

УДК 595.762

© 1993 г.

Б. М. Катаев

ЖУЖЕЛИЦЫ ГРУППЫ *OBLITUS* РОДА *HARPALUS* LATR. (COLEOPTERA, CARABIDAE)

[B. M. KATAEV. CARABIDS OF *OBLITUS* GROUP OF THE GENUS *HARPALUS* LATR. (COLEOPTERA, CARABIDAE)]

Группу *oblitus* составляют 6 палеарктических видов, принадлежащих к заметно обособленной в пределах рода *Harpalus* линии *affinis* (Катаев, 1987). Группа характеризуется следующими основными признаками: вершина анального стернита у самца без отчетливой краевой вырезки; боковые края и задние углы переднеспинки более или менее закругленные; плечи обычно без зубчика, нерезкие; верхняя сторона тела без опушения; брюшные стерниты с многочисленными щетинками; во внутреннем мешке пениса одна, реже две, компактные группы тесно сближенных шипиков (шипоносных полей). Хотя ни один из этих признаков не является для группы *oblitus* специфическим, в своей совокупности они довольно хорошо ее очерчивают. В пользу же ее монофилии говорит как очень большое сходство всех входящих в нее видов (морфологический континуум), так и явственный морфологический хиатус, существующий между ней и другими группами линии *affinis*.

Как уже было отмечено (Катаев, 1987), группа *oblitus* наиболее близка группам *affinis* и *distinguendus*. Представители первой отличаются от нее наличием у самца на анальном стерните отчетливой краевой вырезки, представители второй — явственными задними углами и, как правило, выемчатыми боковыми краями переднеспинки; кроме того, они обычно обладают и угловатыми плечами с развитым зубчиком.

Систематика группы *oblitus* до последнего времени разработана была очень слабо. Из-за большой внутривидовой изменчивости и слабых межвидовых различий не были ясны ни точное число входящих в нее видов, ни границы их распространения, ни внутривидовая структура. Ревизия группы была задумана Млынаржем (Mlynář, 1979), однако его работа, к сожалению, так и осталась незавершенной, и поэтому мы попытались выполнить эту задачу сами. Основой для работы послужили коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург — ZIN), Зоомузея Московского университета (Москва — ZMM), Московского государственного педагогического института (Москва — MGPI), а также обширные материалы, полученные на изучение от Ф. Хике (Dr. F. Hieke, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin, Germany — MNHUB), И. А. Белоусова (Санкт-Петербург — В), Д. В. Вразе (Dr. D. W. Wrase, Berlin, Germany — W) и К. Жана (Dr. Claude Jeanne, Langon, France — J). Благодаря любезности Р. Краузе (Dr. R. Krause, Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden, Germany — SMTD), Л. Церхе (Dr. L. Zerche, Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde, Germany — DEI), О. Меркла

Длина и основные пропорции тела видов рода *Harpalus* Latr.

Вид	Пол	L (mm)	$\frac{WP}{LP}$	$\frac{LE}{WE}$	$\frac{LE}{LP}$	$\frac{WE}{WP}$	$\frac{WP}{WC}$	K
<i>H. oblitus</i> Dej.	♂	7.1—10.7 (9.6)	1.36—1.56 (1.47)	1.44—1.58 (1.50)	2.32—2.70 (2.50)	1.04—1.23 (1.13)	1.33—1.52 (1.44)	0.92—1.07 (0.98)
	♀	8.1—11.8 (10.0)	1.38—1.57 (1.49)	1.40—1.57 (1.48)	2.33—2.82 (2.57)	1.11—1.24 (1.17)	1.32—1.48 (1.40)	0.90—1.10 (1.01)
<i>H. smyrnensis</i> Heyd.	♂	7.8—11.0 (9.6)	1.39—1.56 (1.49)	1.32—1.51 (1.42)	2.30—2.68 (2.51)	1.13—1.29 (1.18)	1.41—1.59 (1.48)	0.94—1.16 (1.05)
	♀	8.1—12.4 (10.0)	1.42—1.56 (1.50)	1.33—1.48 (1.40)	2.44—2.75 (2.57)	1.16—1.31 (1.23)	1.39—1.53 (1.45)	0.96—1.17 (1.07)
<i>H. akinini</i> Tschit	♂	8.3—10.0 (9.3)	1.47—1.61 (1.52)	1.34—1.45 (1.40)	2.38—2.61 (2.48)	1.13—1.18 (1.15)	1.50—1.69 (1.55)	1.02—1.14 (1.08)
	♀	8.3—10.1 (9.3)	1.46—1.58 (1.52)	1.34—1.45 (1.39)	2.45—2.66 (2.55)	1.13—1.25 (1.21)	1.44—1.60 (1.51)	1.03—1.13 (1.09)
<i>H. subtruncatus</i> Chaud.	♂	10.1—11.0 (10.7)	1.42—1.50 (1.47)	1.44—1.53 (1.49)	2.43—2.58 (2.54)	1.14—1.17 (1.16)	1.43—1.64 (1.52)	0.95—1.03 (0.99)
	♀	10.6—11.6 (11.3)	1.43—1.51 (1.48)	1.45—1.52 (1.48)	2.47—2.64 (2.56)	1.15—1.20 (1.17)	1.45—1.52 (1.49)	0.94—1.03 (1.00)
<i>H. quadratus</i> Chaud.	♂	9.0—11.3 (10.8)	1.43—1.52 (1.47)	1.48—1.57 (1.51)	2.52—2.69 (2.59)	1.13—1.21 (1.16)	1.36—1.46 (1.43)	0.92—1.01 (0.97)
	♀	9.9—12.1 (11.2)	1.46—1.53 (1.50)	1.44—1.53 (1.47)	2.54—2.78 (2.63)	1.15—1.25 (1.19)	1.41—1.46 (1.44)	0.99—1.06 (1.02)

(Dr. O. Merkl, Termesztudományi Museum, Budapest, Hungary — TMB) и Й. Готтвальда (Dr. J. Gottwald, Praha, Czechoslovakia — G) мы получили возможность изучить необходимый нам типовой материал. Небольшие, но очень интересные сборы поступили также от В. В. Белова, К. В. Макарова (Москва), И. И. Кабака (Алма-Ата — К), Е. В. Комарова (Волгоград), С. И. Сигиды (Ставрополь), Р. Фенцла (Dr. R. Fencel, Plzen, Czechoslovakia — F), В. Г. Шиленкова (Иркутск) и некоторых других специалистов. Всем указанным лицам мы выражаем самую глубокую благодарность. Особую признательность мы хотим высказать О. Л. Крыжановскому (Санкт-Петербург) за очень ценные советы и рекомендации, полученные при подготовке рукописи.

В работе довольно широко использованы некоторые метрические характеристики. При этом общая длина тела жуков (L) измерялась от переднего края наличника до вершины надкрылий, длина переднеспинки (LP) — по ее срединной линии, длина надкрылий (LE) — от основного канта вблизи щитка до вершины шовного угла, ширина переднеспинки (WP) и надкрылий (WE) — в их самом широком месте, ширина головы (WC) — вместе с глазами. Для оценки общей компактности тела жуков был применен коэффициент

$$K = \frac{WP \cdot WE}{LP \cdot LE}, \text{ т. е. его значения тем больше, чем шире и короче тело.}$$

Обобщенные метрические данные по каждому виду представлены в табл. 1. Из-за недостатка материала в таблице отсутствуют данные по *H. lateralis*.

При изучении географической изменчивости количество обмеренных экземпляров в связи с неравномерно представленным материалом по каждой точке варьировало. На графиках объединение результатов измерений, выполненных по нескольким точкам, совершалось только при отсутствии резко выраженных по ним отклонений. Во всех случаях измерялись оба пола, всегда отдельно, хотя данные по самкам, если они повторяли данные по самцам, и не всегда приведены.

Всего было изучено более 1340 экз., из них обмерено 353, и было изготовлено более 275 препаратов гениталий. В строении гениталий важным призна-

ком оказалась форма пленчатой структуры, расположенной в базальной половине пениса. Она представляет собой систему складок и, возможно, выполняет роль клапана. Эта структура, которую мы в дальнейшем будем называть просто клапаном, может быть замкнутого типа (когда при взгляде слева и чуть спереди она кажется как бы изолированной в своей дистальной половине пленочкой от остальной части внутреннего мешка) или открытого типа (когда такой изоляции нет). Использование этого признака, однако, требует определенного навыка и на плохо просветленных препаратах бывает затруднено.

Карты ареалов составлены главным образом на основании изученного материала, частично были использованы также и литературные данные (Apfelbeck, 1904; Nieke, Wrase, 1988; Jeanne, 1971; Magistretti, 1965).

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

1. Вершина анального стернита самки оттянута и утолщена на конце очень сильно (рис. 33). Предвершинная вырезка надкрылий у обоих полов слабая, не ограничена зубчиком (рис. 32, 33). Пенис (рис. 99, 100) с довольно широкой, закругленно суженной к вершине концевой лопастью и маленькой головкой; во внутреннем мешке шипики разнонаправлены в группах — в левой они, как правило, ориентированы своими вершинами к дорсальной стенке пениса, в правой — к его левой стенке. Верх обычно яркий, металлически зеленый, эпиплевры переднеспинки и надкрылий рыжевато-коричневые. 10.1—11.6 мм. . . . ***H. subtruncatus*** Chaud.
— Вершина анального стернита самки оттянута и утолщена значительно в меньшей степени (рис. 23, 25, 27, 29, 31, 35). Предвершинная вырезка надкрылий глубже, по крайней мере у самки ограничена острым или притупленным на вершине зубчиком. 2.
2. Плечи с отчетливым, хотя и очень маленьким, зубчиком. Задние углы переднеспинки (рис. 19—21) довольно резкие, на вершине притупленные или коротко закругленные, боковые края перед ними более или менее прямолинейные, иногда даже слегка выемчатые. Предвершинная вырезка надкрылий (рис. 34, 35) глубокая, у обоих полов ограничена зубчиком. Пенис (рис. 101, 102) относительно узкий, довольно слабо изогнутый, с заметно удлиненной дистальной частью и маленькой почти поперечной головкой; внутренний мешок с 1 небольшим продольным, слабосклеротизованным шипоносным полем. Верх темный, часто с интенсивным металлическим блеском. 9.0—12.1 мм. ***H. quadratus*** Chaud.
— Плечи без отчетливого зубчика (иногда бывают заметны лишь его следы). Задние углы переднеспинки обычно нерезкие, широко, реже коротко, закругленные. Пенис иного строения, в его внутреннем мешке 2, как правило, тесно сближенные группы шипиков (у *H. lateralis* — 1 группа очень крупных шипов) 3.
3. Метэпистерны длиннее, их длина по внутреннему краю не менее чем в 1.25 раза больше ширины по переднему краю (рис. 36—47). Середина заднего края переднеспинки, как правило, расположена на одном уровне с его боковыми частями или даже выступает несколько назад (рис. 1—6). Тело более параллельностороннее. Пенис (рис. 66—75) сильно изогнутый, ось его сгибания находится нередко почти посередине; во внутреннем мешке шипики в обеих группах однонаправлены, как правило, своими вершинами они все ориентированы к дорсальной стенке пениса; клапан замкнутого типа. Окраска разнообразна, верх часто яркий, металлический. 7.5—11.8 мм. ***H. oblitus*** Dej.
— Метэпистерны короче, их длина по внутреннему краю менее чем в 1.15 раза больше ширины по переднему краю (рис. 48—57, 61—65). Середина заднего края переднеспинки, как правило, несколько смещена вперед

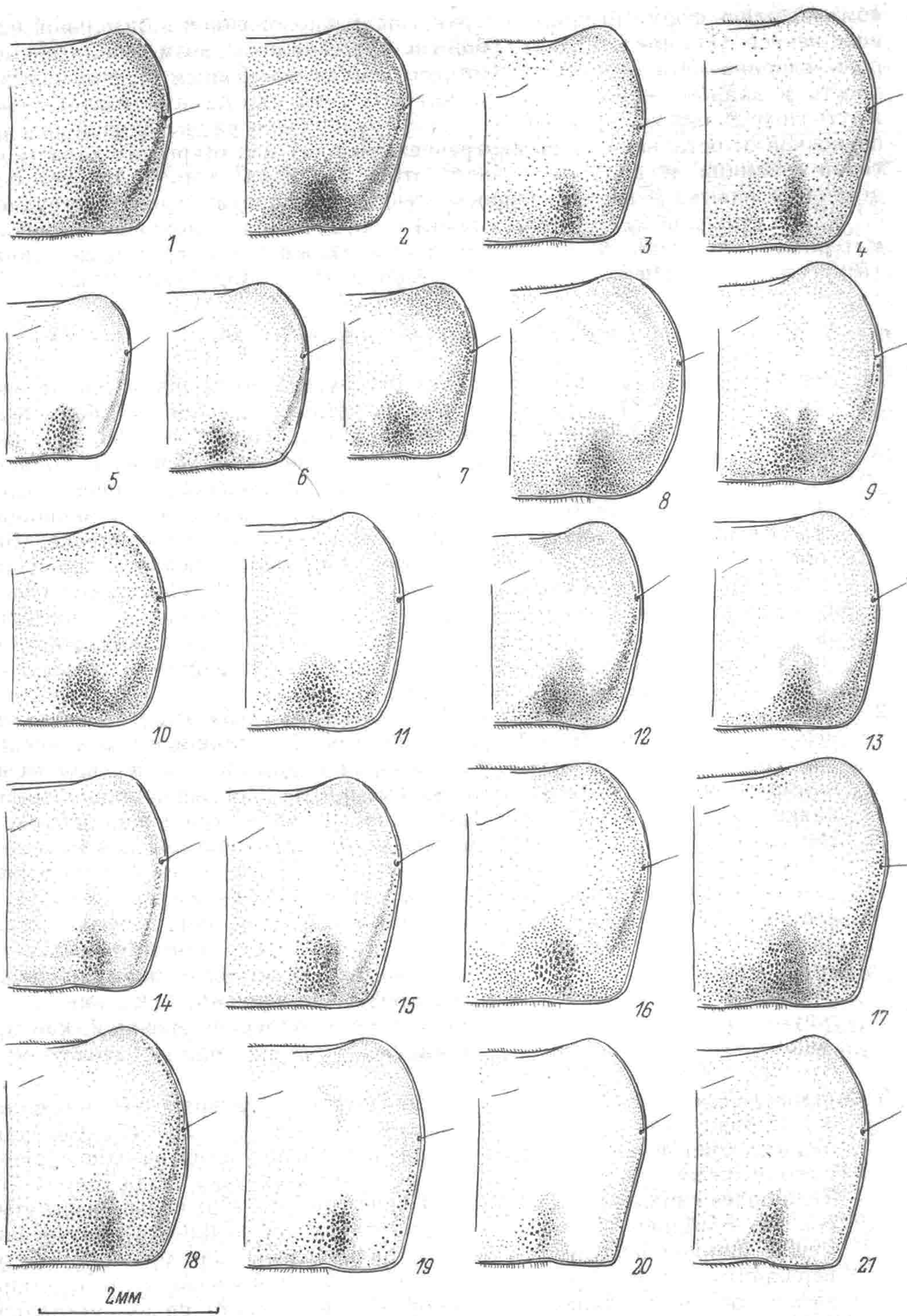


Рис. 1—21. *Harpalus* Latr., правая половина переднеспинки.

1—4 — *H. oblitus oblitus* (1 — Балканский п-ов, 2 — Зап. Казахстан, 3 — Южн. Италия, 4 — Корсика); 5, 6 — *H. o. patruelis* (5 — Южн. Франция, 6 — Марокко); 7 — *H. lateralis* (Испания); 8, 9 — *H. akinini* (8 — Керчь, 9 — Зап. Казахстан); 10 — *H. smyrnensis smyrnensis* (Бурса); 11—13 — *H. s. medicus* subsp. n. (11 — Ван, 12 — Веди, 13 — Демавенд); 14, 15 — *H. s. raddei* (14 — Гукасян, 15 — Арагац); 16—18 — *H. subtruncatus* (16 — устье Карасу, 17 — Кумбаши, 18 — Алексеевка); 19—21 — *H. quadratus* (19 — Эрзерум, 20 — Семеновка, 21 — Казикопоран).

