

УДК 595.762.12 : 591.464.1

© 1995 г.

Б. М. Катаев

## О СХОДНЫХ АНОМАЛИЯХ В СТРОЕНИИ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ РОДОВ *HARPALUS* LATR. И *ORPHONUS* DEJ. (COLEOPTERA, CARABIDAE) И ИХ ЗНАЧЕНИИ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ РОДОВОЙ ГРУППЫ *HARPALI*

[B. M. KATAEV. ON SIMILAR ABNORMALITIES IN THE STRUCTURE OF MALE GENTILIA IN SOME SPECIES OF THE CARABID GENERA *HARPALUS* LATR. AND *ORPHONUS* DEJ. (COLEOPTERA, CARABIDAE) AND ITS SIGNIFICANCE FOR RECONSTRUCTION OF THE PHYLOGENY OF THE *HARPALI* GENUS GROUP]

Хорошо известно, что в систематике многих групп насекомых гениталиям отводится особенно важная роль, так как наблюдаемые в их строении различия служат наиболее надежным критерием репродуктивной изоляции видов. В то же время генитальные структуры, как правило, не будучи адаптивными к внешним условиям среды, зачастую лучше, чем многие признаки наружного строения, позволяют судить о родственных связях между таксонами.

В систематике жуужелиц в последние десятилетия все большее значение стали придавать внутреннему строению гениталий самцов — форме внутренне-го мешка эдеагуса и характеру его склеротизованного вооружения.

Эдеагус у жуужелиц в большинстве случаев имеет форму трубки с более или менее обширным дистальным отверстием. К краям этого отверстия прикреплен внутренний мешок, в обычном состоянии находящийся внутри эдеагуса. При копуляции он выворачивается и его склеротизованное вооружение оказывается торчащим наружу. Считается, что внутренний мешок служит для формирования сперматофора и вывода его в половые пути самки (Крыжановский, 1983). Практика показала, что во многих группах различие в строении внутреннего мешка у разных видов обнаруживается даже при внешне однообразной форме их эдеагусов.

У жуужелиц трибы *Harpalini*, являющихся объектом специального таксономического изучения автора, в том числе у видов родов *Harpalus* Latr. и *Orphonus* Dej., вооружение внутреннего мешка обычно хорошо развито и представлено полями мелких шипиков, группами зубчиков, иногда образующими довольно сложные структуры, и одиночными зубцами; реже — отсутствует. Число и взаимное расположение этих образований всегда видоспецифично и в подавляющем большинстве случаев подвержено слабой индивидуальной и географической изменчивости. Поэтому оказалось большой неожиданностью, когда при проведении таксономической ревизии рода *Harpalus*, как это уже отмечалось мною ранее (Катаев, 1984, 1987), у нескольких особей двух видов этого рода из разных таксономических групп был обнаружен очень сходный тип вооружения внутреннего мешка, резко отличающийся от их нормального вооружения. Эти различия выходили далеко за пределы обычной внутривидовой изменчивости и были столь резкими, что при первом взгляде невольно возникала мысль об

обнаружении ранее не известных видов-двойников. Между тем более внимательное изучение этих особей и прежде всего отсутствие каких-либо других признаков, коррелирующих с этими изменениями, позволило сделать вывод об их аберрантной (аномальной) природе. Недавно аналогичные резкие изменения в вооружении внутреннего мешка были найдены мною и у трех видов рода *Ophonus*. Поскольку все эти изменения носят однонаправленный характер, кажется вероятным, что мы имеем дело с явлением, в основе которого лежат одни и те же или сходные механизмы, и потому заслуживающим отдельного специального рассмотрения.

Ниже описаны все известные к настоящему времени случаи аберрантного изменения вооружения внутреннего мешка у *Harpalus* и *Ophonus* и сделана попытка выяснить природу этих изменений. Какие-либо литературные указания об аналогичных однонаправленных отклонениях в строении гениталий самцов в других группах жуужелиц мне не известны, хотя не исключено, что особи с такими аномалиями могли быть описаны в качестве новых видов.

Оба аберрантных экземпляра *Ophonus rufibarbis* F. хранятся в коллекции Д. В. Вразе (D. W. Wrase, Berlin), 1 экз. *O. sciakyi* Wrase — в Московском педагогическом государственном университете (Москва), 1 экз. *Harpalus tjanschanicus* Sem. — в коллекции С. В. Овчинникова (Бишкек), весь остальной материал по аберрантным формам — в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург).

Я считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность Д. В. Вразе (D. W. Wrase, Berlin), сообщившему о найденных им аберрантных формах *Ophonus rufibarbis* и приславшему их на изучение, К. Макарову (Москва) и С. В. Овчинникову (Бишкек) за интересный материал по *Harpalini*, среди которого были найдены экземпляры с аберрантным вооружением внутреннего мешка, а также Дж. Е. Боллу (Dr. G. E. Ball, Alberta) за очень важный материал по некоторым редким североамериканским видам. За очень ценные советы и критические замечания, полученные мною при подготовке рукописи, я очень признателен О. Л. Крыжановскому и А. Ф. Емельянову (Санкт-Петербург).

#### Род HARPALUS Latr.

##### *Harpalus hospes* Sturm.

Входит в состав видовой группы *hospes* (= *Harpalophonus* Ganglb.). Ареал этого вида охватывает южную часть Средней и Восточной Европы, Балканский полуостров и северную часть Передней Азии, включая равнинное Закавказье. На этом протяжении вид образует 3 нерезко разграниченных подвида, отличающихся окраской и степенью развития пунктировки на надкрыльях. В типичном случае вооружение внутреннего мешка состоит из двух однотипных компактных групп зубчиков, расположенных в средней части эдеагуса (рис. 1, 2). Число зубчиков в каждой группе индивидуально варьирует от 7 до 15 без связи с географическим распространением. Строение внутреннего мешка исследовано примерно у 80 самцов, аберрантное вооружение мешка обнаружено у трех особей: из них 2 экз. из Керчи, Крым, 9 V 1903 (Кириченко) и 20 V 1901 (Яцентковский), относятся к номинативному подвиду и 1 экз. из Бюракана, Армения, VIII 1955 (В. Рихтер), принадлежит подвиду *H. h. armenus* K. Dan. У всех трех особей вместо двух групп зубчиков в том же самом месте присутствуют 2 крупных зубца (рис. 3—8). Никаких других отклонений в строении эдеагуса и во внешней морфологии этих жуков по сравнению с другими особями обнаружить не удалось.

