

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

---

На правах рукописи

**ЗАМОТАЙЛОВ**  
Александр Сергеевич

**ФИЛОГЕНИЯ И ТАКСОНОМИЯ ЖУЖЕЛИЦ  
ПОДСЕМЕЙСТВА ПАТРОВИНАЕ (COLEOPTERA,  
CARABIDAE)**

03.00.09 – Энтомология

**А в т о р е ф е р а т**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург  
2004

Работа выполнена на кафедре энтомологии Кубанского государственного аграрного университета.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор А.Ф. Емельянов;  
доктор биологических наук, профессор М.А. Булыгинская;  
доктор биологических наук, профессор К.В. Макаров.

Ведущее учреждение:

Кафедра энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета.

Защита диссертации состоится 27 апреля 2004 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1. Факс: (812)328-29-41 или (812)114-04-44.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан 19 марта 2004 г.

**Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук**

**Н.А. Петрова**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Начавшееся со второй половины XX века интенсивное изучение энтомофауны многих горных систем мира сопровождалось находками многочисленных новых видов жуужелиц подсемейства Patrobinae (Casale, Sciaky, 1994; Habu, 1953, 1972, 1973, 1976, 1977, 1980; Heinz, Ledoux, 1987, 1989; Ledoux, 1976, 1984; Morita, 1986, 1987, 1989, 1990, 1993; Morvan, 1969, 1981; Schmidt, 1994, 1995, 1996, 1998 и работы автора). К настоящему моменту число описанных видов подсемейства составляет 218, при этом за последние 50 лет было открыто почти 3/4 от общего числа всех видов. Более 30 известных нам видов остаются все еще не описанными, очевидно, следует ожидать еще более серьезных добавлений к фауне. Таким образом, реальный объем подсемейства представляется весьма значительным, даже по сравнению с другими, более крупными группами Carabidae. Вместе с тем, подсемейство Patrobinae, включающее преимущественно ярко или умеренно выраженных криофилов, гигрофилов и гипсобионтов, – единственная группа жуужелиц, эволюция которой очевидно связана с третичными горными системами. Ее систематика до последнего времени оставалась крайне слабо разработанной. При этом вновь описываемые виды весьма произвольно включались в разные роды, в том числе и новые, в соответствии с традициями конкретных национальных школ карабидологии. Самым ярким примером такого поверхностного подхода является недавнее повторное описание рода *Lissopogonus* под названием *Zolinopatrobis* с выделением его в новую подтрибу *Zolinopatrobina* (Deuve, Tian, 2001). Пожалуй, наиболее конструктивной попыткой разработки системы Patrobinae до последнего времени являлись работы Курнакова (1960, 1963), однако они значительно устарели, прежде всего, в связи с последующим описанием большого количества таксонов группы рода. Царящая в систематике подсемейства путаница имеет и объективные причины: Patrobinae занимают сравнительно узкую экологическую нишу, что обуславливает обилие параллелизмов и конвергенций. Выделить из массы таких признаков эволюционно существенные и провести на их основе анализ достаточно затруднительно. Вместе с тем, в последние годы новые находки показали у ряда видов значительную изменчивость некоторых признаков, казавшихся ранее стабильными и дискретными. Мы связываем ее с глобальными переменами климата и считаем необходимым в этой связи поновому оценить пределы индивидуальной изменчивости у Patrobinae, ее экологическую и эволюционную сущность. Таким образом, существует настоятельная потребность всестороннего изучения и разработки обоснованной системы подсемейства. В связи с указанными выше объективными трудностями и противоречиями во взглядах, такая работа невозможна сейчас без использования ряда нумерических методов исследования.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы являлась разработка филогенетически и эволюционно обоснованной системы

(таксономического паттерна) и эволюционного сценария подсемейства *Patrobinae*. Для ее реализации решались следующие последовательные задачи:

1. Уточнение систематического и филогенетического положения подсемейства среди *Caraboidea Conjuncta* (в смысле Jeannel, 1941), определение его объема и границ и адекватный выбор внешней группы для последующего анализа.

2. Инвентаризация фауны подсемейства, выделение естественных группировок видов на основе их морфологических и хорологических характеристик, сопровождаемые ревизией отдельных групп с изучением доступных типовых материалов и описанием новых таксонов.

3. Сравнительно-морфологическое исследование имаго, выбор и детальный анализ филогенетически значимых признаков для их последующего использования.

4. Проведение филогенетического анализа с применением различных методов численной (машинной) кладистики и выделение на этой основе монофилетических групп подсемейства.

5. Реконструкция архетипов трибы *Patrobini* и подсемейства.

6. Проведение фенетического анализа с использованием различных методов количественной фенетики и ранжирование выделенных ранее монофилетических групп и их компонентов путем сравнения нарративных и кладистических схем.

7. Выявление уровней анагенеза и морфо-эволюционных тенденций подсемейства методом градистического анализа и с помощью изучения распределения апоморфий и полиморфизмов в его группах.

8. Изучение географического распространения рецентных таксонов, сопоставление его с кладогенезом и определение на этой основе гипотетических центров происхождения и расселения в подсемействе.

9. Характеристика адаптивной зоны, морфофункциональных адаптаций имаго и биологических особенностей с точки зрения эволюции подсемейства.

10. Определение экологической и эволюционной сущности случаев аномального строения некоторых морфологических структур, наблюдаемых в последние годы на фоне изменения климата.

11. Определение роли орогенеза как возможной предпосылки макроэволюции жужелиц (*Caraboidea Conjuncta*) (на примере *Patrobinae*).

12. Синтез результатов с целью разработки таксономического паттерна подсемейства и его эволюционного сценария, характеристика свойств таксономической системы подсемейства.

Положения, выносимые на защиту. На защиту выносятся разработанная система и эволюционная модель *Patrobinae*, а также методы их построения.

Научная новизна. Настоящая работа представляет собой оригинальное исследование, выполненное на основе изучения всех описанных родов и подродов подсемейства *Patrobinae*, подавляющего числа известных ви-

дов и подвидов и типового материала по большинству известных форм. В результате многолетней работы из различных регионов мира (главным образом, Палеарктической области) описаны как новые 1 триба, 2 подтрибы, 12 родов, 5 подродов, 91 вид и 21 подвид (с учетом установленного в настоящей работе статуса), существенно пересмотрен объем и статус 2 известных ранее подтриб Patrobinae. Кроме того, из родственной Patrobinae группы жуужелиц, Trechitae (в смысле Крыжановского, 1983, Erwin, 1985 и др.), описан 1 род и 3 вида и из других групп жуужелиц – 16 видов и ряд подвидов. Описаны личинки 5 видов рода *Deltomerus* и 1 вида рода *Diplous*. Впервые в рамках подсемейства детально исследован и проанализирован ряд морфологических структур имаго (прежде всего, в строении груди, восьмого тергита брюшка, гениталий самцов и самок), которые использованы при построении системы.

Обоснован объем и статус подсемейства. Впервые с использованием различных методов численной (машинной) кладистики разработана филогенетическая схема подсемейства, выявлены уровни организации и направления анагенеза у Patrobinae, проведен фенетический анализ и установлены статусы между основными группировками таксонов, на основании чего предложена оригинальная система подсемейства. Установлены основные черты экологической эволюции группы.

На практике впервые в систематике жуужелиц реализован комплексный подход, сочетающий различные методы филогенетической систематики, эволюционной таксономии и количественной фенетики, основанный на нумерических методах исследования и преследующий целью разработку таксономического паттерна группы (в смысле Шаталкина, 1988).

Выявлено аномальное строение некоторых морфологических структур, наблюдаемое на фоне глобальных изменений климата. Оно расценивается как фенотипическая реакция, выходящая за обычный порог выражения, и рассматривается как эволюционная перспектива группы.

Теоретическая и практическая ценность. Результаты исследования являются существенным вкладом в изучение морфологии, распространения, систематики, филогении и эволюции Patrobinae. Уточнена система Carabidae Conjunctae в целом. Реконструированная географическая история подсемейства может служить моделью для других групп организмов, распространенных преимущественно в горах. Показано, что орогенез является одной из важных предпосылок эволюции ветви жуужелиц, включающей Patrobinae, а происхождение их отдельных групп может быть тесно связано с горообразовательными процессами. Работа вносит определенный вклад в биогеографическое районирование суши, а реализованные в ходе нее методические подходы представляют определенную ценность в развитии современной концепции систематики животных.

Составлен определитель всех таксонов групп семейства и рода Patrobinae, разработаны определительные таблицы видов для ряда крупнейших его группировок (всех видов родов *Deltomerodes*, *Chinapenetretus*, палеарктиче-

ских видов *Diplous* и *Platidiolus*, большинства видов *Deltomerus* и *Parapenetretus* и др.), составлен каталог мировой фауны Patrobinae, частично опубликованный как составная часть Каталога палеарктических жесткокрылых (Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 1. Stenstrup, 2003). Ряд видов рекомендован для внесения или внесен в региональные Красные книги и списки охраняемых видов РФ. Некоторые полученные данные используются при чтении лекций по курсам «Зоология беспозвоночных», «Общая энтомология», «Экология насекомых».

Апробация результатов и публикации. Результаты исследований докладывались на XII Международном симпозиуме по энтомофауне Средней Европы (Киев, 1988 г.), X съезде Всесоюзного энтомологического общества (Ленинград, 1989 г.), XI и XII съездах Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 1997 и 2002 гг.), 55-х Чтениях памяти Н.А. Холодковского (Санкт-Петербург, 2002 г.), I конференции РАЕ «Экология и рациональное природопользование» (Хургада, 2003) и ежегодных научных конференциях Кубанского государственного аграрного университета (2000, 2001, 2002 и 2003 гг.), а работа в целом заслушана и обсуждена на расширенном заседании кафедры энтомологии Кубанского государственного аграрного университета и семинаре лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН (2003 г.). По материалам диссертации опубликовано 50 работ общим объемом более 50 печ. л., в том числе 2 монографии, 2 работы находятся в печати.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 11 глав, выводов, библиографии и приложения. Основная часть изложена на 399 страницах машинописного текста и включает 11 таблиц и 92 рисунка. Список литературы содержит 642 наименования, из них 480 на иностранных языках. Приложение объемом 170 страниц включает каталог мировой фауны подсемейства Patrobinae, определительную таблицу триб, подтриб, родов и подродов по имаго, описания новых таксонов групп семейства и рода и 100 листов с 607 оригинальными морфологическими рисунками и сопровождающими их подписями.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. История изучения и разработки системы подсемейства

1.1. Номенклатура подсемейства. Первые виды, относящиеся теперь к Patrobinae, были описаны из Европы во второй половине XVIII века как *Carabus atrorufus* Strøm и *Carabus excavatus* Paykull (Strøm, 1768; Paykull, 1790). Родовое название *Patrobus* впервые предложено Мегерле, но не было опубликовано до того времени, пока его не перечислил в своем каталоге Дежан (Dejean, 1821), который и является автором таксона. Им же (Dejean,

1828) был предложен термин «Patrobidans» для «раздела» группы Feronians, включавшего виды рода *Patrobus*. Название Patrobidae употреблено для обозначения отдельного семейства Кирби (Kirby, 1837). Шодуар (Chaudoir, 1871) выделил две его основные группы, Patrobidae s. str. и Deltomeridae, рассматриваемые в настоящей работе как подтрибы. Период интенсивного описания видов подсемейства пришелся в основном на 20-е – 60-е годы XIX века. В это время был описан и целый ряд таксонов группы рода: *Patrobus*, *Platidiolus*, *Diplous*, *Platidius*, *Penetretus*, *Deltomerus*, объединяющих большую часть известных сейчас видов. Единственным таксоном группы рода, описанным в самом начале XX века, оказался подрод *Paradeltomerus* (Apfelbeck, 1908). Весьма значительный вклад в изучение фауны Patrobinae Северной Америки был внесен в этот период Кэйси (Casey, 1918, 1920, 1924), хотя многие его таксоны и были впоследствии синонимизированы. В первую половину XX века ряд таксонов подсемейства был описан и другими авторами. Особого упоминания заслуживает монграфия Жаннеля (Jeannel, 1941), содержащая сжатую, но важную информацию по Patrobinae, и ревизия двух родов подсемейства, *Patrobus* и *Diplous*, опубликованная Кюнельтом (Kühnelt, 1941). Последняя содержала ряд серьезных ошибок. В период с 1910 по 1950 год было описано значительное количество таксонов группы рода: *Lissopogonus*, *Neopatrobus*, *Geopatrobus*, *Platypatrobus*, *Patroboidea*, хотя некоторые из них и были впоследствии синонимизированы. Начиная с 50-х годов XX века, наблюдается постоянное нарастание количества описаний жуужелиц из различных регионов мира, что в полной мере относится и к Patrobinae. Подавляющее количество новоописаний посвящено восточноазиатской фауне. Во второй половине XX – начале XXI века описаны следующие таксоны группы рода: *Zolinopatrobus*, *Archipatrobus*, *Grandipenetretus*, *Tibetopenetretus*, *Parapatrobus*, *Parapenetretus*, *Robustopenetretus*, *Butanopenetretus*, *Chinapenetretus*, *Dimorphopatrobus*, *Apenetretus*, *Apatrobus*, *Chaetopatrobus*, *Minypatrobus*, *Deltomerodes*, *Caelopenetretus*, *Naxipenetretus*, *Ldouxius*. В процессе подготовки настоящей работы описаны роды или подроды *Minipenetretus*, *Ambigopenetretus*, *Quasipenetretus*, *Baiopenetretus*, *Qiangopatrobus*, *Patanitretus*, *Himalopenetretus* и *Berberomerus*.

1.2. Объем и таксономический состав подсемейства. В составе Patrobinae традиционно выделялись две нечетко очерченные группы, трактовавшиеся, например, как трибы Patrobini и Deltomerini (Крыжановский, 1983а и др.). Недавно (Замотайлов, Лафер, 2001) была описана еще одна триба, Platidiolini, включающая единственный сильно изолированный морфологически род *Platidiolus*. Последние новации традиционной системы подсемейства принадлежали Леду (Ledoux, 1984) и Замотайлову (1992). Казале и Шаки (Casale, Sciaky, 1994) синонимизировали трибу Deltomerini с Patrobini, тем самым подтвердив необходимость поиска новых критериев и методических подходов к построению системы подсемейства. Тем не менее, близкое родство всех указанных таксонов не вызывает сомнений, и они образуют хо-

рошо очерченную группу жужелиц (далее – триба Patrobini). Более спорным вопросом является положение рода *Lissopogonus*, первоначально описанного в трибе Pogonini. Позже был сделан вывод о родстве этого рода и Patrobini, а затем для него была описана отдельная триба (Zamotajlov, Sciaky, 1996; Замотайлов, 1999). Предварительно можно предположить, что Lissopogonini занимают в определенном смысле промежуточное положение между Patrobini и Trechitae, о чем свидетельствует ряд признаков. При этом *Lissopogonus* – единственный род жужелиц, обнаруживающий заметное сходство с Patrobini. Вне зависимости от филогенетических интерпретаций, некоторые особенности морфологии Lissopogonini можно считать преадаптациями, на основе которых в рамках Patrobini была реализована принципиально иная жизненная стратегия, способствующая проникновению в вакантную и весьма обширную адаптивную зону (см. ниже), что явилось исходным параметром их эволюции и диверсификации. Ареал Lissopogonini заполняет территорию между «антарктическими» Mecyclothoracini и «арктическими» Patrobini, частично перекрывая ареалы этих двух крупных триб жужелиц (на Яве – ареал Mecyclothoracini, и в Южном Китае и Гималаях – ареал Patrobini).

1.3. Систематическое положение подсемейства. Констатируется, что система жужелиц разработана все еще недостаточно. В частности, весьма дискуссионным является систематическое положение и взаимоотношения «низших», сравнительно немногочисленных по сравнению с Harpalinae, групп Carabidae Conjunctae, выделенных Жаннелем в группу Styliфера (Jeannel, 1941), к которой относят и Patrobinae. В разделе рассматриваются различные трактовки систематического положения Patrobinae, основанные на признаках наружной и внутренней морфологии имаго, строении личинок, карие систематических и молекулярных данных. Сделано предварительное заключение о достаточно удаленном от Trechitae и значительно более базальном положении Patrobinae. Если задаться целью проследить не столько «горизонтальные», сколько «вертикальные» связи Patrobinae (в смысле Шаталкина, 1988), их ближайших родственников следует, вероятно, искать среди базальных групп, сестринских по отношению ко всему комплексу Patrobinae + Trechitae. Такой группой являются, скорее всего, Psydrinae s. l. Учитывая, что парафилия последних доказана и она *de facto* подразделена на несколько независимых линий, такое решение не может быть однозначным. Тем не менее, с нашей точки зрения, критериям поиска должна отвечать группа, архаичная по своему распространению и чем-то сближаемая с Patrobinae или Trechitae. Лучше всего таким условиям отвечает триба Mecyclothoracini. Кроме того, из всех Psydrinae именно Mecyclothoracini, очевидно, наиболее близки к Patrobinae в хорологическом и в экологическом отношении. Во-первых, это одна из наиболее широко распространенных групп, выходящая за пределы типично «антарктического» распространения, характерного для других Psydrinae s. str. (кроме Amblytelini). Во-вторых, Mecyclothoracini – геофилы, предпочитающие влажные леса. Кроме того, они в основном бескрылы, что



также напоминает *Patrobini* и может приводить к сходным адаптациям. На основании этих данных в качестве внешней группы, определяющей полярность состояний признаков, в работе принят род *Mecyclothorax*.