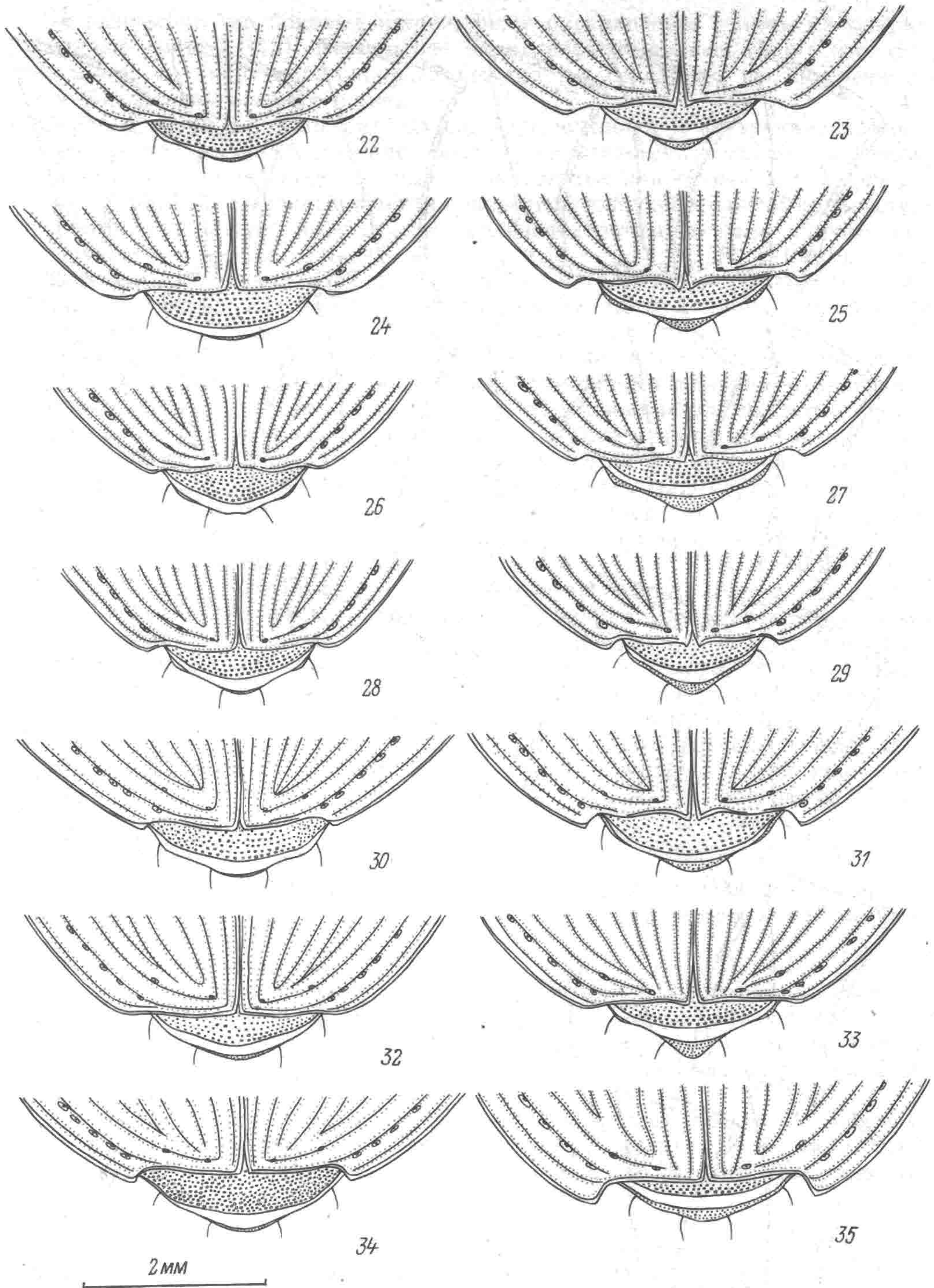
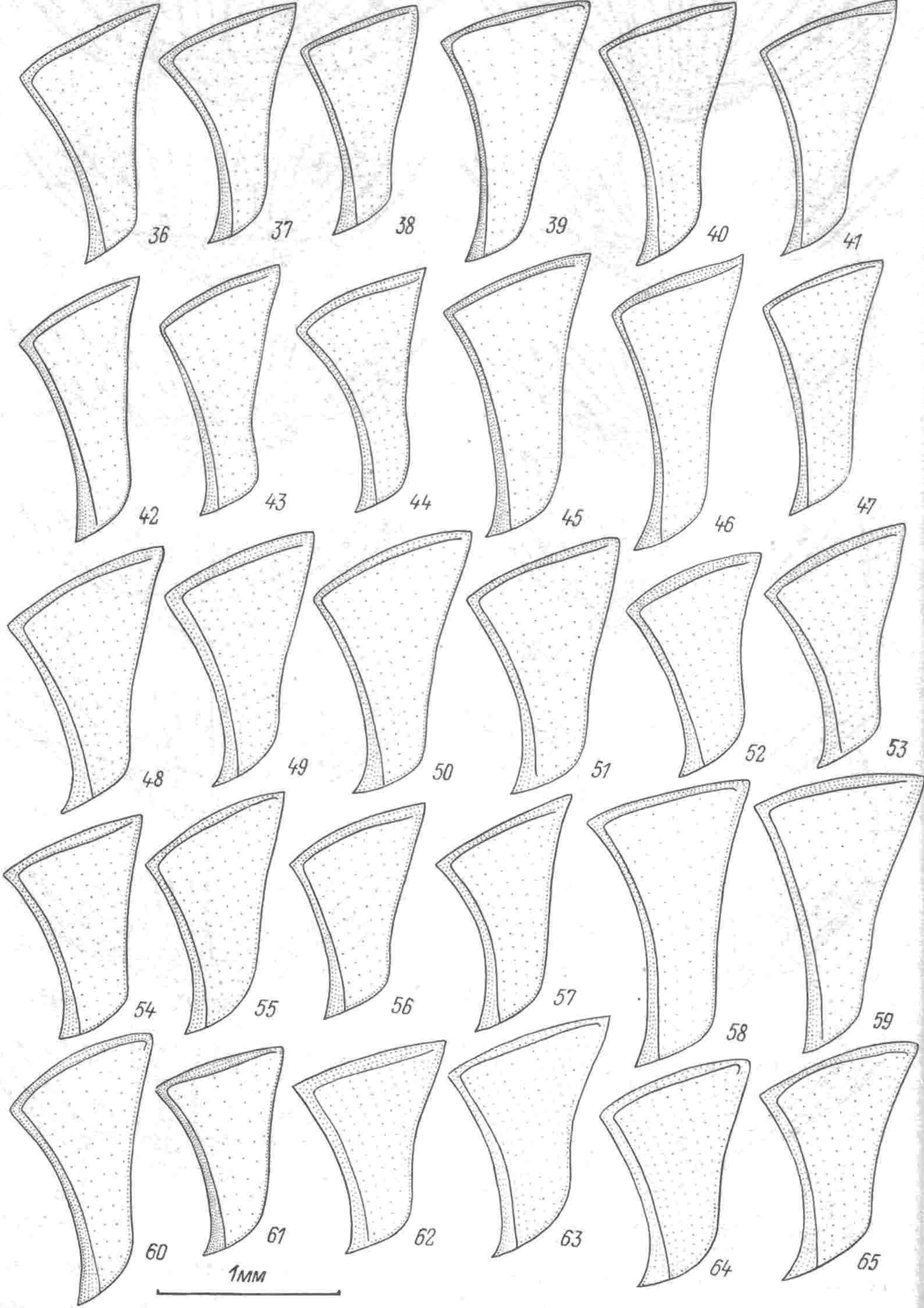


Рис. 22—35. *Harpalus* Latr., вершина надкрылий и вершина анального стернита (слева — самцов, справа — самок).
 22, 23 — *H. akinini*; 24, 25, 27 — *H. smyrnensis*; 26 — *H. lateralis*; 28, 29 — *H. oblitus patruelis*;
 30, 31 — *H. o. oblitus*; 32, 33 — *H. subtruncatus*; 34, 35 — *H. quadratus*.



- относительно его боковых частей, реже расположена с ними на одном уровне (рис. 7—15). Тело менее параллельностороннее. Пенис изогнут слабее, его ось сгибания расположена до середины; во внутреннем мешке клапан открытого типа 4.
4. Окраска верха двухцветная: голова, переднеспинка и внутренние промежутки надкрылий блестящие, обычно металлически зеленые, внешние промежутки надкрылий матовые — желтоватые или коричневатые. Пенис (рис. 103, 104) с маленькой почти поперечной головкой и с очень крупными, плотно прижатыми друг к другу сильносклеротизованными шипами во внутреннем мешке. 8.0—9.0 мм **H. lateralis** Dej.
- Окраска верха иная. Пенис с наклоненной головкой и с более мелкими шипиками во внутреннем мешке, образующими 2 тесно сближенные группы 5.
5. Пенис (рис. 76, 77) изогнут слабее, шипики во внутреннем мешке в обеих группах однонаправлены: как правило, они своими вершинами ориентированы в сторону дорсальной стенки, а их основания примыкают к вентральной стенке пениса. Переднеспинка по бокам закруглена в среднем сильнее, ее наибольшая ширина в большинстве случаев почти на середине (рис. 8, 9). Окраска верха коричневатая или бурая, обычно со слабым синим или зеленым металлическим блеском на переднеспинке и надкрыльях. Усики одноцветные, желтоватые или коричневатые. Тело в среднем короче и шире. 8.3—10.1 мм **H. akinini** Tschit.
- Пенис (рис. 82—92) изогнут сильнее, во внутреннем мешке шипики разнонаправлены — в левой группе они, как правило, ориентированы своими вершинами к дорсальной стенке пениса, в правой — к его левой стенке. Переднеспинка по бокам закруглена в среднем слабее, ее наибольшая ширина на середине или перед ней (рис. 10—15). Окраска очень варьирует, но в целом темнее, часто черная, металлический блеск обычно яркий, нередко весь верх металлический (зеленый, синий, бронзовый). Усики коричневатые, часто со 2-го или 3-го членика в той или иной степени затемненные. 8.1—12.4 мм **H. smyrnensis** Heyd.

Harpalus oblitus Dej.

Dejean, 1829 : 273 («Dalmatie»). — *diversus* Dejean, 1829 : 273 («Dalmatie»). — *incertus* Dejean, 1829 : 318 («Dalmatie»). — *dzambuli* Jedlicka, 1966 : 25 («Dzhambul», Гурьевская обл.), *syn. n.*

Длина тела 7.5—11.8, ширина — 2.9—4.8 мм.

Окраска тела от буровато-коричневой до черной, верх часто с интенсивным металлическим блеском — зеленым, синим или фиолетовым. Щупики и усики коричневатые, начиная со 2-го членика, усики в той или иной степени затемнены, особенно интенсивно в своей средней части. Ноги обычно темные — бурые или черные, реже более светлые — коричневатые или желтовато-красные.

Тело довольно параллельностороннее с относительно крупной головой. Переднеспинка (рис. 1—6) более или менее сужена к основанию (обычно закругленно, но нередко в задней половине и почти прямолинейно); ее наибольшая ширина, как правило, перед серединой,

Рис. 36—65. *Harpalus* Latr., левая метэпистерна.

36—39 — *H. oblitus patruelis* (36 — Алжир, 37 — Испания, 38, 39 — Франция); 40—47 — *H. o. oblitus* (40 — Испания, 41 — Сирия, 42, 43 — Балканский п-ов, 44 — Венгрия, 45 — Дагестан, 46 — Поволжье, 47 — Южн. Сибирь); 48, 49 — *H. smyrnensis smyrnensis* (48 — Амасья, 49 — Сирия); 50—53 — *H. s. medicus* subsp. n. (50 — Цикубани, 51 — Талыш, 52 — Мартирос, 53 — Веди); 54—57 — *H. s. raddei* (54 — Цхра-Цхаро, 55 — Табацкури, 56 — Гукасян, 57 — Арагац); 58, 59 — *H. subtruncatus* (58 — Алексеевка, 59 — устье Карасу); 60 — *H. quadratus* (Табацкури), 61 — *H. lateralis* (Испания); 62—65 — *H. akinini* (62 — Азербайджан, 63 — Одесса, 64 — Керчь, 65 — Коксенгир).

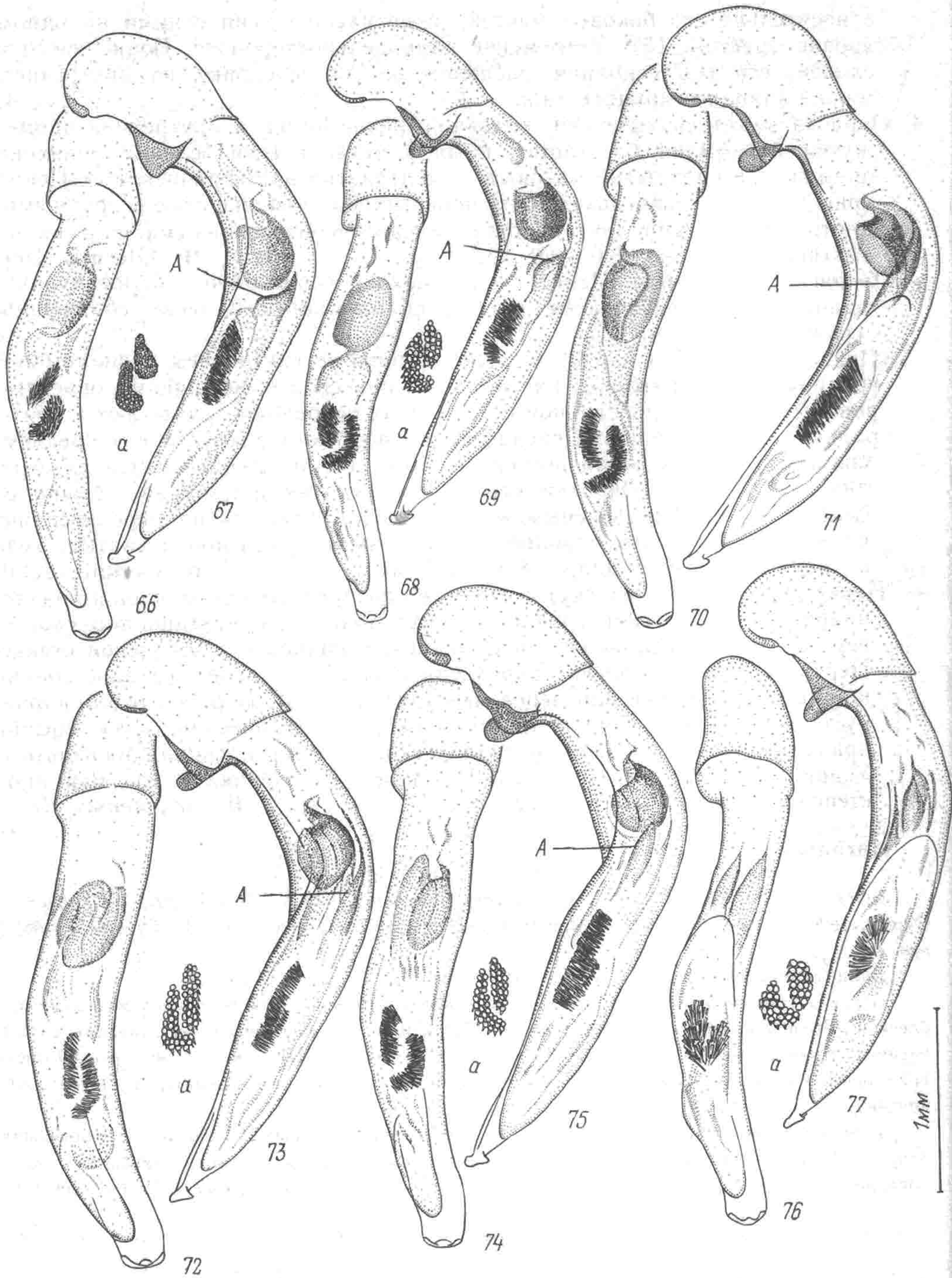


Рис. 66—77. *Harpalus* Latr., penis.

66—69 — *H. oblitus patruelis* (66, 67 — Марокко; 68, 69 — Франция, Жиронда); 70—75 — *H. o. oblitus* (70, 71 — Италия, Калабрия; 72, 73 — Кроация; 74, 75 — Казахстан, Январцево); 76, 77 — *H. akinini* (Крым, Керчь).

Четные номера — сверху, нечетные — слева; а — вооружение пениса снизу.

реже непосредственно на ней; задние углы широко закругленные; средняя часть заднего края переднеспинки в подавляющем большинстве случаев расположена более или менее на одном уровне с его боковыми частями или выступает относительно них несколько назад, почти никогда она не бывает смещенной вперед, как у других близких видов. Надкрылья относительно длинные, более или менее параллельносторонние; их основной кант соединяется с боковым краем дугой или образует с ним тупой угол; довольно сильная предвершинная вырезка (рис. 28—31) ограничена зубчиком, хотя иногда и очень маленьким; у самок вершинный угол надкрылий оттянут в виде острого шипика; бороздки слегка углубленные, промежутки слабовыпуклые или почти плоские до самой вершины; 5-й и 7-й промежутки без дополнительных предвершинных пор. Метэпистерны (рис. 36—47) наиболее длинные в группе. Крылатый.

Микроскульптура в виде изодиаметрических ячеек развита на надкрыльях у обоих полов, также бывают заметны слабопоперечные ячейки на диске переднеспинки у самок. Кроме того, у обоих полов верхняя поверхность головы, переднеспинки и надкрылий, как и у других видов группы, покрыта довольно густой микропунктировкой.

Пенис (рис. 66—75) изогнут относительно сильно — заметно в большей степени, чем у других видов группы, и его ось сгибания находится почти на середине пениса. Головка расположена под углом к основной продольной оси; во внутреннем мешке шипики образуют 2 изолированные (если смотреть с вентральной стороны) группы, причем для правой (нижней) характерен резкий изгиб дистального конца в сторону левой (верхней) группы; шипики в обеих группах более или менее однонаправленные — своими основаниями они в большинстве случаев примыкают к вентральной стенке пениса, а вершинами ориентированы к его дорсальной стенке; в отличие от всех других близких видов клапан замкнутого типа.

Распространение (рис. 106). Наиболее широко распространенный вид в группе: его ареал охватывает юг западной части Палеарктики от Северо-Западной Африки и Пиренейского полуострова до юга Западной Сибири и Юго-Восточного Казахстана.

Экология. Населяет главным образом равнинные области преимущественно в зоне степи и полупустыни, обычен на морских литоралах. В некоторых районах, как, например, на Апеннинском полуострове, заселяет и горы. Встречается во влажных местах, в том числе и засоленных.

Наиболее важными диагностическими признаками внешнего строения *H. oblitus* являются длина метэпистерн и форма заднего края переднеспинки, хотя из-за большой изменчивости вида самым надежным признаком все же оказывается замкнутый тип клапана во внутреннем мешке пениса.

Изменчивость. Вид географически очень изменчив, что давало в прошлом основание для описания его многочисленных внутривидовых форм, как правило, с нечеткими характеристиками. Проведенный нами анализ географической изменчивости *H. oblitus* по всему ареалу с использованием, помимо окраски и структурных признаков также и некоторых его метрических характеристик (рис. 78—81), показал, что несмотря на значительное число образуемых им локальных форм, обособлены они в большинстве случаев очень слабо. Почти все признаки изменяются постепенно, как правило, независимо друг от друга и на фоне большой индивидуальной изменчивости почти не образуют резких границ. Единственным исключением является более или менее четкая граница, наблюдаемая на стыке Западного и Восточного Средиземноморья. Эта граница определяется довольно резким параллельным изменением сразу нескольких признаков; она проходит почти в меридиональном направлении к западу от Апеннинского полуострова сперва по Приморским Альпам, затем по морю между Корсикой и Сардинией и далее на юг между Сицилией и Тунисом. В соответствии с этим мы разделяем *H. oblitus* только на 2 подвида с нижеприведенными характеристиками. О целесообразности выделения у *H. oblitus* лишь двух подвигов уже писали Мюллер (Müller, 1931) и Жаннель (Jeannel, 1942).

