

**А.С. Замотайлов**

**О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ТРИБЫ LISSOPOGONINI  
ZAMOTAJLOV (COLEOPTERA, CARABIDAE)**

**Введение**

К настоящему времени в мире накоплен значительный материал по сравнительной морфологии и анатомии, генетике и биохимии семейства жужелиц, позволяющий сделать ряд принципиальных выводов касающихся системы этой крупнейшей группы насекомых. В частности, опубликованы важные данные о строении органа чистки усиков имаго (Hlavac, 1971; Regenfuss, 1975), строении (Bell, 1967; Beutel, 1992) и мускулатуре (Baehr, 1979) груди, жилковании крыльев (Ward, 1979), строении и мускулатуре брюшка и половой системе самок (Bils, 1976; Burmeister, 1980; Deuve, 1988a; 1988b; 1993; Liebherr, Will, 1998), нервной системе (Heath, Evans, 1990), пищеварительной системе (Yahiro, 1990, 1996), защитных желез и секретах (Moore, Wallbank, 1968; Forsyth, 1972; Moore, 1979 и др.), строению личинок (Макаров, 1997; Arndt, 1993, 1998; Beutel, 1993), хромосомах (Serrano, 1981a, 1981b, 1992; Galibñ et al., 1994; Serrano, Galibñ, 1998), последовательности 18S и 28S рибосомных ДНК (Maddison et al., 1998, 1999) и других существенных признаках. Тем не менее, перечисленные данные все еще носят фрагментарный характер, сравнительным изучением по отдельным признакам охвачена лишь незначительная часть известных родов и, тем более, видов жужелиц. В результате филогенетические и таксономические выводы ряда исследователей оказываются весьма противоречивыми. В частности, весьма дискуссионным является систематическое положение и взаимоотношения «низших», немногочисленных по сравнению с Harpalinae, групп Carabidae Conjunctae, выделенных Жаннелем в группу Styliфера (Jeannel, 1941). Пожалуй, лишь близкое родство Trechitae (Trechidae *sensu* Jeannel) и Patrobini и удаленность Psydrini s. str. от «южных» триб Psydrinae можно считать достаточно доказанными как на основе некоторых имагинальных (Мюллер-Мотцфельд, 1975; Baehr, 1998), так и личиночных (Макаров, 1997; Гребенников, 1999; Arndt, 1993, 1998) и молекулярных (Maddison et al., 1998, 1999) данных. Следует добавить, что использование диагностических признаков, предложенных Жаннелем для разделения Trechitae и Patrobini, реально ограничено лишь отдельными их группами и в целом сомнительно, а его рассуждения о переходном к конхоидному типу параметер Patrobini вообще неприемлемо.

Сравнительно недавнее описание двух новых триб из комплекса Trechitae + Patrobini, обладающих в значительной степени переходным набором признаков, Sinozolini (Deuve, 1997) и Lissopogonini (Zamotajlov, 1999), похоже, не послужило стабилизации системы группировки Limbata Stylifera. Свидетельством тому является недавнее повторное описание Lissopogonini под названием Zolinopatrobina (Deuve, Tian, 2001). Позже, синонимизировав свой таксон, Дев и Тянь отметили неопределенность положения Lissopogonini и, по сути дела, отказались от первоначального представления об их близости к Patrobini (Deuve, Tian, 2002). Этот взгляд противоречит и высказанным ранее положениям (Zamotajlov, Sciaky, 1996; Zamotajlov, 1999; Baehr, 2001; Замотайлов, 2002).

Целью настоящего сообщения является предварительное определение места Lissopogonini среди близких таксонов и подтверждение их предполагаемого родства с Patrobini методами кладистического и фенетического анализа, сопровождаемых детальным диагнозом этой трибы. Следует отметить, что до настоящего времени отсутствует какая-нибудь информация о личинках Lissopogonini и Sinozolini, а также молекулярные и кариологические данные. Пока неизвестна самка *Sinozolus* Deuve & Tian. Все это ограничивает возможный анализ лишь немногими внешне-морфологическими признаками. Подчеркнем, что целью настоящей работы не является выяснение детальных филогенетических отношений в комплексе Trechitae + Patrobini, что, учитывая огромное количество описанных в последнее время таксонов, представляет весьма трудно разрешимую задачу. Поэтому морфологические характеристики анализируемых групп в значительной степени генерализованы, а детали строения отдельных уклоняющихся таксонов опущены. При этом набор признаков ограничен лишь важнейшими диагностическими признаками, проявляющимися в пределах Lissopogonini и Patrobini. Была предпринята попытка анализа с введением некоторых уклоняющихся групп и дополнительных признаков, она не меняет принципиально характер кладогенеза, но вносит большую долю неопределенности.

Применена методика машинного кладистического анализа. Построение исходной матрицы, генерация и анализ деревьев осуществлялись с использованием программы WinClada (версия 0.9.99m24 Beta). Проведен эвристический анализ по методу деления-воссоединения при замене ветвей (tree bisection-reconnection method of branch-swapping). Предварительного взвешивания признаков не проводилось. Построенные деревья подвергались процедуре консенсуса по правилу большинства (majority rule consensus) (Margush, McMorris, 1981), учитывающей лишь существенные совпадения ветвей (более 50%). Фенетический анализ осуществлялся с использованием индекса сходства Чекановского-Сьеренсена в форме b. В качестве первичной использована матрица, составленная для кладистического анализа. Неаддитивный признак (2) трансформирован в униполярный ряд состояний, отражающих их сходство. Из анализа исключена группа Sinozolini с рядом неизвестных состояний признаков. Использовано два метода кластерного анализа: одиночного присоединения и невзвешенного арифметического среднего. Расчет вторичной матрицы и кластеризация осуществлялись с использованием программы Biodiv (версия 4.1) (Baev, Penev, 1995).

Изучен материал по роду *Lissopogonus* Andrewes, происходящий из коллекций Московского педагогического государственного университета, Москва (МПГУ), Национального научного музея, Токио (National Science Museum - NSMT), Музея

естественной истории, Базель (Naturhistorisches Museum – NHMB), Музея естественной истории, Вена (Naturhistorisches Museum – NHMW), коллекций Р. Шаки, Милан (R. Sciaky – RS), Д. Вразе, Берлин (D. Wrase – DW) и автора (АЗ).

Автор выражает искреннюю благодарность Б.М. Катаеву, любезно изучившему ряд признаков *Ooapterus helmsi* Sharp из коллекции Зоологического института РАН.