1.4. Фаунистика, палеонтология, биология и экология подсемейства. Бегло рассмотрены важнейшие работы, посвященные региональной фаунистике, биоэкологии, ископаемым формам и морфологии преимагинальных стадий *Patrobinae*.

## Глава 2. Материал и методика

2.1. Изученный материал. В ходе подготовки работы были обработаны материалы по *Patrobinae*, хранящиеся в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), Научно-исследовательском зоологическом музее МГУ (Москва), МПГУ (Москва), музеях естественной истории в Париже (Muséum Nationale d'Histoire Naturelle), Базеле (Naturhistorisches Museum), Милане (Museo Civico di Storia Naturale), Вероне (Museo Civico di Storia Naturale), Народном музее в Праге (Národní Muzeum) и некоторых других учреждениях. Благодаря любезности коллег, были также получены на изучение материалы из научных учреждений Новосибирска (Зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН), Иркутска (ИГУ), Махачкалы (Институт прикладной экологии и Биологический музей ДГУ), Киева (Институт зоологии НАН Украины), Еревана (Институт зоологии НАН Армении), Лондона (The Natural History Museum), Брюсселя (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique), Копенгагена (Universitetets Zoologisk Museum), Хельсинки (Zoological Museum, University of Helsinki), Будапешта (Természettudományi Múzeum), Оттавы (Eastern Cereal and Oilseed Research Centre, Agriculture and Agri-Food Canada) и Токио (National Science Museum), а также изучены обширные материалы из частных коллекций И.А. Белоусова, И.И. Кабака, А.Г. Коваля (Санкт-Петербург), Р. Шаки (R. Sciaky, Милан), С. Фаччини (S. Facchini, Пьяченца), Д. Вразе (D. Wrase, Берлин), В. Гейнца (W. Heinz, Шванфельд), Ж. Леду (G. Ledoux, Париж), П. Морвана (Dremm tab Morvan, Карентуар), Я. Фаркача (J. Farkač, Прага), М. Дворжака (M. Dvořák, Прага), Н. Ито (N. Ito, Каваниши), С. Мориты (S. Morita, Токио) и многих других сборщиков и специалистов. В основу работы легли также собственные многолетние сборы автора с Кавказа (1987 – 2003 гг.), материалы экспедиций в Турцию (1997 г.) и Китай (1996 г.).

У всех изученных видов исследованы гениталии самцов и самок, у подавляющего числа доступных видов – терминалии самок и детали строения вентральной области птероторакса.

2.2. Методы сбора и морфологических исследований. Рассмотрены основные методы сбора *Patrobinae*. Микроскопия имаго осуществлялась с использованием стереоскопических микроскопов РЗО и МБС-10 с люминесцентным источником света и световолоконным освещением,

структур имаго и личинок – с использованием оптического микроскопа МБИ-2. Рисунки выполнены с помощью рисовальных аппаратов MNR-3 и РА-7У 4,2. Постоянные препараты изготавливались с использованием глицерина и жидкости Фора-Берлезе.

2.3. Методы анализа. Филогенетические реконструкции осуществлялись с применением методики машинного кладистического анализа. Построение исходной матрицы проводилось с использованием редактора WinDada, компонента программного пакета WinClada (версии 0.9.99m24 и 1.00.08), с последующим экспортом ее в требуемый формат. Предварительного взвешивания признаков не проводилось. Для генерации и анализа деревьев использовались программы Hennig86 (версия 1.5) в оболочке TreeGardener (версия 2.2), WinClada и Component (версия 2.0). При использовании WinClada применялся эвристический анализ по методу деления-воссоединения при замене ветвей (tree bisection-reconnection method of branch-swapping). Деревья, построенные в обеих программах, подвергались процедуре консенсуса правила большинства (majority rule consensus). При конвертации исходной матрицы в формат Hennig86 в подавляющем большинстве случаев полиморфным признакам приписывалось апоморфное состояние, за исключением плезиоморфных, доминирующих в группе. Кладогаммы, полученные различными способами, сопоставлялись для достижения максимально объективного результата. Главной целью анализа явилось выделение основных бесспорно монофилетических групп подсемейства для их последующей таксономической интерпретации.

Для установления уровней организации применена методика градиристического анализа на основе кладограмм, предложенная Любарским (1998), однако строгого расчета «свойств» распределений не проводилось. В качестве косвенных показателей эволюционной продвинутости использованы также общее число апоморфий и уровень полиморфизма в каждой группе.

Использованы некоторые приемы кладистической биогеографии. Для согласования филогенеза и распространения выделенных групп и построения деревьев зоохоронов применена технология картографии деревьев (Tree mapping). Использованы программы Component и TreeMap (версия 1.0a). При проведении эвристического анализа с заменой ветвей по принципу ближайшего соседа (nearest neighbor interchanges – NNI) испытаны все 3 возможных критерия минимизации (экономии): количество добавленных листьев, потерь и удвоений. В каждом случае рассчитано распределение изменчивых параметров, получены деревья, отражающие строгий консенсус и консенсус правила большинства. Увеличение количества перегруппировок принципиально не меняло форму кладограмм. Также существенно характер ветвления не менялся при использовании «предположения 1» и отчасти «предположения 2» (в смысле Nelson, Platnick, 1981 и др.) о характере ареалов широко распространенных таксонов. Влияние каждой группы на экономичность согласованного дерева проверялось путем расчета статистики при удалении «каждого

листа». Для обсуждения кладогенеза зоохоронов использовано дерево, полученное методом консенсуса правила большинства при минимальном добавлении листьев. Предварительно все его «неразрешенные» (недихотомичные) узлы были принудительно преобразованы в дихотомичные.

Фенетический анализ осуществлялся с использованием двух типов нумерических показателей: мер общности и различия (или метрических расстояний). Наиболее информативными оказались индекс сходства Чекановского-Сьеренсена в форме  $b$  и мера процентного несовпадения. Во избежание неверных интерпретаций, из анализа исключены группы с неизвестными состояниями признака. Нами использовано два наиболее часто применяемых метода кластерного анализа: одиночного присоединения и невзвешенного арифметического среднего. Расчет вторичных матриц и кластеризация проводились с использованием программ Statistica 99 Edition (версия 5.5 а) и BioDiv (версия 4.1, любезно предоставленная разработчиком Л. Пеневым).

Расчет сходства и различия зоохоронов проводился с использованием тех же программ. Применены меры сходства Чекановского-Сьеренсена, Жаккара, Кульчинского, Охиаи-Баркмана в форме  $a$ . Кластеризация проводилась методами одиночного присоединения, невзвешенного арифметического среднего, взвешенного арифметического среднего, центроида и взвешенного центроида. Используются также меры различия: процентного несовпадения, евклидова расстояния, квадрата евклидова расстояния, сити-блок или Манхаттан, взвешенного расстояния (power distance) и мера Пирсона.

Приведенные в работе таксономические построения не реализуют жестко принципы следования (секвенции) и ранговой эквивалентности сестринских групп, а выделенные нами таксоны часто не являются голофилетическими, т.е. в значительной степени используется традиционный политетический подход (в смысле Емельянова, Расницына, 1991 и др.) к выделению таксонов, хотя и насыщенный нумерическим содержанием. Последовательное применение кладистического анализа, установление уровня фенетического сходства, выявление уровней организации, закономерностей расселения и экологической адаптации в исследуемой группе в целях разработки ее системы, на наш взгляд, реализует на практике концепцию таксономического паттерна, предложенную А.И. Шаталкиным (1988).

При характеристике свойств системы *Patrobinae* использованы индексы таксономического разнообразия ( $R$ ) (интерпретируемые как сумма подродов и/или групп видов в роде) и объем таксона ( $V$ ), численно равный количеству видов в роде (по Любарскому, 1998). Фауногенетические интерпретации основаны на общепринятых палеогеографических, палеоклиматологических и фауногенетических представлениях (Хаин, Леонтьев, 1950; Munroe, 1956; Сеницын, 1962, 1967; Богданов, Каплин, Николаев, 1978; Matthews, 1979; Termier, 1979; Монин, Шишков, 1979; Barron et al., 1981; Keast, 1981; Герасимов, Величко, 1982; Ager, 1982; Rögl, Steininger, 1983; Prest, 1984; Noonan,

1986, 1988; Downes, Kavanaugh, 1988; Schwert, Ashworth, 1988; Dereourt, Ricon, Vrielynck, 1993; Elias, 1994 и др.).

### Глава 3. Положение триб *Lissorogonini* и *Patrobini* в системе *Carabidae*

Для предварительного определения места *Patrobini* и *Lissorogonini* среди близких таксонов и подтверждения их предполагаемого родства и статуса проведен анализ, включающий кладистические и фенетические методы. Выбраны следующие группы для анализа: триба *Mecyclothoracini* (внешняя группа); триба *Lissorogonini*; триба *Patrobini*; триба *Sinozolini* и все основные группы *Trechitae*: триба *Zolini* (включая *Merizodina* и *Oopterina*); триба *Trechini* (включая *Perileptini*, *Aepini*, *Nomaloderini*, но исключая *Trechodini*); триба *Trechodini*; триба *Vembidiini s. str.* (включая *Xystosomina*); триба *Tachyini* (как отдельные группы выделены 3 ее основные подтрибы, *Tachyina*, *Lymnastina* и *Anillina*); триба *Pogonini* (без учета признаков сильно уклоняющихся родов *Thalassotrechus* VanDyke и *Pogonopsis* Bedel). Кладистический анализ проведен по 21 признаку морфологии имаго. На предпочтительной кладограмме (рис. 1) *Lissorogonini* и *Patrobini* образуют весьма вероятную монофилетическую группу, характеризующуюся двумя синапоморфиями по признакам 19 (присутствие гоноксального рамуса) и 20 (присутствие бурсального склерита) и двумя гомоплазиями по признакам 15 (трубка пениса мембранозная дорсально) и 18 (отсутствие мечевидных щетинок гонапофиз). Любопытным фактом является базальное положение в анализируемом комплексе трибы *Pogonini*. Похожие результаты были получены пока только Макаровым (1997) при расчете коэффициента таксономической дистанции Симпсона на основе изучения хетотаксии личинок жуужелиц. *Sinozolini* могут рассматриваться как базальная, самая ранняя, группа в оставшейся апикальной ветви *Trechitae*. В ее пределах выделяется монофилетическая группа, объединяющая *Zolini* и *Trechini*, и клада *Vembidiini s. l.* Наиболее уклоняющейся группой является *Anilina*, близкое родство остальных подтриб практически не вызывает сомнения. Монофилия *Tachyini s. l.*, напротив, не доказана.

Фенетический анализ не выявил близкого сходства *Lissorogonini* и *Patrobini*. Можно лишь констатировать значительные отличия обеих групп от прочих *Trechitae*, образующих группировку с уровнем сходства 0,68 при одиночном присоединении и 0,65 при невзвешенном арифметическом среднем. При этом *Pogonini* более обособлены от других *Trechitae* (которые образуют группу на уровне 0,72 при одиночном присоединении и 0,59 при невзвешенном арифметическом среднем). С точки зрения фенетики, *Vembidiini s. l.* образуют хорошо очерченную группу (к которой, однако, должны быть отнесены и *Zolini*). *Tachyini* также формируют отдельную группу, включающую все анализируемые подтрибы (хотя это сходство может быть отчасти конвергентным). Таким образом, на основании приведенных данных *Lissorogonini* и

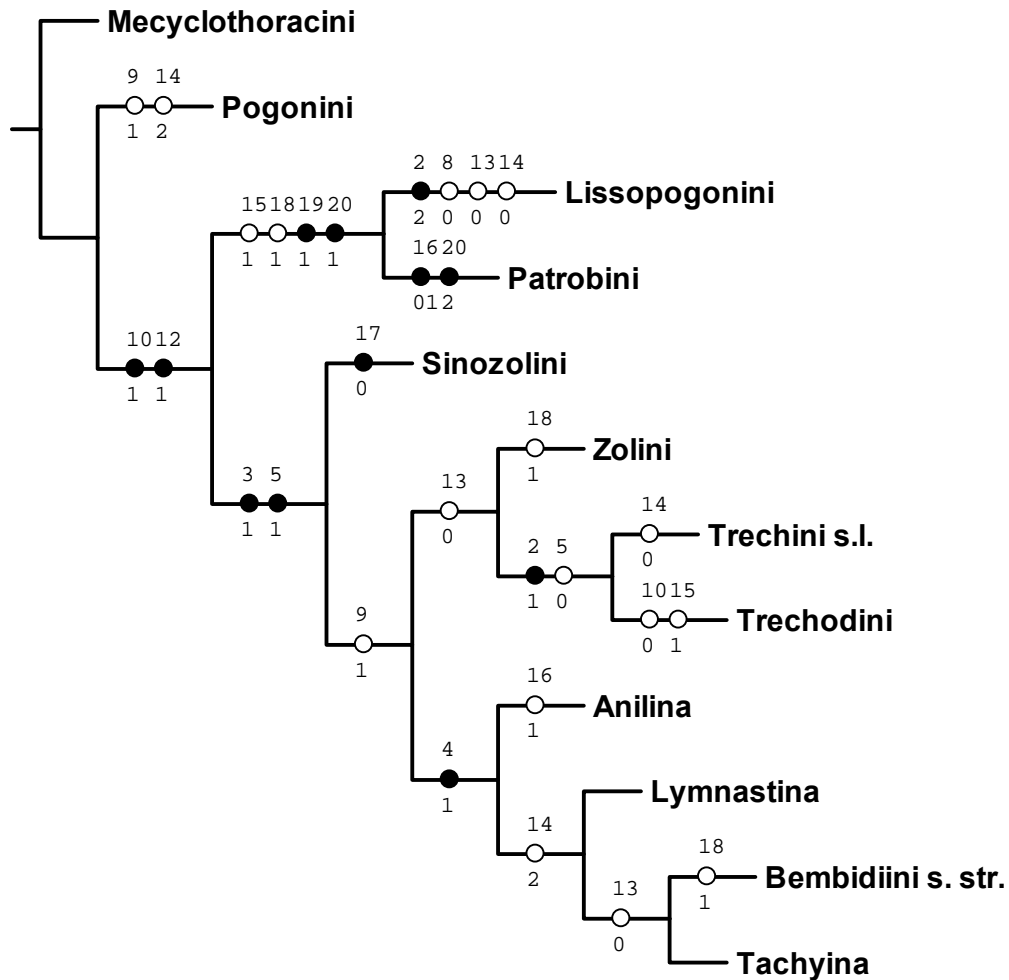


Рис. 1. Распределение состояний признаков на предпочтительной кладограмме комплекса Trechitae + Patrobini: длина=44, CI=0,54, RI=0,53; белые кружки обозначают гомоплазии, черные – аут- или синапоморфии, номера сверху соответствуют признакам, снизу – их состояниям

Patrobini претендуют на достаточно высокий таксономический статус каждая. Исходя из иерархии, принятой в исследуемом комплексе, статус триб вполне удовлетворяет этому уровню различий, что реализовано в предложенной ниже системе.

## Глава 4. Морфологические особенности

4.1. Строение имаго. Выполнен сравнительно-морфологический очерк имаго, сопровождаемый иллюстрациями деталей строения и анализом изменчивости отдельных структур. Жужелицы небольших или средних размеров (длина тела 4,5 - 20 мм), обычно стройные и уплощенные (кроме Lissopogonini), с сильно развитой шейной перетяжкой. Тело обычно темное, черное или темно-коричневое, блестящее, обычно окрашено однотонно и практически лишено рисунка надкрылий и переднеспинки, редко двуцветное,

черно-желтое, или надкрылья с неясным черно-желтым или черно-красным рисунком, лишь в трибе *Lissorogonini* с металлическим блеском и светлыми пятнами на надкрыльях.

Голова удлинненно-овальная, редко утолщенная, с резкой шейной перетяжкой, иногда (*Lissorogonini*) с очень глубокими и длинными лобными бороздками, ограниченными по сторонам киями, всегда с 1 надглазничной щетинконосной порой и 1 щетинконосной порой между задним краем глаза и шейной перетяжки, часто с многочисленными дополнительными щетинками у глаз и на висках. Обсуждается различное строение и типы хетотаксии подбородка, субментума, мандибул, усиков, щупиков и степень редукции глаз.

