

На правах рукописи

КАТАЕВ
Борис Михайлович

**Жужелицы рода *Harpalus* Latr. (Coleoptera,
Carabidae) мировой фауны: систематика,
зоогеография, филогения**

Специальность: 03.00.09 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Зоологический институт РАН

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор

Крыжановский Олег Леонидович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук

Федоренко Дмитрий Николаевич

доктор биологических наук

Резник Сергей Яковлевич

Ведущая организация:

**Государственное научное учреждение Всероссийский НИИ
защиты растений Российской академии
сельскохозяйственных наук**

Защита состоится 24 ноября 2009 г. в 14 часов на заседании
диссертационного совета Д002.223.01 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

E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического
института РАН

Автореферат разослан октября 2009 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

доктор биологических наук

Овчинникова О.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Род *Harpalus* Latreille, 1802 – самый большой в трибе Harpalini и один из наиболее крупных в семействе жужелиц. Он включает около 400 видов (более 1500 номинальных таксонов), большинство из которых распространено в Голарктике. Необходимость таксономического изучения этого рода с практической точки зрения вызвана прежде всего тем, что виды *Harpalus*, будучи преимущественно обитателями открытых ландшафтов, – наиболее обычные жужелицы полевых агроценозов. Выяснению их хозяйственного значения препятствует слабая таксономическая изученность группы, и в первую очередь трудности, связанные с определением.

Эти трудности обусловлены несколькими причинами: довольно однообразной внешностью всех представителей рода, их большой индивидуальной и географической изменчивостью, обширными ареалами у многих видов, а также тем, что большинство таксонов было описано в XIX и в самом начале XX века на очень ограниченном материале и по немногим признакам внешнего строения. В этот же период устанавливалась основная синонимика и, как показывали современные исследования, почти вся она нуждалась в проверке. Осложняет работу и нечеткость диагностических признаков рода. В полном объеме род никогда не был изучен, а имевшиеся к началу исследований автора специальные, в основном региональные, работы охватывали лишь незначительную часть видов, и многие из них к тому же сильно устарели. Соответственно, не был ясен статус многих таксонов, и не было изучено распространение даже самых обычных видов. Отсутствие же обоснованной классификации *Harpalus* значительно тормозит не только таксономические исследования, но и любые другие работы по этому роду, особенно фаунистические и зоогеографические.

Цель работы. Цель данного исследования – построение классификации рода *Harpalus* в объеме мировой фауны и выявление основных направлений эволюции этой группы.

Задачи исследований. В связи с поставленной целью были определены следующие задачи: **1)** уточнить таксономические границы рода и выяснить его разделение на естественные группы на основе сравнительно-морфологического изучения видов мировой фауны; **2)** составить морфологические диагнозы этих групп и проанализировать их ареалы; **3)** дать анализ общего географического распространения рода и охарактеризовать основные региональные фауны; **4)** реконструировать филогению рода и проследить основные этапы генезиса современной фауны; **5)** уточнить видовой состав и распространение жужелиц рода *Harpalus* фауны России и сопредельных территорий (в границах бывшего СССР); **6)** составить определительную таблицу для всех представителей рода в фауне России и сопредельных территорий.

Научная новизна. Впервые выполнено детальное исследование по систематике, зоогеографии и филогении рода *Harpalus* в объеме мировой фауны, не имеющее аналогов в литературе по другим крупным таксонам жесткокрылых родовой группы с преимущественно голарктическим распространением. На основе комплекса морфологических признаков, в том числе использованных впервые, уточнен диагноз и полностью ревизован состав рода. Предложенная система рода с разделением его на подроды, филетические линии и видовые группы представляет собой первую попытку классификации рода в полном объеме. Впервые описан факт резких сходных аномалий в вооружении внутреннего мешка эдеагуса у жужелиц, позволивший установить ряд общих закономерностей в развитии склеротизованных структур внутреннего мешка у

Harpalus и близких к нему родов. Впервые детально проанализировано географическое распространение рода как на основе общих фаунистических списков, так и на основе закономерностей распределения монофилетических групп, выделенных внутри рода. Впервые разработана филогения рода и реконструированы основные этапы генезиса современной фауны. Впервые составлены определительные таблицы для подродов *Harpalus* в объеме мировой фауны, а также для 166 видов и 29 подвидов *Harpalus*, известных с территории бывшего Советского Союза. В качестве новых для науки описано 63 таксона видовой группы (46 видов и 17 подвидов), еще 4 новых названия видовой группы предложены взамен выявленных младших омонимов. Для 164 видовых названий установлена новая синонимия, для 18 названий – новая комбинация. Предложен не использованный ранее способ иллюстрации ареалов таксонов и фаунистических группировок на основе стандартизованных карт с условным обозначением первичных зоогеографических выделов.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты исследования представляют собой существенный вклад в изучение морфологии, систематики, зоогеографии и филогении жуков трибы Harpalini. Данные по географическому распространению таксонов могут быть использованы для уточнения схем общего зоогеографического районирования Голарктики. Фаунистические связи между Евразией и Северной Америкой, выявленные на разных таксономических уровнях, важны для понимания генезиса голарктической фауны в третичное и четвертичное время. Не использованный ранее способ иллюстрации ареалов таксонов и фаунистических группировок на основе первичных зоогеографических выделов может быть применен при работе с другими группами животных. Определительные таблицы, составленные для видов и подвидов *Harpalus* фауны бывшего СССР, представляют интерес не только для фаунистов и систематиков, но и для специалистов по защите растений.

Апробация работы. Материалы по теме диссертации докладывались на II Всесоюзном карабидологическом совещании (Махачкала, 1986) и на семинарах лаборатории систематики насекомых в 1982, 1983, 1984 и 2009 годах.

Публикации. По теме диссертации опубликована 41 работа, в том числе 20 – в журналах, рекомендованных ВАК, и 23 – на иностранных языках.

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, 7 глав, выводов, приложения и изложена на 604 страницах, из которых основная часть включает 142 страницы. Список литературы состоит из 293 названий, 188 из них на иностранных языках. Работа иллюстрирована 4 цифровыми таблицами и 158 таблицами рисунков. В приложение вынесены: 1) обзор системы рода *Harpalus*, 2) характеристика фаун первичных зоогеографических выделов, 3) филогенетический анализ признаков, 4) таксономический обзор жуков трибы *Harpalus* фауны России и сопредельных территорий и 5) список описанных новых таксонов.

Благодарности. Автор с сердечной благодарностью вспоминает своего учителя и научного руководителя О.Л. Крыжановского, который в течение многих лет поддерживал это исследование. Глубокую благодарность автор выражает также всем друзьям и коллегам, предоставившим для изучения материалы, особенно О.Р. Александровичу (Минск), М. Барклаю (Лондон), В.В. Белову, С.В. Киселеву, К.В. Макарову, А.В. Маталину, Н.Б. Никитскому, Д.Н. Федоренко (Москва), И.А. Белоусову, Т.Н. Верещагиной, И.И. Кабаку, О.Н. Кабакову, А.Г. Ковалю, И.М. Соколову, В.Н. Прасолову (Санкт-Петербург), Д.И. Берману и А.М. Бударину (Магадан), Дж. Боллу (Эдмонтон), Д. Вразе и Ф. Хике (Берлин), В.И. Гусарову (Осло),

Ф. Гузенляйтнеру (Линц), Р. Даниэльсону (Лунд), Т. Деву (Париж), Р.Ю. Дудко (Новосибирск), К. Жаннэ (Лангон), А.С. Замотайлову (Краснодар), Е.В. Зиновьеву (Екатеринбург), Е.В. Ильиной (Махачкала), А.Ю. Исаеву (Ульяновск), Н. Ито (Каваниси Сити), Е.В. Комарову (Волгоград), Г.Ш. Лаферу (Владивосток), Х.-Б. Лиангу (Пекин), П. Линдскогу (Стокгольм), Д.М. Морвану (Карентуар), О. Мартину и А.С. Солодовникову (Копенгаген), О. Мерклу и Д. Селю (Будапешт), А. Ньютону и М. Тейлор (Чикаго), С.В. Овчинникову (Бишкек), А.В. Пучкову (Киев), И.А. Солодовникову (Витебск), Ю.Н. Сундукову (пос. Лазо), В. Хайнцу (Шванфельд), М. Хартманну (Эрфурт), В.Г. Шиленкову (Иркутск) и Й. Шмидту (Росток). Искреннюю признательность я выражаю и всем сотрудникам лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН, в первую очередь коллективу отделения жесткокрылых – Г.С. Медведеву, М.Е. Тер-Минасян, Е.Л. Гурьевой, Б.А. Коротяеву, М.Г. Волковичу, А.Г. Кирейчуку, А.Л. Лобанову, А.В. Фролову, А.К. Чистяковой и С.В. Андреевой, а также И.М. Кержнеру, А.Ф. Емельянову и С.Ю. Синёву, за внимание и помощь, оказанные в процессе подготовки этой работы. За многочисленные советы и постоянную помощь, особенно в организации баз данных и работе с компьютерными программами, я очень благодарен К.В. Макарову (Москва) и И.А. Белоусову (Санкт-Петербург).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методы

Работа основана главным образом на богатейшей коллекции Зоологического института РАН. Кроме того, были изучены материалы из 42 других отечественных и зарубежных научных учреждений, а также коллекции многочисленных любителей и профессионалов. Собственные сборы проводились на протяжении 1976-2009 гг. в различных регионах Палеарктики.

