом выделена линия тренда. Над диаграммой приведены значения корреляций

Fig. 9. Diagram showing the correlation between gonocoxite surface area (mm^2), the number of setae (left), and the number of micropores (right). Circles represent mean values for the studied Histeridae species (Table 1). The red line indicates the trend. Correlation coefficients are shown above the diagram.

откладывания яиц и контакта с субстратом часть кутикулы края гонококсита разрушается из-за трения. Было выявлено два типа пор: соединенные со щетинками и микропоры без щетинок. Микропоры без щетинок, вероятно, соответствуют каналам в кутикуле гонококсита.

Функциональная морфология гонококситов Histeridae. Регулярное расположение микропор на гонококситах указывает на их функциональную значимость. Увеличение плотности микропор вблизи дистального поля позволяет предположить, что их функция связана с работой стилуса, возможно, являясь рецепторной. В отличие от других частей гениталий, гонококситы обильно покрыты щетинками, что подчеркивает их ключевую роль в процессе откладки яиц. При этом основание гонококситов, не участвующее в этом процессе, лишено хет. Разделение дорзального хетового поля продольным ребром у *Hister illigeri* и *H. quadrimaculatus*, вероятно, связано с функциональным разделением поверхности гонококсита.

Обнаружена положительная корреляция между площадью внутренней поверхности гонококсита и числом хет ($r = 0.82$; $p < 0.05$) (рис. 9). Кроме того, отмечена корреляция между числом микропор и площадью вну-

тренней поверхности гонококсита ($r = 0.8$; $p = 0.052$). Этот вывод согласуется с данными Макаровой и соавторов (Макарова и др. 2022). В их работе приводятся данные по корреляции между размером тела и числом сенсил для основных отрядов насекомых.

Сравнительная морфология хетома гонококситов Histeridae. Сопоставление карт положения полей хет показало, что не существует паттернов в положении отдельных щетинок у исследованных видов жуков-карапузиков. У вида *Sphaerites glabratus*, который относится к близкому семейству Sphaeritidae, гонококситы имеют небольшое число щетинок (Kikuchi, Ôhara 2024), что качественно отличает его от исследованных видов подсемейств Saprininae и Histerinae. Вероятно, гонококситы *Sphaerites glabratus* не обладают функциональным разделением щетинковых полей. Внешняя поверхность гонококситов *Sphaerites glabratus* гладкая и покрыта щетинками (Kikuchi, Ôhara 2024). У исследованных видов трибы Histerini внешняя поверхность гонококситов сплошь морщинистая. Сочлененная мембрана *Sphaerites glabratus* имеет шесть щетинок; по данному состоянию признака этот вид сближается с *Saprinus maculatus* (Rossi, 1792), у которого обнаруже-