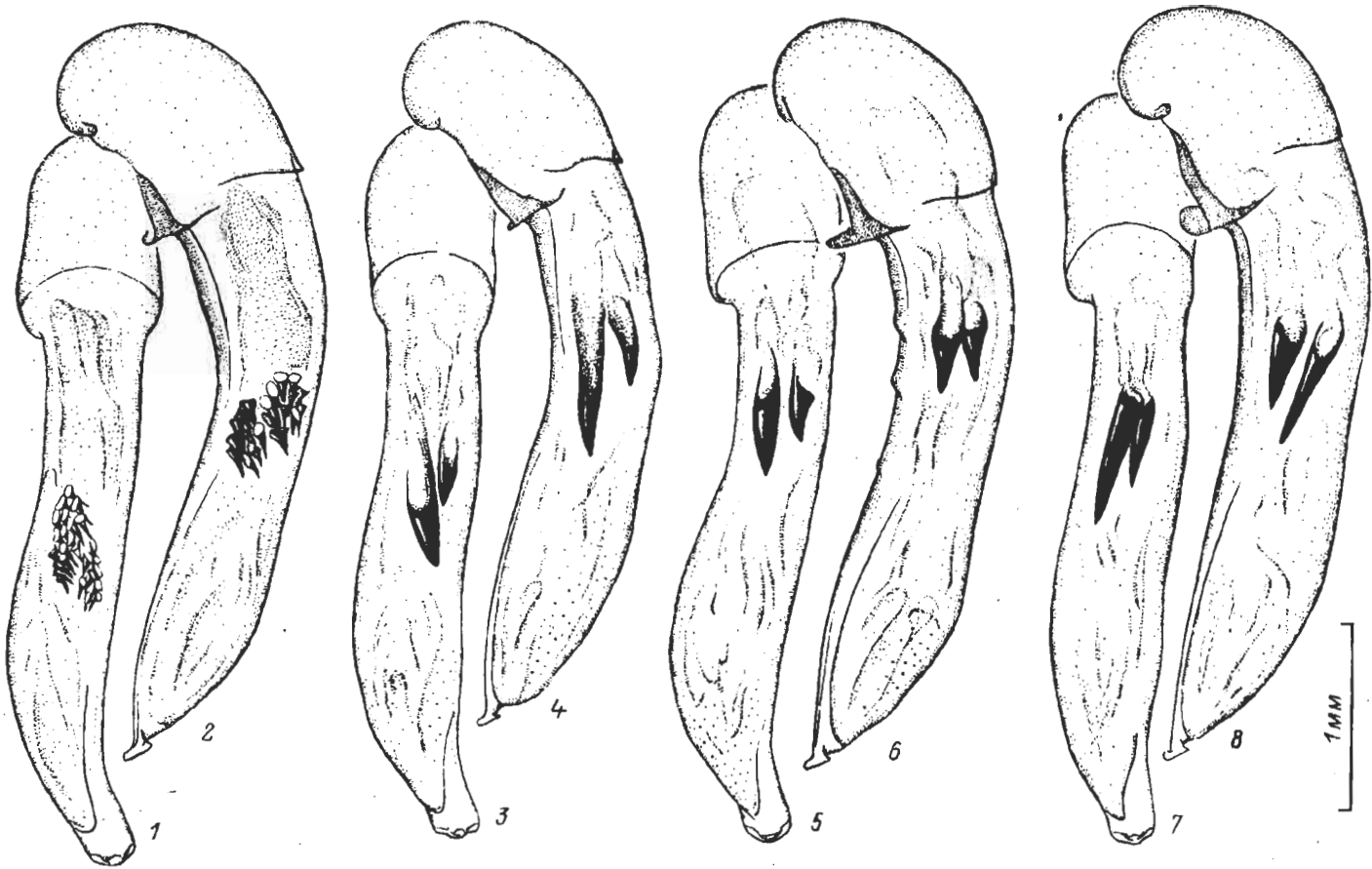


Рис. 1—8. *Harpalus hospes* Sturm, эдеагус.

с нормальным вооружением (Крым); 3—8 — с aberrantным вооружением (3—6 — Керчь; 7, 8 — Бюракан). 1, 3, 5, 7 — с дорсальной стороны; 2, 4, 6, 8 — слева.

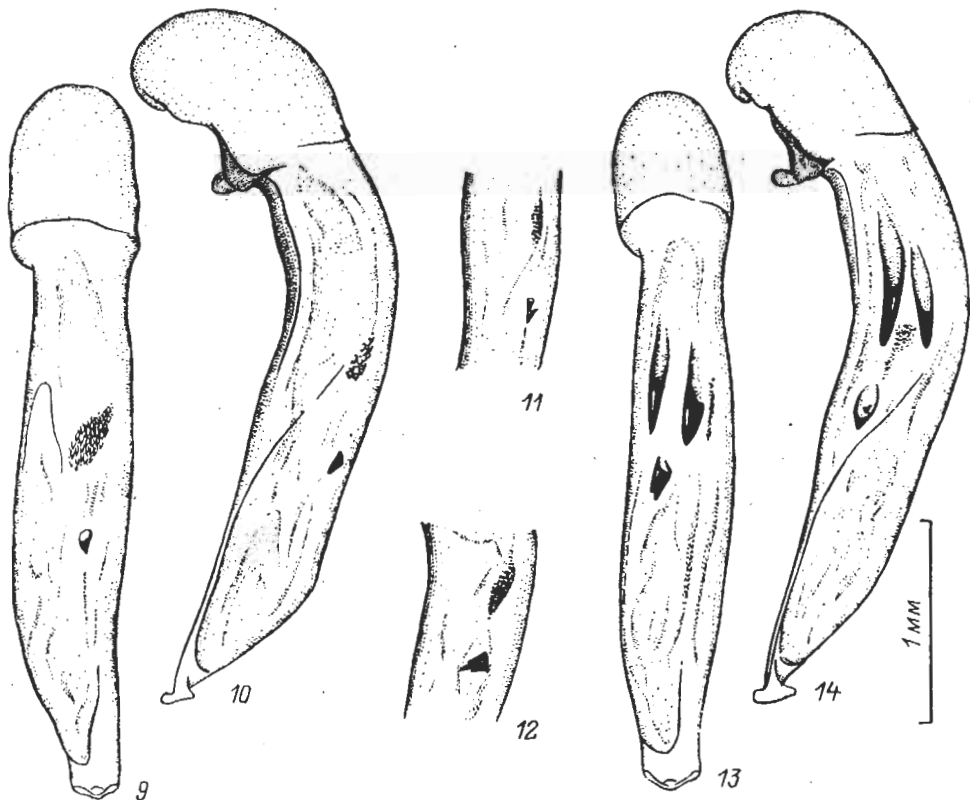


Рис. 9—14. *Harpalus tjanschanicus* Sem., эдеагус.

9—12 — с нормальным вооружением (9, 10 — Нарынтоо; 11 — Пржевальск; 12 — Боростай, Восточный Тянь-Шань); 13, 14 — с aberrантным вооружением (Умкан-Гол, Восточный Тянь-Шань). 9, 13 — с дорсальной стороны; 10—12, 14 — слева.

### *Harpalus tjanschanicus* Sem.

Входит в состав видовой группы *affinis*, которая филогенетически очень близка группе *hospes* (Катаев, 1987). Распространен почти по всему Тянь-Шанью (кроме Западного) на севере до южных отрогов Джунгарского Алатау. Популяции из разных хребтов слегка отличаются пропорциями тела, окраской и характером пунктировки на переднеспинке. В типичном случае вооружение внутреннего мешка эдеагуса состоит из небольшого дорсолатерального шипоносного поля и, как правило, 1—2 зубчиков, расположенных дистально от него (рис. 9—12). Размер зубчиков немного варьирует, более крупные иногда имеют 2 или 3 вершины и являются, вероятно, результатом слияния более мелких (рис. 12). Примерно у 50 самцов исследованы гениталии, из них у двух обнаружено очень сходное aberrантное вооружение внутреннего мешка с двумя крупными зубцами в средней части эдеагуса (рис. 13, 14): 1 экз. из уроч. Умкан-Гол, Восточный Тянь-Шань, Китай, 18 VI 1889 (Грумм-Гржимайло), и 1 экз. из Центрального Тянь-Шаня (С. Овчинников). В отличие от aberrантных особей *H. hospes* у этих экземпляров, помимо двух крупных зубцов, сохраняется и обычное для вида вооружение. По всем другим характеристикам эти особи ничем не отличаются от других, собранных совместно с ними.