Harpalus oblitus oblitus Dej.

В среднем крупнее (рис. 78): самцы — 8.2—11.2, самки — 8.8—11.8 мм. Переднеспинка (рис. 1—4) пунктирована по всему основанию, вдоль боковых краев, как правило, у переднего края и часто также в своей средней части; ее бока обычно менее закругленные, за серединой к основанию часто почти прямолинейно суженные. Членики усиков относительно длинные, в большинстве случаев более светлые. Предвершинная вырезка надкрылий у обоих полов в среднем глубже, ограничивающий ее зубчик развит обычно сильнее (рис. 30, 31). Во внутреннем мешке пениса клапан с хорошо развитой или едва намеченной боковой складкой А (рис. 70, 75).

Распространение. Ареал подвида занимает восточную часть видового ареала. Он охватывает Апеннинский п-ов, Сицилию, Корсику, Балканский п-ов, Кипр, Венгерскую низменность, Турцию [Eski-Chehir (v. Bodemeyer); «Mardin»], северную часть Сирии («Syria» — без более точных указаний) и, вероятно, Ирака, Иран [Мургехорт, к С от Исфахана (Зарудный)]. Этот подвид населяет также юг [Измаил (Чернавин); Аскания-Нова; окрестности Бердянска (Гулинов); Донецкий Лиман (К. Арнольди)] и юго-восток Восточноевропейской равнины — Саратовскую [Марковский р-н, Березовка (Катаев)], Волгоградскую, Ростовскую [Ольгинская (Миноранский)], Астраханскую области, Калмыкию, Предкавказье [Ставропольский край, Белые Копаны (Сигида); Дагестан, окрестности Бабаюрта (Катаев)], известен из Закавказья [окрестности Тбилиси: Мартхоби (Севастьянов), Кумиси (Wgase, Schülke)], широко населяет Казахстан кроме юга, отмечен для Юго-Восточного Казахстана [Сюгатинская долина (Николаев)] и известен также из Западной Сибири — Новосибирская обл. [оз. Иткуль (Вагнер)], Красноярский край [Минусинск (Вагнер)]. Указан Яковлевым (1902) для Ярославля [Жуков остров (Беляев)], правильность определения была нами проверена (1 ♀ в колл. ZIN).

Материал. Более 350 экз., у 68 ♂ исследованы гениталии.

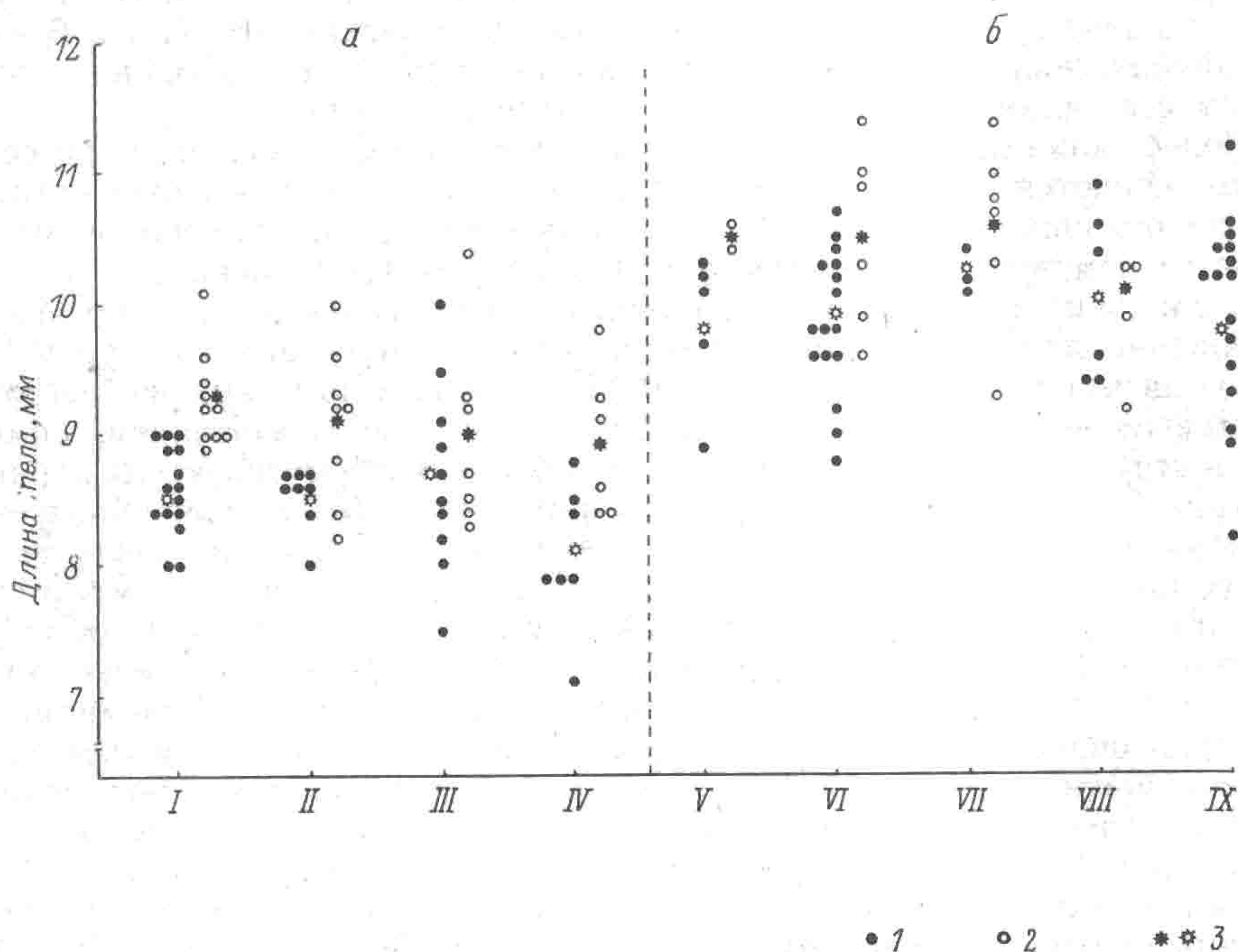
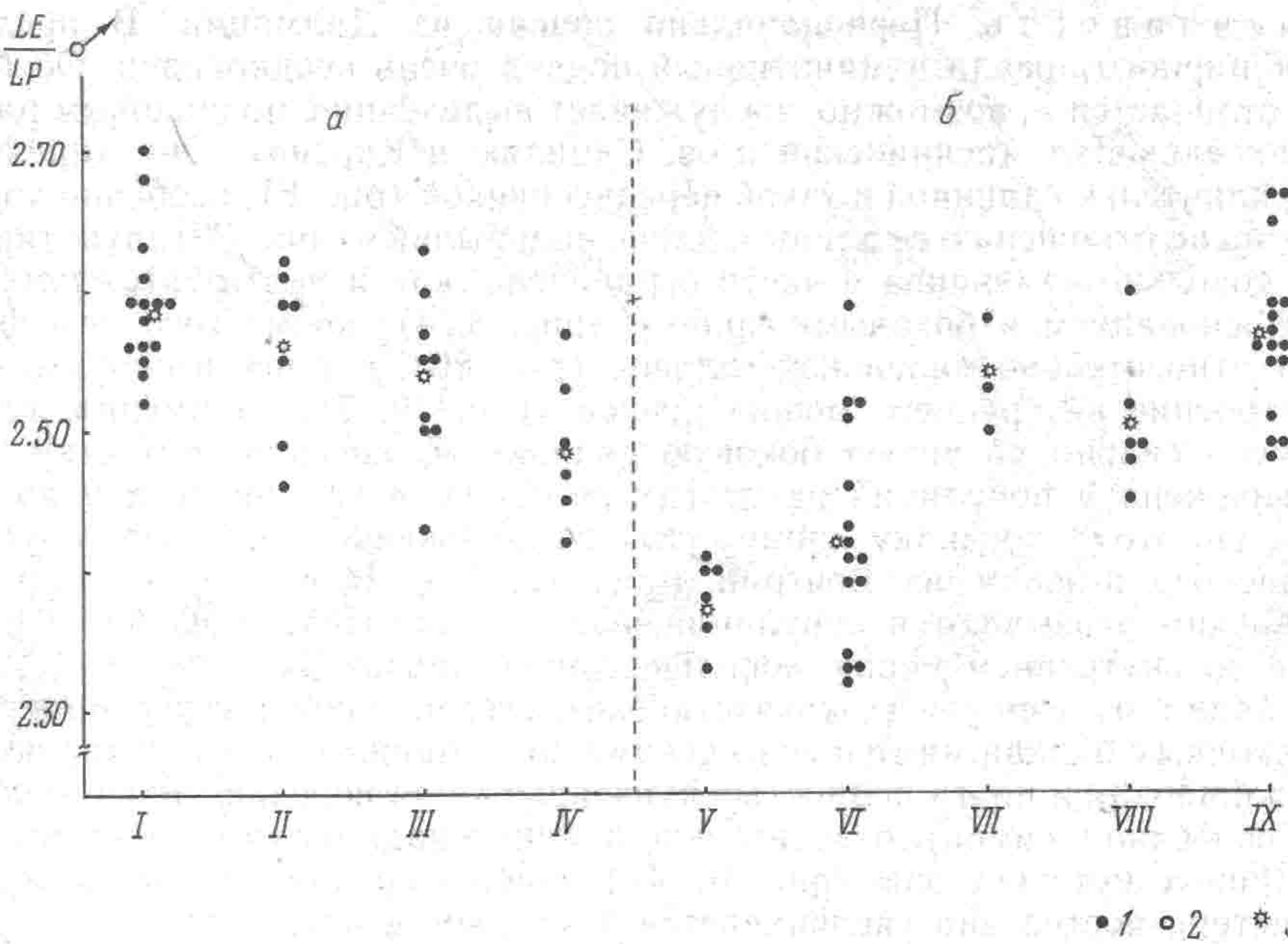


Рис. 78. Географическая изменчивость длины тела у *Harpalus oblitus*.

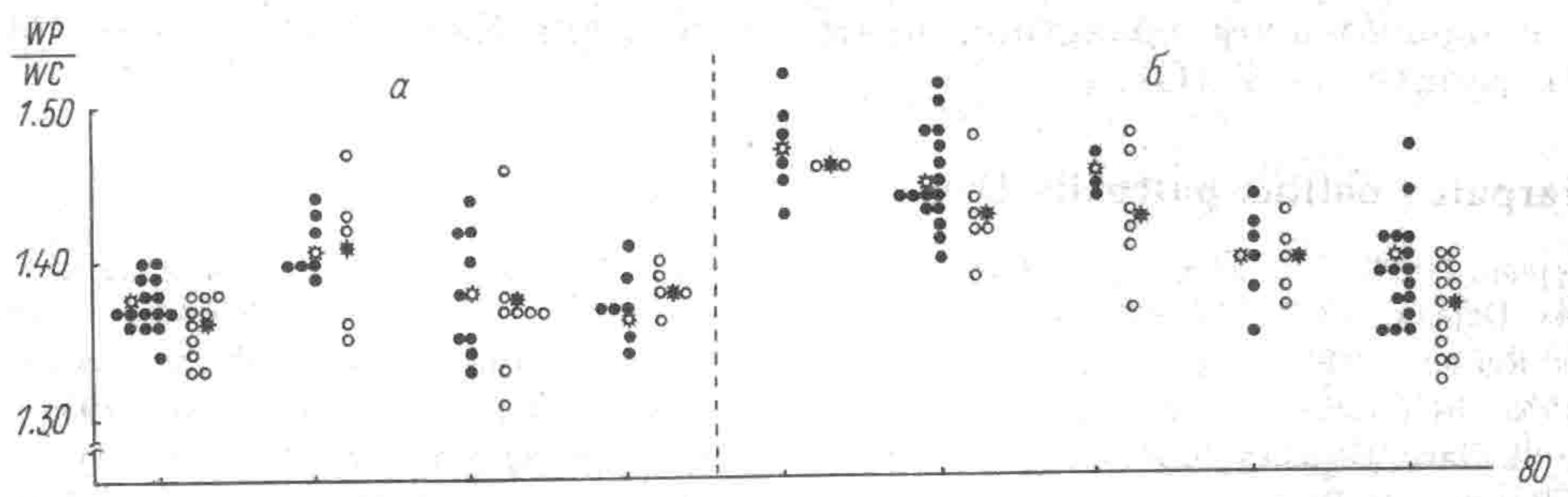
а — *H. o. patruelis*, б — *H. o. oblitus*. I — Сев.-Зап. Африка, II — Пиренейский п-ов, III — Франция, IV — Сардиния, V — Корсика, VI — Апеннинский п-ов, VII — Передняя Азия и Закавказье, VIII — Балканский п-ов, IX — европейско-казахстанские степи. 1 — самцы, 2 — самки, 3 — средние значения.



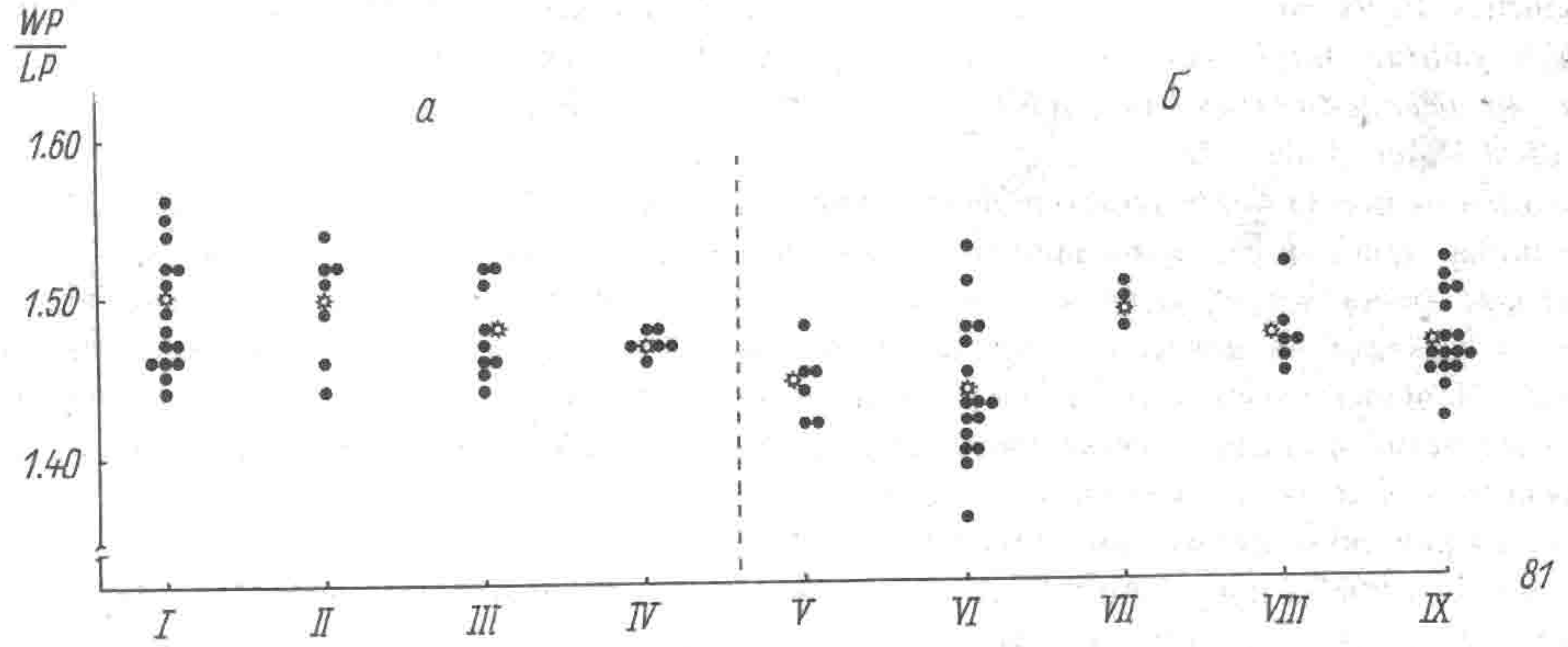
• 1 ○ 2 * 3

Рис. 79. Географическая изменчивость соотношения длины надкрылий (LE) к длине передне-спинки (LP) у самцов *Harpalus oblitus*.

Обозначения, как на рис. 78.



80



81

• 1 ○ 2 * 3

Рис. 80, 81. Географическая изменчивость соотношений ширины переднеспинки (WP) к ширине головы (WC) — рис. 80 и ширины переднеспинки к ее длине (LP) — рис. 81 у *Harpalus oblitus*.

Обозначения, как на рис. 78.

Изменчивость. Первоначально описан из Далмации. В пределах своего обширного ареала номинативный подвид очень неоднороден. Особенно заметно отличается и, возможно, заслуживает выделения с подвидовым рангом форма, населяющая Апеннинский п-ов, Сицилию и Корсику. Она характеризуется сравнительно длинной и узкой переднеспинкой (рис. 81; особенно хорошо это заметно по отношению ее длины к длине надкрылий — рис. 79), пунктировка которой довольно изменчива и часто ограничена, как и у *H. oblitus patruelis*, лишь ее основанием и боковыми краями (рис. 3, 4); кроме того, эта форма обладает относительно маленькой головой (рис. 80), и у нее несколько отличается строение внутреннего мешка пениса (рис. 70, 71), а именно: клапан имеет очень сильно развитую боковую складку А, которая отсутствует или слабо выражена у популяций из других регионов, в том числе и у подвида *patruelis*. По этому признаку промежуточное положение занимают популяции с Балканского п-ова и из Венгрии (рис. 72, 73). Наиболее же близкими к итальянским оказываются популяции, населяющие Переднюю Азию, также имеющие во внутреннем мешке довольно хорошо развитую складку А.