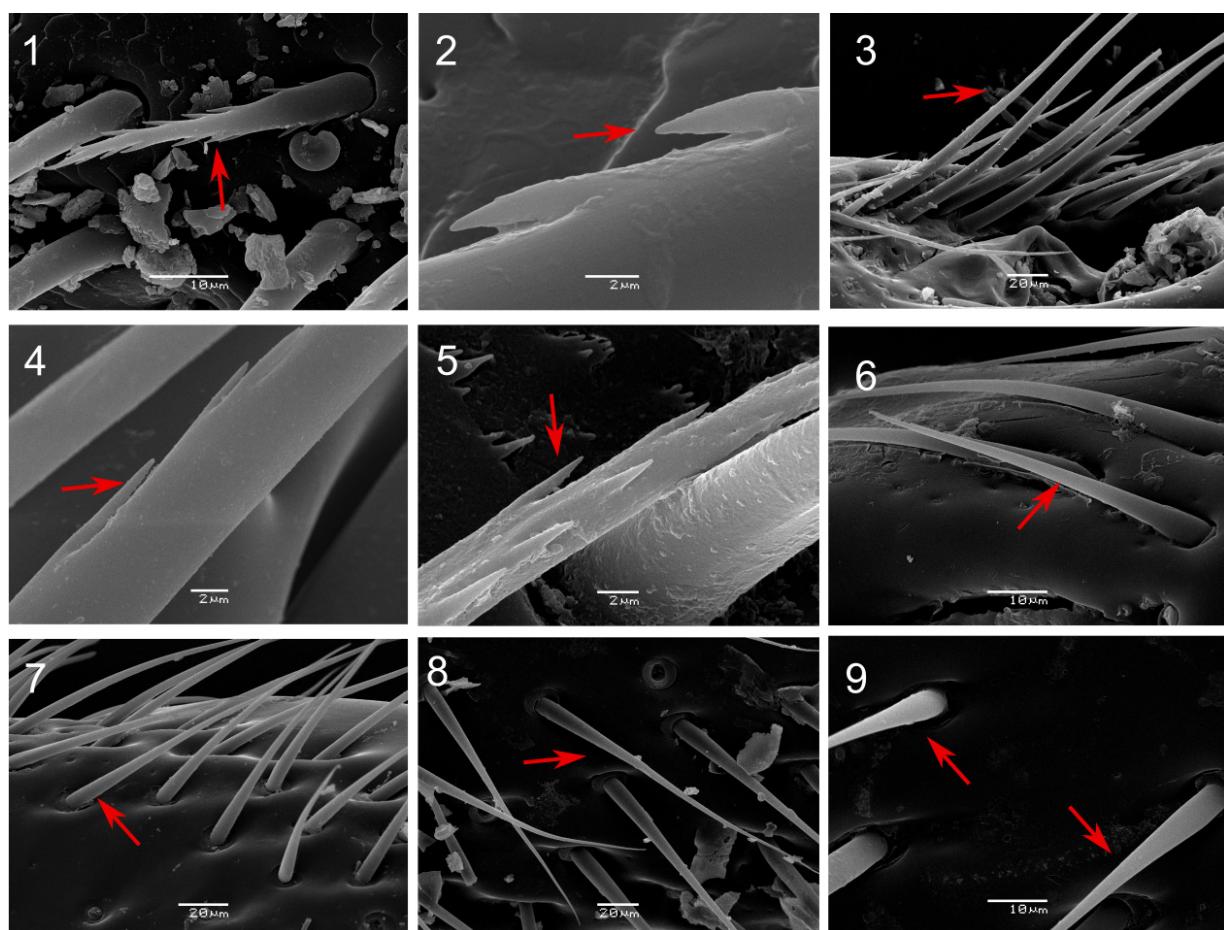


Рис. 10. Электронограммы строения хет, расположенных в основной части внутренней поверхности гонококсита: 1 — *Eudiplaster pejroni*; 2 — *Hister quadrimaculatus*; 3 — *Hololepta plana*; 4 — *Margarinotus brunneus*; 5 — *Margarinotus obscurus*; 6 — *Pseudepierus italicus*; 7 — *Saprinus biguttatus*; 8 — *Saprinus caerulescens*; 9 — *Saprinus veriscens*

Fig 10. SEM images of setae located in the medial part of the gonocoxites: 1 — *Eudiplaster pejroni*; 2 — *Hister quadrimaculatus*; 3 — *Hololepta plana*; 4 — *Margarinotus brunneus*; 5 — *Margarinotus obscurus*; 6 — *Pseudepierus italicus*; 7 — *Saprinus biguttatus*; 8 — *Saprinus caerulescens*; 9 — *Saprinus veriscens*

но три щетинки сочленовной мембранны (Би-чевой 2022). Щетинка, расположенная на сочленовной мемbrane гонококсита, была обнаружена также у видов рода *Zabrus* (Carabidae: Zabroni) (Ortuño et al. 2003).

Известно о наличии зубчиков на совокупительной сумке у Chrysomelidae (Schmitt et al. 2023) и у Elateridae (Просвирев, Савицкий 2011). Для жуков-карапузиков, однако, наличие зубчиков на совокупительной сумке не характерно (Caterino, Vogler 2002). В работах (Austin, Browning 1981; Ortuño et al. 2003) приводятся данные о наличии чешуек или шипиков на внутренней поверхности кутикулы яйцеклада у насекомых из отрядов Coleoptera, Hemiptera: Homoptera, Orthoptera

и Hymenoptera. Шипики кутикулы «захватывают поверхность яйца при его выходе из яйцевода и перемещают его вдоль яйцеклада при колебании створок вперед и назад» (Austin, Browning 1981). В настоящей работе впервые обнаружено наличие шипиков на щетинках гонококситов у жуков-карапузиков из трибы *Histerini* (рис. 10). Щетинки с шипиками расположены на внутренней поверхности гонококситов. Они, вероятно, помогают продвижению яиц во время яйцекладки.