Переднеспинка *Patrobini* обычно более или менее сердцевидная и широкая, хотя в некоторых группах встречаются виды с достаточно узкой переднеспинкой, практически лишенной изгиба перед задними углами. Форма переднеспинки часто варьирует даже у близкородственных видов. Переднеспинка *Lissorogonus* более или менее расширена кзади, с тремя основными вдавлениями с каждой стороны. Обсуждается хетотаксия переднеспинки, детали строения мезэпистерн, мезэпимер и ног. В частности, отмечается, что хетотаксия четвертого членика лапок самцов и самок, признак, часто используемый для систематизации таксонов группы рода и филогенетических реконструкций некоторых крупных таксонов жужелиц, у *Patrobinae* может быть успешно применен только в целях внутривидовой диагностики.

Форма надкрылий чаще удлинненная, реже овальная или почти квадратная, плечи от сглаженных и узких до широких и отчетливых, с более или менее хорошо развитыми плечевыми зубцами. Обычно надкрылья слабо выпуклые, чаще гладкие, с хорошо развитыми бороздками (лишь у *Lissorogonini* отчетливо различима только первая бороздка), всегда с щетинконосными порами (порой), у *Patrobini* образующими серию на третьем промежутке, а часто и на пятом и седьмом промежутках. Виды и формы с хорошо развитыми плечами, как правило, полнокрылы и хорошо летают. Обсуждается хетотаксия надкрылий и тенденции ее развития, строение краевой серии надкрылий, возвратной бороздки, степень редукции крыльев.

По совокупности признаков подсемейство имеет «гарпалоидный» тип брюшка. Тем не менее, степень погруженности восьмого тергита самок и наличие антеролатеральных апофиз, ключевые признаки, использованные Девом (Deuve, 1988a, 1988b, 1988c и др.), оказались весьма разнообразными в пределах подсемейства и применяются в последующем анализе.

Гениталии самцов типичного трехлопастного типа. Основание пениса открыто, в виде более или менее симметричных лопастей. У *Lissorogonus*, напротив, имеется базальная капсула с симметричным отверстием. Все виды триб *Patrobini* и *Lissorogonini* имеют пенис желобообразной формы, лишенный интенсивной склеротизации дорсально. Дорсальная поверхность трубки пениса состоит из двух более или менее сближенных лопастей. Рассмотрены различные типы строения пениса и элементы склеротизации эндофаллуса.

Отмечается, что некоторые виды-двойники надежно отличаются только структурой склеритов эндофаллуса. Парамеры *Patrobinae* демонстрируют большую стабильность строения в пределах крупных таксономических групп. У *Lissorogonini* они значительно дифференцированы по размеру, как у жужелиц *Limbata Conchifera*, сохраняя при этом строение, во многом типичное для *Limbata Stylifera*.

Половой тракт самок устроен достаточно однообразно и просто. Большинство видов лишено многих сложных склеритов, наблюдаемых у других жужелиц, семяприемник небольшой, напоминает таковой *Mecyclothoracini*. Все *Patrobini* имеют более или менее сильно развитое хитинизированное кольцо – бурсальный склерит. Гонапофизы состоят из двух четко разделенных гонокситов. Апикальный гонкоксит несет на вершине 1 или 2 небольшие щетинки. Всегда развит гонкоксальный рамус. Ниже в анализе использованы только некоторые признаки хетотаксии и склеротизации полового тракта.

Ярко выраженный половой диморфизм отмечен только у *Dimorphopatrobis ludmilae* Casale & Sciaky.

4.2. Строение личинки. Информация о преимагинальных стадиях *Patrobinae* носит отрывочный характер (Emden, 1942; Шарова, 1964; Макаров, 1994; Thompson, 1979; Замотайлов, 1996 и др.), и личинки большинства родов пока неизвестны. Приведено обобщающее описание личинки *Patrobini*. Можно утверждать, что родственные роды (например, *Patrobis* Dej. и *Platypatrobis* Darl.) по личинкам практически неотличимы. С другой стороны, некоторые отличия существуют даже между близкими подвидами (Замотайлов, 2001), при этом векторы морфологических изменений имаго и личинки совпадают (Замотайлов, 1994, 2001). Раздел завершает таблица для определения известных родов по личинкам второго – третьего возрастов.

## Глава 5. Характеристика естественных групп подсемейства

5.1. Принципы отбора групп для нумерического анализа. Сложившаяся до настоящей работы родовая и подродовая структура исследуемого подсемейства не может считаться удовлетворительной, а ее таксоны в традиционном понимании не могут использоваться как объективные единицы анализа. С другой стороны, разработка системы на основе признаков отдельных видов также едва ли продуктивна из-за массы конвергенций и эволюционных параллелизмов. На наш взгляд, цели работы лучшим образом отвечает подход к выделению объективных групп, предложенный Крыжановским (1968): «...виды составляют большие или меньшие группы, для которых может быть установлена общность фундаментальных признаков и которые отделены друг от друга меньшими или большими разрывами». Такие группы обладают свойством реальных объектов, что было отмечено, в частности, Марковым и Наймарком (1998), их члены характеризуются общи-

ми закономерностями эволюции и особенностями географического распространения. Всего выделено 67 таких групп, охарактеризованных ниже, и внешняя группа для анализа. Их кодировка соответствует приведенной нами ранее (Замотайлов, 2002).

5.2. Морфо-хорологическая характеристика групп. Приведена краткая характеристика анализируемых групп. «Ambigopenetretus» включает 2 известных вида одноименного подрода из Юго-Западного Китая; «Apenetretus» - 4 японских вида: *A. ambiguus* (Bates), *A. dilatatus* (Bates), *A. shirahatai* (Habu & Baba), *shoorengensis* (Habu & Baba); «Archipatrobus» - соответствует прежней концепции этого рода (Замотайлов, 1992), с учетом некоторых неописанных форм; «assimilis» включает одноименный вид рода *Patrobus*; «balachowskyi» - 1 вид рода *Deltomerus*; «berezovskii» - один вид, рассматривавшийся ранее как член рода *Parapenetretus*; «brancuccii» - 1 вид, относимый ранее к *Apatrobus*; «sangensis» - 1 вид из Юго-Западного Китая; «carpathicus» - 1 вид рода *Deltomerus*; «Chinapenetretus» соответствует объему группы видов *potanini* (Zamotajlov, Sciaky, 1999); «soгах» соответствует прежнему объему (Замотайлов, 1992); «crinalis» включает 1 вид рода *Caelopenetretus*; «Deltomerodes» включает все виды одноименного рода за исключением группы *zlotichini* (Замотайлов, 1999); «Deltomerus 1» включает все группы видов, относимые ранее к «первому комплексу» кавказских *Deltomerus*, и группу *kryzhanovskii* (Замотайлов, 1992); «Deltomerus 2» - все кавказские группы рода, относимые ко «второму комплексу»; «Delt depressus» включает 1 вид рода *Deltomerus*; «Dipl depressus» - 1 вид рода *Diplous*; «fal-ciger» - 1 вид, относимый ранее к роду *Ledouxius*; «foveocollis» - 1 вид рода *Patrobus* (= *Geopatrobis* Darlington, 1938); «franzi» - 1 вид, относимый ранее к роду *Ledouxius* (Zamotajlov, Sciaky, 1998); «giacomazzoii» - 1 вид рода *Diplous*; «gr atrofufus» соответствует «шестой группе» Кюнельта (Kühnelt, 1941) и включает 5 видов рода *Patrobus*: *P. atrofufus* (Stroem), *P. obliterated* Gebl., *P. quadraticollis* Miller, *P. roubali* Mařan и *P. styriacus* Chaud.; «gr davatchii» принимается в прежнем объеме (Замотайлов, 2001); «gr davidis» соответствует одноименной группе рода *Diplous* (Замотайлов, 1996, 1997), за исключением *D. giacomazzoii* Zamot. & Sciaky; «gr dinci» принимается в прежнем объеме (Замотайлов, 2001); «gr echigonus» включает 5 видов рода *Apatrobus*: *A. echigonus* (Habu & Baba), *A. hasemiya* Morita, *A. iwasakii* Morita, *A. narukawai* Morita и *A. odanakai* Kasahara; «gr fossifrons» включает 3 вида рода *Patrobus*, *P. fossifrons* (Esch.), *P. lecontei* Chaud. и *P. stygicus* Chaud.; «gr hikosanus» - 12 видов рода *Apatrobus*: *A. cornifer* Kasahara & Ito, *A. hikosanus* (Habu), *A. ishiharai* Kasahara & Ito, *A. ishizuchiensis* (Habu), *A. jakuchiensis* (Habu), *A. kurosawai* Morita, *A. nishiawakurae* (Habu), *A. ohdaisanus* (Nakane), *A. ohtsukai* Morita, *A. satoui* (Habu), *A. tsurugiensis* (Habu) и *A. yamajii* Kasahara; «gr nebrionides» - 3 вида, относящихся к роду *Penetretus*: *P. andalusicus* (Reitt.), *P. imitator* Zamot. и *P. nebrionides* (Vuill.) (последний, возможно, представляет самостоятельную линию, хотя и обнаруживает с предыдущими видами зна-



чительное сходство); «gr przewalskii» соответствует одноименной группе рода *Diplous* (Замотайлов, 1996, 1997); «gr punctatissimus» соответствует прежнему объему (Замотайлов, 1992); «gr septentrionis» включает 2 вида рода *Patrobus*, *P. cinctus* Motsch. и *P. septentrionis* Dej.; «gr sibiricus» соответствует одноименной группе рода *Diplous* (Замотайлов, 1996, 1997); «gr sterbai» соответствует прежнему объему (Замотайлов, 1992); «gr yushanensis» включает 3 вида с Тайваня, относимые к родам *Apenetretus* или *Apatrobus*: *A. nanhutanus* (Habu), *A. smetanai* Zamot. & Sciaky и *A. yushanensis* (Habu); «hayachinensis» - 1 вид, относимый в настоящее время к *Apatrobus*; «heinzi» - 1 вид, для которого описан отдельный таксон *Tibetopenetretus*; «iturupensis» - 1 вид с Курильских островов (Лафер, 2001); «kaganensis» - 1 вид, относимый к роду *Ledouxius*; «lacustris» - единственный вид рода *Platypatrobus*; «Ledouxius» включает все виды одноименного рода, за исключением *L. falciger* (Heinz & Ledoux), *L. franzi* Zamot. & Sciaky, *L. kaganensis* (Heinz & Ledoux) и *L. pakistanensis* (Heinz & Ledoux); «lodosi» включает 1 вид рода *Deltomerus* (Замотайлов, 1992, 2001); «longicornis» - одноименный вид рода *Patrobus*; «ludmiliae» - единственный вид рода *Dimorphopatrobis*; «major» - единственный вид, для которого описан отдельный таксон *Grandipenetretus*; «Minypatrobus» - 2 вида с Хоккайдо, *M. hidakanus* Zamot. & Morita и *M. darlingtoni* Uéno; «Naxipenetretus» соответствует прежней концепции этого рода (Замотайлов, 1998); «pakistanensis» включает один вид, относимый сейчас к роду *Ledouxius*; «paradoxus» - единственного представителя подрода *Paradeltomerus*; «Parapenetretus» принимается в прежней трактовке (Zamotajlov, Sciaky, 1996) с учетом последующих исправлений (Zamotajlov, Sciaky, Ito, 2000); «Penetretus» включает 2 вида одноименного рода, *P. rufipennis* (Dej.) и *P. temporalis* Bedel; «Platidiolus» соответствует прежней трактовке (Замотайлов, Лафер, 2001); «Platidius» включает 4 американских вида рода *Diplous* (Bousquet, Larochelle, 1993 и др.); «platophthalmus» включает 1 вид рода *Patrobus*, близкий к группе *atrorufus*, но отличающийся рядом важных признаков; «punctatus» - 1 вид рода *Deltomerus*; «Qiangopatrobis» - 3 известных, *Q. andrewesi* (Zamot.), *Q. dentatus* (Zamot. & Sawada) и *Q. koiwayai* (Zamot. & Sawada), и несколько новых видов одноименного рода; «quadraticollis» - 1 вид, для которого описан отдельный род *Minipenetretus*; «reticulatus» - 1 вид рода *Parapenetretus*; «Robustopenetretus» идентичен по объему одноименному таксону (Zamotajlov, Sciaky, Ito, 2000); «sikkimensis» включает 1 вид из Сиккима; «tatricus» - 1 вид рода *Deltomerus*; «uenoi» - 1 вид, описанный в роде *Minypatrobus*; «valentinae» - единственный вид рода *Chaetopatrobis*; «validus» - 1 вид рода *Deltomerus*; «wittmeri» - 1 вид рода *Parapenetretus*; «zolotichini» - 1 вид рода *Deltomerodes*; «Lissorogonus» - одноименный род.

Изучено подавляющее большинство (90 – 100%) видов каждой группы, за исключением трех японских групп, традиционно относимых к родам (подродам) *Apatrobus* и *Apenetretus*. Кроме того, нам не удалось изучить очевидно хорошо обособленные виды *Apatrobus iturupensis* Lafer, *Chaetopatrobis*

*valentinae* Lafer, *Ledouxius kaganensis* (Heinz & Ledoux), *Himalopenetretus falciger* (Heinz & Ledoux), и повторно изучить «*Apatrobus*» *sikkimensis* (Deuve & Ledoux) и *Parapatrobus wittmeri* Zamot. Их систематическое положение установлено лишь предварительно. Изучены также *Mecyclothorax cordicollis* Sl. и *M. punctipennis* MacI. и неопределенный материал по этому роду, собранный в 1990 году в Австралии А.Г. Кирейчуком.

## Глава 6. Филогенетический анализ

6.1. Анализируемые признаки. Анализ проводился по 75 признакам, проявляющим, в основном, наибольшую стабильность в пределах основных групп Patrobinae (табл. 1). Используются также некоторые признаки, отражающие аутапоморфии отдельных групп, для фиксации их положения и последующего использования в фенетическом анализе.

6.2. Анализ с учетом полиморфизмов. Анализ проводился на основе двух матриц: исходной и сокращенной, из последней были исключены группы с максимальным числом (более 10) неопределенных признаков. Сравнительный анализ кладограмм позволяет констатировать значительное количество гомоплазий по большинству выбранных признаков. Тем не менее, отдельные состояния таких признаков могут характеризовать достаточно крупные ветви кладограмм при значительном совпадении изменения состояний признаков по узлам. Использование процедуры консенсуса правила большинства позволяет получить достаточно информативную кладограмму, отражающую основные выявленные закономерности филогенеза.

6.3. Анализ без учета полиморфизмов. При анализе матрицы с трансформированными полиморфизмами было получено 1532 дерева. Применение последовательного взвешивания в ходе расчета позволило сократить количество деревьев до четырех, отражающих основные возможные сценарии филогенеза. Принципиальным отличием этих результатов от деревьев, полученных при анализе полиморфизмов, является базальное положение отдельных групп рода *Patrobus*, не образующих общей ветви. Кладограмма консенсуса правила большинства в целом повторяет выявленные закономерности.