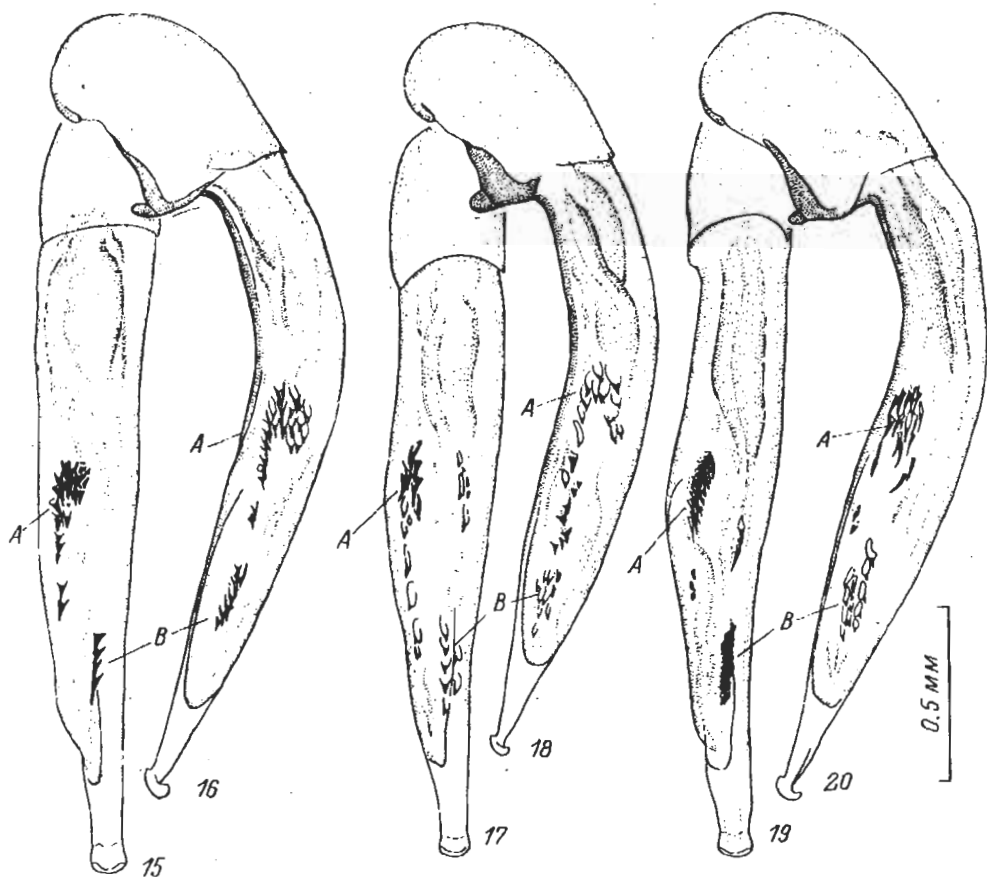


Рис. 15—20. *Ophonus sciakyi* Wrase, эдеагус с нормальным вооружением.

15, 16 — Чатлы, Юго-Западная Туркмения; 17, 18 — Шанахох, Армения; 19, 20 — Берикей, Дагестан. 15, 17, 19 — с дорсальной стороны; 16, 18, 20 — слева.

A — левая медиальная группа, B — правая апикальная группа.

#### Род *OPHONUS* Dej.

#### *Ophonus* (*Metophonus*) *sciakyi* Wrase.

Распространен в предгорной зоне Восточного Кавказа, Эльбурса и Западного Копетдага. Вооружение внутреннего мешка у этого вида представлено несколькими группами зубчиков в средней и вершинной частях эдеагуса (рис. 15—20). Число групп и количество зубчиков в них непостоянно, однако всегда представлены левая медиальная (A) и правая апикальная (B) группы. Гениталии изучены более чем у 50 самцов. Аберрантное вооружение с двумя крупными зубцами в средней части эдеагуса (рис. 21—26) обнаружено у 2 экз. из окрестностей ст. Берикей, Дербентский р-н, Дагестан, 29 VI 1982 (Катаев), и у 1 экз. из окрестностей г. Хачмас, Северный Азербайджан, 13 VII 1981 (Макаров). Помимо двух крупных зубцов, у всех трех аберрантных особей во внутреннем мешке имеются и все характерные для нормального вооружения медиальные и апикальные группы зубчиков, кроме правого апикального. Форма аберрантных зубцов у всех трех особей существенно различается. Одновременно с аберрантными в тех же условиях были собраны и особи с нормальным вооружением внутреннего мешка, никаких других различий между ними не обнаружено.

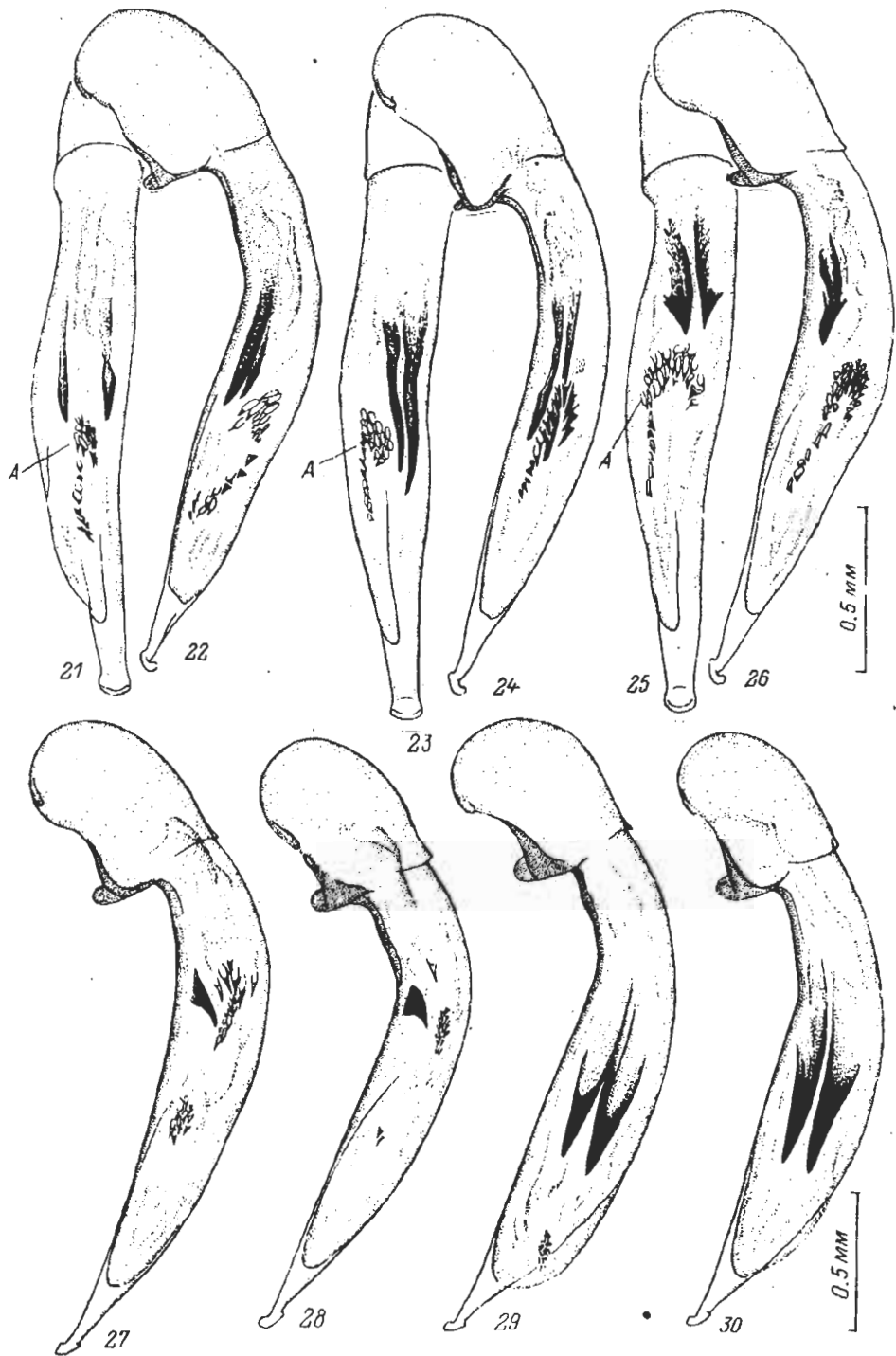


Рис. 21—30. *Ophonus* Dej., здеагус.

21—26 — *O. sciakyi* Wrase, с aberrантным вооружением (21—24 — Берикей, Дагестан; 25, 26 — окрестности Хачмаса, Азербайджан); 27—30 — *O. rufibarbis* F.: 27, 28 — с нормальным вооружением (27 — Ставрополь; 28 — Зуванд); 29, 30 — с aberrантным вооружением (29 — Фирюза; 30 — Франкфурт-на-Одере). 21, 23, 25 — с дорсальной стороны; 22, 24, 26—30 — слева.

A — левая медиальная группа.