Щетинки у *Saprinus* распределены более равномерно, чем у *Hister*, *Eudiplaster* и *Margarinotus*. А отсутствие шипиков на щетинках, видимо, говорит о низкой специализации хетома гонококситов к функции откладки яиц.

Таким образом, можно сделать следующие выводы:

1. Обнаружены и картированы четыре четких поля хет на гонококситах.
2. Впервые у видов трибы *Histerini* обнаружены уникальные хеты, вооруженные шипиками.
3. Выявлена положительная корреляция между размером гонококсита, количеством хет и микропор. Это указывает на согласованное эволюционное развитие этих структур.
4. Обнаружены и картированы скопления микропор, выполняющих вероятную рецепторную функцию.
5. Установлено, что хетотаксия гонококситов *Histeridae* является таксономически информативным признаком.

Благодарности

Автор благодарен П. Н. Петрову (Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова) и А. С. Сажневу (Борок, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН) за ценные замечания по тексту работы; А. А. Макаровой (Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова) за помощь при работе со сканирующим электронным микроскопом; В. Ю. Савицкому за возможность исследования материалов, хранящихся в Зоологическом музее МГУ им. М. В. Ломоносова; А. С. Просвироу (Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова), И. А. Забалуеву (Москва, Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова) и О. Г. Брехову (Волгоград, ВГСПУ) за предоставленный материал.

Литература

- Бичевой, В. В. (2022) Особенности строения гениталий самок жуков-карапузиков (Coleoptera, Histeridae). *Энтомологическое обозрение*, т. 101, № 4, с. 747–762. <https://doi.org/10.31857/S0367144522040074>
- Бичевой, В. В. (2024а) Новые данные о фауне и морфологии жуков-карапузиков (Coleoptera, Histeridae) Волгоградской области. *Амурский зоологический журнал*, т. 16, № 2, с. 486–507. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-2-486-507>
- Бичевой, В. В. (2024б) Половой аппарат самок видов рода *Hololepta* (Coleoptera, Histeridae, Histerinae, Hololeptini) и его значение для систематики группы. *Зоологический журнал*, т. 103, № 10, с. 30–54. <https://doi.org/10.31857/S0044513424100032>
- Козьминых, В. О., Сажнев, А. С., Бичевой, В. В. (2025) Новые данные о видах рода *Erebidus* Rechardt, 1941 (Coleoptera: Histeridae). *Амурский зоологический журнал*, т. 17, № 2, с. 356–372. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-356-372>
- Крыжановский, О. А., Рейхардт, А. Н. (1976) *Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 5. Вып. 4. Жуки надсемейства Histeroidea (семейства Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae)*. Л.: Наука, 435 с.
- Макарова, А. А., Дьякова, А. В., Чайка, С. Ю., Полилов, А. А. (2022) Масштабирование органов чувств насекомых. 2. Сенсиллы. Обсуждение. Заключение. *Зоологический журнал*, т. 101, № 4, с. 386–408.
- Просвиро, А. С., Савицкий, В. Ю. (2011) О значении особенностей строения полового аппарата в надвидовой систематике жуков-щелкунов подсем. *Agrypninae* (Coleoptera, Elateridae). *Энтомологическое обозрение*, т. 90, № 2, с. 335–357.
- Шванвич, Б. Н. (1949) *Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомых*. М.; Л.: Советская наука, 899 с.
- Alarie, Y., Michat, M. C. (2023) Larval chaetotaxy of world Dytiscidae (Coleoptera: Adephaga) and implications for the study of Hydradephaga. In: D. A. Yee (ed.). *Ecology, systematics, and the natural history of predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae)*. Cham: Springer Publ., pp. 17–53. https://doi.org/10.1007/978-3-031-01245-7_2
- Austin, A. D., Browning, T. O. (1981) A mechanism for movement of eggs along insect ovipositors. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, vol. 10, no. 2, pp. 93–108. [https://doi.org/10.1016/s0020-7322\(81\)80015-3](https://doi.org/10.1016/s0020-7322(81)80015-3)
- Caterino, M. S., Vogler, A. P. (2002) The phylogeny of the Histeroidea (Coleoptera: Staphyliniformia). *Cladistics*, vol. 18, no. 4, pp. 394–415. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2002.tb00158.x>
- De Marzo, L., Vienna, P. (1982) Osservazioni morfologiche e ultrastrutturali su particolari organi di senso delle clave antennali in Isteridi della subf. *Saprininae* e considerazioni sistematiche. *Entomologica*, vol. 17, pp. 79–89. <https://doi.org/10.15162/0425-1016/559>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, article 4.
- Kikuchi, T., Ôhara, M. (2024) Taxonomic Note of *Sphaerites glabratus* (Fabricius, 1792) (Coleoptera, Histeroidea, Sphaeritidae) from Japan. *Japanese Journal of Entomology (New Series)*, vol. 27, no. 1, pp. 21–31. https://doi.org/10.20848/kontyu.27.1_21