6.4. Характеристика предпочтительного дерева. В результате синтеза предыдущих результатов, полученных различными способами, была выбрана компромиссная кладограмма, которая представляется нам отражающей наиболее существенные закономерности филогенеза, выявленные ранее (рис. 2). Вместе с тем, это дерево представляет реальную филогенетическую возможность, отображенную из 1226 альтернатив. Принципиальным допущением при выборе этой схемы была монофилия рода *Patrobus*. Базальное положение и парафилия *Patrobus*, демонстрируемые при расчете без учета полиморфизмов, отражают допущение их прямого родства с *Lissopogo-*

## Анализируемые признаки

№	Наименование признака	Число состояний	Аддитивность
1	2	3	4
0.	Металлический блеск верха тела	2	-
1.	Пигментация покровов	2	-
2.	Пигментная окраска тела	2	-
3.	Однородность окраски тела	2	-
4.	Рисунок надкрылий	2	-
5.	Длина тела	2	-
6.	Половой диморфизм	2	-
7.	Шейная перетяжка	2	-
8.	Гипертрофия головы	2	-
9.	Развитие висков	2	-
10.	Лобные бороздки	2	-
11.	Форма мандибул	2	-
12.	Хетотаксия скапуса	3	+
13.	Хетотаксия педицелла	2	-
14.	Хетотаксия III членика усиков	2	-
15.	Форма апикального членика челюстных щупиков	2	-
16.	Форма зубца подбородка	2	-
17.	Субапикальная хетотаксия подбородка	2	-
18.	Поры нижнегубного органа	2	-
19.	Хетотаксия субментума	2	-
20.	Расположение задней надглазничной поры	2	-
21.	Орбитальная и вертикальная хетотаксия	2	-
22.	Темпоральная хетотаксия	2	-
23.	Строение переднего края переднеспинки	2	-
24.	Опушение диска переднеспинки	3	+
25.	Краевые щетинки переднеспинки	2	-
26.	Форма срединной бороздки переднеспинки	2	-
27.	Перетяжка переднегруди	2	-
28.	Опушение переднегруди	2	-
29.	Строение внутреннего угла проэпистерн	2	-
30.	Общая форма мезэпимер	2	-
31.	Развитость медиального отростка мезэпимер	2	-
32.	Форма внутренней части мезэпимер	2	-
33.	Общая форма мезэпистерн	3	+
34.	Форма переднего края мезэпистерн	2	-
35.	Валик переднего края заднегруди	2	-

1	2	3	4
36.	Строение заднегруди	2	-
37.	Форма передних бедер	2	-
38.	Форма задних вертлугов	2	-
39.	Размеров II и III члеников передних лапок ♂	3	+
40.	Форма III членика передних лапок	3	+
41.	Форма IV членика передних лапок	2	-
42.	Дорсальное опушение лапок	2	-
43.	Вентральные щетинки V членика задних лапок	2	-
44.	Дорсальная бороздка V членика задних лапок	2	-
45.	Основной кант надкрылий	2	-
46.	Развитие плеч	2	-
47.	Развитие прищитковой поры	2	-
48.	Характер развития бороздок надкрылий	4	+
49.	Дифференциация щетинконосных пор надкрылий	2	-
50.	Дискальные поры	3	+
51.	Щетинконосные поры VIII промежутка надкрылий	2	-
52.	Возвратная бороздка	2	-
53.	Антеролатеральные апофизы VIII тергита ♀	3	+
54.	Длина основной части VIII тергита ♀	3	+
55.	Продольные кили VIII тергита ♀	2	-
56.	Поперечные кили VIII тергита ♀	2	-
57.	Склеротизация центральной части VIII тергита ♀	2	-
58.	Пигментация основания VIII тергита ♀	2	-
59.	Пигментация апикальной части VIII тергита ♀	2	-
60.	Опушение стернитов брюшка	2	-
61.	Базальная капсула пениса	2	-
62.	Концевая лопасть (ламелла) пениса	4	+
63.	Наличие проксимального склерита	2	-
64.	Базальный флагеллум	2	-
65.	Наличие апикальных склеритов	3	+
66.	Соотношение размеров парамер	2	-
67.	Основание парамер	2	-
68.	Концевые лопасти парамер	4	-
69.	Редукция парамер	2	-
70.	Мембрана концевых лопастей парамер	2	-
71.	Мечевидные щетинки гонапофиз	2	-
72.	Гонокосальный рамус	2	-
73.	Склеротизация дистальной части полового тракта	2	-
74.	Бурсальный склерит	3	+

*nus*, позволяющее минимизировать число гомоплазий. Оно кажется нам маловероятным, хотя экологические особенности некоторых видов *Patrobus*, возможно, и позволяют предположить такую связь. Более вероятным является конвергентное сходство этих групп, отражающее, в частности, близкие экологические адаптации (природа которых до сих пор неясна). Основанием для такого вывода является значительное морфологическое сходство членов этого рода (и *Platypatrobus*) по ряду важных признаков, хотя и гомопластических, присутствие в нем некоторых явно «морфологически продвинутых» видов, особенно *P. longicornis* (Say), и экологических специалистов (*Platypatrobus lacustris* Darl.), особенности распространения, и, наконец, их явное сходство с остальными Patrobini. Предпочтительное дерево детально описывается и обсуждается.

6.5. Положение и структура отдельных таксонов. Рассматриваются таксоны группы рода, представления о положении или структуре которых подверглись наиболее серьезным изменениям или уточнениям в результате проведенного филогенетического анализа.

Род *Deltomerodes*. Очевидна значительная филогенетическая изоляция этого рода в трибе Patrobini. По результатам анализа, не учитывающего полиморфизмы, он должен быть помещен в основание ствола Deltomerina, при учете полиморфизмов он оказывается в основании всего ствола трибы. Основываясь на результатах наших предыдущих исследований (Замотайлов, 1999; Zamotajlov, Sciaky, 1998), его можно считать в некотором роде переходным между Patrobina и Deltomerina, что, возможно, отражает его древность. Мы предлагаем выделить для него отдельную подтрибу.

Род *Diplous*. Доказана монофилия этого рода. Его ближайшим родственником является род *Qiangopatrobis*. Положение этой ветви на большинстве кладограмм достаточно базально и изолировано, что подтверждает его древность. Об этом свидетельствует и достаточно специфические черты строения личинки (Замотайлов, 1996). Вместе с тем, роды *Naxipenetretus* и *Caelopenetretus* обнаруживают связи как с этой ветвью, так и Deltomerini в их прежнем понимании. На основании этого мы склоняемся к тому, чтобы поместить этот род в подтрибу Deltomerina и рассматривать его как наиболее примитивный (хотя некоторые его группы и демонстрируют достаточно высокий уровень организации, он не сравним с таковым, например, *Deltomerus*, см. ниже). Практически на всех полученных кладограммах в основании рода *Diplous* находится группа *przewalskii*, а апикальное положение занимают *D. depressus* (Gebler) и *Platidius*. На наш взгляд, на основании реконструкции филогенеза, родственные связи *D. depressus* (Gebler) с *Platidius* очевидны, и мы предлагаем включить его в этот подрод, изменив диагноз последнего.

Род *Parapenetretus*. Уточнен объем этого рода, который представляет монофилетическую группу, включающую подроды *Ambigopenetretus*, *Robustopenetretus*, *Parapenetretus* s. str. и вид с неясным положением *P. reticulatus* Zamot.



Род *Apatrobus*. Монофилия группы не доказана. Если родственные отношения групп *hikosanus* и *echigonus* имеют некоторые основания, исходя из кладистического анализа, их близкие связи с *A. hayachinensis* (Nakane) менее вероятны. Тем не менее, ввиду недостатка материала, мы не можем пока сделать более определенных выводов и склоняемся к трактовке, отвечающей интересам стабильности номенклатуры.

Роды *Platypatrobus* и *Patrobus*. Их положение в системе уже было обсуждено выше. О близком родстве этих групп свидетельствует и строение личинки (Bousquet, Grebennikov, 1999). Если принять их за монофилетическую группу, в ее основание должен быть помещен *Platypatrobus*. Наиболее примитивной в роде *Patrobus* является, видимо, группа *assimilis*, а продвинутыми – группа *fossifrons* и *P. longicornis* (Say), что совершенно противоречит воззрениям Дарлингтона (Darlington, 1938).

Роды *Minypatrobus* и *Platidiolus*. Монофилия этого комплекса и его родственные отношения с *Patrobina* доказаны. Хотя *Platidiolus* выделяется целым рядом гомопластических и одним аутапоморфным признаком, это свидетельствует лишь о высоких темпах эволюции этой ветви. Уровень организации *Platidiolus*, тем не менее, очень высок (см. ниже), что заставляет предположить для него более высокий таксономический ранг.

Род *Penetretus*. Группы *nebrioides* и *rufipennis* не образуют монофилетического таксона. Вероятно, последняя является производным первой. С другой стороны, признаки строения пениса и его внутреннего мешка, не использованные в исходной матрице, свидетельствуют скорее о более близких отношениях между *P. rufipennis* (Dej.), *P. temporalis* Bedel, *P. andalusicus* (Reitt.) и *P. imitator* Zamot. и удаленном положении *P. nebrioides* (Vuill.).

Род *Deltomerus*. Род занимает терминальное положение в филогенетическом дереве подсемейства. Взаимоотношения отдельных групп и комплексов видов этого крупнейшего рода трибы не могут быть истолковано однозначно на основании полученных результатов. Очевидно лишь, что филогенетический анализ не дает доводов для выделения подрода *Paradeltomerus*. Группы *sterbai*, *depressus*, *corax* и *punctatissimus* являются наиболее эволюционно продвинутыми как в роде, так и в подсемействе в целом. На довольно близкой к ним ступени эволюции стоит и группа *elegans*, особенно *D. weneri* Reitt. По всей видимости, Средиземноморье явилось ареной принципиальных эволюционных преобразований в этой ветви *Deltmerina*, которые реализовались сразу в нескольких ее группах. Очевидно «венцом» эволюции *Patrobinae* является группа *punctatissimus*, характеризующаяся сразу пятью аутапоморфиями, знаменующими, видимо, новый этап адаптации подсемейства к изме-

Рис. 2. Предпочтительная кладограмма групп подсемейства *Patrobinae*: длина=288, CI=0,31, RI=0,72; белые кружки обозначают гомоплазии, черные – аут- или синапоморфии, номера сверху соответствуют признакам, снизу – их состояниям

няющимся условиям среды. Вопрос о ранге этой группы рассматривается далее.

6.6. Позиционирование групп с неопределенными признаками. Предпринята попытка уточнения филогенетического положения групп с неполным набором известных признаков, не анализировавшихся ранее. Установлено, что «wittmeri» является сестринской группой *Parapenetretus*, а «falciger» образует монофилетическую группу с «franzi». Положение «iturupensis», «valentinae», «sikkimensis» и «kaganensis» не может быть уточнено на основании имеющихся данных, и кладистический анализ определяет их место в системе подсемейства только на уровне трибы.

6.7. Реконструкция архетипа. На основе реконструкции филогенеза дается описание архетипа трибы Patrobini и подсемейства в целом.

## Глава 7. Ранжирование таксонов и фенетический анализ

7.1. Фенетический анализ. Дается подробное описание и анализ дендрограмм, полученных при использовании различных коэффициентов и методов кластеризации. Выявленные гиатусы использованы для ранжирования отдельных таксонов при разработке системы.

7.2. Ранжирование уклоняющихся групп. На основании фенетического анализа род *Lissopogonus* заслуживает обособления от остальных групп Patrobinae, что подтверждает его высокий (на уровне трибы) таксономический статус, установленный ранее при предварительном анализе комплекса Trechitae + Patrobini. Ряд таксонов, сгруппированных вокруг родов *Deltomerus* и *Penetretus*, образуют единый комплекс (хотя и не очень четко очерченный), выделяемый ниже в подтрибу Deltomerina. К этой же подтрибамы относим и достаточно резко обособленный фенетически от оставшихся Patrobini комплекс родов *Qiangopatrobis* + *Diplous*. Род *Platidiolus* занимает на ряде дендрограмм резко обособленное положение, что является основанием для выделения его в подтрибу Platidiolina. Фенетический анализ дает определенные основания и для обособления *Deltomerodes* (который выделяется в отдельную подтрибу и на основании филогенетических данных). Группы «Platidius» и «Dipl depressus» обнаруживают значительное сходство, что является основанием для включения *Diplous depressus* (Gebler) в подрод *Platidius*. С другой стороны, на ряде дендрограмм наблюдается определенное сходство всех групп, относимых к *Diplous* в его прежнем понимании, в связи с чем объем рода не изменен. Группы «Minypatrobis» и «uenoi» проявляют значительное сходство, на основании чего род *Minypatrobis* принимается в его прежнем объеме. Очевидно его сходство с остальными Patrobina, поэтому он включается в эту подтрибу. На основании значительных отличий «franzi» исключается из состава *Ledouxius* и выделяется в отдельный род. Группы «gr echigonus», «gr hikosanus» и «gr hayachinensis», монофилия которых строго не доказана, обнаруживают значительное сходство, на основании чего род *Apatrobis* принимается в его прежнем объеме. Данные фенетического анализа



подтверждают обоснованность включения *Robustopenetretus* в состав *Parapenetretus* в качестве подрода. Группа «lacustris» проявляет минимальное сходство со всеми группами рода *Patrobus*, а иногда обособляется и от большего объема таксонов, на основании чего *Platypatrobus* рассматривается как самостоятельный род (что соответствует традиционной трактовке). «longicornis», напротив, на большинстве дендрограмм (но не на всех) оказывается рядом со своими родственниками, «gr fossifrons», и мы не видим достаточно оснований для повышения его ранга. На основании фенетического анализа мы не имеем также данных для подразделения рода *Patrobus* на подроды, подобно тому, как это было предложено Дарлингтоном (Darlington, 1938). «Penetretus» и «gr nebrionides» обнаруживают значительное сходство и формируют отдельную группу, хотя они не образуют монофилетический таксон, в связи с чем для рода *Penetretus* сохраняется его традиционный объем. Одна из апикальных групп на предпочтительной кладограмме, «gr punctatissimus», резко обособлена фенетически от остальных *Deltomerus*, ее ранг повышен до подродового.

## Глава 8. Анагенез и эволюционные тенденции подсемейства

8.1. Градистический анализ. Несмотря на принцип экономии, примененный при расчете предпочтительного дерева, оно отражает достаточно сложную и мозаичную картину филогенеза. 41 из 75 анализируемых признаков являются гомопластическими. Это признаки 5, 9, 12, 13, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 33, 35, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 47, 48, 50, 53, 54, 56, 57, 58, 59, 62, 63, 64, 65, 68, 69, 70, 73 и 74. Наличие подобных распределений признаков отражает эволюционные параллелизмы и позволяет проследить некоторые особенности анагенеза и морфо-эволюционных тенденций у *Patrobini*. Мы воздерживаемся от строгого расчета «свойств» распределений и выделяем единственное распределение (граду), охватывающее преимущественно апикальные узлы и некоторые терминальные группы предпочтительного дерева. В состав грады входят следующие состояния признаков: частичная депигментация покровов (1-1), наблюдающаяся в родах *Deltomerodes*, *Minypatrobus*, *Platidiolus*, *Parapenetretus* s. str., *Naxipenetretus*, *Ledouxius* и группе «*Deltomerus* 1»; избыточная хетотаксия скапуса (12-1, 2), наблюдающаяся у *Deltomerodes*, *Platidiolus*, *Robustopenetretus* и обширной апикальной ветви *Deltomerina* от *Ledouxius* до вершины (в наиболее выраженном виде, соответствующем состоянию 2, присутствует в терминальной части ветви *Deltomerina* от «gr nebrionides» до вершины); избыточная хетотаксия субментума (19-1), присутствующая у *Deltomerodes*, *Platidiolus*, «*reticulatus*», *Chinapenetretus* и апикальной ветви *Deltomerina* от «*Deltomerus* 2» до вершины; избыточная орбитальная и вертикальная хетотаксия (21-1), отмеченная у *Deltomerodes*, почти всего рода *Parapenetretus* (кроме подрода *Ambigopenetretus*), *Dimorphopatrobus*, *Quasipenetretus*, *Chinapenetretus*, *Caelopenetretus* и

апикальной ветви *Deltomerina* от «franzi» до вершины; дорсальное опушение лапок (42-1), известное у *Deltomerodes*, *Platidiolus* и апикальной ветви *Deltomerina* от «*Deltomerus* 2» до вершины; избыточное развитие дискальных пор (50-1, 2), присутствующее у *Deltomerodes*, *Parapenetretus* s. str., *Platypatrobus*, *Caelopenetretus*, и в значительной степени апикальной ветви *Deltomerina* от *Ledouxius* до вершины; желобообразная ламелла пениса (62-3), имеющаяся у *Deltomerodes*, *Apenetretus*, *Naxipenetretus*, *Caelopenetretus*, *Qiangopatrobis*, «gr przewalskii» и всей ветви *Deltomerina* от *Ledouxius* до вершины; реверсия в развитии склерита дистальной части полового тракта ♀ (73-0), известная у *Deltomerodes*, некоторых групп *Apatrobus* и *Apenetretus*, *Minypatrobus*, *Platidiolus*, «reticulatus», *Dimorphopatrobis*, апикальной ветви *Patrobus* от «foveocollis» до вершины, *Caelopenetretus*, *Qiangopatrobis*, *Diplous* и почти всей ветви *Deltomerina* от *Ledouxius* до вершины. Более высоким уровнем организации, характеризуемом описанной градой, всегда обладает (в той или иной степени) вершинная ветвь *Deltomerina*, очень часто *Deltomerodina* и *Platidiolina*, достаточно часто ряд групп *Patrobina* (обычно из родов *Parapatrobus* или *Chinapenetretus* и рода *Minypatrobus*) и роды *Naxipenetretus* и *Caelopenetretus* из *Deltomerina*, реже *Platypatrobus* и некоторые группы рода *Patrobus* и ветви, объединяющей *Qiangopatrobis* и *Diplous*. Наиболее высокоорганизованными группами следует признать вершинную ветвь *Deltomerina* (прежде всего, род *Deltomerus*), роды *Deltomerodes* и *Platidiolus*.