## 1. Диагноз и состав трибы

### Триба LISSOPOGONINI Zamotajlov

Lissopogonini Zamotajlov, 1999: 266. Типовой род *Lissopogonus* Andrewes, 1923.

Zolinopatrobina Deuve & Tian, 2001: 421 (типовой род *Zolinopatrobis* Deuve & Tian, 2001: 418).

Диагноз. Тело с интенсивным металлическим блеском, покровы гладкие, надкрылья иногда с размытым рисунком в виде пятен, длина до 6 мм; голова с отчетливой шейной перетяжкой, глаза большие, выпуклые, виски длинные, щеки не обособлены, лобные бороздки очень глубокие и длинные, килевидно ограничены, 2 надглазничные поры, задняя удалена как от края глаза, так и шейной перетяжки, мандибулы без особенностей, с развитыми зубцами ретинакула, предпоследний членик челюстных щупиков голый, мало отличается по размерам от последнего, имеющего веретеновидную форму, зубец подбородка заострен, субментум с 2 щетинками с каждой стороны, лигула с 2 щетинками, последний членик челюстных щупиков более или менее веретеновидный, усечен апикально, усики опушены с третьего членика, первый членик с 1 щетинкой, щетинки второго расположены апикально; переднеспинка слабосердцевидная, боковой край с 1 щетинкой, срединная линия расширена базально; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруди, мезэпимеры узкие или умеренно широкие, слабо расширены латерально, мезэпистерны длинные; передние лапки самца слабо расширены, членики не образуют отчетливых шипов апикально, более или менее симметричны, второй членик заметно больше третьего, третий не расширен или почти не расширен, в форме равнобедренного треугольника, четвертый членик сильно вырезан апикально, присасывательные волоски образуют 2 более или менее отчетливых ряда, лапки без дорсального опушения и бороздок, коготковый членик без щетинок вентрально; надкрылья выпуклые, основной кант не достигает щитка, хорошо развита лишь первая бороздка надкрылий, остальные сглажены, прищитковая пора не развита, третий промежуток с 1 дискальной порой, девятый промежуток (радиомедиальное поле) редуцирован почти на всем протяжении, краевая серия немногочисленна, образует отчетливые группы, имеется более или менее отчетливая возвратная бороздка; антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки длинные; пенис слабоизогнут, открыт дорсально, основание в виде закрытой капсулы, ламелла довольно короткая (напоминает таковую *Mecyclothorax* Sharp), эндофаллус со склеритом, снабженным флагеллумом; парамеры с длинными основаниями, стилоидные, резко различаются по размеру, без концевых лопастей, с щетинками апикально; гонапофизы без мечевидных щетинок, лишь с 1 щетинкой апикально, гоноксальный рамус развит, половой тракт со следами бурсального склерита.

Состав. Триба включает единственный род *Lissopogonus* Andrewes с 6 описанными видами, распространенными в Центральном и Южном Китае, Северной Индии, Лаосе, Северном Вьетнаме, на Борнео и Яве. Определительная таблица для 5 видов опубликована (Baehr, 2001). Ниже приводится список известных видов с указанием их распространения.

### Род LISSOPOGONUS Andrewes

*Lissopogonus* Andrewes, 1923: 213. Типовой вид *Lissopogonus glabellus* Andrewes, 1923. Andrewes, 1935: 314. Zamotajlov & Sciaky, 1996: 40.

*Zolinopatrobis* Deuve & Tian, 2001: 418 (типовой вид *Zolinopatrobis nanlingensis* Deuve & Tian, 2001: 418); Deuve & Tian, 2002: 30 (syn.)

При описании Эндрюс отнес род *Lissopogonus* к трибе Pogonini, что вызвало в дальнейшем значительную путаницу в связи с отсутствием его во многих крупных коллекциях. Лишь в 1996 году Замотайлов и Шаки (Zamotajlov, Sciaky, 1996) предложили рассматривать его в составе Patrobinae. Все изученные нами виды рода проявляют высокую стабильность по приведенным ниже признакам.

Биология и экология. Китайские и вьетнамские виды активны с мая по октябрь и встречаются на небольших высотах (от 450 до 1500 м над ур. м.), при этом при продвижении на юг высота находок над уровнем моря повышается. *Lissopogonus borneensis* Baehr с Борнео отмечен зимой, в ноябре–феврале, и, очевидно, активен круглый год. Характерные биотопы плохо изучены, однако имеются сведения о находках видов рода в подстилке влажных тропических лесов (Baehr, 2001; сообщения сборщиков) и под камнями у ручьев.

#### *Lissopogonus borneensis* Baehr

Baehr, 2001: 166.

Материал. Паратип, 1 ♀ (A3), Borneo, Brunei, Temburong, Kuala Belalong, 10.II.1995, R. Borcharding.

Распространение. Борнео.

#### *Lissopogonus glabellus* Andrewes

Andrewes, 1923: 214. Andrewes, 1935: 315.

Распространение. Северная Индия: Арунчал Прадеш, Сикким и Дарджилинг, Утар Прадеш, Лаос (более детальное распространение в Индии см. Andrewes, 1935).

#### *Lissopogonus nanlingensis* (Deuve & Tian)

Deuve & Tian, 2001: 418 (*Zolinopatrobis*); Deuve & Tian, 2002: 30 (*Lissopogonus*).

Распространение. Китай: Гуандун (горы Нанлинь).

Возможно, является синонимом *L. suenisoni* Kirsch.

#### *Lissopogonus poecilus* Andrewes

Andrewes, 1933: 275.

Распространение. Ява.

### *Lissopogonus suenisoni* Kirschenhofer

Kirschenhofer, 1991: 9.

Материал. Паратип, ♀ (NHMW), China, Tien Mu Shan, 30°23'N 119°37'E, 21.VI.1937, E. Suenson; 1 ♂ (RS) с той же этикеткой. 1 ♂ (A3), China, NW Hunan, Wulingyuan, N Dayong, Suoxiyu, 450 m, 31.X.1993, Schilhammer. 1 ♀ (NSMT), China, SE Guizhou, Libo Xian, Shuijiang Dong, Shuipucun, Yuping Zhen, 520 m, 25.IX.1998, S. Уйно. 1 ♀ (DW), China, Fujian, Wuyi Shan, ca 1175 m, 3 km NW Qiliqiao, 27°73'N 117°64'E, 2.VI.2001, J. Cooter.

Распространение. Центральный и Юго-Западный Китай.

Некоторые из приведенных экземпляров значительно отличаются от типовых и представляют, возможно, отдельные подвиды или близкие виды, однако мы не имеем пока материала для более определенных выводов.

