

А.С. Замотайлов

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ТРИБЫ LISSOPOGONINI ZAMOTAJLOV (COLEOPTERA, CARABIDAE)

A.S. Zamotajlov. ON TAXONOMIC POSITION OF THE TRIBE 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 о системе этой крупнейшей группы насекомых. В частности, опубликованы важные данные о строении органа туалета 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 железах 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; Galián et al., 1994; Serrano, Galián, 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», сравнительно немногочисленных по сравнению с Harpalinae, групп Carabidae Conjunctae, выделенных Жаннелем в группу Stylifera (Jeannel, 1941). Пожалуй, лишь близкое родство (или идентичность) Trechitae (Trechidae *sensu* Jeannel) и Patrobini и удаленность Psydrini s. str. от «южных» триб Psydrinae можно считать достаточно доказанными как на основе некоторых имагинальных (Müller-Motzfeld, 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 неприемлемо. Рассуждения о переходном к конхоидному типу парамер Patrobini вообще неверно.

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, окончательно запутало систему этой 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 нами ранее предположениям (Zamotajlov, Sciaky, 1996; Zamotajlov, 1999; Замотайлов, в печати).

Целью настоящего сообщения является предварительное определение места Lissopogonini среди близких таксонов и подтверждение их предполагаемого родства с Patrobini методами кладистического и фенетического анализа, сопровождаемое 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. Неизвестна самка *Sinozolus* Deuve & Tian. Все это ограничивает воз-

возможный анализ лишь немногими внешнеморфологическими 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 трудоемкую 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, проявляющимися в пределах *Lissopogonini* и *Patrobini* (предпринятая попытка анализа с введением некоторых уклоняющихся групп и дополнительных признаков 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 правила 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, отражающие 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), коллекций Р. Шаки, Милан (R. Sciaky - RS) и автора (A3).

Автор выражает искреннюю благодарность Б.М. Катаеву, любезно изучившему по его просьбе *Oopterus helmsi* Sharp из коллекции Зоологического института РАН.

1. ДИАГНОЗ И СОСТАВ ТРИБЫ

Триба LISSOPOGONINI Zamotajlov

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, гонококсальный рамус развит, половой тракт со следами бурсального склерита.

Состав. Триба включает единственный род *Lissopogonus* Andrewes с 5 описанными видами, распространенными в Центральном и Южном Китае, Северной Индии, Лаосе, Северном Вьетнаме и на Яве. Ниже приводится список известных видов с указанием их распространения.

Род LISSOPOGONUS Andrewes

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

Zolinopatrobus Deuve & Tian, 2001: 418 (типовой вид *Zolinopatrobus nanlingensis* Deuve & Tian, 2001: 418).

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 занимают большие высоты.

***Lissopogonus glabellus* Andrewes**

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

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

***Lissopogonus nanlingensis* Deuve & Tian**

Deuve & Tian, 2001: 418 (*Zolinopatrobus*).

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. 1 ♂ (RS), China, Tien Mu Shan, 30°23'N 119°37'E, 21.VI.1937, E. Suenson. 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. Uéno.

Распространение. Центральный и Юго-Западный Китай.

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.

Распространение. Северный Вьетнам (Са-Па).

2. КЛАДИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСА TRECHITAE + PATROBINI

Выбраны следующие группы для анализа: триба Mecyclothoracini (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, Aepini, Homaloderini, но исключая Trechodini); триба Trechodini; триба Bembidiini s. str. (включая Xystosomina); триба Tachyni (как отдельные группы выделены 3 ее основные подтрибы, Tachyna, Lymnastina и Anillina); триба Pogonini (без учета признаков сильно уклоняющихся родов *Thalassotrechus* VanDyke и *Pogonopsis* Bedel).

Обоснование выбора Mecyclothoracini как внешней группы для анализа филогенетических отношений у Patrobinae было дано нами ранее (Замотайлов, в печати), в отношении Trechitae, на наш взгляд, он еще более очевиден с точки зрения внешней морфологии. Стоит только добавить, что в некоторых моделях филогенеза жужелиц (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 *Mecyclothorax* 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 Mecyclothoracini вполне обоснованным. Таким образом, выбор внешней группы в нашем случае имеет и определенные молекулярные основания.

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

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.

Таблица

Матрица состояний признаков таксонов комплекса Trechitae + Patrobini и внешней группы, использованных в анализе

Table

Character state matrix of Trechitae + Patrobini complex taxa and outgroup used in the analysis

Признак	Таксон											
	Mecyclothoracini	Pogonini	Lissopogonini	Patrobini	Sinozolini	Zolini	Trechini s.l.	Trechodini	Anilina	Lymnastina	Bembidiini s. str.	Tachyna
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

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.