- Lackner, T. (2010) Review of the Palaearctic genera of Saprininae (Coleoptera: Histeridae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, vol. 50 (suppl.), pp. 1–254. <https://doi.org/10.5281/zenodo.4272127>
- Ôhara, M. (1989) On the species of the genus *Margarinotus* from Japan (Coleoptera: Histeridae). *Insecta Matsumurana. Series Entomology. New Series*, vol. 41, pp. 1–50.
- Ortuño, V. M., Serrano, J., Andújar, A., Lencina, J. L. (2003) The female genitalia of the genus *Zabrus* (Coleoptera: Carabidae: Zabriini). I. The general structure and the subgenera *Zabrus*, *Euryzabrus*, *Platyzabrus* and *Epomidozabrus*. *European Journal of Entomology*, vol. 100, no. 1, pp. 115–121.
- Schmitt, M., Neumann, A., Lin, S.-W. (2023) Anatomy of male and female genitalia of *Acanthoscelides obtectus* (Say, 1831) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) in interaction. *ZooKeys*, vol. 1177, pp. 75–85. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1177.101621>
- Shields, V. D. C., Hildebrand, J. G. (1999) Fine structure of antennal sensilla of the female sphinx moth, *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). II. Auriculate, coeloconic, and styliform complex sensilla. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 77, no. 2, pp. 302–313. <https://doi.org/10.1139/z99-003>
- Solodovnikov, A. Y. (2007) Larval chaetotaxy of Coleoptera (Insecta) as a tool for evolutionary research and systematics: Less confusion, more clarity. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 45, no. 2, pp. 120–127. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2006.00387.x>
- Yus-Ramos, R., Coello García, P. (2009) Descripción de los estudios pre-imaginariales de *Margarinotus (Margarinotus) scaber* Marseul, 1853 (Coleoptera: Histeridae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, vol. 33, no. 3-4, pp. 399–424.
- Zaitsev, A. A., Zaitsev, A. I. (2019) Opisanie lichinki *Niponius osorioceps* Lewis, 1885 (Coleoptera: Histeridae) i pervye svedeniya o khetotaksii Niponiinae [Description of the larva of *Niponius osorioceps* Lewis, 1885 (Coleoptera: Histeridae) with first data on chaetotaxy of Niponiinae]. *Russkij entomologicheskij zhurnal — Russian Entomological Journal*, vol. 28, no. 2, pp. 148–157. <https://doi.org/10.15298/rusentj.28.2.06>