Всего были изучены десятки тысяч экземпляров. Типовой материал изучен для 929 номинальных таксонов видовой группы, описанных в роде *Harpalus*.

Изготовлено более 2500 препаратов гениталий и примерно 400 препаратов нижней губы. Выполнено более 1200 рисунков деталей строения имаго. Измерено более 2000 экземпляров. Для каждого экземпляра производилось от 7 до 9 промеров, на основе которых рассчитывались 7-10 морфометрических индексов.

Для накопления и анализа таксономической, морфологической, географической и экологической информации по роду *Harpalus* и другим родам трибы Harpalini была создана база данных в системе Visual FoxPro.

Кластерный анализ фаун основных зоогеографических выделов выполнен в операционной среде системы MATLAB7 на основе коэффициента Жаккара методом невзвешенного среднего как для полных фаунистических списков, составленных на разных таксономических уровнях, так и для большинства монофилетических групп, выделенных внутри *Harpalus* – подродов, филетических линий и групп видов.

Глава 2. Объем рода *Harpalus* и его систематическое положение

Объем рода *Harpalus* – старая и очень трудная таксономическая проблема. Характерно, что при описании этого рода Латрейль включил в него 25 видов, из которых только 5 сейчас относят к трибе Harpalini, а свое положение в роде *Harpalus* из этих 5 видов сохранили только 2. Поскольку название рода является старейшим в трибе Harpalini, первоначально в роде *Harpalus* описывались почти все представители этой трибы. Впоследствии, по мере накопления знаний, наиболее обособленные

формы выделялись в качестве самостоятельных родов, но общей ревизии так и не было проведено.

В большинстве современных систем *Harpalus* рассматривается в составе родовой группы Harpali, которую выделяют в подтрибе Harpalina наряду с группами Acinopi, Trichotichni, Selenophori и некоторыми другими. Родовой состав группы Harpali, как, впрочем, и всех других, – предмет многочисленных разногласий и в значительной степени определяется тем, в каких границах рассматривается род *Harpalus* – самый крупный и наиболее сложно дифференцированный в этой группе.

Одна из причин этих разногласий связана с тем, что большинство надвидовых таксонов в трибе Harpalini, в том числе и род *Harpalus*, определяются политетически (Майр, 1971; Симпсон, 2006), на основании комплекса признаков, каждый из которых может отсутствовать у части представителей данной группы. Другая причина разногласий состоит в том, что почти все предложенные системы разрабатывались на основе региональных фаун и на немногих анализируемых признаках. Было очевидным, что выделение естественных таксонов внутри Harpali возможно лишь при анализе этой группы в полном объеме и на основе комплекса признаков, охватывающих самые разные структуры.

В результате сравнительно-морфологического изучения группы Harpali в объеме мировой фауны был полностью пересмотрен диагноз рода *Harpalus*. Предложенный диагноз включает наличие щетинок по краям параглосс, отсутствие фронто-окулярных бороздок на голове, узкие эпилобы, расширенные у самца передние и средние лапки и асимметричный пенис с более или менее развитой апикальной головкой. Значительно изменен и состав рода. С одной стороны, обоснован независимый родовой статус *Ophonus*, *Nipponoharpalus*, *Microderes*, *Harpalobrachys* и *Anisochirus*, часто объединяемых с *Harpalus* в один род, с другой стороны, показана необходимость включения в этот род *Pseudoophonus*, *Cephalophonus*, *Semiophonus*, *Cryptophonus*, *Smirnovia*, *Harpalellus*, *Brachypangus*, *Loxophonus*, *Licinoderus* и *Harpalophonus*, которые обычно рассматривались вне таксономических границ этого рода. В состав рода *Harpalus* включены также *Ophonus cyanopterus* и *O. pterostichus*, имеющие лишь внешнее сходство с представителями рода *Ophonus*.

Глава 3. Морфология

Описание строения имаго выполнено с акцентом на функциональное значение морфологических структур и их адаптивные изменения в пределах рода. Сравнительный анализ и трансформационные серии, построенные для ряда структур (нижней губы, метэпистерн, передних голеней, апикальной головки пениса), демонстрируют многочисленные параллелизмы. Для выяснения родственных отношений внутри *Harpalus* наибольшее значение имеют особенности строения эдеагуса, в первую очередь характер склеротизованного вооружения внутреннего мешка, а также строение нижней губы, хетотаксия и наружные вторичнополовые признаки. На основании литературных данных приведен краткий очерк морфологии личинок и обобщены сведения о кариотипах.

Глава 4. Некоторые особенности экологии

Связь с открытыми, относительно сухими биотопами и миксофитофагия (способность поедать как животную, так и растительную пищу, преимущественно семена злаков) – характерные особенности группы, имеющие принципиальное значение для ее становления и последующей эволюции.

Глава 5. Система рода *Harpalus*

5.1. История вопроса. Дан анализ взглядов разных авторов на систему рода. Показана невозможность построить естественную классификацию *Harpalus* на материале, ограниченном региональными фаунами.

5.2. Система рода на основании современных данных. В составе рода выделено 10 подродов, однако подавляющее большинство видов (81 %) отнесено к номинативному подроду, который разделен на 62 видовые группы, объединенные в 20 филетических линий.

Род *Harpalus* Latreille, 1802

- | | |
|--|--|
| Подрод <i>Cephalophonus</i> Ganglbauer, 1892 (1 вид) | Линия " <i>fuscipalpis</i> " |
| Подрод <i>Pseudoophonus</i> Motschulsky, 1844 (40 видов) | Группа ' <i>cautus</i> ' (8 видов) |
| Группа ' <i>capito</i> ' (1 вид) | Группа ' <i>vittatus</i> ' (12 видов) |
| Группа ' <i>rufipes</i> ' (38 видов) | Группа ' <i>fuscipalpis</i> ' (4 вида) |
| Группа ' <i>calceatus</i> ' (1 вид) | Линия " <i>smaragdinus</i> " |
| Подрод <i>Megapangus</i> Casey, 1914 (2 вида) | Группа ' <i>smaragdinus</i> ' (3 вида) |
| Подрод <i>Plectralidus</i> Casey, 1914 (2 вида) | Группа ' <i>optabilis</i> ' (3 вида) |
| Подрод <i>Loboharpalus</i> Schaubberger, 1932 (3 вида) | Группа ' <i>mitridati</i> ' (5 видов) |
| Подрод <i>Semiophonus</i> Schaubberger, 1933 (1 вид) | Группа ' <i>remboides</i> ' (3 вида) |
| Подрод <i>Zangoharpalus</i> Huang, 1998 (5 видов) | Группа ' <i>cyanopterus</i> ' (2 вида) |
| Подрод <i>Cryptophonus</i> Brandmayr & Zetto | Группа ' <i>famelicus</i> ' (3 вида) |
| Brandmayr, 1982 (10 видов) | Группа ' <i>ingenuus</i> ' (2 вида) |
| Подрод <i>Harpalus</i> s. str. (319 видов) | Группа ' <i>breviusculus</i> ' (2 вида) |
| Линия " <i>fulvicornis</i> " | Группа ' <i>salinulus</i> ' (1 вид) |
| Группа ' <i>fulvicornis</i> ' (50 видов) | Группа ' <i>kadyrbekovi</i> ' (2 вида) |
| Линия " <i>laevipes</i> " | Группа ' <i>cisteloides</i> ' (4 вида) |
| Группа ' <i>puetzi</i> ' (2 вида) | Линия " <i>stoetznnerianus</i> " |
| Группа ' <i>laevipes</i> ' (3 вида) | Группа ' <i>stoetznnerianus</i> ' (1 вид) |
| Группа ' <i>fulvilabris</i> ' (2 вида) | Линия " <i>indianus</i> " |
| Группа ' <i>major</i> ' (3 вида) | Группа ' <i>indianus</i> ' (2 вида) |
| Группа ' <i>laticeps</i> ' (1 вид) | Линия " <i>autumnalis</i> " |
| Группа ' <i>spadiceus</i> ' (1 вид) | Группа ' <i>lumbaris</i> ' (2 вида) |
| Линия " <i>cordifer</i> " | Группа ' <i>autumnalis</i> ' (13 видов) |
| Группа ' <i>cordifer</i> ' (1 вид) | Группа ' <i>antonowi</i> ' (1 вид) |
| Линия " <i>atratus</i> " | Группа ' <i>klapperichi</i> ' (2 вида) |
| Группа ' <i>atratus</i> ' (1 вид) | Группа ' <i>setiporus</i> ' (2 вида) |
| Группа ' <i>punctipennis</i> ' (2 вида) | Группа ' <i>desertus</i> ' (2 вида) |
| Группа ' <i>aeneipennis</i> ' (2 вида) | Линия " <i>cardoni</i> " |
| Группа ' <i>potanini</i> ' (1 вид) | Группа ' <i>cardoni</i> ' (1 вид) |
| Группа ' <i>chobautianus</i> ' (2 вида) | Линия " <i>dimidiatus</i> " |
| Группа ' <i>honestus</i> ' (16 видов) | Группа ' <i>cupreus</i> ' (2 вида) |
| Линия " <i>serripes</i> " | Группа ' <i>dimidiatus</i> ' (6 видов) |
| Группа ' <i>serripes</i> ' (5 видов) | Группа ' <i>metallinus</i> ' (8 видов) |
| Группа ' <i>beneshi</i> ' (1 вид) | Линия " <i>numidicus</i> " |
| Группа ' <i>picipennis</i> ' (11 видов) | Группа ' <i>numidicus</i> ' (1 вид) |
| Линия " <i>hirtipes</i> " | Линия " <i>dispar</i> " |
| Группа ' <i>fraternus</i> ' (4 вида) | Группа ' <i>dispar</i> ' (14 видов) |
| Группа ' <i>hirtipes</i> ' (12 видов) | Группа ' <i>kandaharensis</i> ' (1 вид) |
| Группа ' <i>flavescens</i> ' (1 вид) | Линия " <i>affinis</i> " |
| Линия " <i>kozlovi</i> " | Группа ' <i>crates</i> ' (1 вид) |
| Группа ' <i>kozlovi</i> ' (1 вид) | Группа ' <i>distinguendus</i> ' (4 вида) |
| Линия " <i>anxius</i> " | Группа ' <i>oblitus</i> ' (6 видов) |
| Группа ' <i>ventralis</i> ' (2 вида) | Группа ' <i>affinis</i> ' (14 видов) |
| Группа ' <i>anxius</i> ' (15 видов) | Группа ' <i>hospes</i> ' (7 видов) |
| Линия " <i>nigrans</i> " | Группа ' <i>semenowi</i> ' (2 вида) |
| Группа ' <i>nigrans</i> ' (3 вида) | Подрод <i>Glanodes</i> Casey, 1914 (9 видов) |
| Линия " <i>latus</i> " | Группа ' <i>tadorcus</i> ' (7 видов) |
| Группа ' <i>latus</i> ' (20 видов) | Группа ' <i>obliquus</i> ' (2 вида) |
| Группа ' <i>rufiscapus</i> ' (1 вид) | |
| Группа ' <i>tardus</i> ' (10 видов) | |