### *Lissopogonus tonkinensis* Zamotajlov & Sciaky

Zamotajlov & Sciaky, 1996: 40.

Материал. Типовая серия, 2 ♂, 1 ♀ (NHMB, A3), N Viet Nam, Hoang Lien Son, Sa-Pa, 11.-15.V.1990, V. Kuban; 1 ♀ (A3), там же, 1500 m, 11.-19.VI.1990, J. Strnad; 3 ♀ (RS), там же, Tam Dao, V.1993, J. Strnad. 3 ♂, 2 ♀ (МГПУ), там же, 1250 m, 27.VI.-2.VII.1998, A. Napolov; 1 ♀ (DW), там же, Sa-Pa, 25.V.-10.VI.1991, E. Endek.

Распространение. Северный Вьетнам (Са-Па).

## 2. Кладистический анализ комплекса TRECHITAE + PATROBINI

Выбраны следующие группы для анализа: триба Mescylothoracini (в смысле Moore, 1963 и Baehr, 1998) (внешняя группа); триба Lissopogonini; триба Patrobini (в смысле Замотайлова, в печати); триба Sinozolini; все основные группы Trechitae, триба Zolini (включая Merizodina и Oopterina); триба Trechini (включая Perileptini, Aerini, Homaloderini, но исключая Trechodini); триба Trechodini; триба Bembidiini 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).

Обоснование выбора Mescylothoracini как внешней группы для анализа филогенетических отношений у Patrobinae было дано нами ранее (Замотайлов, 2002), в отношении Trechitae, на наш взгляд, он еще более очевиден с точки зрения внешней морфологии. Стоит только добавить, что в некоторых моделях филогенеза жуужелиц (дерево максимального сходства и др.), предложенных Мэддисоном с соавторами (Maddison et al., 1999) на основании молекулярных данных, Trtechitae (включая Patrobini) являются сестринской группой по отношению к вершинной кладе (Harpalinae + Brachyninae), при этом в основании последней лежат «южные» Psydrinae (включая *Mescylothorax* Sharp), т.е., в принципе, любая их триба может быть использована в качестве внешней группы в нашем анализе.

Доказанная этими авторами монофилия «южных» Psydrinae делает выбор именно Mescylothoracini вполне обоснованным. Таким образом, выбор внешней группы в нашем случае согласуется и с молекулярными данными.

Кладистический анализ проведен по 21 признаку (распределение состояний признаков см. табл.):

Таблица

**Матрица состояний признаков таксонов комплекса Trechitae + Patrobini  
и внешней группы**

Признак	Таксон											
	Mesoclythoracini	Pogonini	Lissopogonini	Patrobini	Sinozolini	Zolini	Trechini s.l.	Trechodini	Anilina	Lynnastina	Bembidini s. str.	Tachyina
0	0	0, 1	0	1	1	1	1	1	1	1	0, 1	1
1	0	0	1	0, 1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
5	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
6	0	1	0	1	1	0	0, 1	0	0	0	0	0
7	0	0	1	0, 1	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
9	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
10	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
11	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
12	0	0	1	0, 1	1	1	1	1	1	1	1	1
13	0	1	0	1	1	0	0, 1	0	1	1	0	0
14	0	2	0	1	1	1	0	1	1	2	2	2
15	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
16	0, 1	2	2	0, 1	2	2	0, 1	0, 1, 2	1	2	1, 2	2
17	0, 1	1	1	0, 1	0	1	1	1	1	1	1	1
18	0	0	1	1	?	1	0	0	0	0	1	0
19	0	0	1	1	?	0, 1	0	0	0	0	0	0
20	0	0	1	2	?	0	0	0	0	0	0	0

Металлический блеск верха тела (0). Лишенные металлического отлива группы иногда демонстрируют слабый иризирующий отлив, однако он не принимается за состояние «0».

0. Металлический блеск имеется (хотя бы отчасти);

1. Металлический блеск отсутствует.

Шейная перетяжка (1). Настоящий признак в значительной степени варьирует в пределах Trtechitae и Patrobini, однако его состояния явно преобладают у некоторых анализируемых групп.

0. Голова без выраженной шейной перетяжки;

1. Голова с шейной перетяжкой, достаточно резко подразделяющей ее на виски (щеки) и шею.

Развитие лобных бороздок (2). Неаддитивный признак, демонстрирующий 2 ряда трансформаций: 0 ! 1; 0 ! 2.

0. Лобные бороздки короткие и неглубокие, проходят рядом с глазом;

1. Лобные бороздки глубокие и длинные, сближаются на темени;

2. Лобные бороздки глубокие и длинные, проходят рядом с глазом, ограничены с каждой стороны киями.

Форма последнего членика челюстных щупиков (3).

0. Веретеновидная;

1. Коническая или шиловидная.

Соотношение размеров предпоследнего и последнего члеников челюстных щупиков (4).

0. Предпоследний членик мало отличается по размерам от последнего, не вздут у вершины;

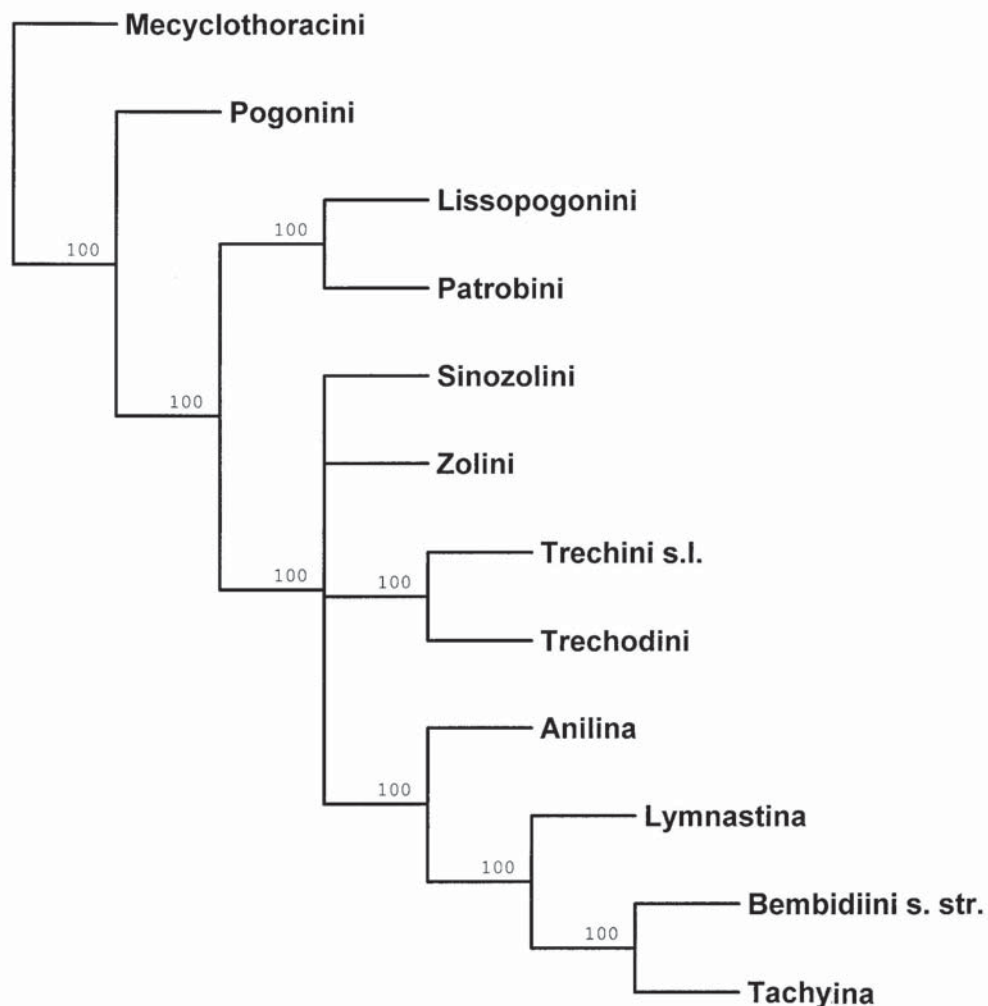
1. Предпоследний членик большой, у вершины вздут, последний – очень маленький.