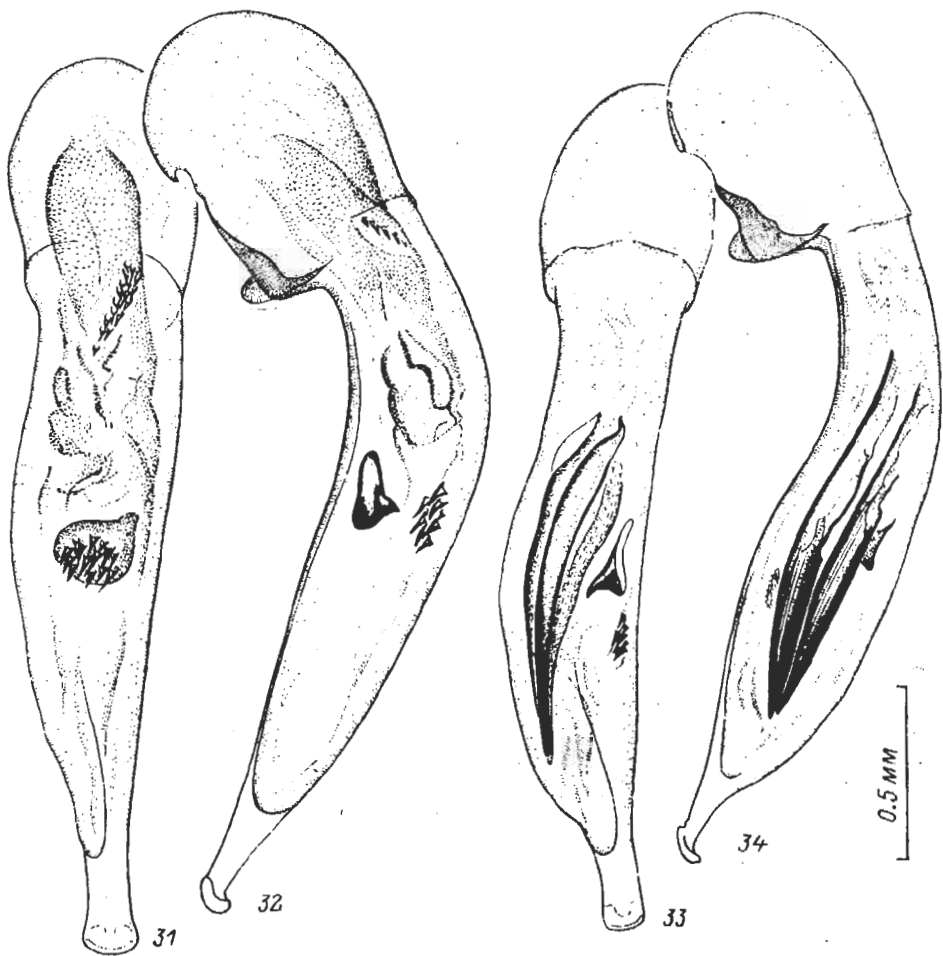


Рис. 31—34. *Ophonus melleti* Heer, эдеагус.

31, 32 — с нормальным вооружением (Алексеевка, Азербайджан); 33, 34 — с aberrantным вооружением (Горган, Иран). 31, 33 — с дорсальной стороны; 32, 34 — слева.

### *Ophonus (Metophonus) rufibarbis* F.

Широко распространен в Европе, Северо-Западной Африке, Средней и Передней Азии. Географическая изменчивость изучена еще недостаточно. Как это характерно и для многих других видов *Ophonus*, точная идентификация этого вида часто возможна лишь на основании строения гениталий самца. В типичном случае вооружение внутреннего мешка состоит из 1 довольно крупного зубца в средней части эдеагуса и 3 небольших групп мелких зубчиков. На рис. 27, 28 показаны крайние пределы варьирования этого вооружения. Гениталии изучены примерно у 40 особей, из них у 2 экз. [1 экз. из Германии: „Liere, Frankfurt /Oder, 13 VI 1978 (Schilow)”; 1 экз. из Южной Туркмении: „10 km O Firjusa, 700 m, 7 V 1989 (Wrase)"] вместо обычного для этого вида вооружения присутствуют лишь 2 очень крупных зубца в средней части эдеагуса (рис. 29, 30). У особи из Туркмении, помимо зубцов, присутствует еще и небольшая группа мелких шпиков в апикальной части эдеагуса, вероятно, остаток нормального вооружения внутреннего мешка этого вида.

## *Ophonus (Metophonus) melleti* Heer.

Широко распространен в Европе, на Кавказе, в северной части Передней Азии и Юго-Западной Туркмении. На юго-востоке ареала, в Южном Прикаспии, образует хорошо обособленный, но еще не описанный подвид, отличающийся размером особей и характером расположения склеротизованных структур внутреннего мешка. На протяжении всего ареала во внутреннем мешке стабильно присутствуют 1 довольно крупный зубец с широким основанием в средней части эдеагуса и 2 группы небольших зубчиков: дорсобазальная и дорсомедиальная (рис. 31, 32). Строение эдеагуса изучено примерно у 40 самцов. У одного самца из Астрабада [=Горган], Иран, 19 VI 1905 (Филиппович), помимо указанного зубца и дорсомедиальной группы зубчиков, во внутреннем мешке присутствуют еще 2 очень крупных зубца, занимающие значительную часть внутреннего объема эдеагуса (рис. 33, 34). Дорсобазальная группа шипиков при этом отсутствует. По всем другим признакам этот экземпляр не отличим от другого коллекционного материала, в том числе и от материала, собранного в том же месте. Отметим лишь, что развитие мощных зубцов во внутреннем мешке аберрантной особи, как и у предыдущего вида, вероятно, послужило причиной несколько большей вздутости эдеагуса.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Вышеуказанные факты позволяют сделать следующее обобщение, а именно, у 5 видов, не связанных между собой прямым родством и принадлежащих двум разным родам при исходно различном строении их эдеагусов во внутреннем мешке, примерно в одном и том же месте спорадически параллельно возникает пара однотипных зубцов. У *Harpalus hospes* эти зубцы образуются в результате слияния двух групп мелких шипиков, у остальных видов как явное новообразование, развивающееся либо в дополнение к обычному вооружению, либо полностью или частично взамен него. Поскольку эти изменения происходят в генитальных структурах, аберрантные особи оказываются морфологически резко обособленными внутри своих видов, хотя остается неизвестным, могут они участвовать в размножении или нет. Аберрантная природа зубцов подтверждается как довольно сильным варьированием их формы, что отчетливо видно, например, в случае *Ophonus sciakyi*, так и отсутствием у них четкого обособления базальной части от стенки мешка. Как правило, у *Harpalini* крупные одиночные зубцы, когда они являются таксономически значимым признаком, по форме довольно стабильны и имеют резко очерченное базальное расширение — подошву. Подошва служит для более прочного соединения зубца со стенкой мешка и, вероятно, необходима для его нормального функционирования.

Конкретные генетические механизмы, лежащие в основе указанных изменений, и причины их возникновения (воздействие внешнего агента или в результате каких-то внутренних факторов) на данном материале не могут быть выяснены. Очевидно лишь, что во всех случаях мы сталкиваемся с одним и тем же явлением, имеющим в своей основе фенотипически сходно выраженные генетические нарушения. По своему проявлению оно может быть отнесено к разряду генотипических параллелизмов (Татаринов, 1987). Скачкообразное и всегда парное возникновение зубцов свидетельствует, на мой взгляд, что этот процесс регулируется всего одним генетическим фактором, возможно, изменением работы одного регуляторного гена. Невольно встает вопрос, почему во всех случаях возникает 2 зубца и не известно других вариантов столь же резких аномалий. Попытаемся ответить на него, рассмотрев явление с филогенетических позиций.

Согласно наиболее распространенным взглядам, *Harpalus* и *Ophonus* являются близкими и самыми крупными таксонами в составе родовой группы *Harpali*. Эта группа образует ядро подтрибы *Harpalina*, в которую, помимо



*Harpali*, входят еще группы *Selenophori*, *Acinopi*, *Bradybaeni* и, возможно, *Ditomi*. Подробное рассмотрение филогении этого обширного комплекса далеко выходит за рамки данной статьи, и поэтому я ограничусь только отдельными положениями, напрямую касающимися интересующего нас вопроса. Сразу оговорюсь, что я не рассматриваю *Ophonus* в качестве подрода *Harpalus*, как это часто делается, поскольку первый отличается от второго не только большей степенью развития волосяного опушения на теле, но и другими характерными признаками, прежде всего голыми парагlossами, сильно расширенной спереди латеральной окантовкой вырезки ментума, наличием косо го ребра на базальном членике лабиальных щупиков и присутствием задней медиальной поры на задних тазиках, причем наибольший вес при разделении этих родов я придаю строению парагloss. Учитывая, что у *Harpalus*, как и у всех других *Harpali*, парагlossы по краям несут волоски (явная апоморфия, так как у остальных *Harpalini* за небольшим исключением парагlossы голые), кажется маловероятным считать *Ophonus* и *Harpalus* сестринскими группами. На мой взгляд, их родство непрямо, и своего общего предка они разделяют с рядом других групп *Harpali*.