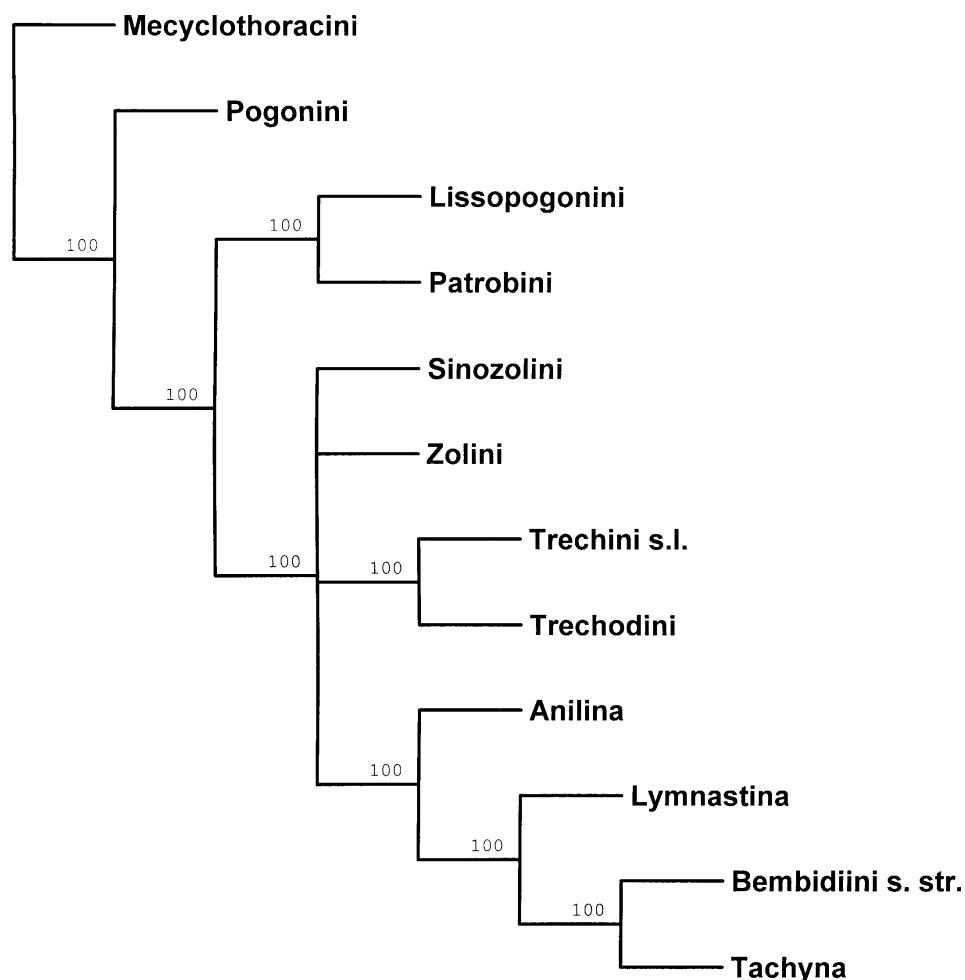


Рис. 1. Кладограмма комплекса Trechitae + Patrobini, построенная на основе 2 исходных методом консенсуса правила большинства.

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

Fig. 1. Majority rule consensus cladogram of the Trechitae + Patrobini complex of 2 equally parsimonious cladograms.

Length=46, CI=0,52, RI=0,48; numbers are the percentage of coincidence.

0. Членик слабо опушен или голый;

1. Членик густо опушен.

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 двуворшинный.

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 Conjunctae* 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 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.

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;