В пределах исследуемой группы лишь у некоторых Trechini наблюдается иное соотношение размеров, когда предпоследний членик не вздут, а последний – значительно меньше его; этот случай условно рассматривается как состояние «0».

Хетотаксия предпоследнего членика челюстных щупиков (5). Имеются переходные состояния, которые условно принимались за преобладающие в группе.

0. Членик слабо опушен или голый;

1. Членик густо опушен.



**Рис. 1.** Кладограмма комплекса Trechitae + Patrobini, построенная на основе 2 исходных методом консенсуса правила большинства.

Длинна=46, CI=0,52, RI=0,48; цифры обозначают процент совпадения.

Форма зубца подбородка (6). Хотя у Trechini s. str. наблюдается значительная изменчивость формы зубца подбородка даже у родственных форм (например, в комплексе *Nannotrechus* Winkler, см. Belousov, 1998), она сохраняет значительное постоянство в пределах других основных таксономических групп.

0. Зубец подбородка простой, иногда более или менее трапецевидно усеченный или широкоокругленный;

1. Зубец подбородка двувёршинный.

Форма срединной бороздки переднеспинки (7).

0. Срединная бороздка не расширена желобообразно у основания;

1. Срединная бороздка желобообразно расширена у основания.

Форма базальных члеников (первого и второго) передних лапок самца (8).

0. Базальные членики расширены более или менее симметрично, без выраженного зубца внутри апикально;

1. Базальные членики расширены асимметрично, с хорошо развитым зубцом внутри апикально.

Во внимание не принимаются формы с частичной редукцией конечностей (например, некоторые *Anilina*).

Организация адгезивных образований передних лапок самца (9).

0. Формируют 2 ряда;

1. Формируют 1 ряд.

Только у Patrobini наблюдается настоящая «чешуйчатая» (*squamose*) форма расположения присасывательных волосков, у *Mecyclothoracini*, *Lissopogonini* и *Sinozolini* она носит слабо организованный, «*squamulose*», характер.

Основной кант надкрылий (10).

0. Доходит до щитка;

1. Не доходит до щитка (иногда доходит до прищитковой поры).

Развитие радиомедиального («радиального поля» по Jeannel, 1925, или IX промежутка надкрылий) (11).

0. Радиальное поле развито на значительном протяжении длины края надкрылий;

1. Радиальное поле рудиментарное, заметно только у самой вершины надкрылий.

Краевая серия надкрылий (12). Степень агрегации пор краевой серии в пределах больших групп *Carabidae Coniunctae* в значительной степени зависит от ее многочисленности и не используется ниже в филогенетических целях, подобно тому, как это было сделано Жаннелем (Jeannel, 1928), Белоусовым (Belousov, 1998) и другими авторами применительно к отдельным группам Trechini. Во внимание принимается, прежде всего, число пор.

0. Краевая серия из многочисленных пор (10 и более), образующих лишь 2 неясные группы, или (обычно) без отчетливых групп;

1. Краевая серия немногочисленна, обычно из 8 – 9 пор, ее формула типа  $4 + 2 + 2$  или  $4 + 4$ .

Возвратная бороздка надкрылий (13).

0. Возвратная бороздка надкрылий отчетливая;

1. Возвратная бороздка надкрылий неотчетливая или отсутствует.

Базальная капсула пениса (14). Аддитивный признак.

0. Развита закрытая базальная капсула пениса с небольшим симметричным отверстием;

1. Основание пениса в виде двух более или менее симметричных лопастей;