Популяции из европейско-казахстанских степей слабодифференцированы и очень сходны с балканскими и венгерскими популяциями. Для них характерны довольно широкая и почти полностью пунктированная переднеспинка, большая голова (особенно у самок), относительно длинные надкрылья и соответственно очень длинные метэпистерны (рис. 46, 47), причем средняя длина надкрылий и метэпистерн постепенно увеличивается в восточном направлении.

Ввиду большого сходства балканских и казахстанских популяций мы рассматриваем в качестве синонима номинативного подвида, описанного из Западного Казахстана *H. dzambuli* (по личному сообщению И. Готтвальда, типовая серия этого вида была собрана им в пос. Джамбул Гурьевской обл., а не в одноименном областном центре в Южном Казахстане). Мною был изучен аллотип — ♀ (G).

***Harpalus oblitus patruelis* Dej.**

Dejean, 1829 : 275 (pro sp.: «Espagne»). — *fastiditus* Dejean, 1829 : 276 («Espagne»). — *minutus* Dejean, 1829 : 277 («Espagne»). — *tingitanus* Fairmaire, 1878 : 37 («Maroc»). — *decoloratus* Reitter, 1900 : 91 («Frankreich, Spanien, Algier»). — *oblitus patruelis* ab. *chalconcholorus* Puel, 1935 : 54 («Loire inférieure, Gironde»). — *oblitus patruelis* ab. *pseudocoeruleus* Puel, 1935 : 54 («Hérault, Gard, Bouches-du-Rhône»). — *oblitus patruelis* ab. *pernigratus* Puel, 1935 : 55 («Hérault, Gard, Bouches-du-Rhône, Var»). — *oblitus tingitanus* ab. *luxuriosus* Puel, 1935 : 56 («Maroc, Algérie»). — *oblitus tingitanus* ab. *perlucidus* Puel, 1935 : 56 («Maroc, Algérie»). — *oblitus tingitanus* ab. *pseudodiversus* Puel, 1935 : 56 («Algérie: La Calle, L'Arba, Yakouren»). — *patruelis* ab. *torreillesi* Pater, 1939 : 22.

В среднем мельче номинативного подвида (рис. 78): самцы — 7.1—10.0, самки — 8.2—10.4 мм. Переднеспинка (рис. 5, 6) пунктирована главным образом лишь на основании, хотя очень редко нежные точки встречаются и у ее переднего края; иногда пунктировка сильно редуцирована и не выходит за пределы основных вдавлений; бока переднеспинки в среднем сильнее закруглены. Членики усиков относительно чуть короче, обычно более темные. Предвершинная вырезка надкрылий в среднем менее глубокая, ограничивающий ее зубчик меньше (рис. 28, 29). Во внутреннем мешке пениса клапан очень резко очерчен, боковая складка А лишь едва намечена и имеет специфическую форму (рис. 66—69).

Распространение. Ареал подвида занимает западную часть видового ареала. Он охватывает Испанию, Португалию, Францию [главным образом ее юго-восток и запад, на север доходит до Кальвадоса (Jeannel, 1942)], Сардинию, Северо-Западную Африку, включая Марокко, Алжир и Тунис.

Типовой материал. 2 синтипа (♂♂) *H. decoloratus* Reitt. с этикетками «S. 'Charlu» и «Paris» (ТМВ).

Материал. Около 130 экз.; у 33 ♂ изучены гениталии.

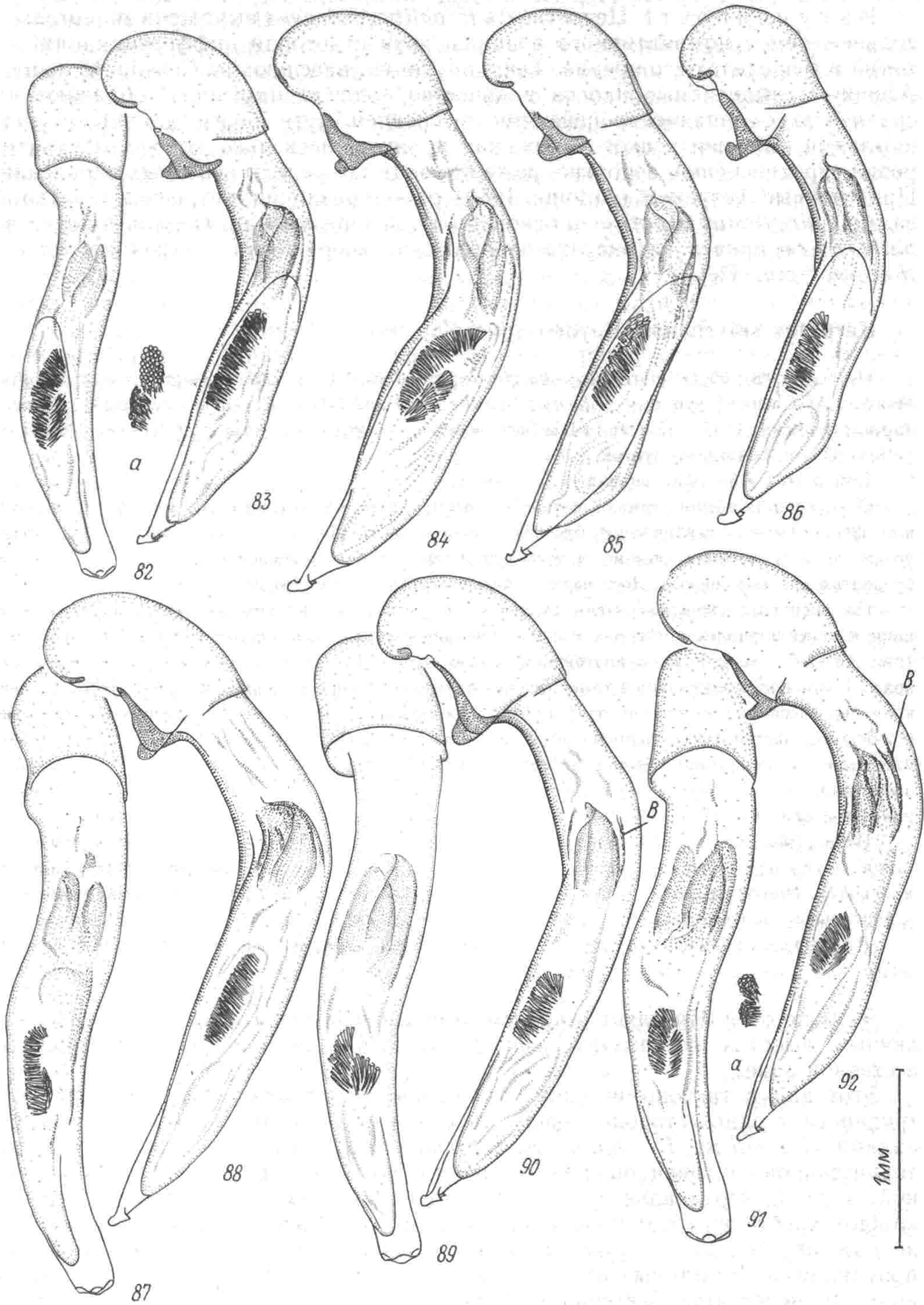


Рис. 82—92. *Harpalus smyrnensis*, пенис.

82—86 — *H. smyrnensis smyrnensis* (82, 83 — лектотип *H. smyrnensis*; 84 — голотип *H. ilgasdensis*; 85 — голотип *H. dagliari*; 86 — голотип *H. boluensis*); 87—90 — *H. s. medicus* subsp. n. (87, 88 — Талыш; 89, 90 — Веди); 91, 92 — *H. s. raddei* (Армения, Гукасян).
Четные номера — сверху, нечетные — слева; a — вооружение пениса снизу.

Изменчивость. Целостность *H. oblitus patruelis* выражена значительно сильнее, чем у номинативного подвида, хотя некоторая дифференциация заметна и в пределах его ареала. Так, популяции, населяющие Северо-Западную Африку и выделяемые иногда в качестве подвида *tingitanus*, обладают по сравнению с западноевропейскими в среднем чуть более длинными надкрыльями, членики усиков у них, как правило, несколько короче, а пунктировка переднеспинки, вероятно, реже выходит за пределы основных вдавлений. Приведенные Антуаном (Antoine, 1959) резкие различия в строении гениталий самца у *tingitanus* и *patruelis* основаны на недоразумении, так как в качестве *patruelis* он привел на рисунке изображение вооружения внутреннего мешка *H. contemptus* Dej.

Harpalus smyrnensis Heyden (рис. 95—98).

Heyden, 1888 : 69 («Smyrna»). — *bulgharensis* Jedlička, 1958 : 225 («Bulghar Dagh; Bulghar Maaden; Ak-Chehir»), **syn. n.** — *boluensis* Jedlička, 1962 : 62 («Bolu-Dagliari, Anatolia»), **syn. n.** — *dagliari* Jedlička, 1962 : 62 («Bolu-Dagliari, Anatolia»), **syn. n.** — *ilgasdensis* Jedlička, 1962 : 63 («Ilgas Dagh, Anatolia»), **syn. n.**

Длина тела 7.8—12.4, ширина — 3.3—5.4 мм.

Окраска тела обычно темная, бурая или черная, верх часто с интенсивным синим, зеленым или фиолетовым металлическим блеском, реже окраска более светлая. Щупики буроватые, усики со 2-го членика обычно в той или иной степени затемненные, иногда однотонные, буроватые или коричневые. Ноги черные, бурые или светло-коричневые.

По внешнему строению очень сходен с *H. oblitus*, но надкрылья относительно короче, шире и менее параллельносторонние; в соответствии с этим у него и более короткие метэпистерны (рис. 48—57): их длина по внутреннему краю лишь немного больше ширины по переднему краю. Голова и переднеспинка относительно надкрылий в среднем уже. Средняя часть заднего края переднеспинки в отличие от *H. oblitus*, как правило, слегка смещена вперед относительно его боковых частей, реже расположена с ними почти на одной линии (рис. 10—15). Предвершинная вырезка надкрылий обычно менее глубокая, ограничивающий ее зубчик развит слабее, часто даже у самки притуплен на вершине (рис. 24, 25, 27). Крылья или полностью развиты, или в той или иной степени редуцированы.

Пенис (рис. 82—92) изогнут в среднем слабее, чем у *H. oblitus*, и ось его сгибания находится всегда перед его серединой. В отличие от *H. oblitus* клапан открытого типа и шипики в левой и правой группах разнонаправлены: в левой они ориентированы своими вершинами к дорсальной стенке пениса, в правой — к его левой стенке.

Распространение (рис. 107). Малая Азия, Северный Иран, Ирак, Сирия, Закавказье.

Экология. Населяет открытые семиксерофитные горные станции на различных высотах от полупустыни до альпики, но особенно многочислен в степной зоне.

Этот вид в таксономическом отношении представляет довольно большие трудности, с одной стороны, ввиду его сильного сходства с другими близкими видами (*H. oblitus*, *H. akinini*, *H. subtruncatus*), с другой — ввиду его очень значительной внутривидовой изменчивости, включающей, помимо горизонтальной, еще и вертикальную составляющую. В результате этого почти на каждом хребте образуется своя локальная форма, очень незначительно обособленная от соседних и, как правило, связанная с ними промежуточными популяциями. Некоторые из таких форм были описаны как самостоятельные виды и недостаток материала долго не позволял сделать объективные выводы об их таксономическом статусе, хотя мысль о необходимости их объединения в один политипный вид уже высказывалась некоторыми исследователями, например Яблоковым-Хнзоряном (1976), для форм, встречающихся в Армении, и более широко Млынаржем (Mlynář, 1979). Яблоков-Хнзорян, правда,

ошибочно объединил все армянские формы *H. smyrnensis* с неродственным им видом *H. saxicola* Dej.

Выполненный нами анализ накопленного в последние годы материала не только убедительно доказывает необходимость отнесения всех известных форм к одному виду, но и позволяет более или менее обоснованно подойти к вопросу о разделении его на подвиды. Так, при изучении вооружения внутреннего мешка пениса в разных популяциях *H. smyrnensis* была выявлена следующая закономерность — относительно самые большие шипоносные поля во внутреннем мешке наблюдаются у популяций, населяющих крайний запад Малой Азии, их размер постепенно уменьшается в восточном направлении до Месхетского хр. в Грузии и хр. Карадаг в Иране и далее в северо-западном направлении, так что самые маленькие поля имеют популяции, обитающие на Карсском плоскогорье и на горе Арагац. К востоку и юго-востоку от Карадага — в Талышских горах, Эльбурсе и Загросе — уменьшения шипоносных полей уже не наблюдается, наоборот, там намечается даже их некоторое увеличение. По нашему мнению, выявленная закономерность гораздо адекватнее отражает родственные связи между локальными формами, чем многие внешние признаки. Последние в значительной мере обусловлены действием местных факторов, широко варьируют и в сходных условиях могут возникать независимо, как, например характерные для многих высокогорных форм укороченные крылья и сглаженная пунктировка на основании переднеспинки. При выделении же у *H. smyrnensis* подвидов в качестве пограничных зон их распространения, на наш взгляд, лучше всего подходят области, где наблюдаются наиболее резкие изменения размеров шипоносных полей, тем более что в этих же областях, как правило, происходят и наиболее существенные изменения признаков внешнего строения жуков. По этому принципу мы выделяем у *H. smyrnensis* 3 подвида, хотя их число из-за наличия у него многочисленных локальных форм при отсутствии достаточно четких между ними границ, несомненно, будет предметом разногласий среди специалистов.

***Harpalus smyrnensis smyrnensis* Heyden.**

Переднеспинка (рис. 10) по бокам довольно сильно закруглена, спереди и сзади сужена примерно одинаково, ее наибольшая ширина, как правило, почти посередине; основание обычно отчетливо пунктированное; задние углы широко закругленные. Надкрылья относительно короткие и широкие (рис. 93). Крылья хорошо развитые, их длина обычно заметно превышает длину надкрылий. Пенис (рис. 82—86) во внутреннем мешке с длинными шипоносными полями и без боковой складки *B* у клапана; его концевая лопасть очень плоская. Усики и ноги в большинстве случаев сильно затемненные, почти черные, окраска верха обычно интенсивная, часто с ярким металлическим блеском.

Распространение. Населяет западную часть Малой Азии на восток до Сиваса, Киликийского Тавра и, вероятно, северо-западных районов Сирии.

Типовой материал. Лектотип *Harpalus smyrnensis* Heyd., ♂, с этикетками: «Smyrna Korb», «18.3.86», «*Harpalus smyrnensis* Heyd. typ.», «Reitter vid.», «Lectotypus *Harpalus smyrnensis* Heyd. Z. Mlynář det. 1976» (обозначается здесь) и 5 паралектотипов с аналогичными авторскими этикетками (все в DEI); голотип *Harpalus boluensis* Jedl., ♂, с этикетками: «Anatolia, IV—V, Bolu-dagliari, leg. Muche», «Holotypus», «*Harpalus boluensis* sp. n., det. Ing. Jedlička», «W. H. Muche, Radeberg, Ankauf», «(*H. boluensis* Jedl.) = *smyrnensis* Heyd., Z. Mlynář det., 1976»; голотип *Harpalus dagliari* Jedl., ♂, с этикетками: «Anatolia, IV—V, Bolu-dagliari, leg. Muche», «W. H. Muche, Radeberg, Ankauf», «Holotypus», «*Harpalus dagliari* sp. n., det. Ing. Jedlička», «(*H. dagliari* Jedl.) = *smyrnensis* Heyd., Z. Mlynář det., 1976»; голотип *Harpalus ilgadensis* Jedl., ♂, с этикетками: «Anat. Ilgas Dagh, Umgeb. Pass. str. April, leg. Muche», «W. H. Muche, Radeberg, Ankauf», «Holotypus», «*Harpalus ilgadensis* sp. n.», «*H. ilgadensis* Jedl. = ssp. ad. raddei Tschit., Z. Mlynář det., 1976».