Как и сам род, большинство надвидовых группировок внутри *Harpalus* определяются политетически. Отсутствие у большинства групп и линий четких диагностических признаков не позволяет с уверенностью придавать им ранг подродов. На современном уровне знаний выделение неформальных группировок представляется более целесообразным. Такой подход согласуется и с результатами изучения личинок (Hůrka, 2002). Группы, выделяемые внутри *Harpalus* на основании строения личинок, хотя и соответствуют группам, выделяемым на основании строения имаго, также не имеют четких диагностических признаков.

При описании системы рода *Harpalus* приводятся диагнозы, синонимика, полный видовой состав, географическое распространение и экологические особенности всех надвидовых группировок внутри рода.

Глава 6. Географическое распространение

6.1. Общие особенности распространения. Ареал рода *Harpalus* охватывает почти всю Голарктику (включая Мадейру, Канарские и Азорские острова), горные районы севера Индо-Малайской области (в пределах Индии, северной Бирмы и северного Вьетнама), а также восточную и южную Африку, с включением островов Зеленого Мыса, Святой Елены и Реюньон.

В пределах родового ареала виды *Harpalus* распространены почти повсеместно, однако представители рода, вероятно, отсутствуют в типичных тундрах и песчаных пустынях. Наибольшее разнообразие видового состава наблюдается в умеренно теплых и относительно сухих регионах.

Видовые ареалы, как правило, имеют большую протяженность и нередко охватывают целые ландшафтные зоны или обширные природные регионы. На равнинах локальные фауны могут включать до 30-40 видов, причем совместно могут встречаться по нескольку представителей одной видовой группы. Широкое распространение многих видов объясняется не только их относительной эвритопностью и способностью большинства особей к полету, но, видимо, и отсутствием в этом роде строгой пищевой специализации. Узкими ареалами обладают бескрылые виды, как правило, обитающие в горных районах. Особенно много узколокализованных эндемиков выявлено в горах Пиренейского полуострова, Малой Азии, Тянь-Шаня, Гиссаро-Дарваза и в Сино-Тибетских горах. Дизъюнкции, обнаруженные в распространении ряда видов и групп, обусловлены в основном изменениями климата в ледниковые и ксеротермические эпохи плиоцена и плейстоцена, однако некоторые разрывы ареалов, например, в линиях “*laevipes*”, “*atratus*” и “*autumnalis*”, имеют более древнее происхождение. Образование трех изолированных фрагментов ареала рода, один из которых расположен в Палеарктике, второй – в Неарктике, а третий – в Афротропической области, вызвано неблагоприятными для обитания *Harpalus* современными условиями, с одной стороны, Чукотки и Аляски, с другой стороны – Сахары и Аравийского полуострова. На современное распространение целого ряда видов, особенно степных и неморальных, оказала влияние хозяйственная деятельность человека.

6.2. Региональное распространение. Из 400 известных видов *Harpalus* большинство – 281 – сосредоточено в Палеарктике. В Неарктике известно 73 вида, в Афротропической области – 50 видов и в Индо-Малайской области – 11 видов. Голарктическими ареалами обладают 6 видов. В границах зоогеографических областей (Крыжановский, 1983, 2002) большая часть видов (44 %) населяет область Древнего Средиземья (с включением в нее степной зоны), примерно 18 % обитает в

Восточноазиатской области, 14 % – в Циркумбореальной, 12 % – в Сонорской, 10 % – в Афротропической, и только 2 % – в Индо-Малайской области. В фауне России зарегистрирован 121 вид, в фауне бывшего СССР – 166 видов (195 таксонов видовой группы).



Рис. 1. Распределение видов рода *Harpalus* по первичным зоогеографическим выделам (обозначения выделов, как на рис.2).

Для детального анализа географического распространения видов и надвидовых группировок использовались по преимуществу принципы и методология частного зоогеографического районирования (Песенко, 1984, 1991). На основании зон сгущения границ видовых ареалов внутри ареала рода выделено 63 фаунистических региона, принятые за первичные зоогеографические выделы. Разная степень детализации первичных выделов объясняется как неодинаковой степенью изученности фауны различных регионов, так и поставленной задачей более детально изучить фауну на территории бывшего Советского Союза. Границы между выделами в большинстве случаев довольно условны, поскольку области сгущения ареалов, так называемые синператы, у *Harpalus* обычно образуют более или менее широкие полосы. На рис. 1 показано общее число видов и число эндемиков в каждом из первичных регионов.

6.2.1. Зоогеографический анализ региональных фаун. Иерархическая система сходственных и родственных отношений, существующая между региональными фаунами на разных таксономических уровнях, отражена на серии дендрограмм, полученных в результате кластерного анализа фаун первичных регионов, который проводился отдельно для видов, видовой групп, филетических линий и подродов.

Ареалы большей части фаунистических группировок изображены на серии схематичных карт с условным изображением всех первичных выделов путем затушевки соответствующих выделов, составляющих ту или иную группировку. Поскольку такое районирование, полученное на основе распределения таксонов одного рода, имеет ограниченный характер, для выделяемых хоронов не использовались формальные категории, применяемые в схемах общего зоогеографического районирования (царства, области, провинции).

6.2.1.1. Зоогеографический анализ фаун на видовом уровне. Среди наиболее обособленных группировок выделяются 6 основных кластеров (рис. 2): 1 – афротропический (50 видов, все эндемичные), 2 – неарктический (74 вида, 68 эндемичных), 3 – тибето-гималайский (51 вид, 31 эндемичный), 4 – макаронезийский (7 видов, 2 эндемичных), 5 – евросибирско-восточноазиатский (80 видов, 31 эндемичный) и 6 – древнесредиземный (210 видов, 56 эндемичных). Внутри почти каждого из этих кластеров фауны формируют более или менее сложную иерархическую систему кластеров более низкого ранга.