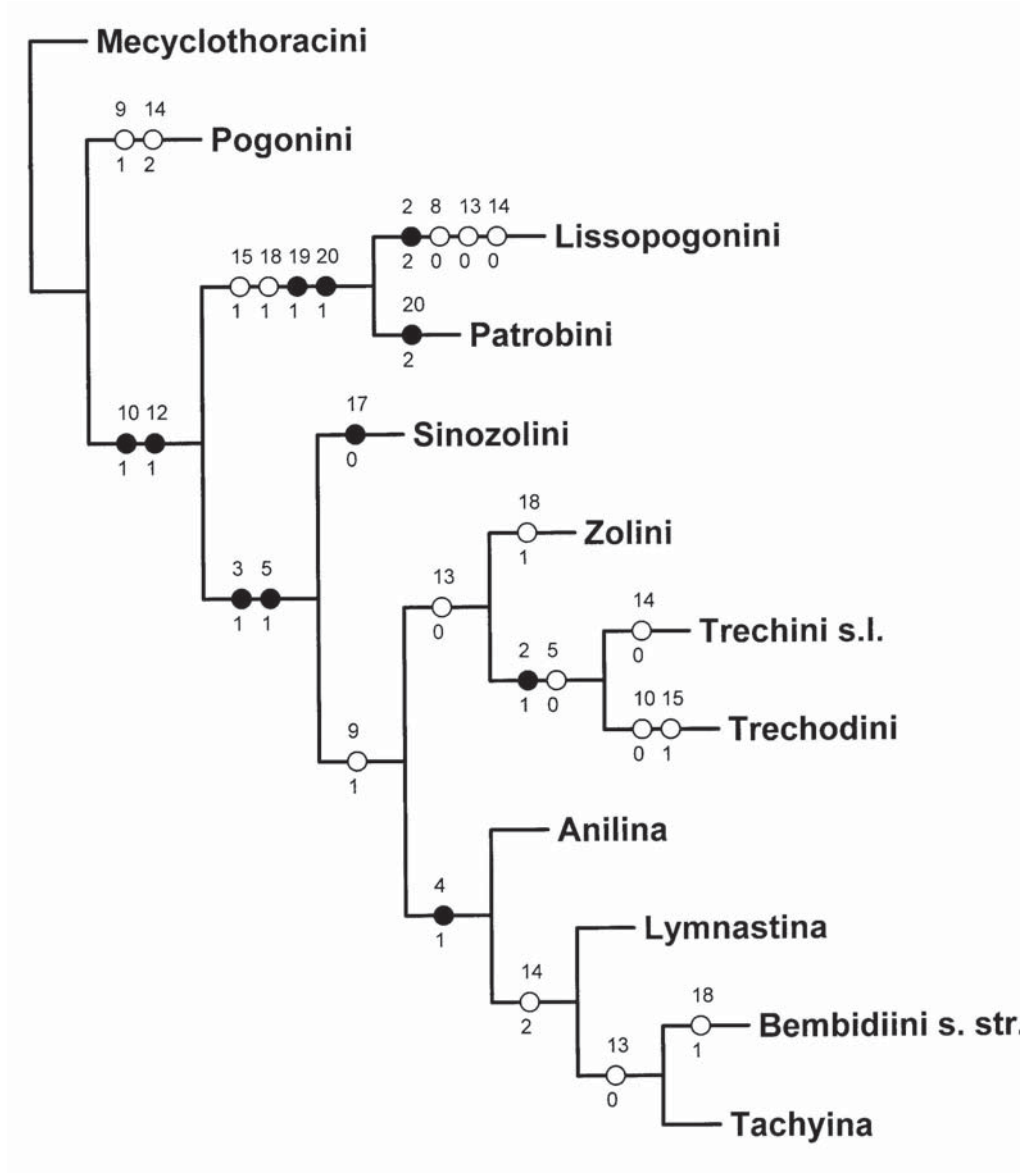
2. Основание пениса в виде двух асимметричных лопастей или полностью открыто справа.

Хотя настоящий признак рассматривается как аддитивный, гомология основания с с крупным отверстием справа и несущего асимметрично развитые лопасти не доказана и является лишь предположением, основанным на сравнительном изучении ряда *Bembidiini s. str.* Возможно, оно не верно в отношении других групп, и состояние «2» должно быть разделено на два отдельных.

Строение трубки пениса (15).

0. Трубка пениса более или менее замкнута дорсально, по крайней мере, у основания;

1. Трубка пениса дорсально закрыта тонкой мембраной.



Длина=44, CI=0,54, RI=0,53; белые кружки обозначают гомоплазии, черные – аут- или синапоморфии, номера сврху соответствуют признакам, снизу – их состояниям.

Соотношение размера парамер (16). Аддитивный признак.

- 0. Парамеры слабо различаются по величине;
- 1. Левая парамера заметно несколько больше правой;
- 2. Парамеры сильно различаются по величине.

Концевые лопасти парамер (17).

- 0. Парамеры с длинными и узкими концевыми лопастями;
- 1. Парамеры постепенно сужены к вершине, без узких концевых лопастей.

Мечевидные щетинки гонапофиз (18).

- 0. Мечевидные щетинки развиты;
- 1. Мечевидные щетинки отсутствуют.

Гонококсальный рамус (гоноподит VIII) (19).

- 0. Рамус отсутствует или плохо развит;
- 1. Рамус более или менее хорошо развит.

Бурсальный склерит (20). Принимается в смысле Либхера и Вила (Liebherr, Will, 1998). Аддитивный признак.

- 0. Совокупительная сумка без бурсального склерита;
- 1. Совокупительная сумка с очень тонким, слабозаметным бурсальным склеритом;
- 2. Совокупительная сумка с более или менее хорошо развитым бурсальным склеритом.

Три из 21 признака оказались в ходе проведенного анализа неинформативными: 1 (шейная перетяжка), 7 (форма срединной бороздки переднеспинки) и 17 (концевые лопасти парамер).

В результате анализа исходной матрицы было получено лишь 2 одинаково «экономичных» кладограммы. Процедура их консенсуса позволила получить дерево, изображенное на рис. 1. Как видно, основные выявленные клады представлены на обоих полученных деревьях. Вероятность существования ветви, объединяющей *Lissopogonini* и *Patrobini*, составляет 100%. Монофилия апикальной ветви, объединяющей *Sinozolini*, *Zolini*, *Trechini* и *Bembidiini* также доказана на уровне 100%. В качестве предпочтительной кладограммы было выбрано дерево, близкое по своей форме к консенсусу, полученному при введении в исходную матрицу признаков отдельных уклоняющихся таксонов и полиморфизмов, вносящих большую долю неопределенности. Распределение состояний признаков на этом дереве представлено на рис. 2.

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 жужелиц. К сожалению, работа Гребенникова (1999) по личинкам *Trechitae* представляет мало возможностей для сравнения, т.к. в качестве внешней группы им были выбраны *Patrobitae*. Базальное положение у него занимает триба *Trechini*. Молекулярные данные (Maddison et al., 1999) свидетельствуют, скорее всего, о сестринских отношениях *Patrobini* и *Trtechitae* (хотя иной ход филогенеза не исключается), при этом *Pogonini* расположены дихотомично к кладе *Bembidiini* + *Zolini*. Данные Либхера и Вила (Liebherr, Will, 1998) вообще не поддерживают монофилию *Trechitae*, кроме того, *Zolini* являются у них полифилетической группой. На наш взгляд, дополнительным свидетельством в пользу раннего отделения *Pogonini* от основного ствола *Trechitae*

является наличие у них таких сильно уклоняющихся групп как *Thalassotrechus* VanDyke и *Pogonopsis* Bedel (исключенных из настоящего анализа и неизвестных нам *in naturae*), которое произошло, вероятно, до того, как определилась судьба ряда важнейших морфологических признаков Trechitae.