References

- Alarie, Y., Michat, M. C. (2023) Larval chaetotaxy of world Dytiscidae (Coleoptera: Adephaga) and implications for the study of Hydradephaga. In: D. A. Yee (ed.). *Ecology, systematics, and the natural history of predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae)*. Cham: Springer Publ., pp. 17–53. https://doi.org/10.1007/978-3-031-01245-7_2 (In English)
- Austin, A. D., Browning, T. O. (1981) A mechanism for movement of eggs along insect ovipositors. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, vol. 10, no. 2, pp. 93–108. [https://doi.org/10.1016/s0020-7322\(81\)80015-3](https://doi.org/10.1016/s0020-7322(81)80015-3) (In English)
- Bichevoy, V. V. (2022) Osobennosti stroeniya genitalij samok zhukov-karapuzikov (Coleoptera, Histeridae) [Structural features of female genitalia in some species of histerid beetles (Coleoptera, Histeridae)]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, vol. 102, no. 8, pp. 1064–1075. <https://doi.org/10.1134/S0013873822080036> (In Russian)
- Bichevoy, V. V. (2024a) Novye dannye o faune i morfologii zhukov-karapuzikov (Coleoptera, Histeridae) Volgogradskoj oblasti [New data on the fauna and morphology of clown beetles (Coleoptera, Histeridae) of the Volgograd Region]. *Amurskij zoologicheskij zhurnal — Amurian Zoological Journal*, vol. 16, no. 2, pp. 486–507. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-2-486-507> (In Russian)
- Bichevoy, V. V. (2024b) Polovoj apparat samok vidov roda *Hololepta* (Coleoptera, Histeridae, Histerinae, Hololeptini) i ego znachenie dlya sistematiki gruppy [The female reproductive system of the genus *Hololepta* (Coleoptera, Histeridae, Histerinae, Hololeptini) and its significance for the systematics of the group]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 103, no. 10, pp. 30–54. <https://www.doi.org/10.31857/S0044513424100032> (In Russian)
- Caterino, M. S., Vogler, A. P. (2002) The phylogeny of the Histeroidea (Coleoptera: Staphyliniformia). *Cladistics*, vol. 18, no. 4, pp. 394–415. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2002.tb00158.x> (In English)
- De Marzo, L., Vienna, P. (1982) Osservazioni morfologiche e ultrastrutturali su particolari organi di senso delle clave antennali in Isteridi della subf. Saprininae e considerazioni sistematiche [Morphological and ultrastructural study on particular sense organs of antennal clubs in Histeridae of the subf. Saprininae, and systematic remarks]. *Entomologica*, vol. 17, pp. 79–89. <https://doi.org/10.15162/0425-1016/559> (In Italian)
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, article 4. (In English)
- Kikuchi, T., Ôhara, M. (2024) Taxonomic Note of *Sphaerites glabratus* (Fabricius, 1792) (Coleoptera, Histeroidea, Sphaeritidae) from Japan. *Japanese Journal of Entomology (New Series)*, vol. 27, no. 1, pp. 21–31. https://doi.org/10.20848/kontyu.27.1_21 (In English)