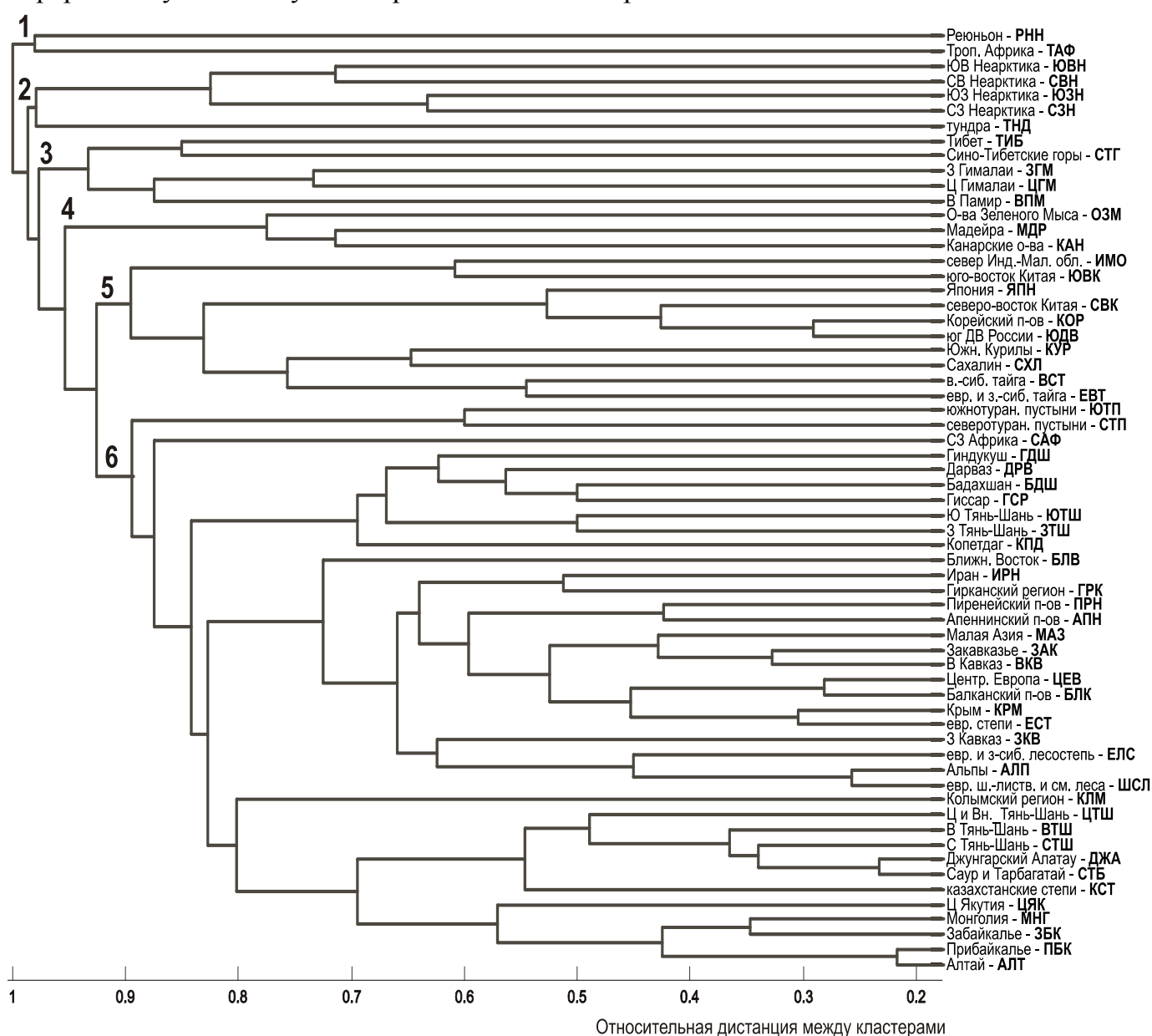


Рис. 2. Дендрограмма сходства фаун первичных зоогеографических выделов, построенная на основе распределения видов рода *Harpalus*.

6.2.1.2. Зоогеографический анализ фаун на уровне групп видов.

Дендрограмма, построенная на основе распределения видовых групп, также демонстрирует довольно сложную иерархическую систему сходственных отношений между фаунами. Выявляются следующие 6 основных кластеров: африкано-макаронезийский (3 группы, 1 эндемичная), индо-малайский (2 группы), американо-евросибирский (21 группа, 12 эндемичных), тибето-гималайский (12 групп), восточноазиатский (21 группа) и древнесредиземный (61 группа, 36 эндемичных).

6.2.1.3. Зоогеографический анализ фаун на уровне филетических линий.

Дендрограмма, построенная на основе распределения филетических линий, сходна с дендрограммой, построенной на основе распределения групп видов. Среди основных кластеров выделяются африкано-макаронезийский (5 линий, 1 эндемичная), индо-малайский (2 линии), евросибирский (6 линий), тибетский (6 линий), японо-южнокитайский (9 линий), американо-восточносибирский (17 линий, 5 эндемичных) и древнесредиземный (23 линии, 7 эндемичных).

6.2.1.4. Зоогеографический анализ фаун на уровне подродов. Выявляется значительно меньшее число кластеров, чем при анализе на более низких таксономических уровнях. Наиболее крупных кластеров 4: древнесредиземный (6 подродов, 2 эндемичных), восточноазиатский (4 подрода, 1 эндемичный), берингийско-тибетский (1 подрод) и неарктический (5 подродов, 3 эндемичных).

6.2.2. Общие закономерности региональной дифференцировки фауны *Harpalus*. Сравнение результатов анализа, выполненного на разных таксономических уровнях, показывает, что, несмотря на имеющиеся различия в составе, основные объединения совпадают на большинстве дендрограмм. Большая часть этих объединений довольно хорошо соответствует основным зоо- и ботанико-географическим областям схем общего районирования, особенно тех, в основе которых также лежат регионы со сходным составом фаун и флор (например, Крыжановский, 1983, 2002; Тахтаджян, 1987). Значительная часть наблюдаемых различий в составе группировок, выделяемых на разных уровнях анализа, связана как с разным возрастом фаун, так и с неоднородным характером элементов, составляющих эти фауны. В целом, чем выше ранг таксонов, использованных для построения дендрограммы, тем более древние генетические связи выявляются между фаунами.

Поскольку крылатых представителей рода заметно больше, чем бескрылых, миграционные процессы в сложении большинства региональных фаун превалировали над автохтонными. Особенно велика доля во многих фаунах степных (скифских) видов, ареалы которых, как правило, далеко выходят за пределы степной зоны. Большую роль в сложении многих региональных фаун, особенно европейских и фаун южных районов Средней Азии, играют также таксоны, широко распространенные в Средиземноморье. Весьма показательно в этом отношении, что фауна европейских степей почти на всех уровнях анализа объединяется с фаунами средиземноморских выделов, в то время как фауны казахстанских степей и Монголии формируют единый кластер с фауной Тянь-Шаня. Фауна Тянь-Шаня при этом почти всегда оказывается изолированной от довольно самобытной фауны Гиссаро-Дарваза, куда виды из степной зоны почти не проникают.

Тот факт, что при анализе абсолютно на всех таксономических уровнях фауны степных выделов, прежде всего казахстанских степей и Монголии, не выделяются в единый кластер, говорит об их сравнительно раннем обособлении друг от друга. Обособление фаун этих двух степных регионов, вероятно, вызвано как существованием физической преграды, которую представляют для степных видов

горы Алтая, расположенные на стыке двух регионов, так и резко различными климатическими условиями казахстанских и монгольских степей. Степи Забайкалья населены почти исключительно монгольской фауной, а в степях Прибайкалья примерно в равных пропорциях обитают как казахстанские, так и монгольские виды. Европейские и казахстанские степи объединяются в один кластер только при анализе на уровне групп видов. Фауна европейских степей при значительном сходстве видового состава собственно степного (скифского) ядра с фауной казахстанских степей отличается от нее главным образом значительно большей долей средиземноморских таксонов.

Фауна европейской и западносибирской лесостепи при анализе на уровне видов и групп видов входит в состав европейско-средиземноморских группировок, однако на уровне филетических линий проявляется сходство лесостепной фауны с фаунами южносибирских выделов и Монголии. Одна из характерных особенностей лесостепной зоны состоит в том, что по ней в Европу проникает ряд ксерофильных видов (*H. cisteloides*, *H. tarsalis*, *H. tichonis*, *H. brevis* и *H. modestus*), основные части ареалов которых расположены на юге Восточной Сибири. На западе их ареалы сильно фрагментированы, а сами виды довольно редки.

Фауны северотуранских и южнотуранских пустынь на всех уровнях анализа формируют единую фаунистическую группировку, довольно сильно изолированную внутри древнесредиземного кластера. Отчетливая обособленность туранской группировки от фаун других выделов Древнего Средиземья свидетельствует об относительно длительном независимом развитии этого фаунистического комплекса. На уровне подродов фауна туранских пустынь наиболее сходна с фауной скифской группировки, однако все эндемичные таксоны принадлежат к древнесредиземным филетическим линиям.

При возрастании ранга анализируемых таксонов от видового уровня до уровня филетических линий ареал древнесредиземного кластера расширяется в восточном направлении за счет включения в его состав некоторых восточноазиатских региональных фаун. На уровне подродов в состав древнесредиземного кластера включаются макаронезийская и афротропическая фауны. С одной стороны, это говорит о глубокой генетической близости фаун Старого Света, с другой – о ведущей роли области Древнего Средиземья в прогрессивной эволюции рода. Самобытные восточноазиатская, макаронезийская и афротропическая фауны в большей мере сохраняют реликтовые черты.

Фауны Гималаев, Тибета и Сино-Тибетских гор на разных уровнях анализа обычно объединяются, правда, в различной комбинации, в отдельный кластер, в той или иной мере изолированный как от древнесредиземных, так и от восточноазиатских фаун. Фауна Тибето-Гималайского региона развивалась на стыке фаун области Древнего Средиземья и Восточноазиатской области и для нее характерно смешение элементов этих двух основных зоогеографических областей Палеарктики при высоком уровне эндемизма разного таксономического ранга, однако эндемичные подроды в ней не известны.

Фауна Неарктики формирует единый кластер только на уровне видов и видовых групп, при этом проявляются ее связи на видовом уровне с фауной палеарктической тундры, а на уровне групп видов – еще и с фауной всей палеарктической таежной зоны. На уровне филетических линий и подродов фауна северо-западного неарктического выдела, состоящая в основном из голарктических линий номинативного подрода, демонстрирует гораздо большее сходство с палеарктической

фауной, чем с фауной остальной части Северной Америки. Очевидно, что фауна северо-запада развивалась как преимущественно миграционная, и в ее формировании большую роль играл обмен фаунистическими элементами с Евразией через Берингийскую сушу.

Глава 7. Филогения и фауногенез

7.1. Палеонтологические данные. В литературе есть описания 21 ископаемого вида рода *Harpalus*, выполненные на основании отпечатков жуков в слоях третичного времени Европы и Северной Америки. Все эти описания сделаны в XIX и первой половине XX века, причем не специалистами по систематике жужелиц. Кроме того, отнесение отпечатков к роду *Harpalus* в этих работах основано почти исключительно на некотором внешнем сходстве ископаемых жуков с рецентными представителями этого рода, понимаемого обычно очень широко. Отсутствие на третичных отпечатках основных диагностических признаков рода *Harpalus*, а во многих случаях даже трибы Harpalini, делает все выше приведенные определения недостоверными. Надежно идентифицировать удастся пока только ископаемый материал четвертичного возраста, который весь относится к современным формам.