К сожалению, остается открытым вопрос о времени происхождения и непосредственном предке *Harpali*. Вероятно, им была одна из ветвей, несомненно, более древней и примитивной группы *Selenophori*. Можно предполагать, однако, что основная адаптивная радиация *Harpali* произошла на территории Древнего Средиземья еще в палеогене и была связана с появлением там более или менее обширных аридных и семиаридных ландшафтов в результате начавшейся общей аридизации климата. Это подтверждается как распространением, так и условиями обитания большинства современных ее представителей. Примерно в это же время в западной части Древнего Средиземья от ранних *Harpali* отделились стволы, ведущие к современным *Acinopi* и *Ditomi*.

Занятие свободной адаптивной зоны способствовало образованию и раннему расхождению внутри *Harpali* сразу большого числа разных филумов, однако общность решаемых ими адаптивных задач привела к тому, что последующая их эволюция шла во многих отношениях параллельно. В результате филогенетическое древо с самого начала приобрело вид широкого куста, а образовавшиеся таксоны характеризовались мозаичным распределением сходных плезиоморфных и апоморфных признаков. Именно этим объясняются большие трудности при выделении синапоморфий, разграничении надвидовых таксонов, установлении родства между ними, и как следствие серьезные разногласия среди специалистов по этим вопросам. Другая особенность филогении *Harpali* состоит в том, что лишь немногие филумы, как например *Harpalus* (~350 видов), *Ophonus* (~75 видов) и в меньшей степени *Pseudoophonus* (~40 видов) в процессе эволюции претерпели мощную диверсификацию, большинство же оказалось зажатым в своих адаптивных зонах более преуспевшими группами и не дало большого разнообразия современных форм. С этим связано наличие среди *Harpali* многих моно- и олиготипных таксонов родового и подродового ранга, как правило, сочетающих в своем строении примитивные черты с чертами крайней специализации. Возможно также, что некоторые из этих таксонов являются реликтами некогда процветающих групп. Выяснение их филогенетических связей вызывает наибольшую трудность. В качестве примеров таких групп можно назвать голарктический *Harpalobranchys* Tschit., палеарктические *Neophygas* Noonan, *Microderes* Fald., *Microharpalus* Tschit., *Neopangus* Tschit., *Licinoderus* S.-Cl. Dev., *Typsiharpalus* Tschit., неарктические *Piosoma* LeC., *Euryderus* LeC., *Glanodes* Casey, *Opadius* Casey. Среди подобных таксонов некоторые, сохранив относительно архаичную организацию, представляют собой как бы связующие звенья между более продвинутыми филумами. Так, например, *Cryptophonus* Brandm. et Z. Brandm., *Semiophonus* Schaub. и *Pseudoophonus* Motsch. по совокупности их признаков можно поместить между *Harpalus* и

*Ophonus*; *Graniger* Motsch., *Eucarterus* Reitt., *Liochirus* Tschit. и *Penthus* Chaud. — между группами *Harpali* и *Ditomi*; *Pangus* Dej., *Harpalodes* Basil. и *Cratognathus* Dej. — между группами *Harpali* и *Acinopi*. Если эти сходства не вызваны конвергенцией, что маловероятно, то в таком случае некоторые из выделяемых среди *Harpali* таксонов окажутся по крайней мере парафилитическими. Этот вопрос, однако, требует отдельного специального рассмотрения.

Как на этом фоне у *Harpali* происходило развитие склеротизованных структур внутреннего мешка эдеагуса? Главное направление и основные этапы преобразования отдельных элементов вооружения внутреннего мешка в трибе *Harpalini* в общих чертах верно наметил еще Антуан (Antoine, 1959) на марокканском материале. По его мнению, все разнообразие склеротизованных структур внутреннего мешка развилось на базе однотипных микроскопических чешуек. Эти чешуйки изначально равномерно выстилали всю поверхность мешка. В процессе эволюции они постепенно дифференцировались, некоторые из них сильно увеличивались в размере, изменяли свою форму и объединялись в группы. Конечным этапом такой эволюции, по Антуану, явилось образование крупных одиночных зубцов с развитой подошвой. Однако в противоположность точке зрения Антуана этот процесс не был однонаправлен, и существует множество фактов, свидетельствующих, что эволюция склеротизованных структур внутреннего мешка у *Harpalini* шла по пути как усложнения, так и редукции, вплоть до полного их исчезновения. Действительно, относительно слабое развитие вооружения характерно и для наиболее древней и в целом примитивной подтрибы *Anisodactylina*, и для наиболее молодой и сравнительно продвинутой группы *Ditomi*. Среди *Harpalus* есть примеры, когда в пределах одной видовой группы, характеризующейся хорошо развитым вооружением внутреннего мешка, встречаются и виды с его почти полным отсутствием. Так, в группе *hirtipes* (= *Haploharpalus* Schaub.) склеротизованные структуры во внутреннем мешке фактически совсем отсутствуют у *H. melaneus* Bates, *H. tichonis* Jacobs. и *H. alajensis* Tschit. (Катаев, 1989). Можно проследить упрощение вооружения внутреннего мешка и в пределах одного вида, например, исчезновение одного из двух зубцов у некоторых, несомненно, более молодых кавказских популяций *H. cisteloides* Motsch. (рис. 35—38).

При всем многообразии различных вариантов вооружения внутреннего мешка у *Harpali* отчетливо проявляются некоторые общие закономерности, в частности крупных одиночных зубцов не бывает больше двух. Чем вызвано такое ограничение, функциональным преимуществом или случайно закрепленными корреляционными запретами, сказать трудно. В других эволюционных ветвях, например в группе *Selenophori*, в подтрибах *Stenolophina* и *Anisodactylina*, одиночных крупных зубцов бывает гораздо больше (по крайней мере до 15—17 у некоторых *Acupalpus* Latr. и *Stenolophus* Steph.).

У *Harpali* во внутреннем мешке 1 или 2 одиночных зубца могут присутствовать как наряду с другим вооружением (шипонные поля и группы шипиков), так и без него. Причем, возможно, что для многих групп присутствие двух зубцов было исходным. Так, два зубца доминируют в вооружении внутреннего мешка у большинства уже упомянутых рано обособившихся групп *Harpali*, которые либо изначально не претерпели широкой адаптивной радиации, либо сохранились как реликты ранее более богатых в видовом отношении таксонов. Примечательно, что два зубца есть и у многих представителей также уже упомянутых „промежуточных” групп, в том числе и у связывающих такие далеко разошедшиеся филумы, как *Harpali* и *Acinopi*, *Harpali* и *Ditomi* (у *Liochirus* и *Penthus*). В качестве примеров на рис. 39—44 приведены изображения эдеагусов *Piosoma setosum* LeC., *Microderes* (*Neopangus*) *namanganensis* Heyd. и *Liochirus cycloderus* Sols. В этом отношении наиболее показательно вооружение внутреннего мешка у наиболее архаичных *Harpalus*, в первую очередь у *Cryptophonus*, *Semiophonus* и *Pseudoophonus*, обладающих чертами и