8.2. Анализ апоморфий и полиморфизмов. Показателем, достаточно хорошо коррелирующим с результатом, полученным при выделении терминальной грады, является общее число апоморфных состояний признаков в группе и роде. Все группы рода *Deltomerus* характеризуются высокой апоморфностью, достигающей 30,0 – 40,0, при этом максимальным числом апоморфных признаков обладает терминальный подрод этой ветви *Berberomerus*. В пределах значений 27,0 – 32,5 лежат группы «*Robustopenetretus*» (28,5), «*Parapenetretus*» (30,5), «*Chinapenetretus*» (29,5), «gr nebrionides» (29,5) и «*Penetretus*» (32,5), «franzi» (31,5), «crinalis» (27,0), «*Platidiolus*» (28,0) и «*Deltomerodes*» (30,5). В целом, диапазон 27,0 – 40,0 выделяет верхний уровень организации, соответствующий группам *Deltomerodes*, *Platidiolus* и верхней части ветви *Deltomerina*. Еще одним показателем эволюционной продвинутости родов является уровень полиморфизма, наблюдаемый по ряду признаков. Так, в некоторых группах *Deltomerus* он достигает 5 признаков, у «*Deltomerodes*» - 7 признаков, у «*Chinapenetretus*», «*Parapenetretus*» и «*Robustopenetretus*» - по 5 признаков, у вершинной ветви *Diplous*, «*Platidius*», - 6 признаков. Хотя все 3 перечисленных параметра не очень строго конгруэнтны, они описывают достаточно отчетливые эволюционные тенденции, которые, наряду с закономерностями филогенеза, представляются нам важной характеристикой *Patrobinae* как самостоятельной системы, выявленной на основе кладистического анализа, и задают эволюционный вектор при разработке таксономической системы группы.

8.3. Морфо-эволюционные тенденции и уровни организации. На основании проведенного анализа выявлены черты, которые представляются свойством более высокой организации *Patrobini*. Во-первых, это развитие более интенсивного волосяного покрова (как отдельных тактильных щетинок, так и диффузного опушения), охватывающего разные части тела: скапус, субментум, голову, дорсальную сторону лапок, надкрылья. Сюда могут быть добавлены интенсивное опушение диска переднеспинки, переднегруди и стернитов брюшка, наблюдаемое только в апикальной ветви *Deltomerina* или только лишь у *Berberomerus*. Во-вторых, депигментация покровов (наблюдаемая преимущественно у экологически специализированных, перигляциальных и эндогейных форм в эволюционно продвинутых группах). В-третьих, удлинение мезэпистерн. В-четвертых, развитие длинной, желобообразной ламеллы пениса. В-пятых, вторичное исчезновение склерита у основания гонапофиз. К этим чертам могут быть добавлены, вероятно, и некоторые другие, например, развитие перетяжки переднегруди, развитие бугорка или зубца с внутренней стороны передних бедер, удлинение и заострение задних вертлугов, многочисленная и не дифференцированная на группы краевая серия надкрылий и сложная форма бурсального склерита, однако из-за редкой встречаемости этих признаков у *Patrobini* или полиморфизмов в анализируемых группах использование их в градистическом анализе невозможно.

## Глава 9. Географическое распространение и история

9.1. Частная зоогеография *Patrobinae*. На основании распространения рецентных таксонов *Patrobinae* обосновывается выделение хоронов для последующего анализа (хороны не претендуют на роль реальных зоогеографических областей, хотя возможно и являются таковыми). Поскольку основной задачей главы является установление основных закономерностей фауногенеза и их сопоставление с филогенезом, в качестве предпочтительной выбрана фауногенетическая (историческая) классификация зоогеографических выделов, однако ряд использованных хоронов в значительной степени совпадает с ландшафтно-климатическими зонами.

В целом подсемейство имеет преимущественно голарктическое распространение, лишь триба *Lissopogonini* выходит за пределы Голарктики в Юго-Восточную Азию. Виды *Lissopogonus* встречаются в Индийской (INDI), Индокитайской (INCH) и Малайской (MALA) подобластях. Подавляющее большинство известных видов *Patrobini* обитает в Палеарктике и заселяет различные горные системы Альпийской складчатости, что вызывает необходимость выделения специальных горных хоронов. В Северной Америке лишь 10 видов не выходят за ее пределы. Ареалы горных (почти всегда бескрылых) видов относительно непротяженные и расцениваются отдельными авторами как реликтовые, многие из таких видов образуют подвидовые аллопатриче-

ские формы, но анализ их распространения ничего не прибавляет к пониманию фауногенеза группы в целом. Число родов с видами, имеющими обширные ареалы, невелико. При этом они почти всегда содержат и относительно локальные виды. Это *Archipatrobis*, *Patrobis*, *Platypatrobis*, *Diplous* и *Platidiolus*. Некоторые широкораспространенные виды могут, вероятно, рассцениваться как бореомонтанные, хотя отдельные их популяции встречаются не только в горах юга Европы, Азии или Америки, но и в отдельных холмисто-лесистых местностях. Мани (Mani, 1968) считал единственным бореомонтанным видом подсемейства *Patrobis assimilis* Chaud., но, без сомнения, таким же видом должен быть признан и *P. septentrionis* Dej., встречающийся в горах в Европе, Юго-Западной Сибири и в Северной Америке. Первый вид имеет евроазиатский ареал, а второй – триконтинентальный, хотя оба отсутствуют в Восточной Сибири. Группа *septentrionis* в целом имеет циркумполярный ареал. Ареал *P. septentrionis* Dej. хорошо соответствует алтайско-альпийскому типу по Фризе (Friese, 1958). Среди *Patrobini* отсутствуют типичные арктические виды, хотя бореальные виды активно проникают в лесотундру и тундру. В Палеарктике ареал подсемейства охватывает все ее области: Боревазийскую, Древнего Средиземья и Восточноазиатскую. В первой выделяются Европейско-Обская, Томско-Алтайская (ТОАЛ) и Ангарская подобласти. Европейско-Обская подобласть включает 3 зоны (провинции): Арктическую (EUAR), Тайги (EUTA) и Лиственных лесов (EUDE). Альпы выделены в отдельную Альпийскую провинцию (ALPS) Боревазийской области. Ангарская подобласть нечетко подразделяется на зоны (провинции) тундр (AGTU) и тайги (AGTA). Триба заселяет лишь Средиземноморскую подобласть области Древнего Средиземья. Подразделение континентальной части Средиземноморской подобласти на две обычно выделяемые провинции, Западносредиземноморскую и Восточносредиземноморскую, не отражает всех особенностей распространения тут *Patrobinae*. В Западном Средиземноморье мы выделяем Ронско-Иберийский (ROIB), Апеннинно-Далматинский (APDL) и Магрибский округа (MAGR). В Восточном Средиземноморье хорошо выделяется Балканский округ (BALK), в особые подпровинции выделяются также Карпаты (Карпатская подпровинция, CARP) и Кавказ (Кавказская подпровинция, CAUC). На юго-востоке Средиземноморья *Patrobinae* встречаются до самых границ Сумерийской провинции, а также в Гирканской провинции (HYRC), т.е. ареал подсемейства охватывает почти всю Средиземноморскую подобласть. Мы выделяем Армянский округ (ARMN), охватывающий практически весь Малый Кавказ и прилежащие территории Анатолии, и Понтийский округ (PONT), объединяющий Восточнопонтийско-Иранский и Пафалгонский рефугиумы по Швайгеру (Schweiger, 1966). Выделяется 13 провинций Восточноазиатской области: Тибетская (TIBT), Западногималайская (WHIM), Восточногималайская (EHIM), Сычуанская (SICH), Юннаньская (YUNN), Внутреннекитайская (CHIN), Южнокитайская (CHST), Тайваньская (TAIW), Северокитайская (CHNT), Корейская (KORE), Мань-

чжурская (MANC), Японская (JAPA) и Сахалино-Хоккайдская (SAHO). В Неарктике мы выделяем Канадскую и Сонорскую области в их традиционном понимании. Первая включает Гренландскую (GREN), Аляскинскую (ALAS) и Лабрадорскую (LABR) провинции, а вторая – Калифорнийскую подобласть (CALI), подобласть Скалистых гор (ROCK) и Атлантическую подобласть (ATLN). Охарактеризованы синператы вышеназванных хоронов.

9.2. Распределение триб и родов подсемейства по зоогеографическим выделам. Кратко описано распространение в вышеохарактеризованных хоронах родов (и надродовых таксонов) подсемейства. В целом по разнообразию *Patrobinae* резко выделяются 4 хорона: CAUC (47 видов), SICN (46 видов), JAPA (25 видов) и TIBT (23 вида) (рис. 3). При этом разнообразие в значительной степени отражает локализацию исторических центров диверсификации подсемейства.

9.3. Сходство и различие зоохоронов по родовому и групповому составу. Сходство выделенных выше зоохоронов по составу фауны является свидетельством общих закономерностей ее формирования на протяжении значительных пространств суши и позволяет решить вопрос об их принадлежности к зоогеографическим выделам более высокого ранга. Использование в качестве единицы анализа вида непродуктивно в связи со значительной дифференциацией видового состава *Patrobinae* в различных зоохоронах и высоким уровнем эндемизма, поэтому производится расчет сходства и различия, основанный на анализе распространения вышеохарактеризованных групп и родов.

Установлено, что фауна *Patrobinae* в пределах Циркумбореальной области достаточно разнородна. Ее высокое сходство наблюдается лишь в границах Европейско-Обской подобласти (включая Альпы). Обедненным ее вариантом является фауна самых высокоширотных зоохоронов – тундры Ангарской подобласти и Гренландии. Фауна Томско-Алтайской подобласти и ангарской тайги обнаруживает сходство с неарктическими выделами, при этом ТОАЛ является в определенной мере переходной между Европейско-Обской и неарктической фауной. Это в целом соответствует взгляду на Сибирь как на посредник при обмене фауной в пределах Голарктики. Устойчивого подразделения Неарктики на Канадскую и Сонорскую области не наблюдается (хотя такая трактовка данных не исключена). Вероятность объединения неарктических зоохоронов по широтному принципу (да и то не строго, учитывая характер фауны Скалистых гор) компенсируется возможностью подразделения их по принципу восток – запад (что подтверждает, например, возможность выделения вслед за Мунро и рядом американских ботаников наиболее хорошо обособленной Аллегано-Акадийской провинции). Фауна Аляскинской провинции обнаруживает максимальное сходство с ангарской тайгой. Еще более разнородна фауна Средиземноморской подобласти. Горные системы Центральной и Восточной Европы (кроме Альп) - CARP, BALK, APDL, CAUC - имеют смешанную фауну и занимают проме-

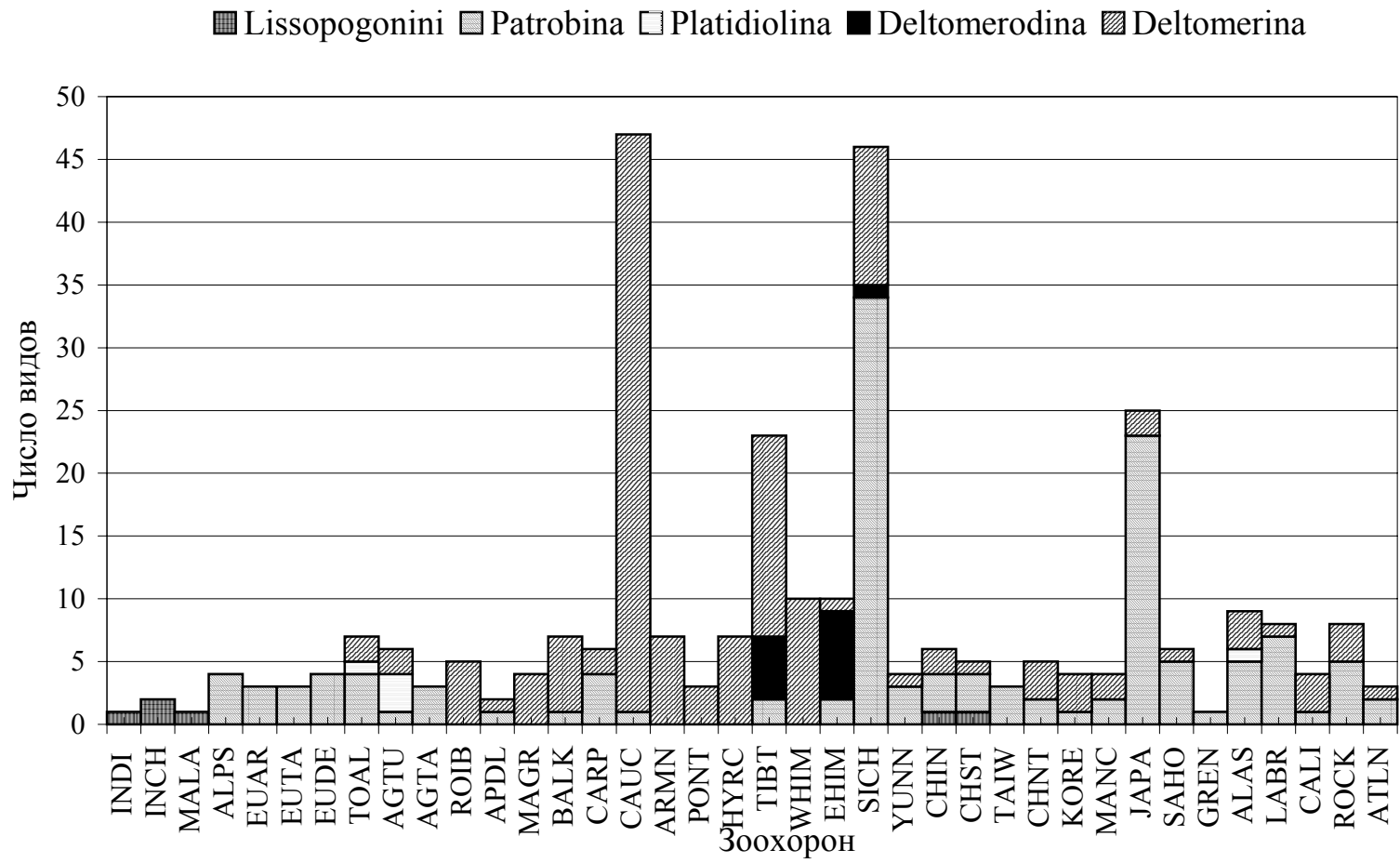


Рис. 3. Таксономическая структура фауны Patrobinae в основных зоохоронах: обозначения см. стр. 27-29

жуточное положение между Европейско-Обской подобластью и другими средиземноморскими выделами. Последние формируют достаточно аморфное образование. В Восточноазиатской области высокое сходство фауны наблюдается у трех крупнейших выделов – Северокитайской, Внутреннекитайской и Южнокитайской провинций. Достаточно близка к ним также фауна Кореи, Японии и Сахалино-Хоккайдской провинции. Маньчжурская провинция по фауне занимает промежуточное положение между указанными восточноазиатскими зоохоронами, Ангарской подобластью и Неарктикой. Изолированное положение занимают Юннаньская, Сычуанская и Тибетская провинции и Восточные Гималаи. Наиболее дистанцированное положение и отсутствие фаунистического сходства с другими арктическими хоронами демонстрируют Западные Гималаи. Высокое сходство друг с другом и отличие от фауны Арктогеи обнаруживают выделы Индо-Малайской области.

9.4. Сопоставление кладогенеза и распространения в подсемействе. В разделе предпринята попытка реконструкции истории формирования фаун выделенных хоронов на основе выявленных ранее закономерностей кладогенеза, исходя из принципов, предложенных Розеном (Rosen, 1978). Подробно охарактеризованы полученные кладограммы и выявлены наиболее устойчивые закономерности. Результаты анализа, на наш взгляд, могут выявить лишь наиболее очевидные особенности фауногенеза, тем не менее, они являются единственными достоверными фактами, которые мы можем интерпретировать при разработке эволюционного сценария.

## Глава 10. Образ жизни и биологические особенности

10.1. Адаптивная зона подсемейства. Характерные биотопы рода *Lissopogonus* изучены пока плохо, однако имеются сведения о находках рода в подстилке влажных тропических лесов, подобно видам *Mecyclothorax* и многим другим жукелицам (Baehr, 2001 и сообщения сборщиков), и под камнями у ручьев. Подавляющее большинство видов трибы *Patrobini* обитает в увлажненных и прохладных местах, особенно часто в поймах и припойменных участках рек и ручьев, на галечниках (реже песках) рек и озер, у краев ледников и снежников, на каменистых арктических и альпийских пустошах, моренах, в каменных завалах и на вечной мерзлоте (табл. 2). Таким образом, они являются обычно интразональными формами и, в зависимости от географической широты, встречаются на различных высотах, заселяя подходящие биотопы практически от 0 до 5500 м над ур. м. Образ жизни в целом скрытый, активные жуки на поверхности наблюдаются достаточно редко. Лишь немногие виды заселяют исключительно характерные зональные сообщества и являются, по всей видимости, настоящими мезофилами. В разделе описана экология основных групп подсемейства.