7.2. Основные методы и принципы. Для реконструкции филогенетических отношений внутри *Harpalus* были привлечены в основном базовые методы кладистического анализа без применения специальных компьютерных программ.

7.3. Филогенетический анализ признаков. Сравнительно-морфологическое изучение представителей трибы в объеме мировой фауны показало, что апоморфные состояния признаков различных морфологических структур, выявляемые у *Harpalus*, как правило, носят характер гомоплазий, что создает значительные трудности при попытке построить на их основе филогенетические деревья. Для реконструкции филогенетических отношений внутри *Harpalus* отобрано 44 морфологических признака. В качестве внешней группы рассматривались все остальные представители трибы Harpalini, в первую очередь подтрибы Harpalina.

7.4. Анализ аберрантного строения гениталий у некоторых видов *Harpalus* и *Ophonus*. Большое значение для понимания эволюции *Harpalus* и близких к нему родов имело обнаружение особей нескольких видов *Harpalus* и *Ophonus* со сходными аномалиями гениталий. Вооружение внутреннего мешка пениса у этих особей резко отличалось от обычного для них вооружения наличием двух крупных шипов. Сравнительный анализ особенностей вооружения внутреннего мешка в разных филетических линиях Harpalini показал, что эволюция склеротизованных структур мешка в этой группе шла как по пути постепенного усложнения, так и по пути редукции, вплоть до полного их исчезновения. Характерный для многих Harpalini тип вооружения с доминированием двух шипов сформировался еще на самых ранних стадиях эволюции этой родовой группы, и, по-видимому, очень сходное вооружение было и у общего предка всех *Harpalus*. Сделан вывод, что появление двух аберрантных шипов у видов, принадлежащих к группам, для которых наличие крупных одиночных шипов в вооружении внутреннего мешка не характерно, нужно рассматривать как атавизм, то есть возврат характера вооружения к плезиоморфному состоянию.

7.5. Филогения рода *Harpalus* и основные аспекты генезиса фауны.

7.5.1. Происхождение и ранние этапы эволюции рода *Harpalus*. Эволюция *Harpalus* протекала сопряженно с другими таксонами группы Harpalini, и ее основным направлением, как и у других членов этого родового комплекса, была адаптация к аридным и семиаридным ландшафтам, которые стали появляться в третичное время на

территории Древнего Средиземья в результате начавшейся общей аридизации климата. Наиболее вероятно, *Harpali* берут свое начало от одной из ветвей *Selenophori* или *Trichotichni* – групп, несомненно, более древних и по совокупности морфологических признаков менее продвинутых, чем *Harpali*. Кроме того, в отличие от *Harpali*, распространенных преимущественно в Голарктике, большая часть *Selenophori* и *Trichotichni* сосредоточена в тропиках и включает много лесных форм. Занятие новой, свободной адаптивной зоны способствовало образованию и раннему расхождению внутри *Harpali* сразу большого числа разных филумов, однако, общность решаемых ими адаптивных задач привела к тому, что последующая их эволюция шла во многих отношениях параллельно. В результате филогенетическое древо с самого начала приобрело вид широкого куста, а образовавшиеся таксоны характеризовались мозаичным распределением сходных плезиоморфных и апоморфных признаков. Особенности филетической радиации *Harpali* рассматриваются как проявление принципа эволюционной инерции (Красилов, 1977) в рамках концепции итеративной эволюции (Рауп, Стэнли, 1974; Раутиан, 1988). Сделано предположение, что в процессе освоения группой *Harpali* аридных и семиаридных ландшафтов от разных ее ветвей отделялись многочисленные специализированные формы, морфологические изменения у которых происходили параллельно и порой гораздо быстрее, чем у исходных таксонов, продолжавших существовать одновременно с этими отделившимися формами.

Исходя из характера распространения и условий обитания большинства современных *Harpalus*, представляется наиболее вероятным, что этот род возник примерно на границе палеогена и неогена, по всей видимости, в олигоцене, на внетропической территории Внутренней Азии, предположительно на южной окраине зоны тургайских лесов. Отсутствие одного отчетливо выраженного географического центра многообразия *Harpalus* говорит о достаточно широком распространении ранних представителей этой группы, ареал которой уже в миоцене включал, по-видимому, не только Евразию, но также Северную Америку и Африку, куда *Harpalus* попали, очевидно, из Азии. Предполагается, что раннее развитие *Harpalus* во многом шло параллельно с развитием широко распространенной в неогене гиппарионовой фауны.

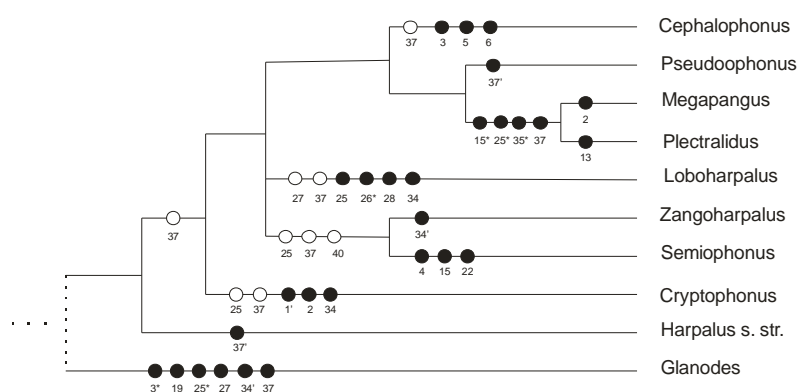


Рис. 3. Схема филогенетических отношений подродов рода *Harpalus*.

7.5.2. Филогения и генезис подродов рода *Harpalus*. Анализ распределения признаков в под родах показывает, что обособление большинства под родов произошло, вероятно, на самых ранних этапах эволюции рода (Рис. 3). Довольно сильное варьирование «базовых» диагностических признаков, наблюдаемое внутри многих архаичных под родов – характерная особенность групп, находящихся у основания крупных филогенетических ветвей (Мамкаев, 1968, 1979).

Монофилетическую, довольно архаичную группировку, формируют 4 подрода: палеарктический *Cephalophonus*, голарктический *Pseudoophonus* и неарктические *Megapangus* и *Plectralidus*. Развитие этой группировки, для которой предложено название ‘псевдоофоноидного’ комплекса, было связано, очевидно, с умеренными широколиственными лесами тургайской флоры, занимавшими в олигоцене и миоцене значительную часть Голарктики. Дериватами тургайской флоры являются современные хвойно-широколиственные леса Восточной Азии и востока Северной Америки. Именно там сейчас сосредоточено большинство видов ‘псевдоофоноидного’ комплекса, в основном представителей самого крупного его подрода *Pseudoophonus*. По совокупности признаков этот подрод является наиболее плезиоморфным в пределах всего комплекса и ближе всех стоит к исходной для него форме. Все виды *Pseudoophonus* связаны с неустойчивыми краевыми местообитаниями (лесные опушки, вырубки, обочины дорог, сельскохозяйственные поля) и таким образом могут быть отнесены к ценофобам (по определению Разумовского, 1981). Известно, что именно такие группы часто оказываются родоначальниками таксонов, осваивающих новые адаптивные зоны (см., например, Северцов, 1990). В результате прогрессирующей в миоцене общей аридизации климата в Восточном Средиземноморье от ранних представителей ‘псевдоофоноидного’ ствола отделился подрод *Cephalophonus*, а в Северной Америке от одной из ветвей *Pseudoophonus* – подроды *Megapangus* и *Plectralidus*. В отличие от большинства *Pseudoophonus*, все эти 3 подрода адаптированы к открытым, более или менее аридным ландшафтам.

Как рано отделившийся, специализированный дериват ‘псевдоофоноидного’ комплекса рассматривается подрод *Loboharpalus*, все 3 вида которого распространены в Восточной Азии. Эти виды населяют песчаные берега крупных рек и морей и развили морфологические адаптации для закапывания в грунт.

Вероятно, естественную группу, филогенетически также связанную с ‘псевдоофоноидным’ комплексом, образуют довольно архаичные восточноазиатский *Zangoharpalus* и западнопалеарктический *Semiophonus*. Обособление *Semiophonus* от предковой формы современных *Zangoharpalus* в значительной степени шло параллельно с обособлением *Cephalophonus* от ранних представителей ‘псевдоофоноидного’ ствола и также было обусловлено усиливающейся аридизацией климата на западе Евразии в миоцене.

Формирование подрода *Cryptophonus*, вероятно, происходило вдоль побережья Тетиса, и уже в миоцене эта группа, по-видимому, проникла в Северную Африку, где в третичное время были развиты субтропические лавровые леса. В качестве реликтов эти леса сохранились на Канарском архипелаге. Известно, что распространение, по крайней мере, одного из двух эндемичных канарских видов *Cryptophonus* связано именно с зоной реликтовых лавровых лесов.

Ряд признаков североамериканского подрода *Glanodes* сближает его с палеарктическими родами *Microderes* и *Neophygas*, и, возможно, дальнейшие исследования покажут, что *Glanodes* заслуживает родового статуса.

7.5.3. Филогения и генезис номинативного подрода рода *Harpalus*. В составе номинативного подрода (Рис. 4), ареал которого почти полностью совпадает с ареалом рода, заметно обособленное положение занимает группа ‘*fulvicornis*’, куда включены все афротропические виды. Предковая форма этой группы попала в Африку, вероятно, из Азии еще в миоцене после соединения африканского континента с азиатской частью Евразии.