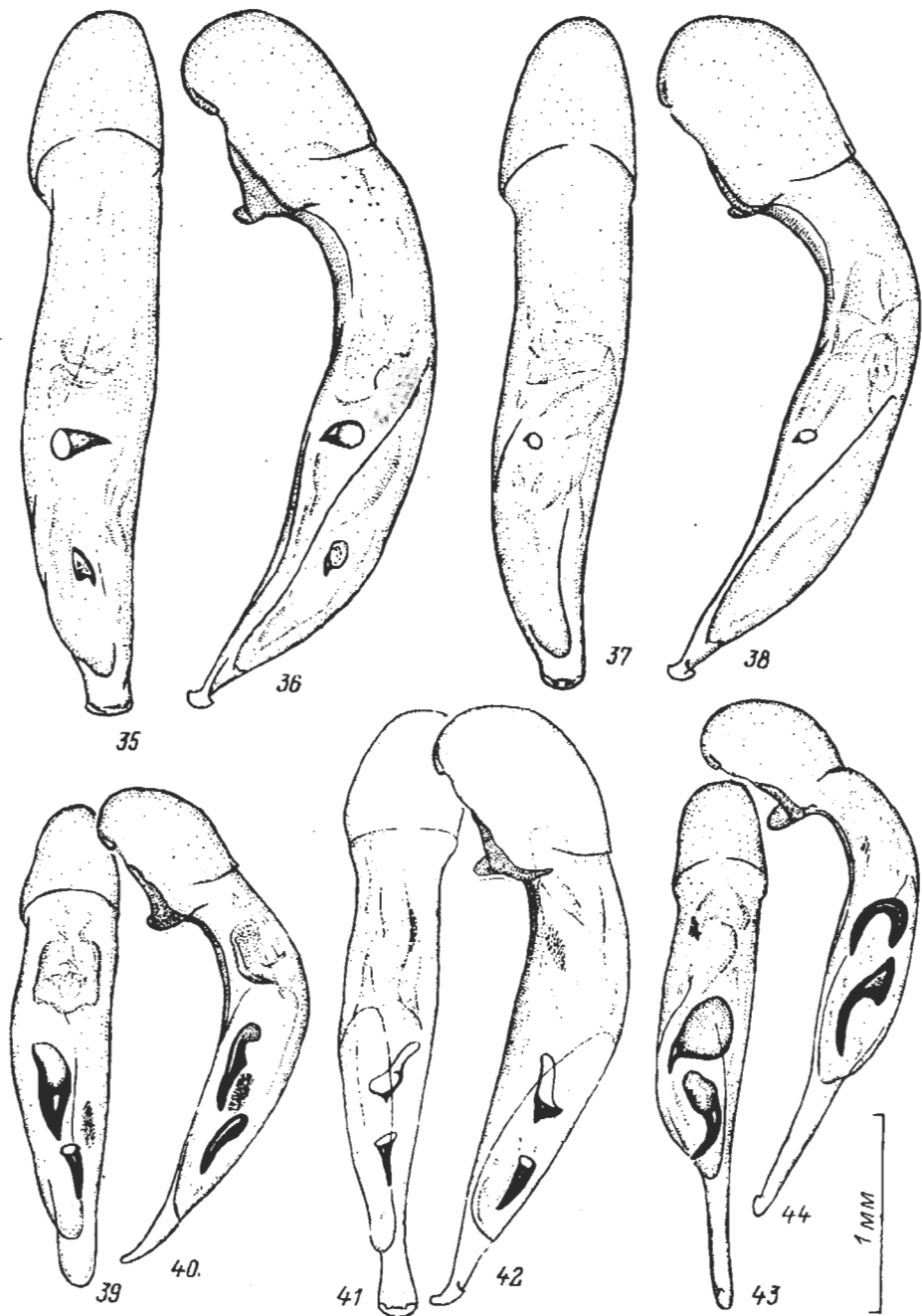


Рис. 35—44. Эдеагус.

35—38 — *Harpalus cisteloides* Motsch. (35, 36 — Шалбуздаг, Дагестан; 37, 38 — Гори, Грузия); 39, 40 — *Piosoma setosum* LeC. (Аризона); 41, 42 — *Microderes namanganensis* Heyd. (Бозбутау, Киргизия); 43, 44 — *Liochirus cycloderus* Sols. (Аксу-Джабаглы, Казахстан). 35, 37, 39, 41, 43 — с дорсальной стороны; 36, 38, 40, 42, 44 — слева.

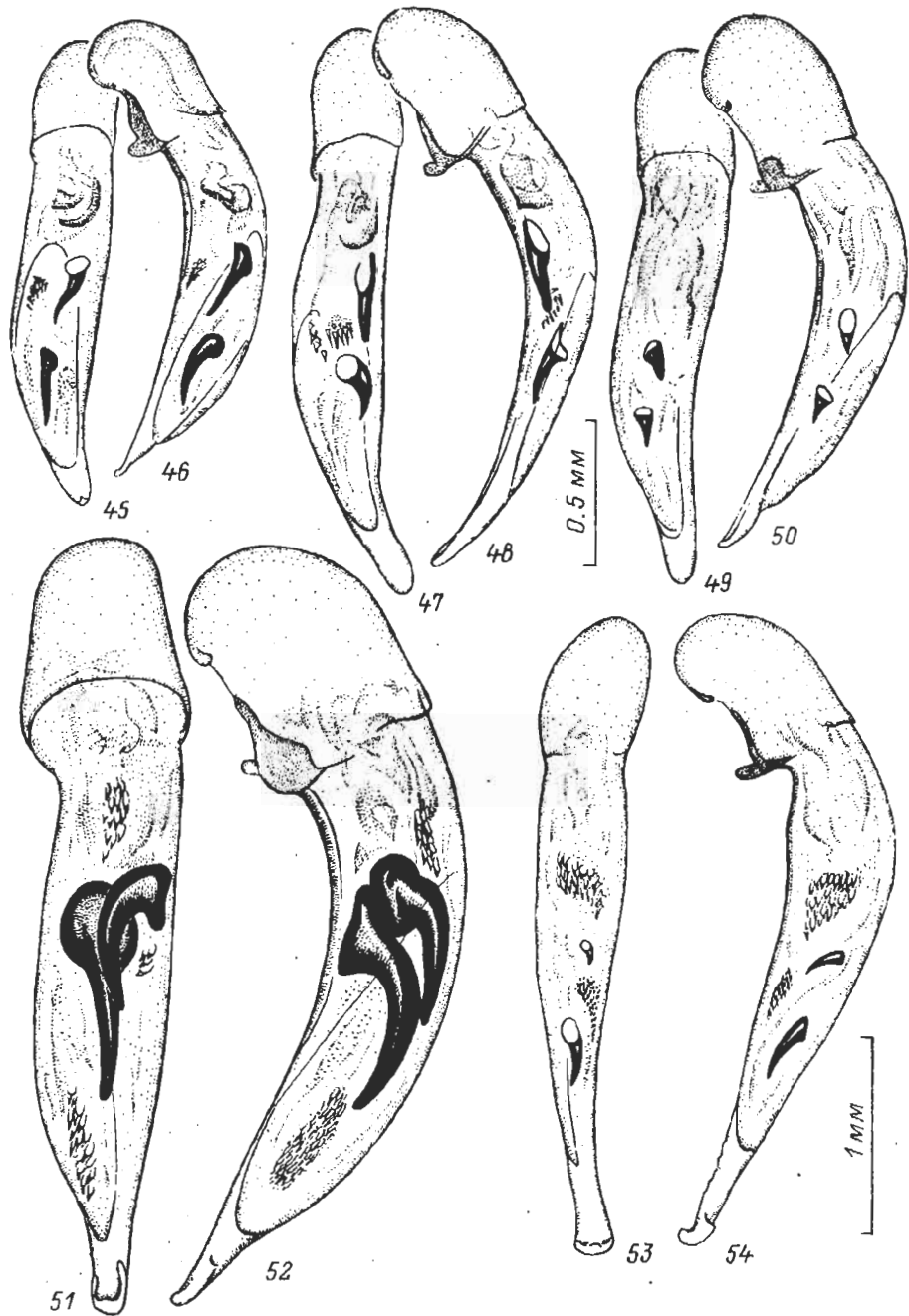


Рис. 45—54. *Harpalus* Latr., эдеагус.

45, 46 — *H. fulvus* Dej. (Оран, Алжир); 47, 48 — *H. litigiosus* Dej. (Берикей, Дагестан); 49, 50 — *H. parvulus* Dej. (Южная Африка); 51, 52 — *H. gregoryi* Basil. (Танзания); 53, 54 — *H. honestus* Duft. (Индкол, Кавказ). 45, 47, 49, 51, 53 — с дорсальной стороны; 46, 48, 50, 52, 54 — слева.