Материал (115 экз.). Турция. Бурса — Uludag, 1300—1800 (Sama) (J). Эскишехир —

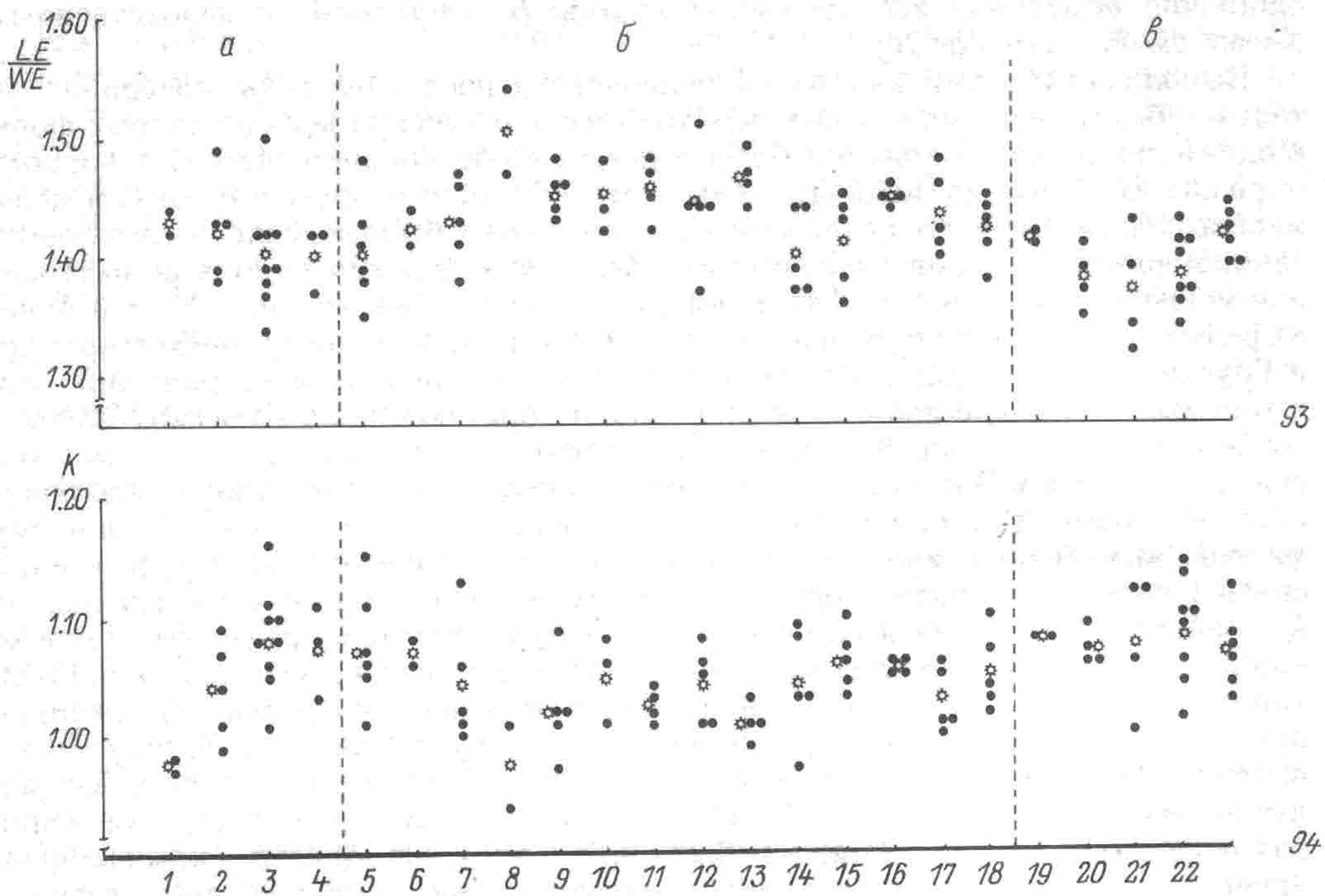


Рис. 93, 94. Географическая изменчивость соотношения длины надкрылий (LE) к их ширине (WE) — рис. 93 и коэффициента K — рис. 94 у самцов *Harpalus smyrnensis*.

a — *H. smyrnensis smyrnensis*, *б* — *H. smyrnensis medicus* subsp. n., *в* — *H. smyrnensis raddei*. 1 — Измир; 2 — Бурса, Эскишехир, Испарта; 3 — Болу, Кастамону, Чанкыры, Сивас; 4 — Киликийский Тавр, Сирия; 5 — Трабзон, Гюмюшхане; 6 — Артвин, Месхетский хр.; 7 — Битлис, Ван; 8 — Мардин; 9 — Загрос; 10 — Сев.-Зап. Иран (Кутурсу, Карадаг); 11 — Эльбурс; 12 — Талыш; 13 — Зангезурский хр. (Капыджик); 14 — то же (Мартирос, Кюкюдаг); 15 — Варденинский хр.; 16 — Веди; 17 — Гегамский хр.; 18 — северо-западный берег Севана; 19 — Цхра-Цхаро; 20 — Гукасян; 21 — Арагац; 22 — Карс. А — средние значения.

Mihaliççik, 1700 (Bernh) (W). Болу — Karst ca. 8 km n. Seben, 1600 (Heinz) (W); Bolu, Abant Göl, 1700 (Tageder) (W), (Sama) (J); lac d'Abant, 1300 (Jiroux) (W). Кастамону — Ilgas D. (Schubert) (ZMHUB); (Mal) (J). Чорум — Yazilikaya, 1200 (Heinz) (W). Чанкыры — Ilgazdag, nördl. Ilgaz, 1400—1800 (Heinz) (W); Poute Ilgaz, Cankiri, 1300 (Sama) (J). Нигде — Ovadjik, Cappadocia (ZMHUB); Huyuk (Sama) (W). Испарта — Umg. Isparta (Wolf) (W). Анкара — Ilkaz-See, 1800 (Kumerlöwe, Niethammer) (ZMHUB); Elmadaği, 1000 (Jiroux) (W). Йозгат — Yozgat, 1300 (Lassalle) (J). Амаcья — Amasia (Korb) (ZIN). Конья — Eregli (Niediech) (ZMHUB); Ak-Chehir (Bodemeyer) (ZMHUB). Сивас — Col Karabayir, 2200 (Machard) (J). Ercyes-Dagi, 2500, Kappadokien (Zeumer) (W); Cilic Taurus (ZMHUB); Dumbelek Dagh (ZMHUB); Funduk (ZMHUB); Niedieck (W); Syria (ZIN).

У 18 ♂ исследованы гениталии.

Изменчивость. У особей с крайнего запада и северо-запада Малой Азии (Измир, Бурса) penis изогнут чуть меньше, чем у особей с других территорий. Также на западе чаще, чем в других местах, встречаются особи с микропунктировкой на надкрыльях и с дополнительными порами (обычно 1—2, но иногда и до 6) перед вершиной 7-го промежутка. Последний признак у особей из вилайетов Измир, Бурса, Эскишехир, Анкара, Испарта даже доминирует. Оба эти признака (микропунктировку и дополнительные поры) имеет и лектотип *H. smyrnensis*. Для всей типовой серии, кроме того, характерны мелкий размер особей (7.8—9.2 мм) и очень узкая переднеспинка. Из хр. Илгас известны отдельные особи, в том числе и голотип *H. ilgandensis* (рис. 97),

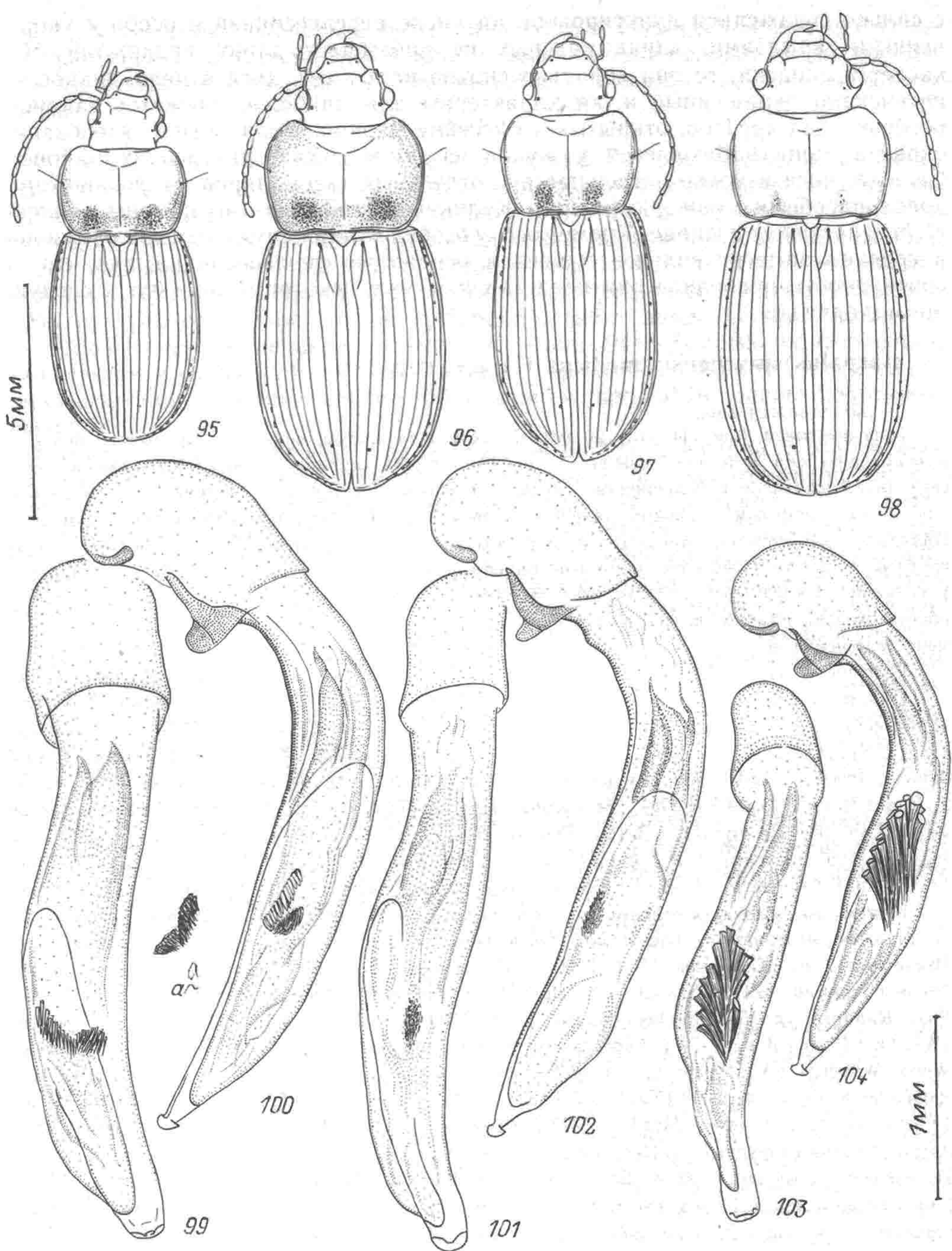


Рис. 95—104. *Harpalus* Latr.

95—98 — *H. smyrnensis*, внешний вид (95 — лектотип *H. boluensis*, 96 — голотип *H. dagliari*, 97 — голотип *H. ilgadensis*, 98 — лектотип *H. raddei*). 99—104 — penis: 99, 100 — *H. subtruncatus* (Талыш, Алексеевка); 101, 102 — *H. quadratus* (Грузия, Табацкури); 103, 104 — *H. lateralis* (Испания, Посуело). 99, 101, 103 — сверху; 100, 102, 104 — слева; а — вооружение пениса снизу.

с сильно сглаженной пунктировкой на диске переднеспинки и особи с укороченными крыльями, длина которых не превышает длину надкрылий. Что касается окраски, то она довольно сильно варьирует, хотя в целом наиболее интенсивно окрашенные жуки характерны для наиболее влажных районов, особенно для хребтов, открытых к бассейну Черного моря, менее интенсивная окраска чаще наблюдается у жуков из более сухих, внутренних районов. Светлые ноги и усики встречаются у отдельных экземпляров из Эскишехира, довольно обычны они у особей из Киликийского Тавра (по ним был описан *H. bulgharensis*) и Сирии. Кроме того, у особей из этих двух последних регионов в среднем заметно сильнее сужена к основанию переднеспинка, так что по совокупности признаков они представляют уже некоторый переход к следующему подвиду.

***Harpalus smyrnensis medicus* Kataev, subsp. n.**

— *subtruncatus* auct.

Переднеспинка (рис. 11—13) по бокам закруглена слабее, чем у номинативного подвида, к основанию она отчетливо сужена, и ее наибольшая ширина обычно расположена перед серединой; основание в большинстве случаев отчетливо пунктировано, задние углы по сравнению с номинативным подвидом закруглены менее широко, как правило, хорошо намечены. Надкрылья относительно длинные, крылья обычно хорошо развитые. Пенис (рис. 87—90) во внутреннем мешке с умеренно длинными шипоносными полями и обычно без боковой складки *B* у клапана; его концевая лопасть немного утолщена. Усики и ноги коричневатые или бурые; общая окраска обычно светлее, чем у номинативного подвида, металлический блеск, если есть, менее интенсивный.

Голотип: ♂, Иран, Эльбурс, «р. Лар, уроч. Юрде-Ханлархан, 30 VI 1894 (Глазунов) (ZIN).

Паратипы (37 экз.): с этикетками, как у голотипа, 4 ♂ 6 ♀ (ZIN); Демавенд, 21 VI 1894 (Глазунов), 1 ♂ (ZIN); Эльбурс, Арыш и Атабаба к 3 от Казвина, 12 V 1904 (Зарудный), 1 ♀ (ZIN); Кутурсу, Савалан, 27 VI 1914 (фон Вик), 2 ♂ 1 ♀ (ZIN); Азербайджан, Талыш, Зуванд, Реварут, 11 VI 1909 (Кириченко), 1 ♂ 2 ♀ (ZIN); южные склоны Кемюр-Кей, истоки р. Орант-Чай, 2100, 24 VII 1984 (Белоусов), 3 ♂ 1 ♀ (ZIN; B); хр. Барнасар, Галабын-Заргов, 2000, 27 IV 1984 (Белоусов), 1 ♂ (B); Турция, Ван, Çatak-Bahçesaray, Karabet-pass, 2800—3000, 3—4 VII 1987 (Staven), 1 ♂ 1 ♀ (W); 18 VII 1984 (Machard), 6 ♂ 2 ♀ (W; J); Col Güzeldere, 17 VII 1984 (Machard), 1 ♂ (J); Битлис, Süphan dağ, 2400, 17 VII 1983 (Camard), 1 ♂ (J).

К этому же подвиду я отношу, хотя и не включаю в типовую серию, немного отличающийся от типового материал из следующих точек (всего более 250 экз.): Грузия — южный склон Месхетского хр., Цикубани, 1800—2200 м (Белоусов) (ZIN; B). Турция — Артвин, Салолет-Топас (Дерюгин) (ZIN); Savsat — Ardahan, 1850 [вероятно к западу от перевала] (Wolf) (W); Ризе, Randgebirge, Verschambeck-Massiv, 2800—3170 (De Freina) (W); Ovitdagi, 2500 (Riedel) (W); Ovit Pass (Staven) (W); Гиресун, Col Kumbet (Machard) (J); Sehiler Pass, 2200 (Barries, Weiss, Wilberg) (W); Трабзон, Col de Soganli (Machard) (J); Zigana Pass (Riedel) (W); Гюмюшхане, Kopardagi geç, 2390 (Kadleč, Voříšek) (F; W); Soganli Col., T. Baiburt (Machard) (J; W), (Kleinfeld) (W); Мардин, «Mardin» (ZIN). Ирак — Kurdistan, Rawanduz (Macek) (F). Иран — Загрос, Серхун (Зарудный) (ZIN); Дополан, 25 в. от Серхуна (Зарудный) (ZIN). Азербайджан — Нахичевань, Кюкюдаг, 3000 м (Белоусов) (ZIN; B); Тыкляк на р. Гилянчай (Знойко) (ZIN); Биченекский перевал, 2300 м (Белоусов) (ZIN; B), (Kadlec, Voříšek) (W); Кельбаджарский р-н, северные отроги горы Далидаг, 3000 м (Белоусов) (ZIN; B). Армения — Егвард, Аранлер (Калашян) (W); водораздел Зангезурского хр. по линии Подмары — Личк, 3100 м (Белоусов) (ZIN; B); Чагладара, у горы Капыджик (Знойко) (ZIN); восточный склон Воротанского перевала, 2300 м (Белоусов) (ZIN; B); Dzhermik (Курпаков) (ZMHUB); Мартирос, 1200—1500 м (Белоусов) (ZIN; B); Варденинский перевал (Белов, Дубровин) (ZIN, ZMM); Хосровский заповедник 1600 м (Казарян, Аристов) (ZIN); Веди, 2500 м (Белоусов) (ZIN; B); Аштаракский р-н, монастырь Теггер (Казарян) (ZIN).

Более чем у 75 ♂ исследованы гениталии.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Восточная часть Турции к востоку от Сиваса и Киликийского

Тавра, за исключением Карсского плоскогорья, Юго-Западная Грузия (Месхетский хр.), Северный Ирак, Иран, горы Южного Азербайджана, включая Талыш и западные склоны Зангезурского хр., южная часть Армении на север, примерно до Гегамского хр. и южных отрогов Арагаца.

Изменчивость. Особи с северо-востока Турции (Трабзон, Гиресун, Ризе, Гюмюшхане) по внешнему облику очень сходны с особями номинативного подвида и отличаются от них лишь более короткими шипоносными полями во внутреннем мешке пениса. Относительная длина надкрылий в целом довольно сильно варьирует (рис. 93), но в среднем она больше у особей из южных регионов — Северного Ирака, Ирана. В этом отношении особенно выделяются особи из Юго-Восточной Турции (Мардин), габитуально вообще схожие с *H. oblitus* (очень маленькие значения *K* — рис. 94). Заметно обособленной оказывается и серия (23 экз.) из Загроса, характеризующаяся относительно длинными надкрыльями, однако обладающая при этом очень короткими крыльями.

К северу от Гегамского хр. и вдоль восточного берега Севана *H. smyrnensis medicus* subsp. n. замещается подвидом *raddei*, но некоторые признаки, свойственные последнему, проявляются уже, начиная с северной части Зангезурского хр. Так, популяции с Биченекского перевала, из Мартироса, Веди обладают крыловым полиморфизмом. У многих особей из Веди и с Варденинского перевала во внутреннем мешке пениса у клапана уже хорошо заметна складка *B*. Эта же складка есть и у большинства экземпляров из Загроса. Особи, известные мне из Гегамского хр. [западные и восточные склоны к востоку от Гохта, 2100—2700 м (Белоусов, Лухтанов)], по совокупности признаков явно занимают промежуточное положение между подвидами *medicus* subsp. n. и *raddei*. Вполне типичные *raddei* с непунктированным основанием передне-спинки и с укороченными крыльями известны с восточного склона Воротанского перевала с высоты 2300 м и гор к западу от Истису с высоты более 3000 м (Белоусов).

Примечание. Форма, описанная здесь в качестве нового подвида, в литературе известна под названием *subtruncatus*. Такого же мнения придерживался и Млынарж (Mlynář, 1979), однако, как будет показано ниже, это название должно относиться к другому виду.

Название *medicus* образовано от государства Мидия (Media).

***Harpalus smyrnensis raddei* Tschit., stat. n.**

Tschitschérine, 1897 : 27 (pro sp.; «Zchra-Zchago»). — *raddei* var. *erivanus* Reitter, 1900 : 90.

Переднеспинка (рис. 14—15) по бокам закруглена относительно слабо, примерно как и у *H. s. medicus* subsp. n., и ее наибольшая ширина также расположена обычно перед серединой; основание переднеспинки, как правило, непунктированное, гладкое; точки могут быть лишь в основных вдавлениях, которые по сравнению с другими подвидами обычно более узкие и глубокие. Тело в среднем относительно выпуклое и короткое (довольно большие значения *K* — рис. 94). Крылья короткие, заметно короче надкрылий. Пенис (рис. 91, 92) во внутреннем мешке с очень короткими шипоносными полями, длина которых, как правило, лишь немного превышает ширину, и с более или менее отчетливой складкой *B* у клапана; его концевая лопасть, как и у *H. s. medicus* subsp. n., немного утолщена. Усики и ноги обычно буроватые или черно-бурые, реже более светлые (по Рейттеру — var. *erivanus*); общая окраска довольно темная, верх нередко с неярким металлическим блеском.