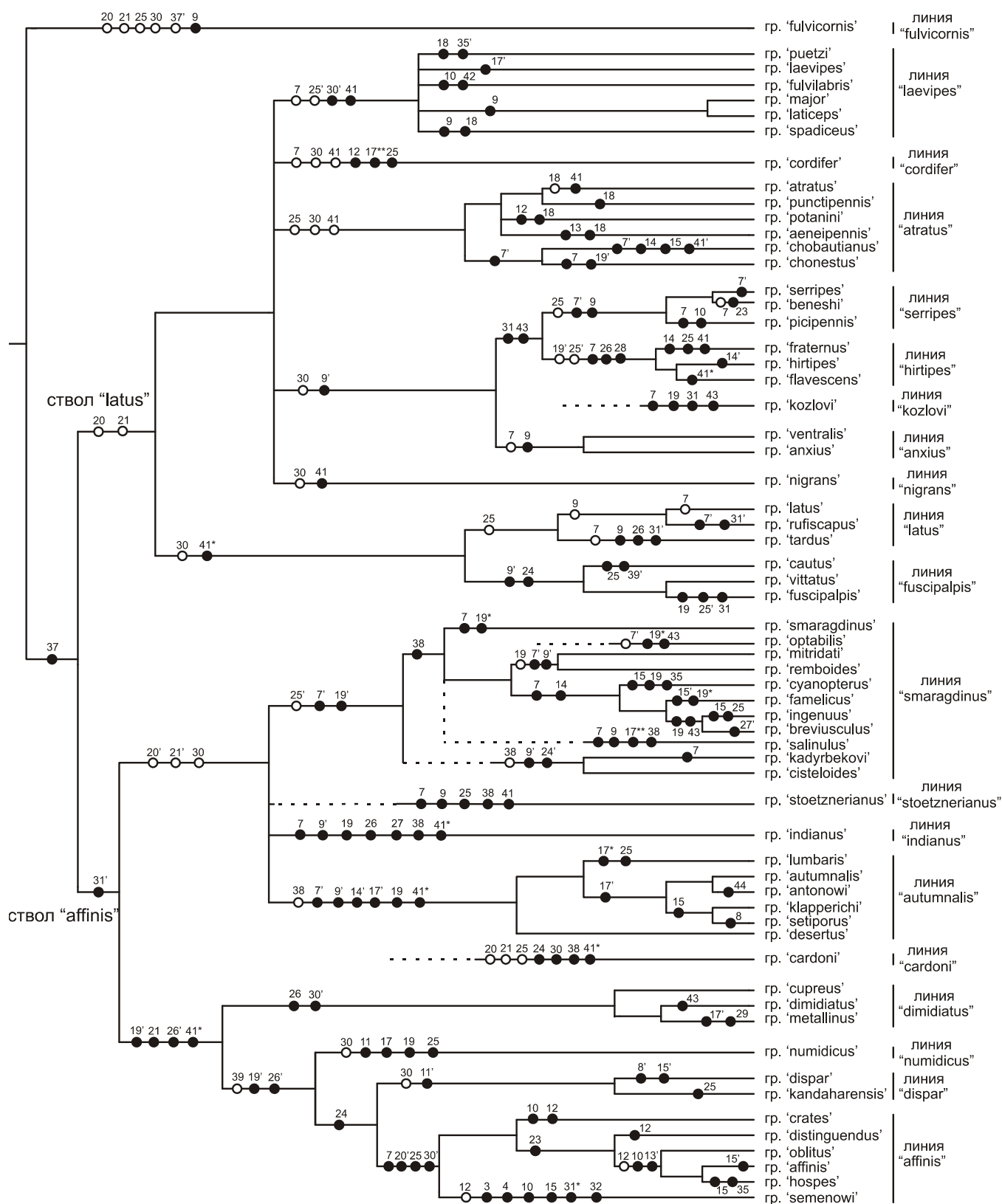


Рис. 4. Схема филогенетических отношений видовых групп и филетических линий номинативного подрода рода *Harpalus*.

Анализ распределения признаков у голарктических видов номинативного подрода показывает, что уже на самых ранних этапах развития этого комплекса он разделился на 2 ствола – ствол '*latus*' и ствол '*affinis*'. Оба ствола различаются как по экологии, так и по зоогеографическим характеристикам включенных таксонов. К

стволу '*latus*' помимо групп, характерных для открытых ландшафтов, относятся и все известные лесные таксоны. Виды открытых ландшафтов, принадлежащие к этому стволу – в основном типичные ксерофилы-степняки, встречающиеся в плакорных стациях. Среди них нет ни одного вида, связанного с засоленными почвами, не известны и специализированные пустынные формы. В зоогеографическом плане к этому стволу кроме палеарктических таксонов относится и подавляющее большинство голарктических и неарктических видов. Наоборот, к стволу '*affinis*' принадлежат таксоны, населяющие только открытые ландшафты, в том числе и средиземноморского типа. Среди них преобладают формы, связанные с азональными стациями, то есть встречающиеся на аридных территориях в основном по берегам водоемов, на солонцах и солончаках. Ареалы большей части видов не выходят за пределы Палеарктики, концентрируясь в Средиземноморье, Передней и Средней Азии.

Наиболее вероятно, что развитие ствола '*latus*', так же как и таксонов «псевдофоноидного комплекса», изначально было связано с умеренными широколиственными лесами тургайского типа, занимавшими в олигоцене и миоцене значительную часть северной Евразии и Северной Америки. В противоположность этому, ствол '*affinis*', как и подрод *Cryptophonus*, формировался, по-видимому, в условиях вечнозеленой субтропической растительности. Из этих двух источников достаточно независимо осваивались и открытые аридные ландшафты. В стволе '*latus*' происходила адаптация исходно лесных форм к открытым, главным образом степным, ландшафтам, которые образовывались вдали от морских побережий. В стволе '*affinis*' ксерофильные формы развивались в открытых биотопах, появляющихся вблизи и на месте усыхающего Тетиса. Впоследствии во многих аридных и семиаридных регионах, в том числе и степных, оба элемента смешались.

7.5.3.1. Филогения и генезис таксонов филетического ствола '*latus*'. В пределах филетического ствола '*latus*' отчетливо прослеживается эволюционный переход от исходных лесных форм к более специализированным формам, населяющим открытые, в основном степные, территории.

Монофилетическую группу близкую, вероятно, к предковой форме ствола '*latus*' составляют 3 линии – голарктическая линия "*laevipes*", западнеарктическая линия "*cordifer*" и палеарктическая линия "*atratus*", давшая в области Древнего Средиземья, преимущественно в Западном Средиземноморье, вторичный очаг развития. Первые две линии включают в основном лесные формы, в составе третьей помимо лесных форм есть также таксоны, населяющие открытые пространства (группа '*honestus*').

Уже в миоцене ареал линии "*laevipes*", по-видимому, охватывал как Восточную Азию, так и Северную Америку, которые на протяжении большей части этого периода составляли единое целое. Наличие архаичных бескрылых эндемичных групп линии "*laevipes*" в Центральном Китае и на востоке Северной Америки говорит о древности этой связи, существовавшей, вероятно, еще до образования Берингова пролива в позднем миоцене, который вплоть до раннего плиоцена прервал фаунистический обмен между Азией и Америкой. Среди видовых групп линии "*laevipes*" изначальное голарктическое распространение имела, вероятно, одноименная группа '*laevipes*' с 3 современными видами. На основании анализа географической изменчивости строения апикальной головки пениса у *H. laevipes* сделано предположение, что предковая форма этого вида в течение какого-то времени была изолирована в горных лесах юга США и уже впоследствии дала начало современной форме, которая относительно поздно, по-видимому, не ранее плиоцена, распространилась через Берингийский мост по всей лесной зоне Голарктики.

Очень близка к голарктической линии “*laevipes*” палеарктическая линия “*atratus*”. Эта линия сформировалась и развивалась, вероятно, в лесной части Западной Палеарктики, поэтому американских представителей в ней нет. Довольно древний характер этой линии подчеркивается наличием в ее составе узко локализованных форм, изолированных в горах Пиренейского полуострова, Альп, Кавказа и Центрального Китая. Отсутствие эндемичных таксонов линии “*atratus*” в горах Средней Азии связано, вероятно, с засушливостью или изолированностью этого региона в период активного расселения этой линии.

Монофилетическую группу составляют линии “*serripes*”, “*hirtipes*” и “*anxius*”. Становление и основная радиация этих линий происходили уже в условиях открытых ландшафтов, что наложило определенный отпечаток на их морфологию. Прежде всего, это выразилось в развитии у многих из них адаптаций к закапыванию в грунт, из которых наиболее заметны характерные изменения в строении передних голеней. Большинство таксонов этого филетического комплекса сосредоточено в степном поясе Палеарктики, но в его составе есть и 2 небольшие группы (“*fraternus*” и “*ventralis*”), эндемичные для семиаридных территорий Северной Америки. Так как американские группы менее специализированы по сравнению с их палеарктическими родственниками, наиболее вероятно, что их обособление от палеарктических групп произошло еще на ранних стадиях развития всего этого комплекса.