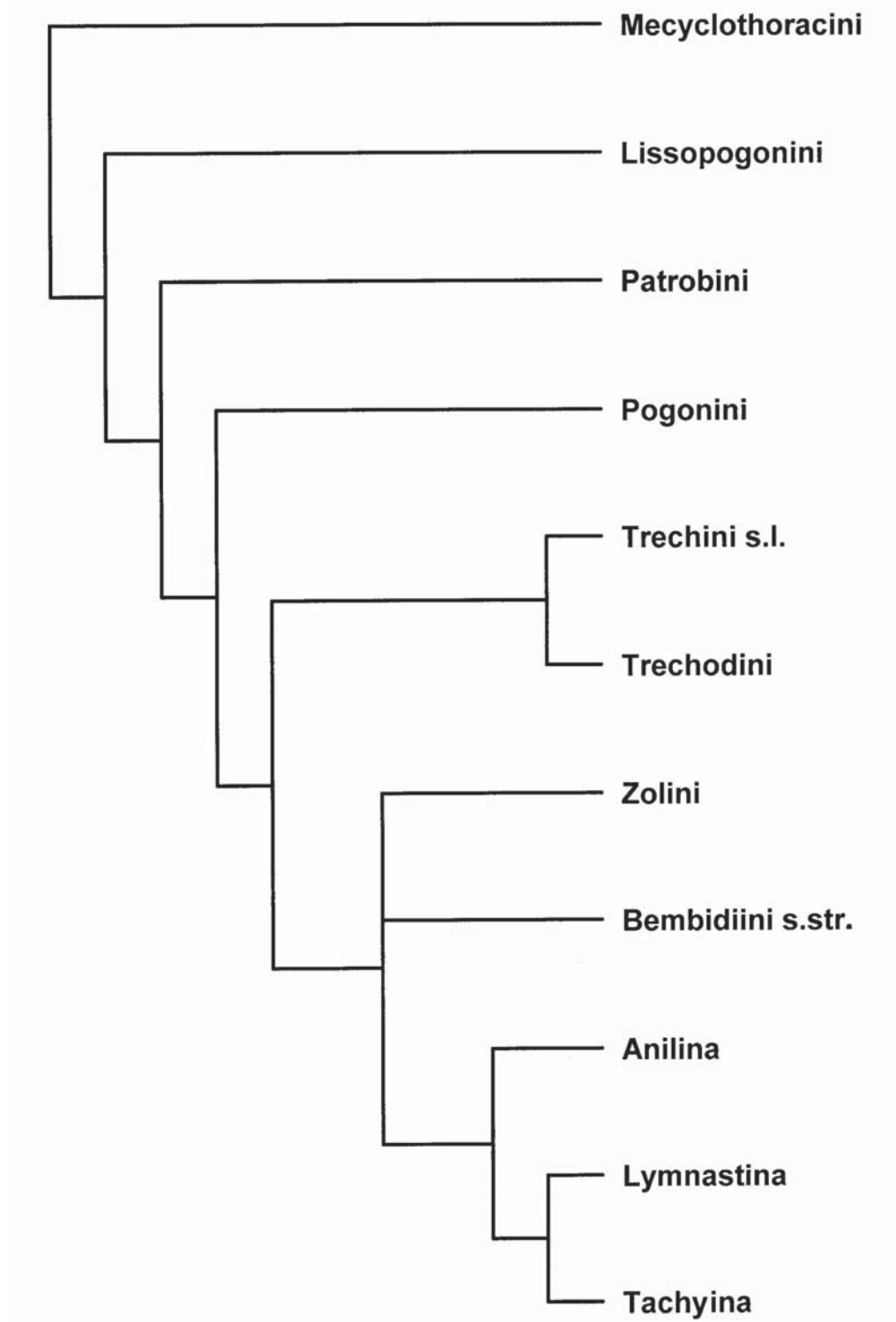
По нашим данным, Lissorogonini и Patrobini образуют весьма вероятную монофилетическую группу, характеризующуюся двумя синапоморфиями по признакам 19 (присутствие гоноксального рамуса) и 20 (присутствие бурсального склерита) и двумя гомоплазиями по признакам 15 (трубка пениса мембранозная дорсально) и 18 (отсутствие мечевидных щетинок гонапофиз).

Sinozolini могут рассматриваться как базальная, самая ранняя, группа в оставшейся апикальной ветви Trechitae, за последней и стоит, очевидно, оставить это название. Вероятность такого положения Sinozolini составляет 50%. Внутри этой группы выделяется монофилетическая группа, объединяющая Zolini и Trechini (монофилия также доказана лишь на уровне 50%) и монофилетическая группа, соответствующая Vembidiini s. l. (монофилия доказана на уровне 100%). Наиболее уклоняющейся группой является Anilina, близкое родство оставшихся подтриб практически не вызывает сомнения. Монофилия Tachyini s. l., напротив, не доказана. Эти данные противоречат полученным Мэддисоном с соавторами (Maddison et al., 1999), согласно которым, в частности, Vembidiini s. l. являются полифилетической группой, и предположению Ирвина (Erwin, 1972) о происхождении Anilina на основе Tachyina.

Приведенные результаты представляют крайне скудную информацию для выявления градиентных распределений в анализируемом комплексе. Пожалуй, лишь признаки 13 (возвратная бороздка надкрылий) и 14 (базальная капсула пениса) позволяют высказать предположения о возможном направлении анагенеза. Отсутствие или слабое развитие возвратной бороздки и ассиметрично открытая базальная капсула пениса являются, очевидно, свидетельствами эволюционной продвинутой. В этом случае, наиболее высоким уровнем организации отличаются Pogonini и Lymnastina.

### 3. Фенетический анализ

Кластеризация методами одиночного присоединения и невзвешенного арифметического среднего позволила получить дендрограммы практически идентичной формы. Фенетический анализ не выявил близкого сходства Lissorogonini и Patrobini, которые не образуют общей ветви (рис. 3). Можно лишь констатировать значительные различия обеих групп от остальной части Trechitae, образующей группу объектов на уровне сходства 0,68 при одиночном присоединении и 0,65 при невзвешенном арифметическом среднем (Patrobini присоединяются к ней на уровне 0,45 при одиночном присоединении и 0,42 при невзвешенном арифметическом среднем). Вместе с тем, Pogonini наиболее удалены 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). С другой стороны, Tachyini также формируют отдельную группу, включающую все анализируемые подтрибы (хотя это сходство может быть отчасти конвергентным).