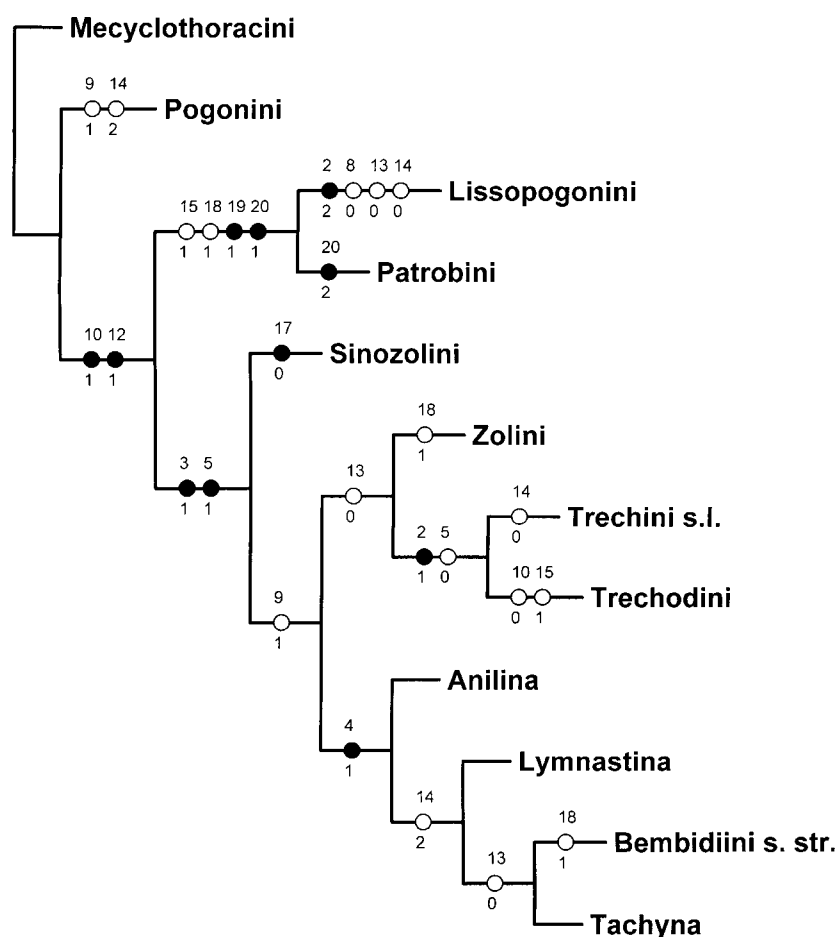


Рис. 2. Распределение состояний признаков на предпочтительной кладограмме комплекса Trechitae + Patrobini.

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

Fig. 2. Character states distribution at preferred cladogram of the Trechitae + Patrobini complex. Length=44, CI=0,54, RI=0,53; white circles indicate homoplasies, black circles indicate aut- or synapomorphies, character numbers indicated above lines, character states below lines.

1. Парамеры постепенно сужены к вершине, без узких концевых лопастей. Мечевидные щетинки гонапофиз (18).
0. Мечевидные щетинки развиты;
1. Мечевидные щетинки отсутствуют.
- Гонokokсальный 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 жуужелиц. 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, Lissopogonini и Patrobini образуют весьма вероятную монофилетическую группу, характеризующуюся двумя синапоморфиями по признакам 19 (присутствие гонокосального 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 Bembidiini s. l. (монофилия доказана на уровне 100%). Наиболее уклоняющейся группой является Anilina, близкое родство оставшихся подтриб практически не вызывает сомнения. Монофилия Tachyni s. l., напротив, не доказана. Эти данные противоречат полученным Мэддисоном с соавторами (Maddison et al., 1999), согласно которым, в частности, Bembidiini s. l. являются полифилетической группой, и предположению Ирвина (Erwin, 1972) о происхождении Anilina на основе Tachyna.

Приведенные результаты представляют крайне скудную информацию для выявления градиентических 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 продвинутости. 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 Lissopogonini 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 феноетики, Bembidiini s.l. образуют хорошо очерченную группу (к которой, однако, должны быть отнесены и Zolini). С другой стороны, Tachyni также формируют отдельную группу, включающую все анализируемые подтрибы (хотя это сходство может быть отчасти конвергентным).

4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Предварительно на основании полученных данных можно утверждать о близких филогенетических связях Lissopogonini и Patrobini, что должно отражаться в выделении для них отдельного таксона – подсемейства (см. Замотайлов, в печати 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, в печати). Достаточно обширный ареал Lissopogonini, заполняющий пространство между крупными ареалами Mecyclothoracini 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 всесветное распространение Pogonini, 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 современной Земли (точнее, эпоха их расцвета, вероятно, уже прошла, оставив такие замечательные следы как, например, ареал *Nomius rugmaeus* Dej.). Очевидно, Pogonini прекрасно адаптированы к современным условиям. Удаленность Pogonini от основного ствола Trechitae подтверждается и данными феноетического анализа. Очевидно, целесообразно выделить для этой группы отдельное подсемейство или надтрибу.

Судьба остальных Trechitae, как выясняется, также в определенной степени связана с орогенезом, что очевидно 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 всесветно распространенной группы ассоциированы с горными условиями 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, Tachyna, заселивших преимущественно тропики, и Bembidiini s. str., получивших широкое распространение в основном в умеренной зоне. О прогрессивности этих жужелиц свидетельствует, в частности, присутствие таких высоко специализированных групп, как древесные тропические Xystosomina (Erwin, 1994) и эндогеяные Anilina.