Отчетливо прослеживается эволюционный переход от исходных лесных форм к более специализированным степным формам в линиях “*latus*” и “*fuscipalpis*”, вместе формирующих одну монофилетическую группу. В составе этих линий много как палеарктических, так и неарктических таксонов разного ранга, поэтому наиболее вероятно, что их предковая форма обитала в третичное время на единой азиатско-американской территории. С периодическим возникновением в районе Берингийской суши водных или экологических барьеров американские и азиатские таксоны развивались независимо. После исчезновения этих барьеров между американской и азиатской фаунами происходил взаимный обмен. Так, голарктическая группа “*vittatus*” имеет азиатское происхождение, а голарктическая группа “*cautus*” – американское.

7.5.3.2. Филогения и генезис таксонов филетического ствола “*affinis*”. Внутри этого ствола хорошо очерченную монофилетическую группу составляют линии “*dimidiatus*”, “*numidicus*”, “*dispar*” и “*affinis*”. Изначальная связь этих линий с побережьем Тетиса проявляется особенно отчетливо.

Наиболее обособлена из этих линий – линия “*dimidiatus*”. Наименее продвинутая из трех групп этой линии, группа “*cupreus*”, представлена 2 видами с сильно разобщенными ареалами – одним в Средиземноморье, вторым в Восточной Азии. Более специализированные группы “*dimidiatus*” и “*metallinus*” распространены в основном в Средиземноморье, преимущественно в Восточном. Проявляется тенденция к заселению все более аридных территорий в направлении от группы “*cupreus*” к группе “*dimidiatus*” и далее к группе “*metallinus*”. Параллельно с заселением видами аридных территорий у них происходила утрата крыльев, и развивалось волосковое опушение на надкрыльях.

Линия “*dispar*” является, вероятно, сестринской по отношению к линии “*affinis*”. Почти все ее представители – ярко выраженные галофилы, живущие как на литоральных Средиземноморского бассейна, так и по берегам соленых озер и на солончаках в аридных и семиаридных регионах Западной Палеарктики. Теплолюбивость и галофильность этой линии являются, вероятно, древними чертами экологии, отражающими исходную для нее экологическую обстановку.

Очень четко морфологически очерчена линия “*affinis*”. Большинство ее видов сконцентрировано в области Древнего Средиземья, однако один вид (*H. amputatus*) сравнительно поздно, по-видимому, в плиоцене по Берингийскому мосту проник на запад Северной Америки. Весьма характерно, что наименее продвинутой из групп этой линии – монотипная группа ‘*crates*’ – обитает в Восточной Азии. Такой тип распространения, очевидно, нужно рассматривать как реликтовый. Очень близки между собой и, очевидно, развивались во многом параллельно группы ‘*distinguendus*’, ‘*oblitus*’, ‘*affinis*’ и ‘*hospes*’, хотя и прослеживается усиление морфологической специализации в ряду от группы ‘*distinguendus*’ к группе ‘*hospes*’, в частности в степени выраженности ряда вторичнополовых признаков.

Из остальных линий филогенетического ствола “*affinis*” наиболее крупной является палеарктическая линия “*smaragdinus*”, большинство представителей которой сосредоточены в аридных и семиаридных областях восточной части области Древнего Средиземья. Наименее продвинутые в филогенетическом отношении группы этой линии характеризуются нормально развитыми крыльями и встречаются преимущественно на равнинах. Более продвинутые группы – эндемики или субэндемики Тянь-Шаня и Памиро-Алая, причем большинство представителей этих групп лишены крыльев.

Линия “*autumnalis*” также распространена преимущественно в восточной части области Древнего Средиземья, однако одна ее группа (‘*desertus*’) довольно рано попала в Северную Америку. Вероятно, в силу ранней изоляции от палеарктических таксонов эта группа сохранила много плезиоморфных черт и, таким образом, морфологически довольно близка к предковой форме всей линии. Довольно древний характер линии “*autumnalis*” подчеркивается наличием в ее составе многих специализированных бескрылых форм, обладающих небольшими, часто – изолированными ареалами. В качестве наиболее специализированных членов линии “*autumnalis*” рассматриваются группы ‘*klapperichi*’ и ‘*setiporus*’ из Бадахшано-Дарвазского региона.

ВЫВОДЫ

1. На основании сравнительно-морфологического изучения большей части видов всех надвидовых таксонов группы *Harpali* полностью пересмотрены диагноз рода *Harpalus* и его состав в объеме мировой фауны. С одной стороны, обоснован родовой статус 5 таксонов, часто объединяемых с *Harpalus* в один род, с другой стороны, показана необходимость включения в этот род 10 надвидовых таксонов, рассматриваемых обычно вне таксономических границ рода *Harpalus*.

2. Род *Harpalus* разделен на 10 подродов. Наиболее дифференцированные подроды *Pseudoophonus*, *Harpalus* s. str. и *Glanodes* подразделены еще на группы видов и филогенетические линии. Приведенные морфологические диагнозы для всех выделенных подродов, филогенетических линий и видовых групп позволяют надежно идентифицировать представителей этих надвидовых группировок.

3. В принятом объеме род *Harpalus* включает около 400 видов, большая часть которых (281 вид, примерно 70 %) сосредоточена в Палеарктике. В Неарктике известно 73 вида, в Афротропической области – 50 видов и в Индо-Малайской области – 11 видов. В фауне России зарегистрирован 121 вид, в фауне бывшего СССР – 166 видов (195 таксонов видовой группы).

4. Апоморфные состояния признаков морфологических структур, выявленные у представителей разных ветвей рода *Harpalus*, как правило, носят характер гомоплазий, развитие которых происходило параллельно в нескольких независимых ветвях. Для

выяснения родственных отношений внутри *Harpalus* наибольшее значение имеют особенности строения эдеагуса, в первую очередь характер склеротизованного вооружения внутреннего мешка, строение нижней губы, хетотаксия и наружные вторичнополовые признаки.

5. Характерный для *Harpali* тип организации внутренних структур эдеагуса, включающий 2 отдельных шипа, сформировался, по-видимому, еще на самых ранних стадиях эволюции этой родовой группы. Очень сходное вооружение внутреннего мешка было, вероятно, и у общего предка всех *Harpalus*. Эволюция склеротизованных структур внутреннего мешка у *Harpalus* шла как по пути постепенного усложнения, так и по пути редукции, вплоть до полного их исчезновения.

6. Наибольшее разнообразие видового состава наблюдается в умеренно теплых и относительно сухих регионах Палеарктики. Большинство видов связано с открытыми ландшафтами, главным образом степными и горностепными.

7. Видовые ареалы, как правило, имеют большую протяженность и нередко охватывают целые ландшафтные зоны или обширные природные регионы. На равнинах локальные фауны могут включать до 30-40 видов, причем совместно могут встречаться по нескольку представителей одной видовой группы. Узкими ареалами обладают бескрылые виды, как правило, обитающие в горных районах. Особенно много таких узколокализированных эндемиков выявлено в горах Пиренейского полуострова, Малой Азии, Тянь-Шаня, Гиссаро-Дарваза и в Сино-Тибетских горах.

8. На основании зон сгущения границ видовых ареалов внутри ареала рода выделено 63 фаунистических региона. Анализ распределения видов, видовых групп, филетических линий и подродов по этим регионам показал, что большая часть фаунистических объединений довольно хорошо соответствует основным зоо- и ботанико-географическим подразделениям схем общего районирования. Наиболее обособленными фаунистическими группировками являются древнесредиземная, восточноазиатская, афротропическая, макаронезийская и неарктическая, выделяемые почти на всех уровнях анализа. В фауне Неарктики на видовом уровне анализа проявляются связи с фауной палеарктической тундры, а на уровне групп видов – еще и с фауной всей палеарктической таежной зоны. При анализе на уровне филетических линий и подродов фауна северо-запада изолирована от фауны остальной части Северной Америки, поскольку демонстрирует гораздо большее сходство с палеарктической фауной.

9. В развитии многих региональных фаун миграционные процессы превалировали над автохтонными. Особенно велика доля во многих фаунах степных (скифских) видов, ареалы которых, как правило, далеко выходят за пределы степной зоны. Большую роль в сложении многих региональных фаун, особенно европейских и фаун южных районов Средней Азии, играют также виды средиземноморского происхождения.

10. Род *Harpalus* возник, вероятно, в олигоцене на внетропической территории Внутренней Азии, по-видимому, на южной окраине зоны тургайских лесов. Эволюция *Harpalus* протекала сопряженно с другими таксонами группы *Harpali*, и ее основным направлением, как и у других членов этого родового комплекса, была адаптация к открытым пространствам с более или менее выраженным дефицитом влаги. Выделяемые как внутри *Harpali*, так и внутри *Harpalus* филетические линии во многих отношениях развивались параллельно.

11. Освоение открытых аридных и семиаридных ландшафтов у *Harpalus* происходило из двух источников – подстилки умеренных широколиственных лесов и

открытых биотопов средиземноморских субтропиков. Соответственно, наиболее примитивные таксоны *Harpalus* сконцентрированы, с одной стороны, в Восточноазиатской области и на востоке Северной Америки, с другой стороны – в Средиземноморье. Фаунистический обмен между Евразией и Северной Америкой происходил неоднократно и, вероятно, во всех случаях через Берингийский мост.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Монографии:

Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., **Kataev B.M.**, Makarov K.V., Shilenkov V.G. A checklist of the ground-beeles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). – Sofia-Moscow: Pensoft Publishers, 1995. – 272 p.