**Рис. 3.** Дендрограмма сходства таксонов комплекса Trechitae + Patrobini (исключая Sinozolini).

#### 4. Обсуждение результатов

Предварительно на основании полученных данных можно утверждать о близких филогенетических связях *Lissorogonini* и *Patrobini*, что должно отражаться в выделении для них отдельного таксона – подсемейства (см. Замотайлов, 2002 и др.) или надтрибы (Крыжановский, 1983 и др.). Окончательно этот вопрос будет решен только после изучения личинки, молекулярных и кариологических исследований. Хотя *Patrobini* достаточно широко распространены в Голарктике, их происхождение, очевидно, связано с Альпийским орогенезом (Замотайлов, 2002). Достаточно обширный ареал *Lissorogonini*, заполняющий пространство между крупными ареалами *Mesyclothoracini* и *Patrobini*, едва ли оставляет возможность для их высокогорного происхождения (исходя из общего направления филогенеза этого комплекса), хотя и не исключает полностью такой вероятности. Вместе с тем, обе трибы значительно различаются морфологически и претендуют, таким образом, на достаточно высокий таксономический статус каждая. Исходя из иерархии, принятой в исследуемом комплексе, статус триб вполне удовлетворяет этому уровню различий.

Практически всеветное распространение *Rogonini*, на наш взгляд, хорошо согласуется с их предположительным филогенетическим статусом. В целом, связывая происхождение этой группы с «южными» или «антарктическими» *Psydrinae*, их можно, вероятно, сравнить с *Psydrini* s. str., хотя последние значительно меньше преуспели в освоении территории Земли. Эпоха их расцвета, вероятно, уже прошла, оставив такие замечательные следы как, например, ареал *Nomius rugtaeus* Dej. Очевидно, *Rogonini* хорошо адаптированы к современным условиям. Удаленность *Rogonini* от основного ствола *Trechitae* подтверждается и данными фенетического анализа. Очевидно, целесообразно выделить для этой группы отдельное подсемейство или надтрибу.

Судьба остальных *Trechitae*, как выясняется, также в определенной степени связана с орогенезом, что с очевидностью следует хотя бы из распространения единственного известного вида *Sinozolini* – *Sinozolus yuae* Deuve & Tian, описанного из высокогорий Северо-Западной Сычуани. Ограничивается ли эта связь лишь *Sinozolini*, или ее можно проследить и на материале по *Trechini* s.l. – нам неизвестно. В любом случае, многие таксоны последней всеветно распространенной группы ассоциированы с горными ландшафтами и заселяют местообитания с весьма специфическими условиями. Новые находки из высокогорий Китая смогут пролить свет на этот вопрос.

Апикальная группа *Trechitae* – *Bembidiini* s. l. – также весьма преуспела в освоении Земли, разделившись на 2 основные ветви, *Tachyina*, заселивших преимущественно тропики, и *Bembidiini* s. str., получивших широкое распространение в основном в умеренной зоне. Об эволюционной продвинутости этих жувелиц свидетельствует, в частности, присутствие таких высоко специализированных групп, как древесные тропические *Xystosomina* (Erwin, 1994) и эндогейные *Anilina*.

## Литература

- Гребенников В.В.** Личинки жуков-жужелиц надтрибы Trechitae (Coleoptera: Carabidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Б.и., 1999. 22 с.
- Замотайлов А.С.** Опыт разработки филогенетической системы жужелиц подсемейства Patrobinae (Coleoptera, Carabidae) // Чтения памяти Н.А. Холодковского. 55 (1). СПб.: ЗИН РАН, 2002. 145 с.
- Крыжановский О.Л.** Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть и обзор фауны СССР) // Фауна СССР (нов. серия). 128. Жесткокрылые, 1. Л.: Наука, 1983. 342 с.
- Макаров К.В.** Концепция хетомы личинок в эволюционной систематике жужелиц (Coleoptera, Carabidae): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: Б.и., 1997. 48 с.
- Andrewes H.E.** Papers on Oriental Carabidae, 10 // Ann. Mag. Nat. Hist. (Series 9). 1923. 12. P. 212-223.
- Andrewes H.E.** On some new species of Carabidae, chiefly from Java // Treubia. 1933. 12. P. 273-286.
- Andrewes H.E.** Coleoptera. Carabidae. Vol. 2. Harpalinae-1 // The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. London: Taylor and Francis, 1935. 423 p.
- Arndt E.** Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera) // Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A). 1993. 488. S. 1-56.
- Arndt E.** Phylogenetic investigation of Carabidae (Coleoptera) using larval chaetotaxy // Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga). Torino: Mus. Reg. Sci. Nat., 1998. P. 171-190.
- Baehr M.** Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephaga (Coleoptera, Insecta) // Zoologica. 1979. 44 (130). S. 1-76.
- Baehr M.** A preliminary survey of the classification of Psydrinae (Coleoptera: Carabidae) // Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga). Torino: Mus. Reg. Sci. Nat., 1998. P. 359-368.
- Baehr M.** A new species of the genus *Lissopogonus* Andrewes from northern Borneo (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Patrobinae) // Spixiana. 2001. 24. P. 165-169.
- Baev P.V., Penev L.D.** Biodiv. Program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap and cluster analysis. Version 5.1. Sofia – Moscow: Pensoft, 1995. 42 p.
- Bell R.T.** Coxal cavities and the classification of Adephaga (Coleoptera) // Ann. Entomol. Soc. America. 1967. 60. P. 101-107.
- Belousov I.A.** Le complexe générique de *Nannotrechus* Winkler du Caucase et de la Crimée (Coleoptera, Carabidae, Trechini). Sofia – Moscow – St. Petersburg: Pensoft, 1998. 256 p.
- Beutel R.G.** Phylogenetic analysis of thoracic structures of Carabidae (Coleoptera: Adephaga) // Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 1992. 30. S. 53-74.
- Beutel R.G.** Phylogenetic analysis of Adephaga (Coleoptera) based on characters of the larval head // Syst. Ent. 1993. 18. P. 127-147.
- Bils W.** Das Abdomende weiblicher, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie // Zoomorphologie. 1976. 84. S. 113-193.
- Burmeister E.-G.** Funktionsmorphologie und Evolution des Ovipositor der Adephaga (Coleoptera) // Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg (N.F.). 1980. 24. S. 89-184.
- Deuve Th.** Étude phylogénétique des Coléoptères Adephaga: redéfinition de la famille des Harpalidae, sensu novo, et position systématique des Pseudomorphinae et Brachinidae // Bull. Soc. Entomol. France. 1988a. 92 (5-6). P. 161-182.
- Deuve Th.** Les sternites VIII et IX de l'abdomen sont-ils visibles chez les imagos des Coléoptères et des autres Insectes Holométaboles? // Nouv. Revue Ent. (N.S.). 1988b. 5. P. 21-34.
- Deuve Th.** L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga // Mém. Mus. Nat. d'Histoire Nat. 1993. 155. P. 1-184.
- Deuve Th.** *Sinozulus yuae* n. gen., n. sp., premier représentant des Zolinae dans l'hémisphère Nord (Coleoptera, Trechidae) // Bull. Soc. Entomol. France. 1997. 102 (1). P. 31-37.
- Deuve Th., Tian M.** *Zolinopatrobis nanlingensis* n. gen., n. sp., de la Chine méridionale, premier représentant d'une nouvelle sous-tribu parmi les Trechidae Patrobinae (Coleoptera, Caraboidea) // Bull. Soc. Entomol. France. 2001. 106 (4). P. 417-422.
- Deuve Th., Tian M.** Sur l'identité du genre *Lissopogonus* Andrewes, 1923 (Coleoptera, Caraboidea) // Revue Franç. Entomol. (N.S.). 2002. 24 (1). P. 30.
- Erwin T.L.** Two new genera of bembidiine carabid beetles from Australia and South America with notes on their phylogenetic and zoogeographic significance (Coleoptera) // Breviora. 1972. 383. P. 1-19.