рода *Harpalus*, и рода *Ophonus*. Этот вопрос следует рассмотреть немного более подробно еще и потому, что aberrантное вооружение внутреннего мешка найдено у представителей именно этих двух родов, и есть основания предполагать, что как раз в этих группах вооружение внутреннего мешка наиболее близко к исходному и для *Harpalus*, и для *Ophonus*.

Небольшая, несомненно древняя, преимущественно средиземноморская группа *Cryptophonus*, включающая в том числе и 3 эндемичных макаронезийских вида, подобно *Harpalus* характеризуется голым телом, опушенными по краям параллельными и отсутствием задней медиальной поры на задних тазиках, однако у нее, как и у *Ophonus*, базальный членик лабиальных щупиков образует на вентральной стороне косое ребро. Кроме того, с *Ophonus* ее сближает и строение личинок (Brandmaug et al., 1980). Так вот, у большинства представителей *Cryptophonus* во внутреннем мешке отчетливо доминируют 2 крупных зубца (рис. 45—48) и лишь у двух, очевидно более молодых, сестринских видов *H. tenebrosus* Dej. и *H. idiotus* Bates зубец только один. Два зубца во внутреннем мешке эдеагуса часто встречаются и у афротропических видов *Harpalus*, представляющих многочисленную, но морфологически очень однообразную группу *Parhalus* Jeannel, которая филогенетически очень близка *Cryptophonus* (рис. 49—52). Интересно, что именно среди афротропических *Harpalus* известны виды (например, *H. frater* Chaud., *H. kibonoti* All., *H. agnatus* Reiche), у которых, как и у *Ophonus*, на задних тазиках есть задняя медиальная пора.

У *Semiophonus*, вероятно, также рано отошедшего от основного ствола *Harpalus*, наряду с типичными для этого рода имагинальными и личиночными признаками присутствуют характерные для *Ophonus* задняя медиальная пора на задних тазиках и довольно сильно развитое волосковое опушение на теле. Единственный его представитель, *H. signaticornis* Duft., во внутреннем мешке имеет лишь пару довольно крупных зубцов (рис. 59, 60). Очень сходное строение эдеагуса наблюдается и у представителей небольшой группы *tinctulus* — единственной группы *Harpalus* (не считая *Pseudoophonus*), заходящей в пределы северной части Индо-Малайской области (например, у *H. indicola* Bates и *H. tinctulus* Bates — рис. 55—58). Для преимущественно голарктического и степного рода *Harpalus* такой тип распространения, несомненно, имеет реликтовый характер. Архаичность группы *tinctulus*, как впрочем и трех предыдущих таксонов (*Cryptophonus*, *Parhalus* и *Semiophonus*), подчеркивается и формой концевой лопасти их эдеагуса без четко выраженной вершинной головки. Внутри *Harpali* этот признак, безусловно, является плезиоморфным. Нужно отметить особенно большое сходство между гениталиями *H. signaticornis* и *H. indicola*, причем оно выражается не только в строении внутреннего мешка, но и в самой форме эдеагусов. Учитывая то, что и внешняя морфология этих жуков довольно сходна (у *H. indicola* на внешних промежутках надкрылий нередко имеется отчетливая пунктировка), есть большие основания считать эти таксоны родственными.

После этих фактов уже не кажется удивительным, что такой же тип вооружения, включающий лишь 2 зубца (рис. 61, 62), можно найти и у представителей еще одной архаичной группы *Harpalus* — *Pseudoophonus*, подавляющее большинство видов которой сосредоточено в Восточной Азии и на востоке Северной Америки (например, у *H. singularis* Tschit., *H. azumai* Habu и *H. aogashimensis* Habu). Мозаичное распределение признаков, свойственное начальным этапам дивергенции *Harpali*, у *Pseudoophonus*, в частности, проявляется, помимо типичного офоноидного тарзального опушения, еще и в наличии у некоторых видов характерного для *Ophonus* и *Cryptophonus* ребра на базальном членике лабиальных щупиков. В экологическом отношении все виды *Pseudoophonus* связаны с неустойчивыми краевыми местообитаниями. Известно, что именно такие группы часто оказываются родоначальниками таксонов, осваивающих новые адаптивные зоны (см., например, Северцов, 1990).

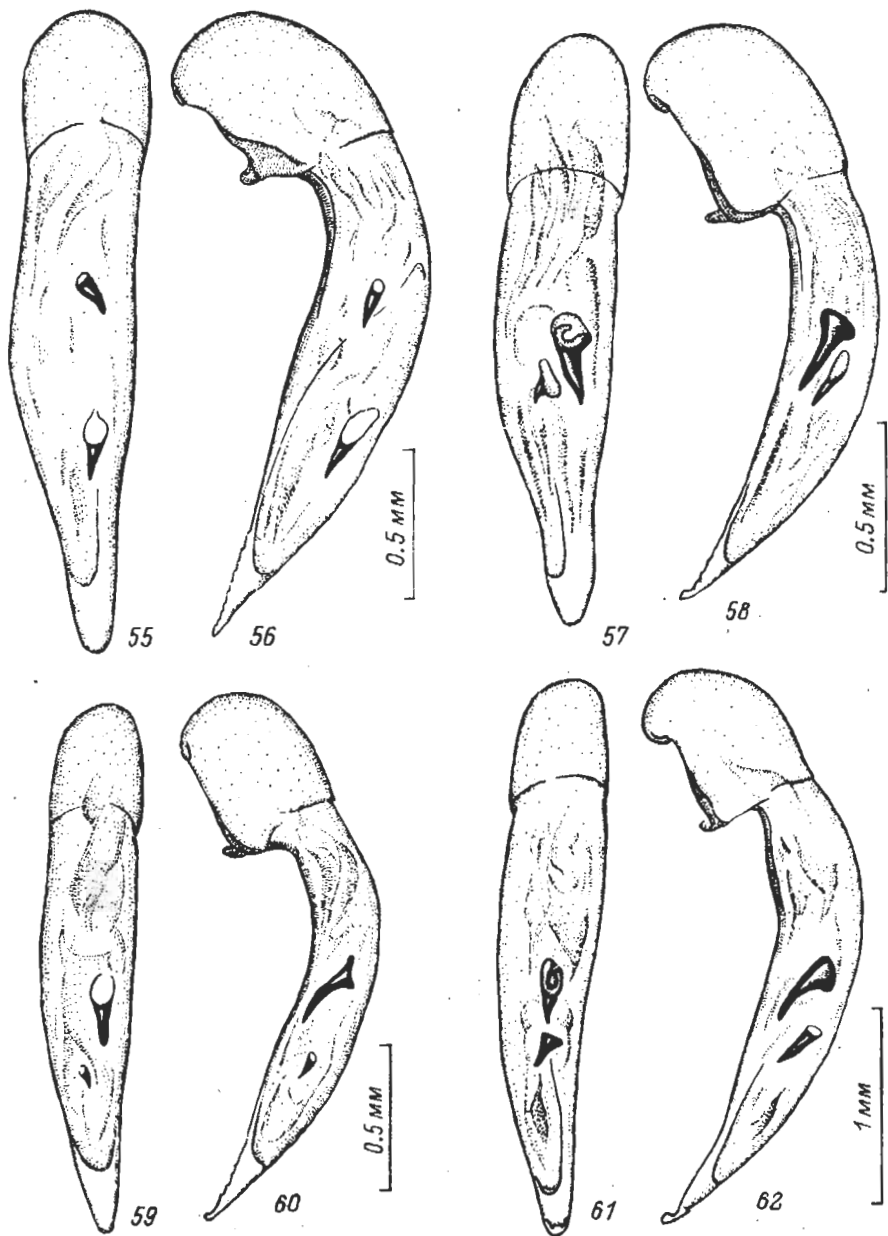


Рис. 55—62. *Harpalus* Latr., эдеагус.

55, 56 — *H. indicola* Bates (Тибет); 57, 58 — *H. tinctulus* Bates (Япония); 59, 60 — *H. signaticornis* Duft. (Франция); 61, 62 — *H. singularis* Tschit. (Вьетнам). 55, 57, 59, 61 — с дорсальной стороны; 56, 58, 60, 62 — слева.