Работы, опубликованные в периодических изданиях, рекомендованных ВАКом:

- Катаев Б.М.** Обзор жужелиц подрода *Harpalophonus* Ganglb. (Coleoptera, Carabidae, род *Harpalus*) // Энтотомол. обозр. – 1984. – Т. 63, вып. 3. – С. 518-532.
- Катаев Б.М.** О таксономическом положении *Smirnovia tristis* Lutshn. (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1987а. – Т. 164. – С. 11-14.
- Катаев Б.М.** Жужелицы рода *Harpalus* Latr. группы “*affinis*” (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1987б. – Т. 170. – С. 3-41.
- Катаев Б.М.** Новые виды жужелиц рода *Harpalus* Latr. (Coleoptera, Carabidae) из Средней Азии // Энтотомол. обозр. – 1988а. – Т. 67, вып. 4. – С. 769-777.
- Катаев Б.М.** Жужелицы группы *Harpalus vittatus* (Coleoptera, Carabidae) // Энтотомол. обозр. – 1990а. – Т. 69, вып. 2. – С. 391-400.
- Катаев Б.М.** Жужелицы рода *Harpalus* Latr. группы *gisellae* (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990б. – Т. 211. – С. 17-27.
- Катаев Б.М.** Новый вид жужелиц рода *Harpalus* группы “*anxius*” (Coleoptera, Carabidae) из Малой Азии // Зоол. журн. – 1991. – Т. 70, вып. 9. – С. 147-149.
- Катаев Б.М.** Жужелицы группы *oblitus* рода *Harpalus* Latr. (Coleoptera, Carabidae) // Энтотомол. обозр. – 1993. – Т. 72, вып. 1. – С. 65-95.
- Катаев Б.М.** О сходных аномалиях в строении гениталий некоторых видов жужелиц родов *Harpalus* Latr. и *Ophonus* Dej. (Coleoptera, Carabidae) и их значении для реконструкции филогении родовой группы Harpali // Энтотомол. обозр. – 1995. – Т. 74, вып. 4. – С. 795-810.
- Катаев Б.М.** Новый вид жужелиц рода *Harpalus* Latr. (Coleoptera, Carabidae) из Ирана // Энтотомол. обозр. – 2008. – Т. 87, вып. 4. – С. 799-804.
- Лафер Г.Ш., **Катаев Б.М.** О видах рода *Diplocheila* Brullé (Coleoptera, Carabidae) с кратким обзором восточноазиатских видов // Энтотомол. обозр. – 2008. – Т. 87, вып. 3. – С. 604-623.
- Kataev B.M.** New and little-known species of ground beetles of the genus *Harpalus* from Palaearctic Asia (Coleoptera, Carabidae) // Zoosyst. Rossica. – 1993. – Vol. 2, N 1. – P. 121-136.
- Kataev B.M.** On taxonomic position of *Nesarpax labiatus* (Erichson), endemic to the Cabo Verde Islands, with remarks on Acinopi genus-group (Coleoptera: Carabidae) // Zoosyst. Rossica. – 1995. – Vol. 3, N 2. – P. 273-278.
- Kataev B.M.** On some Palaearctic species of Harpaliini described by A. Jedlička (Coleoptera: Carabidae) // Zoosyst. Rossica. – 1999. – Vol. 8, N 1. – P. 150.

- Kataev B.M.** To the knowledge of species of the subgenus *Pseudoophonus* (genus *Harpalus*) from the Himalayan region and Southern China (Coleoptera: Carabidae) // Zoosyst. Rossica. – 2001a [2000]. – Vol. 9, N 2. – P. 391-407.
- Kataev B.M.** Synonymy of some Palaearctic species of Harpalini (Coleoptera: Carabidae) // Zoosyst. Rossica. – 2001b [2000]. – Vol. 9, N 1. – P. 188.
- Kataev B.M.** On the identity of *Harpalus subphaedrus* Basilewsky (Coleoptera: Carabidae) // Zoosyst. Rossica. – 2005. – Vol. 14, N 1. – P. 146.
- Kataev B.M., Liang H.-B.** New and interesting records of ground beetles of the tribe Harpalini from China (Coleoptera: Carabidae) // Zoosyst. Rossica. – 2005 [2004]. – Vol. 13, N 2. – P. 209-212
- Kataev B.M., Liang H.-B.** Contribution to the knowledge of the genus *Harpalus* in China, with description of new taxa (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // Zootaxa. – 2007. – Vol. 1604. – P. 1-20.
- Kataev B.M., Matalin A.V.** First record of *Harpalus tinctulus* Bates from Russia (Coleoptera: Carabidae) // Zoosyst. Rossica. – 2007. – Vol. 16, N 1. – P. 144.

Работы, опубликованные в прочих отечественных и иностранных изданиях:

- Катаев Б.М.** Некоторые особенности эволюции жужелиц рода *Harpalus* Latr. // IX Съезд Всесоюзн. энтомол. общ-ва, ч. 1. – 1984б. – Киев, Тезисы докладов. – 213с.
- Катаев Б.М.** Материалы к познанию жужелиц подрода *Hypsinephus* Bates рода *Harpalus* Latr. (Coleoptera, Carabidae) // Насекомые Монголии, вып. 9. – 1984в. – Ленинград: Наука. – С. 75-89.
- Катаев Б.М.** Состав и характер распространения степного комплекса жужелиц рода *Harpalus* Latr. в Евразии // Материалы научн. сессии энтомологов Дагестана. – 1988б. – Махачкала. – С. 33-34.
- Катаев Б.М.** Новые данные о жужелицах родов *Pangus* и *Harpalus* (Coleoptera, Carabidae) Монголии с ревизией ряда палеарктических групп // Насекомые Монголии, вып. 10. – 1989. – Ленинград: Наука. – С. 188-278.
- Катаев Б.М.** Жужелицы рода *Harpalus*, близкие к *H. pumilus* (Coleoptera, Carabidae) // Насекомые Монголии, вып. 11. – 1990в. – Ленинград: Наука. – С. 91-124.
- Катаев Б.М.** О распространении в СССР некоторых видов жужелиц рода *Harpalus* // Фауна и экология жужелиц, Тез. докл. III Всесоюзн. карабидологического совещания. – 1990г. – Кишинев. – С. 28-29.
- Катаев Б.М.** Гарпалюс Петра – *Harpalus petri* Tschitscherine, 1902 // В кн.: Замотайлов А.С. (Отв. ред.). Красная книга Краснодарского края (Животные). Издание второе. Краснодар: Центр развития ПТР Краснодарского края, 2007. – С. 146-147.
- Kataev B.M.** Ground beetles of the genus *Harpalus* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) from East Asia // Steenstrupia. – 1997. – Vol. 23. – P. 123-160.
- Kataev B.M.** Revision of the *Harpalus honestus* group from the Himalaya and a review of the *Harpalus* species from Nepal (Coleoptera: Carabidae) // Russ. Entomol. J. – 2002a [2001]. – Vol. 10, N 4. – P. 357-384.
- Kataev B.M.** Taxonomic, faunistic and nomenclatural notes on certain Palaearctic and Oriental Harpalini (Coleoptera, Carabidae) // Linzer biol. Beitr. – 2002b. – Bd 34, N 1. – P. 721-736.
- Kataev B.M.** On the types of some Palaearctic *Harpalus* in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris // Russ. Entomol. J. – 2002c. – Vol. 11, N 2. – P. 191-195.

- Kataev B.M.** On some new and little-known species of the Anisodactylina and Harpalina (the Selenophori group) from East Asia and Oriental region (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // Russ. Entomol. J. – 2002d. – Vol. 11, N 3. – P. 241-252.
- Kataev B.M.** Taxonomic remarks on some Palaearctic *Anisodactylus*, *Harpalus* and *Stenolophus* species (Coleoptera: Carabidae) // Acta Soc. Zool. Bohemoslov. – 2003a. – Vol. 67. – P. 185-187.
- Kataev B.M.** Carabidae: Harpalini. New nomenclatorial and taxonomic acts // In: Löbl L. & Smetana A. (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. – Stenstrup: Apollo Books, 2003b. – P. 23.
- Kataev B.M.** To the knowledge of the genus *Harpalus* Latreille, 1802 of Eastern Palaearctic (Coleoptera: Carabidae) // Proc. Russ. Entomol. Soc. – 2006. – Vol. 77. – P. 137-165.
- Kataev B.M.**, Liang H.-B. Review of the *pumilus* group of *Harpalus* Latreille, 1802 from China, with description of a new species from Sichuan and Qinghai (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // Russ. Entomol. J. – 2004. – Vol.13, N 1-2. – P. 13-17.
- Kataev B.M.**, Wrase D.W. On taxonomy and distribution of *Harpalus famelicus* Tschit. and two related species (Coleoptera, Carabidae) // Linzer biol. Beitr. – 1993. – Bd 25, N 1. – S. 127-139.
- Kataev B.M.**, Wrase D.W. Three new and two little-known Palaearctic species of the genus *Harpalus* Latr. (Coleoptera, Carabidae) // Linzer biol. Beitr. – 1995. – Bd 27, N 1. – S. 319-330.
- Kataev B.M.**, Wrase D.W. New taxa of the genus *Harpalus* Latr. from China and Turkey (Coleoptera, Carabidae) // Linzer biol. Beitr. – 1997. – Bd 29, N 2. – S. 991-1014.
- Kataev B.M.**, Wrase D.W., Ito N. Harpalina // In: Löbl L. & Smetana A. (Eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. – Stenstrup: Apollo Books, 2003. – P. 367-397.

Подписано к печати 14.10.2009
Формат 60x84 1/16
Печать ризограф. Бумага офсетная.
Тираж 100 экз.

Зоологический институт РАН
199034, СПб, Университетская наб., 1