- Erwin T.L.** Arboreal beetles of tropical forests: the Xystosomi group, subtribe Xystosomina (Coleoptera: Carabidae: Bembidiini). Part 1. Character analysis, taxonomy, and distribution // *Canad. Entomol.* 1994. 126. P. 549-666.
- Forsyth D.J.** The structure of the pygidial defense glands of Carabidae (Coleoptera) // *Trans. Zool. Soc. London.* 1972. 32. P. 249-309.
- Galiñ J., Ortiz A.S., Serrano J.** Karyotypic data on thirteen species of Nearctic carabid beetles (Coleoptera) // *Entomol. News.* 1994. 105. P. 111-118.
- Heath R.V., Evans M.E.G.** The relationship between the ventral nerve cord, body size and phylogeny in ground beetles (Coleoptera: Carabidae) // *Zool. Journ. Linn. Soc.* 1990. 98. P. 259-293.
- Hlavac T.F.** Differentiation of the carabid antenna cleaner // *Psyche.* 1971. 78. P. 51-66.
- Jeannel R.** Morphologie de l'ilytre des Coléoptères Adiphages // *Arch. Zool. Expér. Gén.* 1925. 64. P. 1-84.
- Jeannel R.** Monographie des Trechinae. Morphologie comparée et distribution géographique d'un groupe de Coléoptères. Livraisons 3 // *L'Abeille.* 1928. 35. P. 1-808.
- Jeannel R.** Coléoptères Carabiques. 1 // *Faune de France.* 39. Paris: Lechevalier, 1941. 571 p.
- Kirschenhofer E.** Zwei neue Carabiden aus Zentral- und Ostasien (Col., Carabidae, Lebiinae, Pogoninae) // *Z. Arbeitsgem. Österreich. Entomol.* 1991. 43 (1 / 2). S. 9-12.
- Liebherr J.K., Will K.W.** Inferring phylogenetic relationships within Carabidae (Insecta, Coleoptera) from characters of the female reproductive tract // *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adepaga).* Torino: Mus. Reg. Sci. Nat., 1998. P. 107-170.
- Maddison D.R., Baker M.D., Ober K.A.** A preliminary phylogenetic analysis of 18S ribosomal DNA of carabid beetles (Coleoptera) // *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adepaga).* Torino: Mus. Reg. Sci. Nat., 1998. P. 229-250.
- Maddison D.R., Baker M.D., Ober K.A.** Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae) // *Syst. Entomol.* 1999. 24. P. 103-138.
- Margush T., McMorris F.R.** Consensus n-trees // *Bull. Math. Biol.* 1981. 43. P. 239-244.
- Moore B.P.** Studies on Australian Carabidae (Coleoptera) 3. The Psydrinae // *Trans. R. Entomol. Soc. London.* 1963. 115 (11). P. 277-290.
- Moore B.P.** Chemical defense in carabids and its bearing on phylogeny // **Erwin T.L., Ball G.E., Whitehead D.R., Halpern A.L.** (eds.). *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification.* The Hague: Dr W. Junk, 1979. P. 193-203.
- Moore B.P., Wallbank B.E.** Chemical composition of the defensive secretion in carabid beetles and its importance as a taxonomic character // *Proc. R. Entomol. Soc. London. Ser. B.* 1968. 37. P. 62-72.
- Мüller-Motzfeld G.** Zur Phylogenie der Bembidiini // *Entomol. Nachr.* 1975. 19. S. 7-12.
- Regenfuss H.** Die Antennen-Putzeinrichtung der Adepaga (Coleoptera), parallele evolutive Vervollkommnung einer komplexen Struktur // *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 1975. 13. S. 278-299.
- Serrano J.** Chromosome numbers and karyotypic evolution of Caraboidea // *Genetica.* 1981a. 55. P. 51-60.
- Serrano J.** Male achiasmatic meiosis in Caraboidea (Coleoptera, Adepaga) // *Genetica.* 1981b. 57. P. 131-137.
- Serrano J.** Geographic isolation and karyotypic evolution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) // **Noonan G.R., Ball G.E., Stork N.E.** (eds.). *The biogeography of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Cicindelidae) of mountains and islands.* Andover: Intercept, 1992. P. 235-243.
- Serrano J., Galiñ J.** A review of karyotypic evolution and phylogeny of carabid beetles (Coleoptera) // *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adepaga).* Torino: Mus. Reg. Sci. Nat., 1998. P. 191-228.
- Ward R.D.** Metathoracic wing structures as phylogenetic indicators in the Adepaga (Coleoptera) // **Erwin T.L., Ball G.E., Whitehead D.R., Halpern A.L.** (eds.). *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification.* The Hague: Dr W. Junk, 1979. P. 181-191.
- Yahiro K.** A comparative morphology of the alimentary canal in the adults of ground-beetles (Coleoptera): 1. Classification into the types // *Esakia.* 1990. 0. P. 35-44.
- Yahiro K.** Comparative morphology of the alimentary canal and reproductive organs of the terrestrial Caraboidea (Coleoptera: Adepaga). Part. 1 // *Jap. Journ. Entomol.* 1996. 64. P. 536-550.
- Zamotajlov A.S.** Lissopogonini, a new tribe of the subfamily Patrobinae from East Asia (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosystematica Rossica.* 1999. 8 (2). P. 266.
- Zamotajlov A., Sciaky R.** Contribution to the knowledge of Patrobinae (Coleoptera, Carabidae) from south-east Asia // *Coleoptera.* 1996. 20. S. 1-63.