

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Чтения
памяти
Николая Александровича
Холодковского

Вып. 55

А.С. Замотайлов

**Опыт разработки филогенетической системы
жужелиц подсемейства Patrobinae
(Coleoptera, Carabidae)**

электронная версия

Санкт-Петербург
2002

Замотайлов А.С. Опыт разработки филогенетической системы жужелиц подсемейства *Patrobinae* (Coleoptera, Carabidae). Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 55. СПб., 2002.

Zamotajlov A.S. Inferring phylogenetic system of the carabid subfamily *Patrobinae* (Coleoptera, Carabidae). Meetings in memory of N.A. Cholodkovsky. Iss. 55. St-Petersburg, 2002.

Редактор *С.Ю. Синёв*
Ответственный за издание *В.А. Кривохатский*

По постановлению Президиума Российской академии наук ежегодно в марте-апреле проводятся Чтения памяти выдающегося русского зоолога, почетного члена Русского энтомологического общества, профессора Николая Александровича Холодковского (18558-1921).

Настоящий выпуск содержит расширенное изложение доклада А.С. Замотайлова, выступившего на проводившихся 5 апреля 2002 г. 55-х Чтениях с сообщением о результатах использования некоторых нумерических методов исследования в разработке филогенетической системы жуков-жужелиц подсемейства *Patrobinae* (Coleoptera, Carabidae).

Приведенная ниже электронная версия представляет неотредактированный вариант рукописи, окончательный вариант будет опубликована в течение 2002 г.

ISSN 1606-8858

© Русское энтомологическое общество, 2002
© А.С. Замотайлов, 2002

**Опыт разработки филогенетической системы жужелиц
подсемейства Patrobinae (Coleoptera, Carabidae)**

электронная версия

Содержание

Введение.....	5
Материал и методика.....	6
Изученный материал.....	6
Выбор групп для анализа.....	6
Методы филогенетического и фенетического анализа.....	9
1. Состав и положение подсемейства в системе Carabidae.....	10
2. Морфология.....	13
2.1. Общая характеристика подсемейства.....	13
2.2. Окраска покровов.....	14
2.3. Размеры тела и половой диморфизм.....	25
2.4. Строение головы.....	26
2.5. Строение груди.....	29
2.6. Строение надкрылий.....	32
2.7. Строение брюшка.....	35
2.8. Строение эдеагуса.....	36
2.9. Строение гениталий самки.....	38
3. Филогенетический анализ.....	39
3.1. Результаты анализа с учетом полиморфизмов.....	39
3.2. Результаты анализа без учета полиморфизмов.....	40
3.3. Характеристика предпочтительного дерева.....	46
3.4. Положение и структура отдельных таксонов.....	49
3.5. Позиционирование групп с неопределенными признаками.....	51
4. Фенетический анализ.....	51
5. Экология и хорология.....	56
6. Диагностика триб и родов подсемейства Patrobinae.....	59
7. Таксономические замечания.....	63
Заключение.....	71
Summary.....	73
Литература.....	73
Систематический список жужелиц подсемейства Patrobinae с указателем рисунков.....	79
Иллюстрации.....	86

Inferring phylogenetic system of the carabid subfamily Patrobinae (Coleoptera, Carabidae)
electrinoc version

Contents

Introduction.....	5
Material and methods.....	6
Material studied.....	6
Choice of the units for examination.....	6
Methods of phylogenetic and phenetic analysis.....	9
1. Structure and position of Patrobinae within Carabidae.....	10
2. Morphology.....	13
2.1. General organization of Patrobinae.....	13
2.2. Integument color.....	14
2.3. Body size and sexual dimorphism.....	25
2.4. Head.....	26
2.5. Thorax.....	29
2.6. Elytra.....	32
2.7. Abdomen.....	35
2.8. Aedeagus.....	36
2.9. Female genitalia.....	38
3. Phylogenetic analysis.....	39
3.1. Analysis with entered polymorphisms.....	39
3.2. Analysis without entered polymorphisms.....	40
3.3. Preferred cladogram.....	46
3.4. Placements and structure of some taxa.....	49
3.5. Placements of the units with ambiguity.....	51
4. Phenetic analysis.....	51
5. Ecology and chorology.....	56
6. Diagnostics of tribes and genera of Patrobinae.....	59
7. Taxonomic remarks.....	63
Conclusion.....	71
Summary.....	73
References.....	73
Systematic list of Patrobinae with the figures indices.....	79
Figures.....	86

Введение

Подсемейство *Patrobinae* представляет сравнительно небольшую, но хорошо изолированную группу жуков, имеющих преимущественно палеарктическое распространение. Лишь незначительное количество видов встречается в Неарктике, и единственный, резко обособленный, род *Lissopogonus* выходит за пределы Палеарктики в Палеоген. Подавляющее большинство видов подсемейства является ярко или умеренно выраженными криофилами и гигрофилами, заселяющими различные горные системы и встречающимися в основном у снега, по берегам рек и потоков.