Распространение. Северная часть Армении к северу от Гегамского хр., включая Арагац и северные и восточные склоны Севанской котловины, юго-западная часть Грузии на север до северных склонов Триалетского хр. и Карсское плоскогорье в Турции.

Типовой материал. Лектотип *Harpalus raddei* Tschit., ♂, с этикетками: «Zchra-Zchago»,

«*raddei* m., Typ., Tschitscherin det.», «Lectotypus *Harpalus raddei* Tschit., Z. Mlynář det., 1975» (ZIN; обозначается здесь) и 5 паралектотипов с аналогичными этикетками (ZIN).

М а т е р и а л. Более 120 экз., в том числе Грузия — Цхра-Цхаро, 2300—2400 м (Верещагина) (ZIN), (Брянский) (ZIN); Tabizhuri (ZIN); оз. Табацкури (Верещагина) (ZIN); гора Шавнабад у оз. Табацкури (Курнаков) (ZIN); Borjom (Winogradow) (ZIN); Армения — Гукасянский р-н, Цохамари (Казарян) (ZIN); Гукасян, 2000 м (Шиленков) (ZIN); Lanych, lac. Gokča (Schelkovnikov) (ZIN); Даш-Баш, оз. Севан (Брандт) (ZIN); Burakan, 3500 m (Marvan, Koštal) (W); Razdan (Viša) (F); Ambert, 2300 m (Svihla) (F), (Pospišil; Rietzsch) (W); Арзакан (MGPI); Tsachkadzor, 2500 m, Mt. Alibek (Rietzsch; Pütz) (W); сев.-зап. берег Гокчи (Елачич, Клемант.) (ZIN); Семеновка (Елачич, Клемант.) (ZIN); Еленовка (Брандт) (ZIN); Чубухлы (Елачич, Клемант.) (ZIN); Куйбышев, Гох, 1000 м (Белоусов) (ZIN; В); Шахдагский хр., между Шахдагом и Годжадагом, 2300 м (Белоусов) (ZIN; В); оз. Карагел, гора Алагез (ZIN); Пираган, южный склон Алагеза (ZIN); Арагац, Нор-Амберд, 1900 м (Мурзин) (К); Арагац, 2500 м (Грачев) (MGPI); Турция — Карс, Yalnizcam, 2200 m (Sama, Machard) (F; J); Kars (Ponla) (W); env. de Göle, 2000 m (De Freina) (J); Sarikamys, 2000—2300 m (De Freina) (J); Igardaği Pass, 2450—2550 (Wolf) (W; ZIN); Артвин — Savsat — Ardahan, 1850 [вероятно к востоку от перевала] (Wolf) (W).

Примерно у 30 ♂ исследованы гениталии.

И з м е н ч и в о с т ь. Популяции, населяющие Карское плоскогорье, хотя и обладают очень маленькими шипоносными полями во внутреннем мешке пениса, по некоторым признакам внешнего строения могут рассматриваться как переходные к подвиду *medicus* subsp. n. Особи оттуда характеризуются в среднем чуть более длинными надкрыльями (рис. 93), кроме того, у некоторых экземпляров бывает развита пунктировка на основании переднеспинки.

***Harpalus akinini* Tschit.**

Tschitschérine, 1895 : 214 («Chanskaia Stavka, [=Урда], gouvernement d'Astrachan»). — *merus* Tschitschérine, 1895 : 216 («Chanskaia Stavka, gouvernement d'Astrachan»).

Длина тела 8.3—10.1, ширина — 3.6—4.4 мм.

Окраска тела коричневая или бурая, переднеспинка и надкрылья обычно со слабым синим или зеленым металлическим блеском. Щупики и усики одноцветные, желтоватые или коричневатые, незатемненные, самое большее на наружной стороне члеников усиков может быть очень узкая темная полоска. Ноги желтовато-коричневые.

Тело выпуклое и относительно широкое (в среднем самые большие в группе значения К). Голова сравнительно маленькая. Переднеспинка (рис. 8, 9) по бокам довольно сильно закруглена, спереди и сзади сужена чаще всего примерно равномерно; ее наибольшая ширина, как правило, почти посередине; задние углы широко закругленные; середина заднего края переднеспинки обычно слегка смещена вперед относительно его боковых частей, реже расположена с ними почти на одном уровне. Пунктировка распространена довольно широко по основанию переднеспинки и идет постепенно суживающейся полосой вдоль ее боковых краев почти до передних углов, у переднего края переднеспинки и на диске отсутствует, в редких случаях здесь могут быть лишь отдельные неявственные точки. Надкрылья относительно широкие, обычно слегка расширенные кзади, реже более или менее параллельносторонние в своей средней части, их диск довольно круто спадает сзади; основной кант с боковым краем соединяются дугой; плечи закругленные; предвершинная вырезка (рис. 22, 23) сравнительно глубокая, но ограничивающий ее зубчик почти не выражен; вершинный угол у самки слегка оттянут и заострен; бороздки немного углубленные, промежутки слабовыпуклые или почти плоские; 5-й и 7-й промежутки, как правило, без дополнительных предвершинных пор (нам известен лишь 1 экз. из окрестностей Волгограда с несколькими такими порами на 7-м промежутке обоих надкрылий). Метэпистерны (рис. 62—65) наиболее короткие в группе, однако крылья развиты, их длина значительно превышает длину надкрылий. Микроскульптура на лбу, темени и диске переднеспинки обычно отсутствует (у самки иногда бывают заметны нечеткие ячейки), на надкрыльях у обоих полов она отчетливая, изодиметрическая.

Пенис (рис. 76, 77) изогнут довольно слабо, в меньшей степени, чем у близких *H. smyrnensis* и *H. oblitus*; ось сгибания находится перед его серединой; концевая лопасть, если смотреть сзади, почти параллельносторонняя; головка расположена очень косо по отношению к основной продольной оси; во внутреннем мешке поля шипиков своими дистальными концами обычно соединяются друг с другом; шипики обоих полей, так же как и у *H. oblitus*, однонаправлены: их основания примыкают к вентральной стенке пениса, а вершины ориентированы в сторону его дорсальной стенки; клапан не замкнут в своей дистальной части.

Распространение (рис. 107). Ареал вида охватывает европейско-казахстанские степи от Молдавии (Гербовец, Бричаны) на западе до Тарбагатая (40 км СЗ Урджара, Благодарное) и Джунгарского Алатау (Текели; Коктума; низовья р. Ойсаз) на востоке. Северная граница распространения проходит через области: Кировоградскую (Кировоград), Харьковскую (Змиев), Воронежскую (Теллерман), Саратовскую (Марковский р-н, Березовка), Оренбургскую (Переволоцкая); на юге он распространен до Крыма (Керчь), Кавказа (Анапа; Красная Поляна; Шемахинский р-н Азербайджана), в Казахстане — до границы с пустынной зоной. Один самец обнаружен в почвенной ловушке в южном Забайкалье — Байкальский заповедник, Танхой, 10 VII 1973 (Антропова).

Отмечен также для Центральной Европы — Нейзидлер-Зе (Freude et al., 1976). Вероятно, к этому виду должно относиться и указание на нахождение в Болгарии (Силистра) *H. subtruncatus* (Apfelbeck, 1904).

Экология. Встречается преимущественно во влажных местах, в том числе по берегам водоемов.

Типовой материал. Голотип *H. akinini* Tschit., ♂, с этикетками: «Des. Kirgise, g. d'Astrachan, W. Plustschevskij», «*Akinini* n., Typ., Tschitscherin det.» (ZIN); голотип *H. merus* Tschit., ♂, с этикетками: «Des. Kirgise, gouv. d'Astrachan, W. Plustschevskij», «*Merus* n., Typ., Tschitscherin det.» (ZIN).

Материал. Более 85 экз.; у 21 ♂ исследованы гениталии.

Очень близок к *H. smyrnensis*, с которым он викарирует и от которого достоверно отличается лишь менее изогнутым пенисом (в том числе и по сравнению с особями с крайнего запада Малой Азии) и деталями вооружения внутреннего мешка (см. определительную таблицу).

***Harpalus subtruncatus* Chaud.**

Chaudoir, 1846 : 174 («environs de Lenkoran»). — *chaudoirianus* Lutshnik, 1922 : 58 (nom. n. pro *subtruncatus* Chaud.).

Длина тела 10.1—11.6, ширина — 4.0—4.9 мм.

Окраска верха яркая, металлически-зеленая, бока переднеспинки и надкрылий у самых краев обычно просвечивают желтовато-красным; нижняя сторона матовая, черная, эпиплевры переднеспинки и надкрылий рыжевато-коричневые или бурые. Щупики, усики и ноги, как правило, рыжеватые; иногда ноги бурые, а членики усиков с очень узкой продольной темной черточкой.

Тело сравнительно крупное, голова относительно маленькая. Бока переднеспинки (рис. 16—18) спереди закруглены пологой дугой, сзади выпрямлены, иногда даже с очень слабым изгибом перед задними углами, последние отчетливые, тупоугольные, на вершине закругленные; наибольшая ширина переднеспинки перед ее серединой; передний край вырезан очень слабо, задний более или менее прямолинейный, лишь слегка уже основания надкрылий; основные вдавления довольно обширные, округлой формы, боковые уплощения слабые; все основание переднеспинки и узкая область вдоль ее боковых краев отчетливо пунктированы. Надкрылья по бокам слабо закругленные, слегка расширенные кзади; едва изогнутый основной кант обычно соединяется с боковым краем короткой дугой, иногда образует с ним довольно четкий тупой угол; плечи на вершине обычно закругленные, в редких случаях с едва заметным маленьким зубчиком; предвершинная вырезка (рис. 32, 33) у обоих полов слабая, не ограниченная зубчиком; вершинный угол неоттянутый; задний скат надкрылий относительно покатый; бороздки даже на вершине не углубленные, промежутки по всей длине плоские; 5-й и 7-й промежутки без дополнительных предвершинных пор. Верхняя поверхность головы и диск переднеспинки гладкие, без микроскульптуры, надкрылья

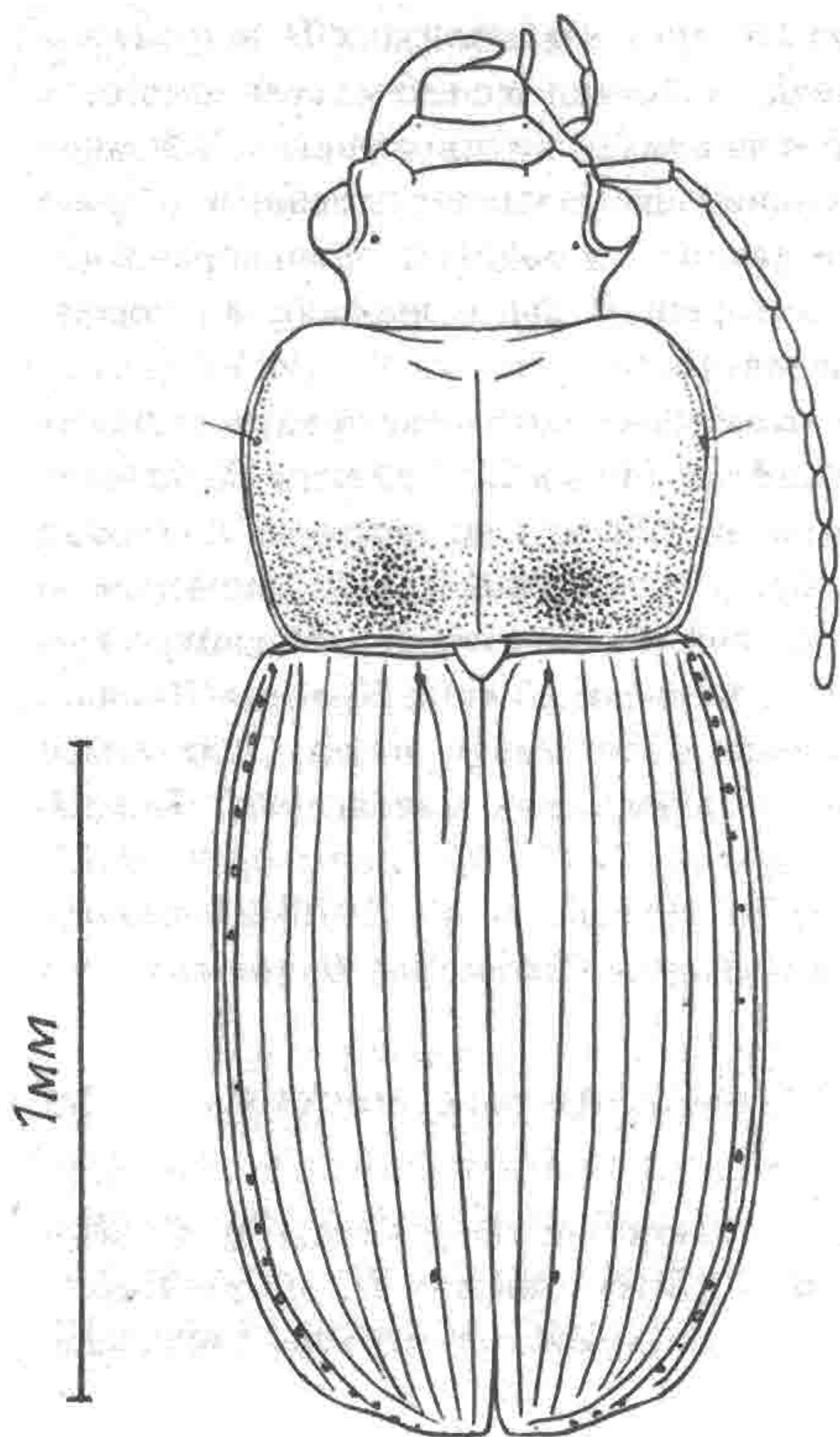


Рис. 105. *Harpalus subtruncatus*, внешний вид.

морце, Ленкоран, у., 24, 25 IV и 4 V 1909 (Кириченко), 1 ♂, 2 ♀; Алексеевка, IV 1979 (Вышинский), 1 ♂ (все в ZIN); п. Аврора, Гирканский заповедник, чайная плантация, 2 II 1985, 1 ♂ (MGPI). Иран — устье р. Карасу, 8—10 II 1916 (Ильин), 3 ♂, 3 ♀ (ZIN); Астрабад [=Горган], 10 III 1904 (Филиппович), 1 ♂ (ZIN).

У 6 ♂ исследованы гениталии.

По внешним признакам хорошо отличается от всех близких видов очень слабой у обоих полов предвершинной вырезкой надкрылий и наличием у самок сильно оттянутой и утолщенной на конце вершины анального стернита (рис. 32, 33).

H. subtruncatus был описан по нескольким особям из окрестностей Ленкорани, собранным в апреле 1845 г. во время поездки Шодуара и Готча по Закавказью. Естественно поэтому, что обозначенный Млынаржем (Mlynář, 1979) в качестве лектотипа экземпляр из коллекции Музея естественной истории в Париже с этикеткой «*v. subtruncatus* Chaud. Armenie / Turce» и соответствующий *H. smyrnensis medicus* subsp. n. не являлся синтипом и, следовательно, обозначение его как лектотипа не может считаться валидным. По нашим данным, в Талыше обитают 2 вида из группы *oblitus*: один из них, *H. smyrnensis*, встречается там только в горах, второй вид — только на низменности. Поскольку известно, что в апреле 1845 г. сборы велись лишь в окрестностях Ленкорани и ни Шодуар, ни Готч так и не побывали ни разу в Талышских горах (Chaudoir, 1846), название *subtruncatus*, несомненно, должно относиться к виду, обитающему на низменности. Также и описание Шодуара больше подходит именно к этому виду.

Лучник заменил название *subtruncatus* на *chaudoirianus*, так как считал,

с мелкой изодиаметрической микроскульптурой — всегда отчетливой у самки, более нежной и местами сильно сглаженной у самца. Метэпистерны (рис. 58, 59) продольные, их длина по внутреннему краю значительно превышает ширину по переднему краю. Вершина анального стернита самки (рис. 33) сильно оттянута и утолщенная на конце (гораздо в большей степени, чем у других видов).

Пенис (рис. 99, 100) умеренно изогнутый, его ось изгиба расположена между основным вздутием и серединой пениса; концевая лопасть короткая и широкая, постепенно суженная к вершине; головка маленькая, слегка вздутая, с основной продольной осью пениса она образует небольшой угол; шипики во внутреннем мешке сгруппированы в 2 небольших тесно сближенных пучка — продольный левый и почти поперечный правый: в левом они ориентированы своими вершинами примерно к дорсальной стенке пениса, в правом — к его боковой стенке.

Распространение (рис. 108). Обладает гирканским типом ареала, населяет южное побережье Каспийского моря от Ленкорани до Горгана.

Экология. Придерживается, вероятно, влажных мест. А. Н. Кириченко собирал этот вид по берегам «морцев» — озер-лагун, окруженных густым кольцом зарослей камыша и болотами.

Материал. 15 экз., в том числе Азербайджан — Алексеевка-Пенсар, ЮЗ Ленкорани, 30 VI 1932 (Знойко), 1 ♂, 1 ♀; Алексеевка, 12 км ЮЗ Ленкорани, 26—28 VI 1932 (Знойко), 1 ♀; Кумбаши,

что название Шодуара было преокупировано Розенхауэром (Rosenhaueg, 1842). Это явная ошибка. Насколько нам известно, Розенхауэр вида с таким названием не описывал, в указанной его работе на стр. 12 есть описание только *H. truncatus*, которое, вероятно, и явилось причиной ошибки.

Harpalus lateralis Dej.