Таким образом, во всех рассмотренных наиболее архаичных группах *Harpalus* мы находим очень сходный тип вооружения внутреннего мешка, представленный двумя более или менее крупными зубцами. Вполне вероятно, что очень сходное вооружение внутреннего мешка было и у общего предка *Harpalus*, которое он в свою очередь унаследовал от еще более отдаленного предка общего и для других групп *Harpali*.

В процессе филогенетической диверсификации этот тип вооружения у *Harpali* претерпел значительные изменения. Так, у *Harpalus* в одних ветвях, особенно близких рассмотренным архаичным группам (например, у *Harpaloderus* Reitt., *Harpaloxys* Reitt., *Licinoderus* S.-Cl. Dev.; *Haploharpalus* Schaub., *Actephilus* Steph., групп *anxius* и *serripes*) эти 2 зубца во внутреннем мешке либо сохранились (обычно на фоне других склеротизованных элементов, как например у *H. honestus* Duft. из группы *Harpaloderus* — рис. 53, 54), либо произошла утрата одного из зубцов; в других ветвях зубцы исчезли очень рано и развитие получили другие типы вооружения, главным образом шипоносные поля и группы мелких зубчиков. Однако даже в этих ветвях, филогенетически далеких от первых, очевидно, генетическая информация об исчезнувших зубцах сохранилась, и в разных группах эти зубцы как бы неожиданно появляются вновь. Например, в чистом виде они есть у *H. cisteloides* Motsch. (группа *cisteloides*, рис. 35, 36) и у *H. zhdankoi* Kataev (группа *gisellae*, Катаев, 1990 : рис. 12, 13). Согласно Емельянову (1987), такое явление эволюционной обратимости признаков, когда на определенном отрезке макроэволюции признак полностью исчезает из фенотипа группы, а затем вновь появляется у каких-либо ее потомков, представляет собой весьма распространенный модус морфологической эволюции, который он назвал инставрацией. При этом, если восстановленный признак получает селективное преимущество (хотя бы опосредованно), он закрепляется в фенотипе и становится таксономически значимым, если же нет, то он проявляется лишь при определенных условиях у какой-то части особей как атавизм. Возможно, как атавизм нужно рассматривать и появление двух aberrантных зубцов у отдельных особей *H. hospes* и *H. tjanschanicus*, принадлежащих одной эволюционной ветви *affinis* (Катаев, 1987), у представителей которой крупные одиночные зубцы в вооружении внутреннего мешка, как правило, отсутствуют.

Что касается рода *Ophonus*, то его филогенетические связи остаются еще во многом неясными. Наличие голых парагloss и нередко многих щетинконосных пор вдоль нечетных бороздок надкрылий сближает *Ophonus* с *Selenophori*. Укажем также, что среди *Harpali* только у *O. oblongus* Schaum и *O. phoenix* Tschit. (подрод *Macrophonus* Tschit.) встречается и такой характерный для *Selenophori*, а также подтриб *Anisodactylina* и *Stenolophina* признак, как 2 щетинконосные поры на заднем крае задних бедер (у других *Harpali* их всегда больше 3). Поэтому, вероятно, отделение *Ophonus* от основного ствола *Harpali* произошло очень рано, и их предком была группа, родственная предковой группе *Ditomi*, большинство представителей которой также имеют голые парагlossы. У *Ditomi* склеротизованные структуры во внутреннем мешке, как правило, отсутствуют, у *Ophonus* они хорошо развиты, хотя одиночные крупные зубцы встречаются редко. Проведение гомологий с отдельными элементами вооружения внутреннего мешка представителей рода *Harpalus* затруднено, что указывает на независимое их развитие. Однако поскольку и у *Ophonus* (например, в под родах *Brachyophonus* Sciaky, *Typsiharpalus* Tschit., *Typsiderus* Jeanni), и у некоторых групп, сочетающих в себе признаки *Ophonus* и *Ditomi* (*Liochirus*, *Penthus*), в вооружении внутреннего мешка также есть 2 зубца, можно думать, что и для них такой тип вооружения был исходным. Как и в случае *H. hospes* и *H. tjanschanicus*, возникновение aberrантных зубцов у трех видов *Ophonus*, на мой взгляд, может рассматриваться как атавизм.

Естественно, что эти aberrантные зубцы, как и любые другие атавистические признаки, не вполне тождественны по своей структуре утраченным. Премущественно сохраняется лишь генетическая основа закладки зубцов, морфологическая же основа при их фенотипическом проявлении в каждом конкретном случае оказывается различной. Примечательно, что во всех случаях сохраняется, очевидно, изначальная парная закладка зубцов, хотя фенотипическая судьба каждого из них в результате последующей дифференциации может быть независимой друг от друга.

Такое объяснение природы aberrантных зубцов, конечно, носит дискуссионный характер, и дальнейшая разработка филогении *Harpali* позволит либо подтвердить, либо опровергнуть эти рассуждения. В некоторых случаях зубцы в вооружении внутреннего мешка у *Harpali*, несомненно, возникли независимо. Так, вероятно, независимо за счет слияния нескольких мелких зубчиков появился дистальный одиночный зубец во внутреннем мешке у *Harpalus tjanschanicus* Sem. и *H. erosus* Mannh. (группа *affinis*). У близкого им *H. obtusus* Gebl. на его месте расположена группа мелких зубчиков. Любопытно, что у *H. erosus* этот одиночный зубец, как и у *H. tjanschanicus*, нередко несет 2 или 3 вершины и, как и у aberrантных форм, не имеет четкого обособления своей базальной части от стенки мешка (Катаев, 1987: рис. 47, 48). Такие особенности строения, вероятно, свидетельствуют о его недавнем возникновении.

Однако эти факты никак не противоречат основному моему выводу, что характерный для *Harpali* тип организации внутренних структур эдеагуса, включающий 2 зубца, сформировался еще на самых ранних стадиях эволюции этого филума.

#### ДОПОЛНЕНИЕ

После сдачи статьи в печать основные ее положения были изложены в беседе Дж. Е. Боллу (Dr. G. E. Ball, Alberta). Он обратил мое внимание на то, что в основе недавнего описания североамериканского *Harpalus rewolinskii* Noonan, 1991, вероятно, лежат аналогичные aberrантные особи широко распространенного в Северной Америке *H. somnulentus* Dej. Действительно, *H. rewolinskii*, описанный по трем самцам из двух удаленных друг от друга точек, лежащих в пределах ареала *H. somnulentus*, отличается от него лишь строением гениталий. По наличию двух очень крупных одиночных зубцов во внутреннем мешке гениталии этих самцов настолько не похожи на гениталии других неарктических видов *Harpalus*, что Нунан (Noonan, 1991. The Thomas Say Foundation, XIII) установил для своего вида даже особую видовую группу.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Тр. ВЭО. 1987. Т. 69. С. 19—109.
- Катаев Б. М. Обзор жужилиц подрода *Harpalophonus* Ganglb. (Coleoptera, Carabidae, род *Harpalus* Latr.) // Энтомол. обозр. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 518—532.
- Катаев Б. М. Жужелицы рода *Harpalus* Latr. группы „*affinis*” (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 170. С. 3—41.
- Катаев Б. М. Новые данные о жужелицах родов *Pangus* и *Harpalus* (Coleoptera, Carabidae) Монголии с ревизией ряда палеарктических групп // Насекомые Монголии, вып. 10. Л.: Наука, 1989. С. 188—278.
- Катаев Б. М. Жужелицы рода *Harpalus* Latr. группы *gisellae* (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 211. С. 17—27.
- Крыжановский О. Л. Жуки подотряда Aderphaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР). Фауна СССР, Жесткокрылые, т. 1, ч. 2. Л.: Наука, 1983. 342 с.
- Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
- Татаринов Л. П. Параллелизмы и направленность эволюции // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 124—144.
- Antoine M. Coléoptères carabiques du Maroc, III // Mém. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc, Zoologie, N. S. 1959. N 6. P. 315—465.
- Brandmayr P., Ferrero E., Zetto Brandmayr T. Larval versus imaginal taxonomy and the systematic status of the ground beetle taxa *Harpalus* and *Ophonus* (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // Entomologia Generalis. 1980. Vol. 6. N 2/4. P. 335—353.