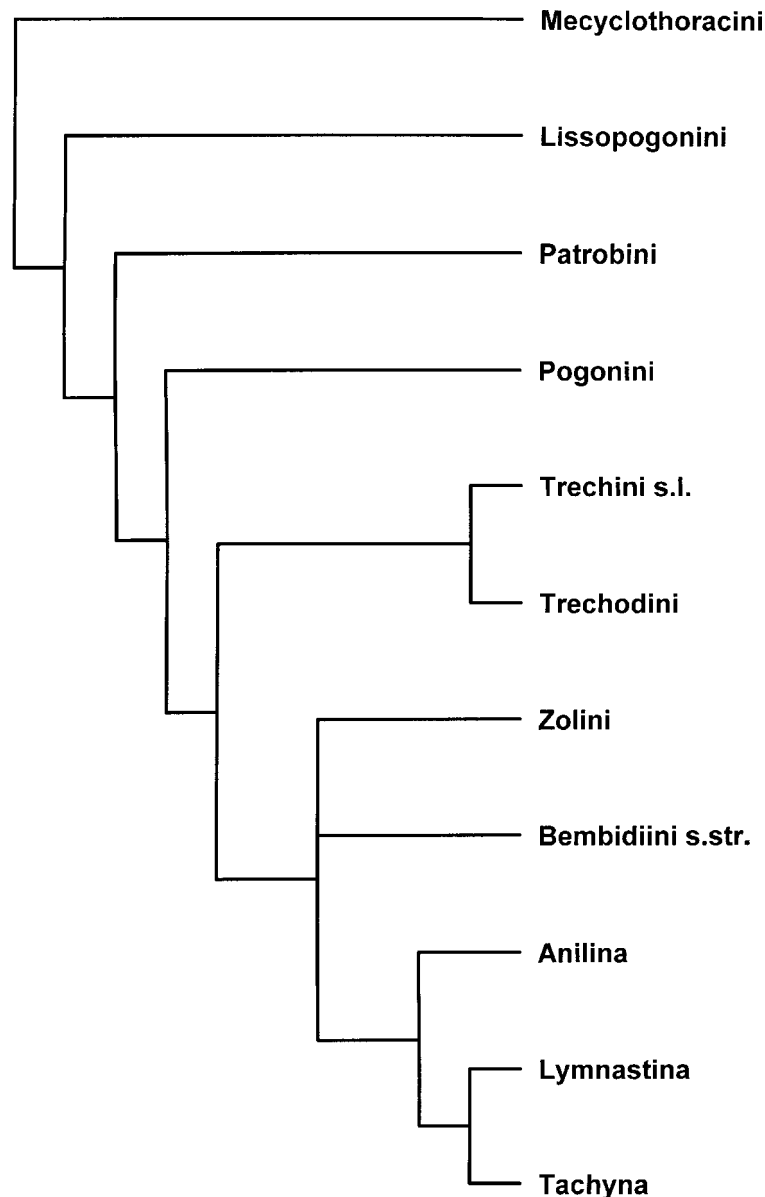


Рис. 3. Дендрограмма сходства таксонов комплекса Trechitae + Patrobini (исключая Sinozolini).
 Fig. 3. Similarity dendrogram of the Trechitae + Patrobini complex taxa (excluding Sinozolini).

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, в печати.
- Крыжановский О.Л. Жуки подотряда Aderphaga: 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. Beiträge 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.
- 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: redefinition 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. *Sinozolus 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 Patrobiniae (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.
- Galián 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'élytre des Coléoptères Adéphages // 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: Adephaga). 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: Adephaga). 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.
- Müller-Motzfeld G. Zur Phylogenie der Bembidiini // Entomol. Nachr. 1975. 19. S. 7-12.
- Regenfuss H. Die Antennen-Putzeinrichtung der Adephaga (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, Adephaga) // 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., Galián J. A review of karyotypic evolution and phylogeny of carabid beetles (Coleoptera) // Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga). Torino: Mus. Reg. Sci. Nat., 1998. P. 191-228.
- Ward R.D. Metathoracic wing structures as phylogenetic indicators in the Adephaga (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: Adephaga). 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.

SUMMARY

Based on the preliminary cladistic and phenetic analysis, taxonomic position of the tribe Lissopogonini Zamotajlov (=Zolinopatrobina Deuve & Tian) within the Trechitae + Patrobini complex of Limbata Styliifera carabids is precised. Close phylogenetic relationships of Lissopogonini to Patrobini is proved and author's earlier assumptions about relationships of the both groups are confirmed. The detached position of Pogonini within Trechitae is revealed and monophyly of the grouping, including Sinozolini, Zolini, Trechini, and Bembidiini, as well as monophyly of Bembidiini s.l., is proved. Both Lissopogonini and Patrobini show less similarity with the other Trechitae taxa, being detached in this respect from the others. Orogenetic factors seem to play a significant part in the evolution of Trechitae, at least as concerns Patrobini and Sinozolini.

The analysis is followed by detailed diagnosis of Lissopogonini and brief review of the known species of the genus *Lissopogonus* Andrewes, with some unknown localities recorded for the first time.