Dejean, 1829 : 278 («Espagne»). — *oblitus lateralis* ab. *semitestaceus* Puel, 1935 : 55 («Ciudad Real»). — *oblitus lateralis* ab. *fuentei* Puel, 1935 : 55 («Ciudad Real»).

Длина тела 8.0—9.0, ширина — 3.1—3.9 мм.

Окраска верха двухцветная: голова, диск переднеспинки и внутренние промежутки надкрылий металлически-зеленые (у самца блестящие, у самки матовые), узкая кайма по бокам переднеспинки и внешние промежутки надкрылий желтоватые или коричневатые. Низ черный. Щупики и усики рыжевато-коричневатые, средние членики усиков слегка затемнены.

Переднеспинка (рис. 7) заметно уже надкрылий, отчетливо сужена к основанию, ее наибольшая ширина перед серединой; бока спереди закруглены довольно пологой дугой, перед основанием более или менее прямолинейные или даже слегка чуть выемчатые; задние углы довольно широко закругленные; передний край почти прямой, с едва заметной вырезкой, средняя часть основания переднеспинки расположена примерно на одном уровне с его боковыми частями; основание переднеспинки довольно густо пунктировано. Наибольшая ширина надкрылий — примерно у середины, плечи закругленные, без зубчика; предвершинная вырезка (рис. 26) относительно глубокая, но зубчиком не ограничена, лишь у самки бывают заметны его следы; вершинный угол у самки слегка шиповидно оттянут; бороздки надкрылий у самца чуть углубленные, у самки почти поверхностные, промежутки плоские; 5-й и 7-й промежутки без дополнительных предвершинных пор. Метэпистерны (рис. 61) заметно длиннее ширины. Лоб, темя и диск переднеспинки гладкие, надкрылья с нежной изодиаметрической микроскульптурой, у самца сильно сглаженной. Крылья развиты.

Пенис (рис. 103, 104) довольно слабо изогнутый, его головка маленькая и расположена почти поперечно к основной продольной оси; вооружение внутреннего мешка представлено группой очень крупных шипов; клапан не замкнут в своей дистальной части.

Распространение. Западномедиземноморский вид, обитающий в Испании и Марокко.

Экология. В Марокко встречается во влажных местах, главным образом в горах Среднего Атласа, очень редко на равнине (Antoine, 1959).

Материал. 5 экз. из Испании — Buenomadre (ZIN) и Pozuelo (TMB).

У 3 ♂ исследованы гениталии.

Harpalus quadratus Chaud.

Chaudoir, 1846 : 175 («environs de Lencoran», «Arménie»). — *polychromus* Tschitschérine, 1897 : 26 («Zchra-Zcharo», «Kasikopogan»).

Длина тела 9.0—12.1, ширина — 4.1—5.1 мм.

Окраска тела бурая или черная, верх часто с интенсивным зеленым, синим или бронзовым блеском. Усики и щупики красно-коричневые, нередко усики со 2-го членика в той или иной степени затемнены. Ноги от рыжеватых до черных.

Тело вытянутое, голова относительно крупная. Переднеспинка (рис. 19—21) слабо сужена к основанию, ее наибольшая ширина перед серединой; боковые края в задней половине прямолинейные или слегка выемчатые; задние углы, как правило, довольно отчетливые, лишь на самой вершине коротко закругленные; средняя часть основания переднеспинки обычно слегка смещена вперед относительно его боковых частей. Основание переднеспинки пунктировано слабо, часто пунктировка почти полностью исчезает и сохраняется только в виде отдельных точек в небольших, хотя и довольно глубоких основных вдавлениях. Надкрылья удлиненные, как правило, почти параллельносторонние, плечи слегка угловатые или закругленные, с маленьким, но обычно всегда хорошо заметным зубчиком; предвершинная вырезка (рис. 34, 35) сравнительно глубокая, у обоих полов ограниченная зубчиком; вершинный угол у самки нередко слегка оттянут и заострен; бороздки неуглубленные, промежутки плоские; 5-й и 7-й промежутки перед вершиной без дополнительных пор; дискальная пора на 3-м промежутке иногда отсутствует. Метэпистерны (рис. 60) довольно

длинные и сильно суженные кзади. Брюшные стерниты покрыты относительно густыми и длинными волосками. Лоб, темя и диск переднеспинки, как правило, гладкие, без отчетливой микроскульптуры, надкрылья с изодиаметрической микроскульптурой у самца с очень нежной, часто сильно сглаженной, у самки — с отчетливой. Крылья развиты.

Пенис (рис. 101, 102) относительно узкий и длинный, довольно слабо изогнутый, его ось сгибания расположена значительно ближе к основанию, чем к вершине, соответственно очень длинной и почти прямой оказывается дистальная часть пениса; головка пениса очень маленькая, расположена почти поперечно относительно основной продольной оси; во внутреннем мешке есть лишь один небольшой продольный шипоносный участок у вентральной стенки пениса; клапан открытого типа.

Распространение. (рис. 108). Ареал лежит главным образом в пределах Малого Кавказа от Триалетского хребта до Зангезурского и на северо-востоке Турции (Ардаган, Карс, Тахир, Казикопоран). Известен также с южных склонов восточной части Главного Кавказского хребта (Лагодехи).

Экология. Обитает в горностепной зоне на высотах 1500—2500 м.

Типовой материал. Лектотип *H. polychromus* Tschit., ♂, с этикетками: «Russ. Kurdist., Kasikoporan, E. König», «*Polychromus* n. sp., Tschitscherin det.», «(*H. polychromus* Tschit.) = *H. quadratus* Chd., Z. Mlynář det., 1976» (ZIN), обозначен Млынаржем (Mlynář, 1979) и 3 паралектотипа — 1 с этикетками, как у лектотипа, и 2 с географической этикеткой «Col de Zchra-Zcharo, Transcaucasia, E. Koenig» (все в ZIN).

Материал. Около 240 экз. У 20 ♂ исследованы гениталии.

Наиболее обособленный вид в группе. По некоторым признакам (отчетливые задние углы переднеспинки, наличие плечевого зубчика, слабое вооружение внутреннего мешка пениса) сближается с некоторыми представителями группы *distinguendus* (Катаев, 1987).

Шодуар описал *H. quadratus* из окрестностей Ленкорани, однако в оригинальном описании указал, что этот же вид был собран Готчем в Армении. Млынарж (Mlynář, 1979) в качестве лектотипа обозначил самца из Армении (хранится в Музее естественной истории в Париже) и установил его идентичность позднее описанному Чичериным *H. polychromus*. В такой трактовке этот вид принимается и нами, однако поскольку в окрестностях Ленкорани он не встречается, мы предполагаем, что типовая серия *H. quadratus* состоит из двух разных видов. К сожалению, изучить нам ее не удалось, но наиболее вероятно, что синтипы из окрестностей Ленкорани на самом деле идентичны *H. subtruncatus*. Этот вид габитуально довольно сходен с *H. quadratus*, и с ним хорошо согласуется оригинальное описание Шодуара, в частности, то место, где говорится об особенностях надкрылий: «...assez fortement sinuées et presque tronquées à l'extrémité (comme dans le *dispar*) ...».

ЗООГЕОГРАФИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

В заключение попытаемся реконструировать филогению группы и наиболее вероятный ход исторического развития видовых ареалов. При отсутствии каких-либо ископаемых остатков это оказывается возможным лишь на основе географического распространения современных видов, их экологических характеристик, филогенетического анализа морфологических признаков и данных исторической геологии.

Распространение видов группы *oblitus* ограничено западной частью области Древнего Средиземья, причем ареалы большинства видов не выходят за пределы собственно Средиземноморья, в восточной части которого наблюдается их наибольшая концентрация. Наиболее широко распространен *H. oblitus*, ареал которого тянется преимущественно по равнинам от Северо-Западной Африки и Португалии до юга Западной Сибири и Юго-Восточного Казахстана. В Западном Средиземноморье он представлен подвидом *patruelis*. Симпат-

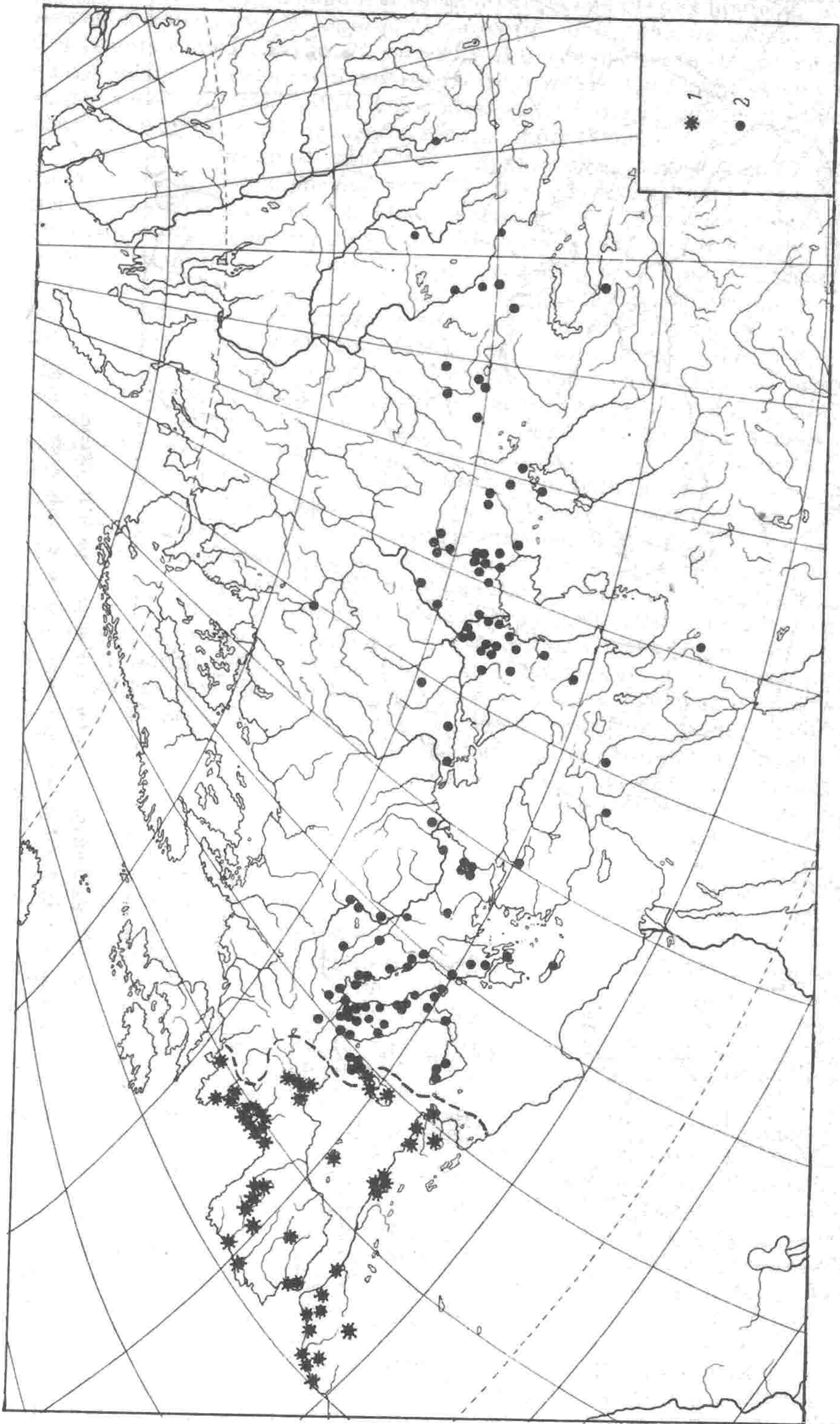


Рис. 106. Распространение *Hargalus oblitus*.
1 — *H. o. patruelis*, 2 — *H. o. oblitus*.

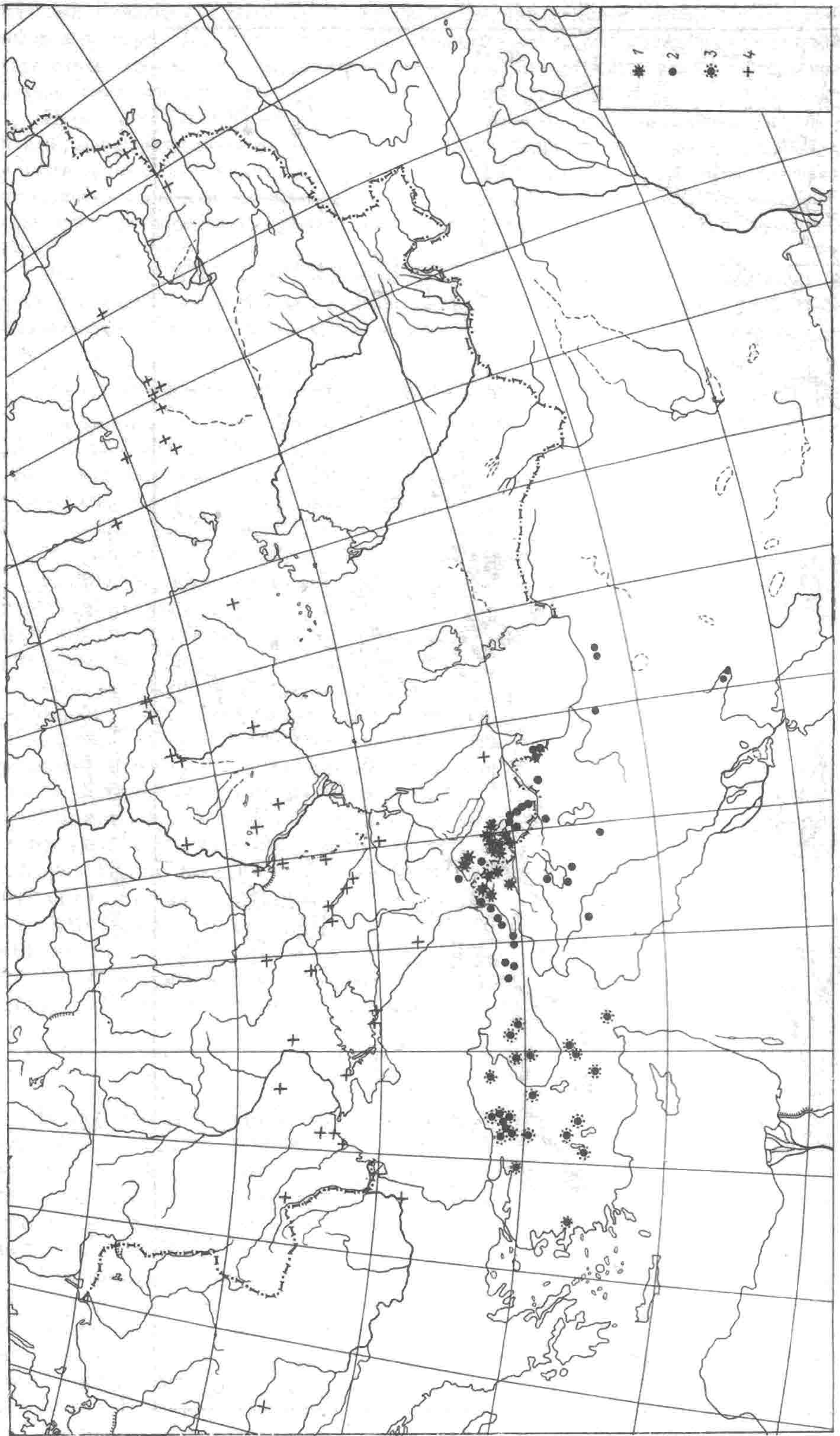


Рис. 107. Распространение *Hargulus smyrnensis* и *H. akinini*.
 1 — *H. smyrnensis raddei*, 2 — *H. s. medicus* subsp. n., 3 — *H. s. smyrnensis*, 4 — *H. akinini*.

рически с *H. oblitus* в европейско-казахстанских степях почти на всем их протяжении встречается *H. akinini*. Совместно с *H. oblitus patruelis* в Западном Средиземноморье обитает *H. lateralis*. В нагорной части Передней Азии и Закавказья распространен политипный *H. smyrnensis*. Симпатрически с ним в Закавказье живет *H. quadratus*. Обособленно от других видов группы в низинной части Гирканской области обитает *H. subtruncatus*.

Хотя все эти виды связаны с открытыми, как правило, семиаридными ландшафтами, большинство из них встречается там лишь в довольно влажных местах, многие при этом хорошо переносят и засоленные почвы. Более ксеробионтным по сравнению с другими, вероятно, является *H. smyrnensis*, довольно многочисленный на плакоре в горно-степном поясе Малой Азии и Закавказья.

На рис. 109 показана схема предполагаемой эволюции группы *oblitus*, включающая как филогенетический, так и зоогеографический аспекты. Результаты филогенетического анализа признаков, использованных при ее реконструкции, представлены в табл. 2. К сожалению, самые первые этапы эволюции группы не совсем ясны, но наиболее вероятно, что группа *oblitus* берет свое начало от ствола, который выделился среди видов, обладавших признаками, характерными для современных представителей группы *distinguendus*. От этого же ствола, но, вероятно, несколько позднее отделилась и ветвь, давшая впоследствии довольно апоморфные в целом группы *affinis* и *hospes*.