- Kozminykh, V. O., Sazhnev, A. S., Bichevoy, V. V. (2025) Novye dannye o vidakh roda *Erebidus* Reichardt, 1941 (Coleoptera: Histeridae) [Taxonomic revision of *Erebidus* Reichardt, 1941 (Coleoptera: Histeridae) with comparative morphology of *E. vlasovi* and *E. reichardti*]. *Amurskij zoologicheskij zhurnal — Amurian Zoological Journal*, vol. 17, no. 2, pp. 356–372. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-356-372> (In Russian)
- Kryzhanovskij, O. L., Reichardt, A. N. (1976) *Fauna SSSR. Zhestkokrylye. T. 5. Vyp. 4. Zhuki nadsemejstva Histeroidea (semejstva Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae)* [Fauna of the USSR. Coleoptera. Vol. 5. Iss. 4. Beetles of the superfamily Histeroidea (families Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae)]. Leningrad: Nauka Publ., 435 p. (In Russian)
- Lackner, T. (2010) Review of the Palaearctic genera of Saprininae (Coleoptera: Histeridae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, vol. 50 (suppl.), pp. 1–254. <https://doi.org/10.5281/zenodo.4272127> (In English)
- Makarova, A. A., Diakova, A. V., Chaika, S. Yu., Polilov, A. A. (2022) Masshtabirovanie organov chuvstv nasekomykh. 2. Sensilly. Obsuzhdenie. Zaklyuchenie [Scaling of the sense organs of insects. 2. Sensilla. Discussion. Conclusion]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 101, no. 4, pp. 386–408. (In Russian)
- Ôhara, M. (1989) On the species of the genus *Margarinotus* from Japan (Coleoptera: Histeridae). *Insecta Matsumurana. Series Entomology. New Series*, vol. 41, pp. 1–50. (In English)
- Ortuño, V. M., Serrano, J., Andújar, A., Lencina, J. L. (2003) The female genitalia of the genus *Zabrus* (Coleoptera: Carabidae: Zabrinae). I. The general structure and the subgenera *Zabrus*, *Euryzabrus*, *Platyzabrus* and *Epomidozabrus*. *European Journal of Entomology*, vol. 100, no. 1, pp. 115–121. (In English)
- Prosvirov, A. S., Savitsky, V. Yu. (2011) O znachenii osobennostej stroeniya polovogo apparata v nadvidovoj sistematike zhukov-shchelkunov podsem. Agrypninae (Coleoptera, Elateridae) [On the significance of genital characters in the supraspecific systematics of the elaterid subfamily Agrypninae (Coleoptera, Elateridae)]. *Entomologicheskoe obozrenie*, vol. 90, no. 2, pp. 335–357. (In Russian)
- Schmitt, M., Neumann, A., Lin, S.-W. (2023) Anatomy of male and female genitalia of *Acanthoscelides obtectus* (Say, 1831) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) in interaction. *ZooKeys*, vol. 1177, pp. 75–85. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1177.101621> (In English)
- Shields, V. D. C., Hildebrand, J. G. (1999) Fine structure of antennal sensilla of the female sphinx moth, *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). II. Auriculate, coeloconic, and styliform complex sensilla. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 77, no. 2, pp. 302–313. <https://doi.org/10.1139/z99-003> (In English)
- Shvanich, B. N. (1949) *Kurs obshchej entomologii. Vvedenie v izuchenie stroeniya i funktsij tela nasekomykh* [Course of general entomology: Introduction to the study of the structure and functions of the body of insects]. Moscow; Leningrad: Sovetskaya nauka Publ., 899 p. (In Russian)
- Solodovnikov, A. Y. (2007) Larval chaetotaxy of Coleoptera (Insecta) as a tool for evolutionary research and systematics: Less confusion, more clarity. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 45, no. 2, pp. 120–127. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2006.00387.x> (In English)
- Yus-Ramos, R., Coello García, P. (2009) Descripción de los estadios pre-imaginales de *Margarinotus (Margarinotus) scaber* Marseul, 1853 (Coleoptera: Histeridae) [Description of the pre-imaginal stages of *Margarinotus (Margarinotus) scaber* Marseul, 1853 (Coleoptera: Histeridae)]. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, vol. 33, no. 3-4, pp. 399–424. (In Spanish)
- Zaitsev, A. A., Zaitsev, A. I. (2019) Opisanie lichinki *Niponius osorioceps* Lewis, 1885 (Coleoptera: Histeridae) i pervye svedeniya o khetotaksii Niponiinae [Description of the larva of *Niponius osorioceps* Lewis, 1885 (Coleoptera: Histeridae) with first data on chaetotaxy of Niponiinae]. *Russkij entomologicheskij zhurnal — Russian Entomological Journal*, vol. 28, no. 2, pp. 148–157. <https://doi.org/10.15298/rusentj.28.2.06> (In English)

Для цитирования: Бичевой, В. В. (2025) Анализ паттернов хетотаксии гонококситов выявляет новые диагностические признаки у жуков-карапузиков (Coleoptera: Histeridae). *Амурский зоологический журнал*, т. XVII, № 4, с. 634–653. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-4-634-653>

Получена 5 сентября 2024; прошла рецензирование 11 июля 2025; принята 20 октября 2025.

For citation: Bichevoy, V. V. (2025) Analysis of gonocoxite chaetotaxy patterns reveals new diagnostic characters in hister beetles (Coleoptera: Histeridae). *Amurian Zoological Journal*, vol. XVII, no. 4, pp. 634–653. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-4-634-653>

Received 5 September 2024; reviewed 11 July 2025; accepted 20 October 2025.