10.2. Происхождение адаптивного типа и некоторые аспекты экологической истории у *Patrobini*. Рассматриваются

Распределение по основным типам биоценозов и высотная приуроченность родов подсемейства Patrobinae

Род	Типы сообществ								Высота, м над ур. м.
	Зональные			Интразональные					
	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	
<i>Lissopogonus</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	400-1500
<i>Archipatrobus</i>	-	+	+	-	+	-	-	-	?150-2700
<i>Grandipenetretus</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	2500-2600
<i>Minipenetretus</i>	-	+	+	-	-	+	-	-	2500-4900
<i>Tibetopenetretus</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	3400-4900
<i>Parapatrobus</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	3900
<i>Parapenetretus</i>	-	+	+	-	-	+	-	-	1500-4700
<i>Quasipenetretus</i>	-	-	-	?	?	?	-	-	4200
<i>Chinapenetretus</i>	-	+	+	-	-	+	-	-	2500-4700
<i>Dimorphopatrobis</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	3700-4500
<i>Apenetretus</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	?2500-3500
<i>Apatrobus</i>	-	+	-	-	+	+	+	-	?50-2500
<i>Chaetopatrobis</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	?50
<i>Minypatrobus</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	?1600-?1800
<i>Patrobis</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	0-3300
<i>Platypatrobus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	?
<i>Platidiolus</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	?1000-2200
<i>Deltomerodes</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	3700-5300
<i>Diplous</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	0-5500
<i>Qiangopatrobis</i>	-	-	+	+	-	+	-	-	3600-5300
<i>Caelopenetretus</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	3700
<i>Naxipenetretus</i>	-	+	+	-	-	+	-	-	1900-4600
<i>Ledouxius</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	2400-3900
<i>Patanitretus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	2700-3300
<i>Himalopenetretus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	2500-4500
<i>Penetretus</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	0-?2600
<i>Deltomerus</i>	-	+	+	-	+	+	-	-	0-3700

А - леса тропического и субтропического поясов; Б - леса умеренного пояса и кустарники различного типа; В - луга, травянистые равнины, арктические и альпийские пустоши (горные и бореальные); Г - окрестности стоячих вод, болота умеренного пояса; Д - окрестности текущих вод умеренного пояса; Е - окрестности снежных полей и ледников в горах; Ж - гипогейная или эндогейная зона (в горных условиях); З - гнезда бобров.



пути становления адаптивного типа трибы *Patrobini*. Отмечается очень высокая доля или даже преобладание гипсобионтов (часто факультативных) и вообще горных видов в отдельных родах и трибе в целом. Для *Patrobini* характерен целый ряд экологических приспособлений, типичных для горных насекомых вообще, которые обуславливают выживание мезофильных видов в неблагоприятных высокогорных условиях, защищают их от холода или резких перепадов температуры, недостатка влаги и пищи и чрезмерной солнечной радиации. Делается вывод о том, что возникновение этой трибы связано с попаданием их предков в новые горные условия Юго-Западного Китая (включая Тибет и прилегающую часть Гималаев) и последующим освоением соответствующего вакантного пространства ресурсов. Уход во влажные интразональные станции с постоянной низкой температурой, гиполитическое пространство, «петрофилия» - адаптация к неблагоприятным для вселенцев условиям гор в ходе дальнейшего их роста и похолодания. В плейстоцене, вероятно, происходило вторичное проникновение трибы с гор на равнину Северного полушария с последующим освоением ими части зональных сообществ.

*Patrobini* – очевидный элемент «ореальной фауны гумидного типа» или «альпидной фауны», которая характерна для хорологических центров первичных горных безлесных областей и, кроме того, считается источником фауны зоны тундр (Varga, 1976a, 1976b и др.).

10.3. Морфофункциональные адаптации имаго и фенотипическая реакция при изменении климата как показатель направления микроэволюции. Шарова (1981 и др.) относит имаго трибы *Patrobini* к стратобионтам-скважникам подстилочным. Очевидно, что эта характеристика применима, прежде всего, к зональным видам рода *Patrobis* и некоторым другим подобным родам, имеющим крепкое, выпуклое тело, короткие ноги, а очень часто и развитые крылья. Эндогейные виды *Platidiolus* приобретают сильно депигментированные, полупрозрачные покровы, редуцированные глаза и уплощенное тело и должны быть отнесены к эндогеобионтам. Для горных видов с максимальным развитием «петробионтных черт», т.е. уплощенного тела, подвижной переднеспинки, удлинённых ног, Белоусовым (1988) был предложен термин «субнивалы». У ряда таких видов, встречающихся обычно на предельных высотах и глубоко под камнями, также развивается значительная депигментация тела и редукция глаз. Известные личинки *Patrobini* являются зоофагами скважниками-криптобионтами (Шарова, 1981; Макаров, 1997).

Особый интерес вызывает экологическая природа морфологических преобразований в апикальных кладах родов *Deltomerus* и у *Penetretus*, выражающихся, в частности, в развитии густого волосяного покрова и светлой окраске тела, а также механизм появления дополнительных щетинок у других групп. В этой связи рассмотрены морфологические аномалии двух видов *Patrobini*, наблюдающиеся лишь в последние годы и являющиеся, видимо,

ответом на глобальное изменение климатических условий, происходящее в последнее время. Они расцениваются как фенотипические реакции, выходящие за обычный порог выражения, и являющиеся результатом отбора на порог проявления признака в экстремальных условиях природной среды (возможно, такие случаи являются инстабильностью).

10.4. Биологические особенности. Кратко рассмотрены имеющиеся данные по биологии Patrobinae. В частности, отмечается, что развитие Patrobini растянуто и даже в пределах одной климатической зоны продолжительность жизненного цикла отдельных видов может колебаться от одного до двух лет.

## **Глава 11. Общая картина эволюции и таксономический паттерн подсемейства**

11.1. Система подсемейства и ее свойства. Характеризуется разработанная система Patrobinae, являющаяся компромиссом, основанная на результатах всех вышеописанных методов анализа. При этом автор стремился, чтобы все крупные роды подсемейства были представлены бесспорно монофилетическими группами, в случае недоказанной монофилии, мы воздерживались в основном от объединения групп в более крупные таксоны, за исключением случаев, когда их высокое фенетическое сходство было очевидным. Результаты фенетического анализа являлись также основанием для повышения таксономического ранга некоторых особенно сильно отличающихся групп. Эволюционный вектор системы задан результатами градиентного анализа, подсчетом апоморфных состояний признаков и количества полиморфизмов. Наконец, не последнюю роль сыграли и соображения стабильности номенклатуры. Подсемейство включает 2 трибы, 4 подтрибы (все в трибе Patrobini) и 27 родов. Основные свойства крупнейшей трибы Patrobini приведены в таблице 3. Лидером, как по объему, так и разнообразию, является род *Deltomerus* ( $V=76$ ,  $R=21$ ). Довольно крупными группами являются также *Parapenetretus* ( $V=23$ ,  $R=5$ ), *Apatrobis* ( $V=19$ ,  $R=3$ ) и *Diplous* ( $V=30$ ,  $R=5$ ). Число монотипических родов велико и насчитывает 10 (более трети). В целом для трибы характерен феномен, отмеченный Любарским (1998) у Cryptophagidae: последняя группа по ходу кладогенеза (в нашем случае род *Deltomerus*) обладает наиболее сложной структурой (разнообразием) и максимальным количеством видов (объемом), при этом разрыв с ближайшими группами очень велик. В верхней части предпочтительной кладограммы расположен и второй по объему род *Diplous*. Как правило, эволюционно более продвинутые роды, независимо от их местоположения на кладограмме, обладают большим объемом и разнообразием. Исходя из этой закономерности, следует ожидать большего видового разнообразия в родах *Platidiolus*, *Chinapenetretus*, *Himalopenetretus* и некоторых других.

Свойства таксономической системы трибы Patrobini

№	Род	Объем (V)	Разнообразие (R)
1.	<i>Archipatrobus</i>	3+2*	1
2.	<i>Grandipenetretus</i>	1	1
3.	<i>Minipenetretus</i>	1	1
4.	<i>Tibetopenetretus</i>	1	1
5.	<i>Parapatrobus</i>	1	1
6.	<i>Parapenetretus</i>	18+5	5
7.	<i>Quasipenetretus</i>	1	1
8.	<i>Chinapenetretus</i>	8+3	2
9.	<i>Dimorphopatrobos</i>	1	1
10.	<i>Apenetretus</i>	7	2
11.	<i>Apatrobus</i>	19	3
12.	<i>Chaetopatrobos</i>	1	1
13.	<i>Minypatrobus</i>	3	2
14.	<i>Patrobos</i>	14	7
15.	<i>Platypatrobus</i>	1	1
16.	<i>Platidiolus</i>	5+1	1
17.	<i>Deltomerodes</i>	13	2
18.	<i>Diplous</i>	22+8	5
19.	<i>Qiangopatrobos</i>	3+4	1+1
20.	<i>Caelopenetretus</i>	1	1
21.	<i>Naxipenetretus</i>	2	1
22.	<i>Ledouxius</i>	6	2
23.	<i>Patanitretus</i>	1	1
24.	<i>Himalopenetretus</i>	2+1	1
25.	<i>Penetretus</i>	5	2
26.	<i>Deltomerus</i>	69+7	21
	Всего:	209+31	67

11.2. Эволюционный сценарий и этапы фауногенеза. Обсуждаемая в разделе схема отражает наиболее вероятные события, выявленные на основе анализа сходства фаун зоохоронов, их генетических взаимоотношений и построения согласованных деревьев, и оцененные с точки зрения некоторых общепринятых биогеографических, палеогеографических и фауногенетических представлений. Следует подчеркнуть, что Patrobini, яв-

\* После знака «+» приведено число известных нам неописанных видов (подродов или групп) таксона.

ляющиеся преимущественно горными интразональными формами, не связанными напрямую с растительным покровом, в целом не подлежат анализу с точки зрения истории формирования заселяемых ими биоценозов или «экологических ареалов», как это принято для многих других животных.

Время и место появления первых *Patrobinae* и их триб не может быть установлено однозначно, основываясь на имеющихся палеонтологических данных. Тем не менее, филогенетическое положение и характер распространения *Psydrinae*, группы жужелиц, наиболее близкой к предполагаемым предкам *Patrobinae* (или являющейся ими), свидетельствуют об их древнем, скорее всего, мезозойском возрасте. *Lissopogonini*, более примитивная и, очевидно, древняя триба *Patrobinae* обитает как в лесной подстилке, так и на берегах ручьев, т.е. приобретает адаптивный тип, характерный для *Patrobini*. Вероятно, эта группа наиболее близка к древним *Patrobinae*. Скорее всего, можно предположить возникновение трибы *Patrobini* на основе предков, напоминающих *Lissopogonus*, в условиях интенсивного горообразования и широкого распространения характерных для них стадий в эоцене - олигоцене. Важнейшим центром первичной диверсификации подсемейства (первичного импульса в понимании Ирвина) в Палеарктике являются, очевидно, Юго-Западный Китай и Восточный Тибет (Восточноазиатский центр, в целом совпадающий с Гималайско-Китайским центром Гросса) и Гималаи (Гималайский центр), где обитает подавляющее большинство известных родов (рис. 4). Возникновение основных филогенетических линий *Patrobini* также очевидно связано с этим районом. Тут распространен род *Deltomerodes*, для которого можно предположить наиболее раннее происхождение, а также ряд примитивных групп подтрибы *Patrobina*. Максимальное разнообразие *Patrobini* отмечено в Сычуаньской провинции, что является косвенным свидетельством в пользу первостепенной роли последней в фауногенезе этой группы. Очевидно, впервые климатические условия, способствовавшие возникновению широкой адаптивной зоны и интенсивному расселению *Patrobini* из района их происхождения, возникли в Азии в позднем олигоцене, когда началось постепенное похолодание и увлажнение климата. С другой стороны, орогенез оказывал важнейшее влияние на палеоклимат Северного полушарья, принципиально меняя циркуляционные процессы в атмосфере, распределение осадков, условия увлажнения и температуру. Без сомнения, постепенное похолодание климата и рост гор «освобождали» значительные пространства суши от изначальных теплолюбивых зональных форм и создавали условия для расселения преадаптированных групп, к которым относились и *Patrobini*. Протяженные экспансии и интенсивная адаптивная радиация *Patrobini*, сопровождающиеся викарированием и изоляцией, совпадали, скорее всего, с развитием горных систем Альпийской складчатости (среднеальпийская и позднеальпийская стадии), а ареалы ряда широкораспространенных (не горных) видов и подвидов сложились, вероятно, уже в голоцене.

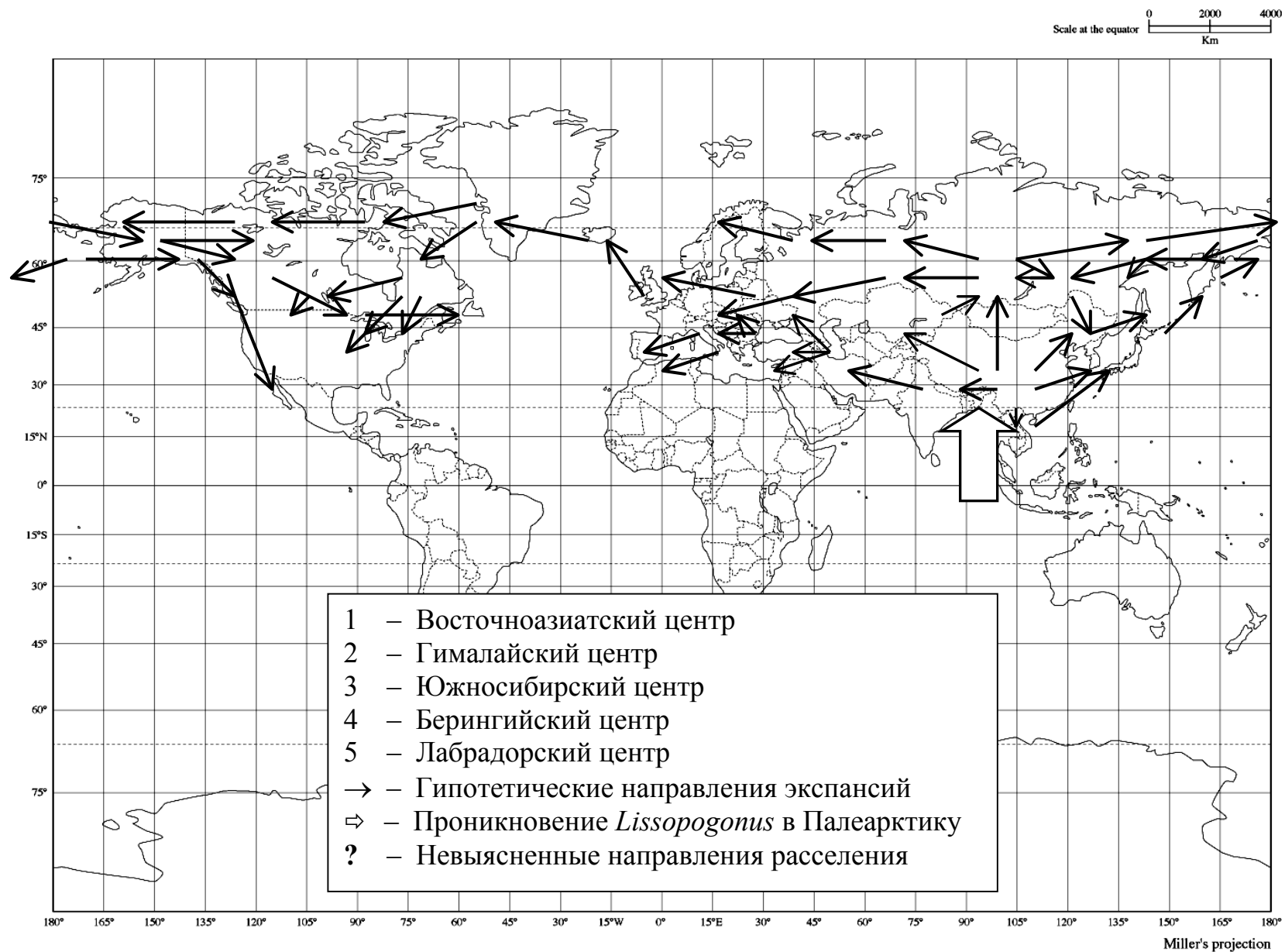


рис. 4. Предполагаемые центры и направления расселения жуелиц подсемейства Гаубиас

Вероятно, можно выделить три принципиальные зоны первичной дифференциации восточноазиатских Patrobini: Сычуанская провинция, Восточногималайская провинция и Западногималайская провинция. Без сомнения, Гималаи и Тибет также были ареной диверсификации Patrobini и источником ряда филетических линий (прежде всего, ствола *Qiangopatrobis* + *Diplous*), очевидно связанных с сычуанскими. Коридором, через который тибетские фаунистические элементы попали в Сибирь, является, скорее всего, Монголия. Как известно, фауна этой страны в значительной степени напоминает тибетскую (Крыжановский, 2002 и др.). Можно предположить, что в условиях более холодного и влажного климата тут существовала возможность для выживания ряда влаголюбивых видов, о чем свидетельствует, в частности, присутствие рецентного *D. sibiricus* (Motsch.). Нельзя также исключить проникновения ряда Patrobini (например, *Patrobis* или его неизвестных предков) в горы Южной Сибири непосредственно через горные системы Средней Азии – Памиро-Алайский узел, Тяньшань, Алтай. Вместе с тем, современное распространение Patrobini свидетельствует об их приуроченности почти исключительно к горам кайнозойского возраста. Западногималайская провинция является центром происхождения крупной филетической линии высших *Deltomerina*, проникшей затем в Средиземноморье вплоть до Северной Африки и Западной Европы. Очевидно, условия для распространения *Deltomerina* в Средиземноморье сложились в конце миоцена – плиоцене. Горнообразовательные процессы этого периода сопровождалась утратой сообщения между морскими бассейнами Понто-Каспийской области и морями межгорного прогиба, разделявшего Понтийские горы, Малый Кавказ, Эльбурс, Тавр и Загрос. Вероятно, на начальных этапах диверсификации Patrobini выделилась также линия, заселившая впоследствии Тайвань и Японию и давшая в конце концов сильно изолированный род *Platidiolus*, распространившийся на значительных пространствах Восточной Сибири и запада Северной Америки.