Непосредственный предок современных видов группы *oblitus*, на наш взгляд, обитал в Средиземноморье уже к началу миоцена. Он имел ряд плезиоморфных для группы признаков: хорошо развитые крылья, относительно длинные метэпистерны, небольшой плечевой зубчик, генитальный клапан открытого типа, и населял, вероятно, довольно влажные открытые станции, в том числе и приводные. Его ареал сейчас точно очертить невозможно, но, по всей видимости, он был довольно обширным, так что уже в нижнем миоцене от этого предкового вида на относительно более сухой Переднеазиатской суше обособился *H. quadratus*, а немного позднее в Западном Средиземноморье от него отделился *H. lateralis*. После их обособления исходная для остальных четырех видов форма, вероятно, населяла какое-то время только восток европейского Средиземноморья, но в среднем миоцене после соединения Балкан с Малой Азией она проникла и в Переднюю Азию. Вскоре после этого на самом востоке ее ареала, возможно, в связи с образованием морского пролива, отделившего юг Каспийского побережья от остальной части Передней Азии, от нее обособился *H. subtruncatus*. В сарматский век (верхний миоцен) в связи с вновь образовавшимся разрывом между Малой Азией и Балканами единый ареал предковой формы для *H. oblitus*, *H. smyrnensis* и *H. akinini* разделился, что в конечном итоге привело к образованию на юге Европы *H. oblitus*, а в Передней Азии вида, предкового для *H. smyrnensis* и *H. akinini*. Начавшаяся в сармате общая аридизация климата, довольно интенсивно протекавшая в Передней Азии на фоне горных поднятий, вызвала у последнего развитие серии адаптаций к существованию в засушливых условиях. Прежде всего это выразилось в снижении способности жуков к полету: у них укоротились крылья, метэпистерны и как следствие этого образовалась более компактная форма тела. Вероятно, в период широкого распространения на Кавказе степных ландшафтов (примерно в среднем плиоцене) эта форма проникла на равнины Предкавказья и по возникшему в то время материковому соединению с Русской равниной, возможно, даже достигла ее степной зоны. В конечном итоге это привело к образованию к северу и к югу от Кавказа двух очень близких видов — «северного» *H. akinini* и «южного» *H. smyrnensis*. Таким образом, уже в плиоцене дифференциация на видовом уровне в этой группе была завершена. В плиоцене, по-видимому, произошло и формирование в Западном Средиземноморье *H. oblitus patruelis*.

В плиоцен—плейстоцене главным образом, вероятно, под влиянием орогенетических процессов и резких климатических изменений, свойственных этому

Признаки, использованные при филогенетической реконструкции

№№	Признак	Состояние признака	
		Плезиоморфное	Апоморфное
1	Плечевой зубчик	Присутствует	Отсутствует
2	Окраска верха	Одноцветная	Двухцветная
3	Вершина анального стернита самки	Умеренно оттянутая	Сильно оттянутая
4	Метэпистерны	Длинные	Укороченные, очень короткие (4')
5	Форма пениса	Умеренно удлиненная	Сильно удлиненная
6	То же	Умеренно изогнутая	Сильно изогнутая
7	» »	То же	Слабо изогнутая
8	Клапан	Открытого типа	Замкнутого типа
9	Шипики внутреннего мешка	Мелкие	Крупные
10	То же	Образуют 1 группу	Образуют 2 группы
11	» »	Однонаправлены в группах	Разнонаправлены в группах

периоду, шла интенсивная подвидовая дифференциация у *H. smyrnensis*. Детали этого процесса, который начался, наверное, еще до отделения от этого вида *H. akinini*, к сожалению, остаются во многом неясными. Мы ограничимся лишь отдельными моментами, касающимися в основном подвида *raddei*. Обособлению этого подвида, по всей видимости, способствовал резкий подъем в плейстоцене хребтов Малого Кавказа. Некоторое время эта форма развивалась в изоляции от других на какой-то ограниченной территории (вероятно, расположенной к северу от Севана), что вызвало у нее редукцию крыльев, но впоследствии, скорее всего уже в голоцене, она стала постепенно расселяться и пришла в контакт с активно распространяющимся с юга по Зангезурскому хребту подвидом *medicus* subsp. n., который сохранил много исходных для вида признаков. К югу и юго-западу от Севана произошла их вторичная интерградация. Резкий характер границы, сохраняющийся между этими подвидами

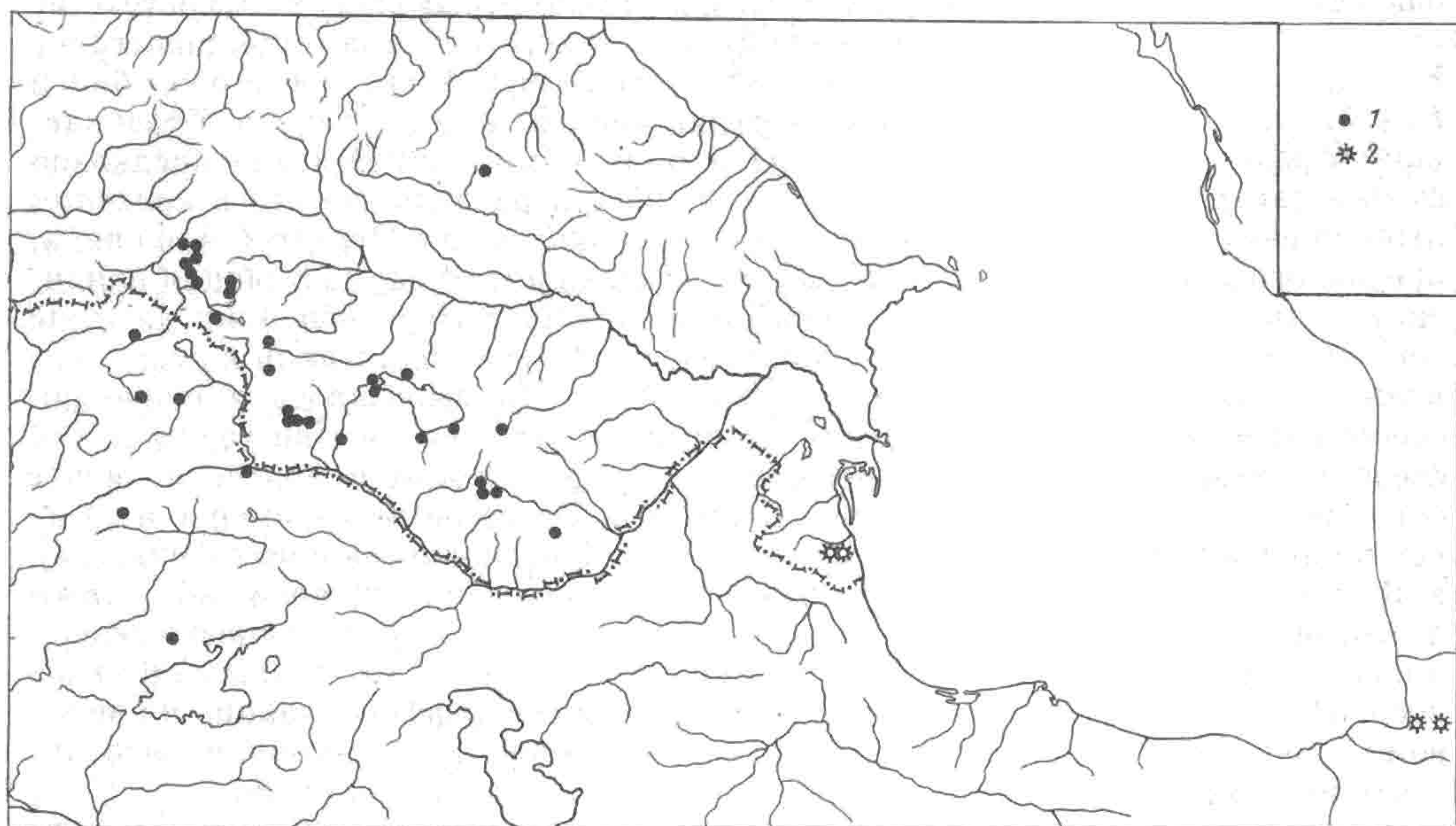


Рис. 108. Распространение *Harpalus quadratus* (1) и *H. subtruncatus* (2).

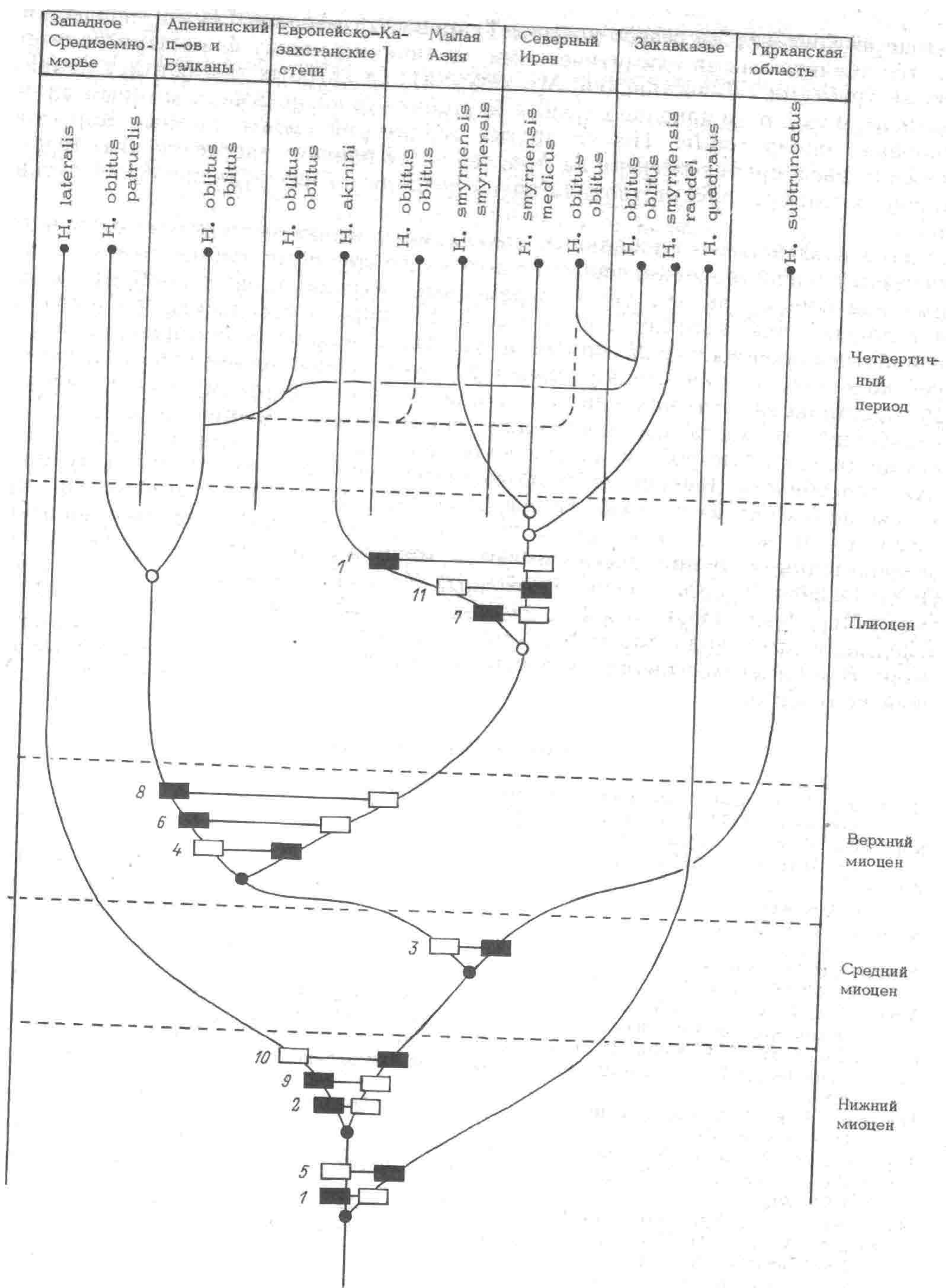


Рис. 109. Филогения видов группы *Harpalus oblitus*.
 Признаки (1—11) приведены в табл. 2.

в зоне их контакта на северо-востоке Турции и юго-западе Грузии, поддерживается значительными климатическими различиями между влажными приморскими хребтами (Лазистанский, Месхетский), на которых там обитает подвид *medicus* subsp. n., и довольно сухими внутренними нагорьями, к которым адаптирован подвид *raddei*. Позже других территорий *raddei* заселил Карсское плоскогорье и проник с севера на Арагац. Более раннему заселению этих территорий, возможно, препятствовала очень поздняя на них вулканическая активность.

Под воздействием глобальных колебаний климата четвертичного периода границы распространения, вероятно, всех видов группы претерпели неоднократные изменения, так что свои современные очертания они приобрели лишь в голоцене. Всю картину этих изменений сейчас восстановить невозможно, однако несомненно, что *H. oblitus* и *H. akinini* широко расселились по европейско-казахстанским степям только в самом конце четвертичного периода. Распространение этих видов шло с запада на восток, и поэтому в филетическом отношении их восточные популяции оказываются самыми молодыми. Для осуществления быстрой экспансии виды должны иметь высокую расселительную способность. Именно этим объясняется, почему у *H. oblitus* популяции из европейско-казахстанских степей обладают самыми длинными метэпистернами, а у *H. akinini*, несмотря на то, что ему свойственны наиболее короткие метэпистерны в группе, всегда имеются хорошо развитые крылья. Из степей Предкавказья *H. oblitus* через Восточный Кавказ проник в Закавказье, а оттуда в Переднюю Азию, хотя не исключено, что малоазиатские и североиранские популяции этого вида имеют смешанное происхождение, так как в Переднюю Азию *H. oblitus* мог проникнуть еще раньше непосредственно через Балканский полуостров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лучник В. О новых или малоизученных *Harpalini* (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Ставроп. с.-х. ин-та. 1922. Т. 1 (Зоология), № 13. С. 51—66.
- Катаев Б. М. Жужелицы рода *Harpalus* Latr. группы «affinis» (Coleoptera, Carabidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 170. С. 3—41.
- Яблоков-Хнзорян С. М. Жужелицы (Carabidae), ч. 1 // Фауна Армянской ССР. Насекомые жесткокрылые. Ереван, 1976. 297 с.
- Яковлев А. И. Список жуков Ярославской губ. // Тр. Яросл. естеств.-историч. общ-ва. 1902. Т. 1. С. 88—168.
- Antoine M. Coléoptères Carabiques du Maroc, III // Mem. Soc. Sci. Nat. Phys. du Maroc, n. s., Zool. 1959. N 6. P. 315—456.
- Apfelbeck V. Die Käferfauna der Balkanhalbinsel, mit besonderer Berücksichtigung Klein-Asiens und der Insel Kreta, I. Caraboidea. Berlin, 1904. 422 S.
- Chaudoir M. In: Chaudoir M., Hochhuth J. H. Enumération des Carabiques et Hydrocanthares recueillis pendant un voyage au Caucase et dans les provinces transcaucasiennes. Kiew, 1846. 268 p.
- Dejean P. F. M. A. Spécies général des Coléoptères de la collection de M. le Comte Dejean. Paris, 1829. Vol. 4. 520 p.
- Fairmaire L. Faune élémentaire des Coléoptères de France // Pet. Nouv. Ent. 1876. Vol. 1. P. 37.
- Freude H., Harde K. W., Lohse G. A. Die Käfer Mitteleuropas. Bd 2, Adepaga I. Krefeld, 1976. 302 S.
- Heyden L. von. Käfer vom Cilicischen Taurus // Deutsche Ent. Zeitschr. 1988. S. 69.
- Hieke F., Wrase D. W. Faunistik der Laufkäfer Bulgariens (Coleoptera, Carabidae) // Deutsche Ent. Zeitschr., N. F. 1988. Bd 35. H. 1—3. S. 1—171.
- Jeanne C. Carabiques de la Peninsule Iberique. (11^e note) // Bull. Soc. linn. Bordeaux. 1971. T. 1, n. 4. P. 87—96.
- Jannel R. Coléoptères Carabiques, II // Faune de France. Paris, 1942. T. 40. P. 573—1173.
- Jedlička A. Beitrag zur Kenntnis der palaearktischen Carabiden (Coleoptera) // Acta ent. Mus. nat. Pragae. 1958. Bd 32, S. 223—246.
- Jedlička A. Neue Carabiden aus Anatolien und Dagestan (Col.) // Reichenbachia. 1962. Bd 1, N 12. S. 61—68.
- Jedlička A. Neue Carabiden aus Kasachstan (Coleoptera, Carabidae) // Reichenbachia. 1966. Bd 8, N 3. S. 21—26.

- Magistretti M. Coleoptera, Cicindelidae, Carabidae. Catalogo topographico. Bologna, 1965. XVI+512 p.
- Mlynář Z. Beitrag zur Kenntnis der osteuropäischen und sibirischen Harpalus-Arten (Col., Carabidae) // Koleopterol. Rundsch. 1979. Bd. 54. S. 73—111.
- Müller J. Bestimmungstabelle der Harpalus-Arten Mitteleuropas, Italien und der Balkanhalbinsel // Coleopt. Centralbl. 1931. Bd 5. S. 43—70.
- Pater H. Sur quelques Harpalus Latr. (Carabidae) // L'Echange. 1939. Ann. 55. P. 22—24.
- Puel L. Notes sur les Carabiques // Misc. Ent. 1935. Vol. 36. P. 5—68.
- Reitter E. Bestimmungstabelle der europäischen Coleopteren. H. 41. Enthaltend: Carabidae. Abtheilung: Harpalini // Verh. naturf. Ver. Brünn. 1900. Bd 38. S. 33—144.
- Rosenhauer W. G. Die Lauf- und Schwimmkäfer Erlangens mit besonderer Berücksichtigung ihres Vorkommens und ihres Verhältnisses zu denen einiger anderer Staaten Europas. Erlangen, Blaesing, 1842. Bd 8. 38 S.
- Tschitscherine T. Contributions à la faune des Carabiques de la Russie II // Horae Soc. ent. Ross. 1895. T. 29. P. 211—231.
- Tschitscherine T. Sur quelques Coléoptères nouveaux ou peu connus // L'Abeille. 1897. Vol. 29. P. 21—34.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.

Поступила 20 I 1989.

SUMMARY

A revision of 6 Palearctic species constituting «*oblitus*» group is presented. Geographical variation of the species is studied in detail with use of morphometric characteristics. Two subspecies are substantiated in *Harpalus oblitus* — *H. o. oblitus* and *H. o. patruelis*, and 3 subspecies — in *H. smyrnensis*: *H. s. smyrnensis*, *H. s. medicus* subsp. n. (= *subtruncatus* auct.) and *H. s. raddei*. The name *subtruncatus* should be applied to the species from Hyrcanian region. 5 species names are reduced to synonyms. Phylogeny of the group and probable history of the species ranges are reconstructed. Distribution maps and key to species are provided.