Фауна горных систем Южной Европы (Карпаты, Балканы, Кавказ) имеет двойственный характер. Помимо реликтовых дериватов *Deltomerina*, она сформировалась также за счет проникновения сюда поздних выходцев из Боревазийской области (род *Patrobis*), в ряде случаев давших самостоятельные таксоны группы вида после их изоляции. В Карпатах они превалируют над *Deltomerus*. Начиная с мезоплейстоцена, условия, благоприятные для жизни Patrobini, складывались на огромных территориях Европы, Азии и Северной Америки. По всей видимости, центром дифференциации сибирской фауны на групповом уровне стала Томско-Алтайская подобласть (Южносибирский центр). Экспансии отсюда были направлены в двух диаметрально противоположных направлениях, на запад и на восток. Возможно, основные миграции из Южносибирского центра на северо-восток Азии происходили вдоль важнейших горных систем континента. Видимо, можно говорить и о берингийском происхождении ряда групп (*Platidiolus* и др.). Все зоохороны

Европейско-Обской подобласти имеют достаточно схожую (или даже идентичную) на групповом или родовом уровне фауну *Patrobini*. По всей видимости, заселение зональных сообществ бореальной и субарктической зон Голарктики, в том числе и в Северной Америке, происходило на последних этапах фауногенеза подсемейства. Характерно, что обитатели этой зоны включают большинство крылатых форм *Patrobini*, что свидетельствует об относительной нестабильности заселяемых ими сообществ. Широкие бореальные и бореомонтанные ареалы некоторых *Patrobus* формировались, очевидно, при отступлении льда, когда на значительных территориях возникали подходящие условия, характеризующиеся высокой влажностью и прохладой. Отмечается, что ареалы некоторых видов рода *Patrobus* в значительной степени совпадают с территориями, занятыми льдом в период Висконсинского ледникового максимума в Северной Америке и ледниковых максимумов в Европе. Явление массовой концентрации криофильных видов в местах плейстоценового оледенения было отмечено еще Мани (Mani, 1968). Возможно, именно чрезвычайно интенсивное оледенение в Альпах является причиной отсутствия тут рода *Deltomerus* и, напротив, большего разнообразия в роде *Patrobus*, а интенсивное оледенение в Скалистых горах – присутствия здесь изолированной популяции *P. septentrionis* Dej.

Фауна ангарской тундры и Гренландии формировалась за счет более южных зон Арктогеи и включает только наиболее криофильные викарирующие виды группы *septentrionis*: *P. septentrionis* Dej. в Гренландии и *P. cinctus* Motsch. в зоне тундр Ангарской подобласти. Основой сходства фауны Евразии и Северной Америки традиционно считается распространение, происшедшее в верхнечетвертичное время, в плейстоцене и голоцене (Schmidt, 1946 и др.). Очевидно, наиболее важные территориальные мосты для распространения *Patrobinae* в Америку – верхнетретичные и четвертичные. Большую роль в формировании современной фауны *Patrobinae* сыграла, видимо, конфигурация четвертичных рефугиумов. Наиболее важное значение в формировании фауны Северной Америки имел, очевидно, Берингийский рефугиум. «Форпостом» расселения ряда *Patrobini*, прежде всего, *Platidiolina*, в Северной Америке в Плейстоцене явился, без сомнения, Аляско-юконский рефугиум, территориально связанный с Азией и свободный ото льда даже при максимальном развитии Висконсинского оледенения. Весьма характерным направлением экспансий холодолюбивой фауны из этого рефугиума при отходе льдов стало южное, вдоль периферических горных хребтов Скалистых гор Западной Америки (Куренцов, 1963; Lindroth, 1970). Другим важным направлением расселения *Patrobinae* стало, очевидно, восточное, через Северо-Западные территории, и юго-восточное. Скадер (Scudder, 1979) считает, что последние экспансии происходили уже в Голоцене. Хотя неарктическая фауна *Patrobinae* чрезвычайно бедна по сравнению с палеарктической, Америка также является ареной достаточно интенсивного автохтонного видообразования. Прежде всего, должен быть назван монотипический, рано дивергиро-

вавший от ствола *Patrobus*, род *Platypatrobus*. Этот таксон распространен преимущественно на востоке Северной Америки (в Лабрадорской провинции и Атлантическом подокруге) и обладает характерными морфоэкологическими адаптациями, его родственники в Палеарктике неизвестны. Во-вторых, это богатый видами подрод *Platidius* (заметно превышающий по видовому разнообразию палеарктическую фауну). Наконец, должен быть назван наиболее широко распространенный в Северной Америке и термофильный *Patrobus longicornis* (Say), очевидно, самый молодой по происхождению вид континента. Максимальное видовое разнообразие рода *Patrobus* и локализация единственного эндемичного для Америки рода *Platypatrobus* в Лабрадорской провинции обозначают этот район как наиболее важный эволюционный центр Patrobinae в Северной Америке, условно названный Лабрадорским центром.

Суммируя доступные данные по экологии и распространению Patrobini, можно предположить, что окончательное формирование ареалов современных таксонов происходило уже в послеледниковый период. Очевидно, в аридных горных системах они полностью вымерли (вероятно, определяющее значение в формировании современного ареала группы имела ксеротермическая эпоха), лишь единичные таксоны (подрод *Berberomerus* рода *Deltomerus*, род *Penetretus*) смогли приспособиться к условиям обитания близ сезонных водотоков и достаточно жаркого климата или миграциям в поисках благоприятных условий (некоторые *Deltomerus* s. str., *Penetretus*, *Patrobus*). Редко ответом на неподходящие поверхностные условия является уход в гипогейную зону или особый тип сезонной динамики активности.

Таким образом, современное распределение Patrobinae по зоохоронам представляет результат нескольких, очевидно хронологически разновозрастных, экспансий. Самой древней и принципиальной из них является проникновение Lissorogonini в Палеарктику из Индо-Малайской области. В этой связи следует заметить, что Мани (Mani, 1968) вообще считал гипсобионтную фауну Восточных Гималаев производной от «гималайско-китайского и индомалайского стволов». Вероятно, в результате первых экспансий трибы Patrobini в основном сформировалась фауна нагорий Западного Китая и некоторых других горных стран Восточной Азии вплоть до Японии (в основном, подтриба Patrobina), произошло заселение Тибета и Восточных Гималаев (подтриба Deltomerodina, частью Patrobina и Deltomerina), а также Западных Гималаев и Средиземноморья (подтриба Deltomerina). Все такие виды имеют локальные ареалы и должны быть, вероятно, признаны палеоэндемиками (хотя диверсификация и видообразование в соответствующих группах продолжается, видимо, и поныне, все они возникли в результате автохтонной переработки древних филетических линий). Возможно, они (или их ближайшие предки) являются арктотретичными реликтами. Характер распространения некоторых влаголюбивых групп Patrobini в Тибете (например, *Deltomerodes*) свидетельствует о том, что их расселение началось еще до значи-



тельного возрастания гор (в плиоцене и даже ранее), когда действие муссона распространялось до Каракорума и хр. Тангла. Третичные горные массивы формировали почти непрерывную сеть или «коридор» своеобразных ландшафтов, по которой, видимо, и происходило распространение многих филетических линий трибы. В результате более поздних экспансий происходило, в основном, заселение обширных пространств в Южной Азии, Боревразийской области и Северной Америке (род *Diplous* в подтрибе *Deltomerina*, род *Patrobus* в подтрибе *Patrobina* и род *Platidiolus* в подтрибе *Platidiolina*). Представители этих групп имеют в основном протяженные ареалы, а их локально распространенные формы рассматриваются нами как неозндемики. Формирование их родовых и групповых ареалов происходило, очевидно, в плейстоцене – голоцене. Отдельный этап расселения являет род *Archipatrobus*, некоторые представители которого также имеют протяженные ареалы, но их распространение не выходит за пределы Восточноазиатской области. Это рано дивергировавший от ствола *Patrobini* род, сохранивший черты архаичной организации и не претерпевший прогрессивной эволюции, подобно ряду групп *Patrobina*, *Deltomerina*, всем *Deltomerodina* и *Platidiolina*. Время расселения этой группы неясно. Возможно, она представляет очень ранний этап экспансий, совпадающий с началом формирования трибы *Patrobini*. В этом случае она должна рассматриваться как филогенетический реликт (в смысле Родендорфа, 1959).

1.1.3. Филогенетическое древо подсемейства. Взяв за основу предпочтительную кладограмму и введя в нее анагенетические характеристики таксонов, можно выстроить филогенетическое древо трибы *Patrobini*, демонстрирующее наиболее вероятные взаимоотношения выделяемых нами родов и подтриб (рис. 5). В разделе характеризуется общий ход филогенеза и анагенеза трибы на фоне ее расселения и экологической стратификации.

## ВЫВОДЫ

1. Подсемейство *Patrobinae* представляет собой достаточно крупную группу жуужелиц, насчитывающую в настоящее время около 250 известных видов из 27 родов и достигающую максимального разнообразия в ряде горных районов Палеарктики.

2. В целях разработки системы подсемейства выявлено 75 морфологических признаков, проявляющих наибольшую стабильность в пределах основных групп *Patrobinae*. Высокую информативность показали некоторые детали строения груди (форма проэпистерн, мезэпимер и заднегруди), терминалий самок (особенности восьмого тергита), гениталий самцов и самок, которые впервые изучены и использованы в анализе.

3. Для объективизации анализа подсемейства выделено 67 элементарных групп видов, демонстрирующих явную общность морфологических признаков и особенностей распространения, объем которых колеблется от вида

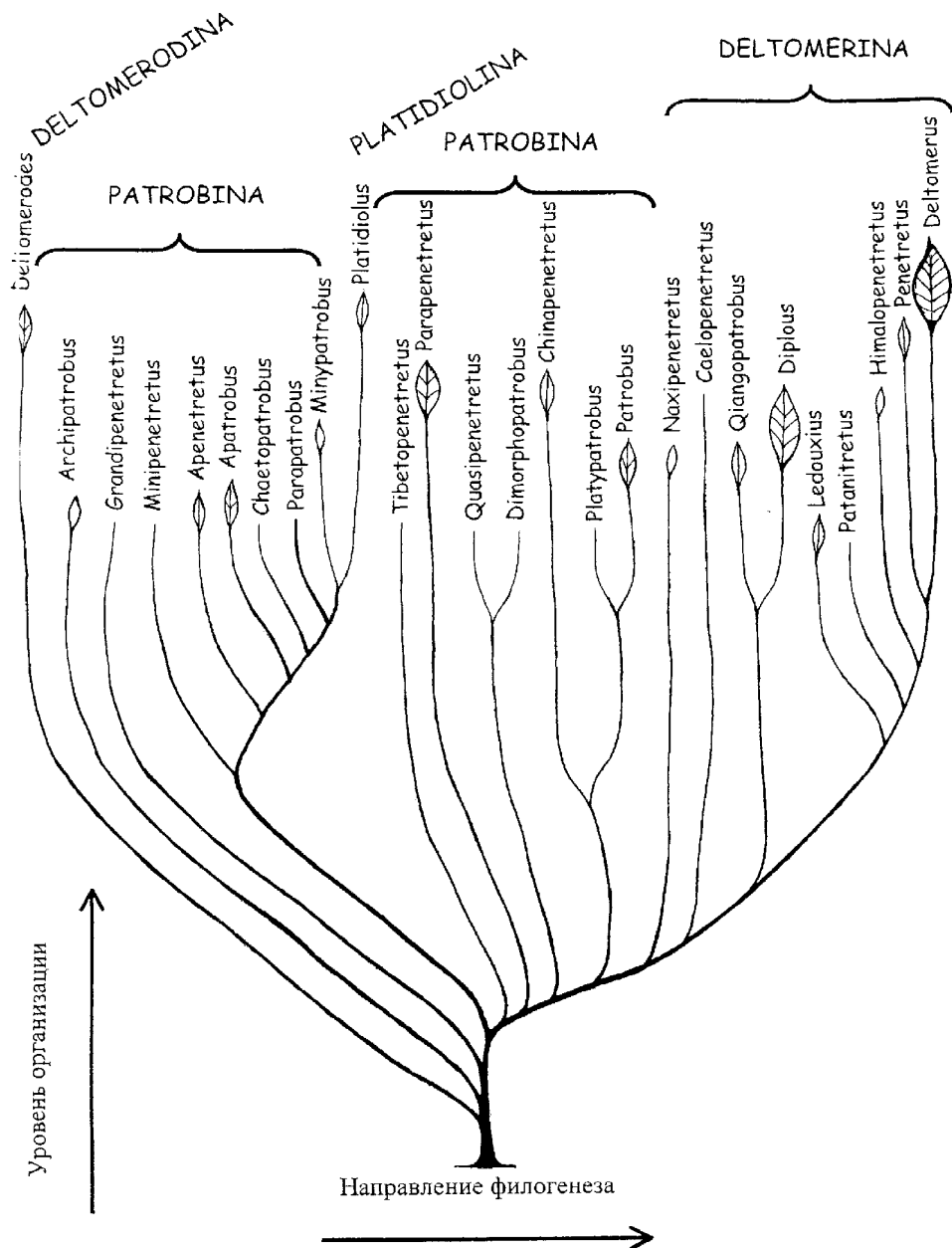


Рис. 5. Филогенетическое дерево трибы Patrobini: высота ветвей отражает сравнительный уровень организации, а размер листьев – объем таксонов

до рода, эти группы служат исходным материалом для установления реальных рангов и взаимоотношений таксонов.

4. Подсемейство Patrobinae, относящееся к группе жуужелиц «Limбата Stylifera», наиболее близко к ее трибам, часто объединяемым в «надтрибу Trechitae», но не входит в состав последней. При анализе «вертикальных» связей Patrobinae установлено, что их ближайшими родственниками являют-

ся Psydriinae s. l., при этом наиболее близкой к ним как филогенетически, так и зоогеографически, группой является триба Mecyclothoracini.

5. Филогенетический анализ комплекса Patrobini + Trechitae показывает достаточно изолированное положение в нем Patrobinae. При этом в состав подсемейства должны быть включены 2 сестринские группы: Patrobini и Lissopogonini. Фенетический анализ позволяет определить их высокий таксономический статус, который установлен на уровне триб.

6. На основании филогенетического анализа групп подсемейства, проведенного с использованием различных приемов «численной кладистики», выявлены наиболее устойчивые монофилетические группы для последующей таксономической интерпретации и пересмотрены положение и структура родов *Apatrobus*, *Parapenetretus*, *Patrobus*, *Platidiolus*, *Deltomerodes*, *Diplous* и др. Реконструированы архетипы трибы Patrobini и подсемейства в целом.

7. На основании фенетического анализа с использованием различных индексов сходства и мер различия осуществлено ранжирование надродовых таксонов и наиболее уклоняющихся членов монофилетических групп, что отражено в предлагаемой системе. В частности, пересмотрен состав подтрибы Deltomerina, включившей роды *Qiangopatrobis* и *Diplous*, подтверждено, что род *Platidiolus* занимает резко обособленное положение, но ранг Platidiolini снижен до подтрибы.

8. На основе изучения распределения состояний гомопластических признаков выявлена града, охватывающая преимущественно вершинные узлы и некоторые терминальные группы предпочтительного дерева, в результате чего наиболее высокоорганизованными группами подсемейства признаны вершинная ветвь Deltomerina (прежде всего, род *Deltomerus*), роды *Deltomerodes* и *Platidiolus*. Установлена значительная конгруэнтность распределения числа апоморфий, полиморфизмов и состояний гомопластических признаков в подсемействе, выделяющих терминальную граду, на основании чего установлены основные морфо-эволюционные тенденции Patrobinae. Полученные данные используются для определения направления эволюции в подсемействе.

9. Основываясь на результатах филогенетического, фенетического и анагенетического анализа, предложена система подсемейства Patrobinae, которое включает 2 трибы (Lissopogonini и Patrobini, первая из которых описана автором), 4 подтрибы (Patrobina, Platidiolina, Deltomerodina и Deltomerina, вторая и третья из которых описаны автором, а состав подтриб Patrobina и Deltomerina заметно пересмотрен), 27 родов (12 из которых описано автором) и 217 описанных на сегодняшний день видов (91 из них описан автором). Разработана подродовая структура ряда таксонов, в ходе чего описано 5 новых подродов. Охарактеризованы свойства системы подсемейства. Самым крупным как по объему, так и разнообразию, является род *Deltomerus*, занимающий верхнюю часть предпочтительной кладограммы подсемейства.

10. Выделено 38 зоогеографических выделов (хоронов), характеризующихся сравнительно однородной фауной *Patrobinae*, уточнены их основные границы, в частности, предложена Томско-Алтайская подобласть Боревазийской области. По разнообразию *Patrobinae* резко выделяются 4 хорона: Кавказская подпровинция (47 видов), Сычуанская провинция (46 видов), Японская провинция (25 видов) и Тибетская провинция (23 вида). На основе изучения распространения групп и родов подсемейства проведена кластеризация хоронов с использованием различных индексов сходства и мер различия и выявлены их естественные группировки. Установлено, что наиболее высокое сходство фауны наблюдается в границах Индо-Малайской области и Европейско-Обской подобласти (включая Альпы), значительное сходство имеют также некоторые хороны Восточноазиатской области (Северокитайская, Внутреннекитайская и Южнокитайская провинции). Методом картографии и согласования деревьев выяснены возможные сценарии расселения *Patrobinae*.

11. Показано, что крупнейшая триба *Patrobini* является характерным представителем «ореальной фауны гумидного типа» или «альпидной фауны», отдельные ее таксоны проникают в гипогейную зону. Большинство рецентных родов *Patrobinae* устойчиво связано с условиями высокогорий или высоких широт и различными типами влажных интразональных сообществ. Характерные адаптивные особенности группы расцениваются как свидетельство гипсобионтного образа жизни предков современных видов.

12. У ряда видов среднего и верхнего эволюционного звена в последние годы наблюдаются морфологические изменения некоторых адаптивных признаков (в частности, выраженность опушения), выходящие за пределы ранее фиксированной нормы, но характерные для наиболее продвинутых представителей группы, распространенных, главным образом, в Западном Средиземноморье. Эти явления рассматриваются как проявление прогрессивной эволюции, вызванные глобальным потеплением климата.

13. Обоснована гипотеза о возникновении трибы *Patrobini* в третичных горных системах Азии в эоцене - олигоцене на основе предков, напоминающих *Lissopogonus*; ее первичная диверсификация проходила в позднем олигоцене в горах Юго-Западного Китая и Гималаях.

14. С учетом палеогеографических и палеоклиматологических данных установлены гипотетические центры происхождения и диверсификации, порядок и направления расселения *Patrobinae*. Важнейшими центрами на ранних и более поздних этапах фауногенеза являются Восточноазиатский и Гималайский, а на поздних – также Южносибирский, Берингийский и Лабрадорский. Протяженные экспансии и интенсивная адаптивная радиация *Patrobini*, сопровождающиеся викариванием и изоляцией, совпадали с развитием горных систем Альпийской складчатости (среднеальпийская и позднеальпийская стадии), а ареалы ряда широкораспространенных бореальных форм сложились, вероятно, уже в голоцене.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Замотайлов А.С. Жужелицы рода *Deltomerus* Motsch. (Coleoptera, Carabidae) Кавказа. 1. Описание новых видов и подвидов // Энтомол. обзор. 1988. **67**. С. 530-547.
2. Замотайлов А.С. К кадастру жужелиц Кавказского биосферного заповедника // Тез. докл. Всес. совещ. по пробл. кадастра и учета живот. мира. Ч. 4. Уфа: Б.и., 1989. С. 141-143.
3. Замотайлов А.С. Новые палеарктические виды жужелиц трибы *Deltomerini* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журнал. 1990. **69**. С. 133-139.
4. Замотайлов А.С., Крыжановский О.Л. К познанию жужелиц трибы *Patrobini* (Coleoptera, Carabidae) Китая // Тр. Зоологического ин-та АН СССР. 1990. **211**. С. 9-16.
5. Замотайлов А.С. О составе и возможных путях формирования кавказской фауны рода *Deltomerus* Motsch. (Coleoptera, Carabidae) // Фауна и экология жужелиц. Тез. докл. 3-го Всесоюз. карабидологического сов-я. Кишинев: ВНИИБМЗР, 1990. С. 20-21.
6. Замотайлов А.С. Предложения по систематике жужелиц трибы *Deltomerini* (Coleoptera, Carabidae) // Успехи энтомологии в СССР: Жесткокрылые насекомые. Л.: ЗИН АН СССР, 1990. С. 43-45.
7. Zamotajlov A.S. On the ground beetles fauna (Coleoptera, Carabidae) of the cultural landscapes of the North-West Caucasus // XII Internat. Symp. Entomofaunistik Mitteleuropa. Verhandlungen. Kiew: Naukova Dumka, 1991. S. 439-443.
8. Zamotajlov A.S. The carabid genus *Deltomerus* Motschulsky 1850 of the Caucasus, 2. Review of the species (Insecta: Coleoptera: Carabidae) // *Senckenbergiana biologica*. 1992. **72**. S. 53-105.
9. Zamotajlov A.S. Notes on classification of the subfamily *Patrobinae* (Coleoptera, Carabidae) of the Palaearctic Region with description of new taxa // *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesellschaft*. 1992. **65**. S. 251-281.
10. Замотайлов А.С. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Западного Кавказа. Краснодар: КГАУ, 1992. 76 с.
11. Zamotajlov A.S. New species of the subfamily *Patrobinae* (Coleoptera, Carabidae) from China // *Entomologica Basiliensia*. 1993. **16**. S. 59-66.
12. Zamotajlov A.S. The carabid genus *Deltomerus* Motschulsky, 1850 of the Caucasus, 3. Description of new species and preliminary diagnoses of larvae (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosystematica Rossica*. 1994. **3**. P. 75-92.
13. Замотайлов А.С. Природные ресурсы и экологические особенности жужелиц подсемейства *Patrobinae* (Coleoptera, Carabidae) горных районов Китая // Безопасность и экология горных территорий. Тез. докл. II междунар. конф. Владикавказ: Б.и., 1995. С. 160-162.
14. Zamotajlov A.S., Sawada H. New species of the genus *Apatrobus* Habu & Baba, 1960 from Tibet (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosystematica Rossica*. 1995. **4**. P. 293-297.

15. Zamotajlov A., Sciaky R. Contribution to the knowledge of Patrobinae (Coleoptera, Carabidae) from south-east Asia // *Coleoptera*. 1996. **20**. S. 1-63.
16. Zamotajlov A.S. The carabid genus *Deltomerus* Motschulsky, 1850 of the Caucasus, 4. Description of new species and subspecies and further distributional data (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosystematica Rossica*. 1996. **4**. P. 119–125.
17. Zamotajlov A.S. Contribution to the knowledge of the Palaearctic species of the genus *Diplous* Motschulsky, 1850 (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosystematica Rossica*. 1996. **5**. P. 107-129.
18. Замотайлов А.С. Жужелицы рода *Diplous* Motschulsky (Coleoptera, Carabidae) Палеарктики // Проблемы почвенной зоологии. Мат. докл. I Всерос. сов. Ростов-на-Дону: ОбЛИУУ, 1996. С. 45-46.
19. Zamotajlov A.S. Further contribution to the knowledge of the carabid genus *Diplous* Motschulsky, 1850 (Coleoptera: Carabidae) of China and adjacent territories // *Russian Entomol. Journal*. 1997. **6**. P. 39-52.
20. Замотайлов А.С. Состав и перспективы дальнейших исследований жужелиц подсемейства Patrobinae (Coleoptera, Carabidae) Палеарктики и сопредельных территорий // Тр. Кубанского гос. агр. ун-та. 1997. **356** (384). С. 157-164.
21. Belousov I.A., Zamotajlov A.S. A new blind genus of the tribe Trechini (Coleoptera, Carabidae) from the West Caucasus // *Entomologica Basiliensia*. 1997. **20**. S. 87-100.
22. Zamotajlov A.S., Wrase D.W. New species of the genus *Chinapenetretus* Kurnakov 1963 (Coleoptera, Carabidae, Patrobinae) from China // *Linzer boil. Beiträge*. 1997. **29**. P. 1069-1077.
23. Zamotajlov A.S. *Naxipenetretus*, a new genus of the subfamily Patrobinae (Coleoptera: Carabidae) from China and its composition // *Russian Entomol. Journal*. 1998. **7**. 31-36.
24. Zamotajlov A.S., Heinz W. A new species of the genus *Parapenetretus* Kurnakov 1960 from China (Coleoptera: Carabidae: Patrobinae) // *Entomol. Z.* 1998. **108**. S. 39-41.
25. Замотайлов А.С. О состоянии изученности жужелиц подсемейства Patrobinae Палеарктики // Проблемы энтомологии в России. Сб. научн. тр. XI Съезда РЭО. Т. 1. СПб.: Зоологический ин-т РАН, 1998. С. 163-164.
26. Zamotajlov A., Sciaky R. A new species of the genus *Ledouxius* Zamotajlov, 1992 from Uttar Pradesh (India) (Coleoptera: Carabidae: Patrobinae) // *Koleopt. Rundschau*. 1998. **68**. S. 47-51.
27. Belousov I.A., Zamotajlov A.S. A new *Meganophthalmus* species (Coleoptera, Carabidae, Trechini) from the West Caucasus // *Entomologica Basiliensia*. 1999. **21**. S. 19-23.
28. Zamotajlov A., Sciaky R. Contribution to the knowledge of the carabid genus *Chinapenetretus* Kurnakov, 1963 (Coleoptera, Carabidae) // *Entomologica Basiliensia*. 1999. **21**. S. 25-53.

29. Belousov I., Zamotajlov A. The first record of the subgenus *Cechenochilus* Motschulsky, 1850 for Turkey (Coleoptera Carabidae genus *Carabus* L.) // Advances in Carabidology. Papers Dedicated to the Memory of Prof. Dr. Oleg. L. Kryzhanovskij. Krasnodar: MUIISO, 1999. P. 67-74.
30. Zamotajlov A. Redefinition of the genus *Deltomerodes* Deuve, 1992, with the description of new species (Coleoptera Carabidae Patrobinae) // Advances in Carabidology. Papers Dedicated to the Memory of Prof. Dr. Oleg. L. Kryzhanovskij. Krasnodar: MUIISO, 1999. P. 229-258.
31. Zamotajlov A.S. Lissopogonini, a new tribe of the subfamily Patrobinae from East Asia (Coleoptera: Carabidae) // Zoosystematica Rossica. 1999. **8**. P. 266.
32. Замотайлов А.С. Новые виды жуужелиц надтрибы Pterostichitae (Coleoptera, Carabidae) из Краснодарского края // Тр. Кубанского гос. агр. ун-та. 1999. **377** (405). С. 5-13.
33. Замотайлов А.С. Основные центры и предположительные направления экспансий жуужелиц подсемейства Patrobinae (Coleoptera, Carabidae) мировой фауны // Тр. Кубанского гос. агр. ун-та. 1999. **377** (405). С. 14-27.
34. Замотайлов А.С. Жесткокрылые семейства жуужелицы Красной книги Адыгеи // Биосфера и человек. Мат. межд. научно-практической конф. Майкоп: Изд-во АГУ, 1999. С. 92-95.
35. Замотайлов А.С. Семейство Жуужелицы // Красная книга Республики Адыгея. Майкоп: Минприроды Республики Адыгея, 2000. С. 197-222 + 6 листов илл.
36. Zamotajlov A.S., Ito N. A new genus and species of patrobine carabids from South West China (Coleoptera Carabidae) // Entomol. Kubanica. 2000. **1**. P. 7-15.
37. Zamotajlov A.S., Sciaky R., Ito N. Contribution to the knowledge of the carabid genus *Robustopenetretus* Zamotajlov & Sciaky, 1999, n. stat. of China (Coleoptera Carabidae) // Entomol. Kubanica. 2000. **1**. P. 17-29.
38. Замотайлов А.С., Лафер Г.Ш. К познанию жуужелиц рода *Platidiolus* Chaudoir, 1878 (Coleoptera, Carabidae) из континентальной Азии // Энтомол. обозр. 2001. **80**. С. 411-435.
39. Zamotajlov A., Morita S. A new species of the genus *Minypatrobis* (Coleoptera, Carabidae) from North Japan // Elytra. 2001. **29**. P. 227-231.
40. Zamotajlov A.S. Contribution to the knowledge of the carabid genus *Deltomerus* Motschulsky, 1850 (Coleoptera: Carabidae) from the Middle East // Russian Entomol. Journal. 2001. **10**. P. 327-342.
41. Замотайлов А.С. Принципы отбора видов насекомых для включения в Красную книгу Краснодарского края (на примере жуужелиц) // Тр. Кубанского гос. агр. ун-та. 2001. Вып. **390** (418). С. 188-193.
42. Гонгальский К.Б., Замотайлов А.С. Фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) полуострова Абрау // Биоразнообразие полуострова Абрау. М.: МГУ, 2002. С. 62-68.

43. Замотайлов А.С. О систематическом положении трибы *Lissopogonini* Zamotajlov (Coleoptera, Carabidae) // XII съезд Русского энтомологического общества. Тезисы докладов. СПб.: Зоологический ин-т РАН, 2002. С. 125.
44. Замотайлов А.С. О принципах разработки списка охраняемых видов жуужелиц (Insecta, Coleoptera, Carabidae) Северо-Западного Кавказа // IV международная конференция «Биологическое разнообразие Кавказа». Тезисы докладов. Махачкала: Б. и., 2002. С. 130-132.
45. Замотайлов А.С. Опыт разработки филогенетической системы жуужелиц подсемейства *Patrobinae* (Coleoptera, Carabidae) // Чтения памяти Н.А. Холодковского. **55** (1). СПб.: Зоологический ин-т РАН, 2002. 145 с.
46. Замотайлов А.С. Энтомофауна Краснодарского края в условиях деградации горных биоценозов и глобального изменения климата: перспективы исследований // Успехи современного естествознания. 2003. **3**. С. 85-86.
47. Zamotajlov A.S. Tribe *Lissopogonini* Zamotajlov, 1999 / Löbl I., Smetana A. (ed.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. **1**. Stenstrup: Apollo Books, 2003. P. 280.
48. Zamotajlov A.S. Tribe *Patrobini* Kirby, 1837 / Löbl I., Smetana A. (ed.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. **1**. Stenstrup: Apollo Books, 2003. P. 21-22, 280-286.
49. Zamotajlov A.S. Nomenclatural changes in the genus *Patrobus* (Coleoptera: Carabidae: *Patrobini*) // Acta Soc. Zoolog. Bohemicae. 2003. **67**. P. 239-244.
50. Замотайлов А.С. О систематическом положении трибы *Lissopogonini* Zamotajlov (Coleoptera, Carabidae) // Труды РЭО. 2003. **74**. С. 101-115.

Работы, находящиеся в печати:

51. Замотайлов А.С. Использование филогенетических и фенетических подходов в разработке системы таксономической группы на примере подсемейства *Patrobinae* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Краснодар: ВНИИБМЗР, 2004. В печати.
52. Замотайлов А.С. О сходных аномалиях в строении некоторых видов жуужелиц трибы *Patrobini* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) и их эволюционном значении // Научный вестник КубГАУ. 2004. **1**. В печати.



Лицензия ИД 02334 14.07.2000.

Подписано в печать 6.02.2004.

Бумага офсетная

Печ. л. 2,0

Тираж 150

Формат 60 x 84

Офсетная печать

Заказ № 87