К середине XX века было известно лишь 56 видов *Patrobini* и 2 вида *Lissopogonini* (с учетом синонимии). Начавшееся со второй половины ушедшего века интенсивное изучение энтомофауны многих горных систем мира сопровождалось находками и описанием многочисленных новых видов *Patrobinae* (Курнаков, 1960, 1963; Casale, Sciaky, 1994; Habu, 1953, 1972, 1973, 1976, 1977, 1980; Heinz, Ledoux, 1987, 1989; Ledoux, 1976, 1984; Morita, 1986, 1987, 1989, 1990, 1993; Morvan, 1969, 1981; Schmidt, 1994, 1995, 1996, 1998 и др.). К настоящему моменту число описанных видов подсемейства (включая описываемые ниже) составляет 217, т.е. за последние 50 лет было открыто почти 3/4 всех известных видов. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы и новые виды, описываемые нашими коллегами (личные сообщения Г.Ш. Лафера и П. Марека - Paul Marek), добавляют еще более 30 видов. Учитывая, что фауна *Patrobinae* многих горных систем практически не изучена и пока представлена единичными видами, следует ожидать еще более серьезных добавлений. Таким образом, реальный объем подсемейства представляется весьма значительным, даже по сравнению с другими, более крупными группами *Carabidae*. Вместе с тем, систематика этой группы до последнего времени оставалась крайне слабо разработанной. Новейшая история системы *Patrobinae* представляет в основном череду достаточно произвольных включений вновь описываемых видов в различные роды, в т.ч. и новые, главным образом, соответственно традициям конкретных национальных школ карабидологии, за исключением систематики немногочисленных неарктических видов, основательно обработанных Дарлингтоном (Darlington, 1938). Наиболее вопиющим примером в этом ряду является недавнее переописание рода *Lissopogonus* с выделением его в новую подтрибу *Zolinopatrobina* (Deuve, Tian, 2001). Характерным примером систематизации видов подсемейства на основе одного отдельно взятого признака являются средиземноморские роды *Deltomerus* и *Penetretus*, члены которых многократно «кочевали» из рода в род (Seidlitz, 1891ab; Fiori, 1896; Jeannel, 1941; Antoine, 1955 и др.). Пожалуй, наиболее конструктивной попыткой разработки системы палеарктических *Patrobinae* являются работы Курнакова (1960, 1963), однако они, как и наша последняя работа на эту тему (Замотайлов, 1992), безнадежно устарели, прежде всего, в связи с последующим описанием значительного количества таксонов группы рода. Следует сказать, что царящая путаница имеет объективные причины: *Patrobinae* занимают сравнительно узкую экологическую нишу, что обуславливает обилие конвергенций. Выделить из массы таких признаков эволюционно существенные и провести на их основе анализ достаточно затруднительно. В результате, на фоне обилия новоописаний, недавно вполне ожидаемо были синонимизированы две традиционно выделяемые трибы *Patrobinae* – *Patrobini* и *Deltomerini* (Casale, Sciaky, 1994). В ходе работы над соответствующим разделом нового палеарктического каталога жесткокрылых (The Catalogue of the Order Coleoptera of the Palaearctic Region), мы ощутили настоятельную потребность разработки обоснованной системы подсемейства. Очевидно, с учетом вышеизложенного, такая работа должна строиться на чем-то более объективном, чем только интуиция автора, что заставило нас прибегнуть к некоторым нумерическим методам исследования. Некоторые результаты этой работы представлены в настоящем докладе. В работе не обсуждаются известные ископаемые формы *Patrobinae*, отметим лишь, что подавляющее их большинство идентично, видимо, рецентным видам (Darlington, 1938).

Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам, способствовавшим выполнению настоящей работы, прежде всего, Г.С. Медведеву и Б.М. Катаеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), Н.Б. Никитскому (Научно-исследовательский зоологический музей МГУ, Москва), И.Х. Шаровой и К.В. Макарову (МППУ, Москва), М. Бранкуччи (M. Brancucci, Naturhistorisches Museum, Базель) и Й. Елинеку (J. Jelínek, Národní Muzeum, Прага), оказывающим ему постоянную и бескорыстную помощь во время работы в соответствующих учреждениях, И.А. Белоусову (Санкт-Петербург), Р. Шаки (R. Sciaky, Милан) и Д. Вразе (D. Wrase, Берлин), передавшим на изучение ценнейшие материалы, происходящие из многих труднодостижимых районов мира, администрации Кубанского государственного аграрного университета (Краснодар) в лице его ректора, академика И.Т. Трубилина, создавшей необходимые условия для проведения исследования, Г.Ш. Лаферу (Биолого-почвенный институт ДО РАН, Владивосток), С. Морите (S. Morita, Токио), Т. Деву (Th. Deuve, Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, Париж), И. Буске (Y. Bousquet, Eastern Cereal and Oilseed Research Centre, Agriculture and Agri-Food Canada) и К. Виллу (K. Will, University of California) за ценные советы, обсуждение некоторых аспектов настоящей работы и информационную поддержку. С особой теплотой я вспоминаю покойных О.Л. Крыжановского и В. Витмера (W. Wittmer), стоявших у истоков этого исследования.

Материал и методика **Изученный материал**

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

Выбор групп для анализа

Как уже было отмечено, сложившаяся родовая и подродовая структура исследуемого подсемейства Patrobinae не может считаться удовлетворительной, и существующие таксоны не могут использоваться как объективные единицы анализа. С другой стороны, разработка системы на основе признаков отдельных видов также едва ли была бы продуктивной из-за массы конвергенций и эволюционных параллелизмов. На наш взгляд, цели

* Аббревиатуры, используемые далее для указания мест хранения материала.

работы лучшим образом отвечает подход к выделению объективных групп, предложенный Крыжановским (1968): «...виды составляют большие или меньшие группы, для которых может быть установлена общность фундаментальных признаков и которые отделены друг от друга меньшими или большими разрывами». Объем таких групп был установлен, главным образом, на основе наших предыдущих исследований (Замотайлов, 1988, 1990, 1992аб, 1996, 1997, 1998, 1999аб, 2001; Замотайлов, Лафер, 2001; Zamotajlov, Ito, 2000; Zamotajlov, Morita, 2001; Zamotajlov, Sawada, 1996; Zamotajlov, Sciaky, 1996, 1998, 1999; Zamotajlov, Sciaky, Ito, 2000; Zamotajlov, Wrase, 1997 и др.), он различен и колеблется от единственного вида до рода, их реальный таксономический ранг определялся позже по результатам анализа. Всего выделено 67 таких групп, описанных ниже, и внешняя группа для анализа:

«Ambigopenetretus» включает два описываемых ниже вида одноименного нового подрода из Юго-Западного Китая; «Apenetretus» - 4 японских вида, *A. ambiguus* (Bates), *A. dilatatus* (Bates), *A. shirahatai* (Habu & Baba), *shoorengensis* (Habu & Baba); «Archipatrobus» - соответствует прежней концепции этого рода (Замотайлов, 1992б), с учетом некоторых неописанных форм; «assimilis» включает единственный одноименный вид рода *Patrobus*; «balachowskyi» - одноименный вид рода *Deltomerus*; «berezovskii» - одноименный вид, рассматриваемый ранее как член рода *Parapenetretus*; «brancuccii» - одноименный вид, относимый ранее к *Apatrobus*; «cangensis» - новый вид из Юго-Западного Китая, описываемый ниже в подрode *Baiopenetretus* subgen. n.; «carpathicus» - одноименный вид рода *Deltomerus*; «Chinapenetretus» отвечает объему группы видов *potanini* (Замотайлов, Sciaky, 1999); «coгах» соответствует прежнему объему (Замотайлов, 1992а); «crinalis» включает единственный вид рода *Caelopenetretus*; «Deltomerodes» включает все виды одноименного рода за исключением группы *zolitichini* (Замотайлов, 1999); «Deltomerus 1» включает все группы видов, относимые ранее к «первому комплексу» кавказских *Deltomerus*, и группу *kryzhanovskii* (Замотайлов, 1992а); «Deltomerus 2» - все кавказские группы рода, относимые ко «второму комплексу», монофилия которого не вызывает сомнений; «Delt depressus» включает одноименный вид рода *Deltomerus*; «Dipl depressus» - одноименный вид рода *Diplous*; «falciger» - одноименный вид, относимый ранее к роду *Ledouxius*; «foveocollis» - одноименный вид рода *Patrobus* (= *Geopatrobus* Darlington, 1938); «franzi» - одноименный вид, относимый ранее к роду *Ledouxius* (Замотайлов, Sciaky, 1998); «giacomazzo» - одноименный вид рода *Diplous*; «gr atrorufus» соответствует «шестой группе» Кюнельта (Kühnelt, 1941) и включает 5 видов рода *Patrobus*: *P. atrorufus* (Stroem), *P. oblitteratus* Gebl., *P. quadraticollis* Miller, *P. roubali* Mařan и *P. styriacus* Chaud.; «gr davatchii» принимается в прежнем объеме (Замотайлов, 2001); «gr davidis» соответствует одноименной группе рода *Diplous* (Замотайлов, 1996, 1997), за исключением *D. giacomazzo* Zamot. & Sciaky; «gr dinci» принимается в прежнем объеме (Замотайлов, 2001); «gr echigonus» включает 5 видов рода *Apatrobus*: *A. echigonus* (Habu & Baba), *A. hasemiya* Morita, *A. iwasaki* Morita, *A. narukawai* Morita и *A. odanakai* Kasahara; «gr fossifrons» включает 3 вида рода *Patrobus*, *P. fossifrons* (Esch.), *P. lecontei* Chaud. и *P. stygicus* Chaud.; «gr hikosanus» - 12 видов рода *Apatrobus*: *A. cornifer* Kasahara & Ito, *A. hikosanus* (Habu), *A. ishiharai* Kasahara & Ito, *A. ishizuchiensis* (Habu), *A. jakuchiensis* (Habu), *A. kurosawai* Morita, *A. nishiawakurae* (Habu), *A. ohdaisanus* (Nakane), *A. ohtsukai* Morita, *A. satoui* (Habu), *A. tsurugiensis* (Habu) и *A. yamajii* Kasahara; «gr nebrioides» - 3 вида, относящихся к роду *Penetretus*: *P. andalusicus* (Reitt.), *P. imitator* Zamot. и *P. nebrioides* (Vuill.) (последний, возможно, представляет самостоятельную линию, хотя и обнаруживает с предыдущими видами значительное сходство); «gr przewalskii» соответствует одноименной группе рода *Diplous* (Замотайлов, 1996, 1997); «gr punctatissimus» соответствует прежнему объему (Замотайлов, 1992а); «gr septentrionis» включает 2 вида рода *Patrobus*, *P. cinctus* Motsch. и *P. septentrionis* Dej. (синонимия этой группы рассматривается в отдельной публикации); «gr sibiricus» соответствует одноименной группе рода *Diplous* (Замотайлов, 1996, 1997); «gr sterbai» соответствует прежнему объему (Замотайлов, 1992а); «gr yushanensis» включает 3 вида с

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

Изучено подавляющее большинство (90 – 100%) видов каждой группы, за исключением трех японских групп, традиционно относимых к родам (подродам) *Apatrobus* и *Apenetretus*. Из 12 известных видов группы *hikosanus* нами изучено *in natura* 4 – *Apatrobus hikosanus* (Habu), *A. kurosawai* Morita, *A. ohdaisanus* (Nakane) и *A. ohtsukai* Morita; из 5 видов группы *echigonus* – лишь 1 – *A. narukawai* Morita, и из 4 видов *Apenetretus* – 1 вид – *A. ambiguus* (Bates). Сведения об остальных видах получены только из литературных данных, что может повлиять в дальнейшем на диагноз соответствующих групп. Кроме того, нам не удалось изучить очевидно хорошо обособленные виды *Apatrobus iturupensis* Lafer, *Chaetopatrobis valentinae* Lafer, *Ledouxius kaganensis* (Heinz & Ledoux), *Himalopenetretus falciger* (Heinz & Ledoux), и повторно изучить «*Apatrobus*» *sikkimensis* (Deuve & Ledoux) и *Parapatrobis wittmeri* Zamot. Их систематическое положение установлено лишь предварительно. Изучены также *Mecyclothorax cordicollis* Sl. и *M. punctipennis* MacI. Анализ проводился по 75 признакам, проявляющим, в основном, наибольшую стабильность в пределах основных групп Patrobinae. Поскольку система подсемейства разработана слабо, использованы также некоторые признаки, отражающие аутопоморфии отдельных групп, для фиксации их положения. Ряд признаков введен в анализ исключительно для выяснения отношений внешней группы и трибы Lissopogonini.

Филогенетическая реконструкция осуществлялась единственным известным на настоящий момент для монофилетических групп организмов нумерическим способом - методом кладистического анализа. Применена методика машинного кладистического анализа. Построение исходной матрицы проводилось с использованием редактора WinDada, компонента программного пакета WinClada (версия 0.9.99m24 Beta), с последующим экспортом ее в требуемый формат. Предварительного взвешивания признаков не проводилось. Для генерации и анализа деревьев использовались программы Hennig86 (версия 1.5) (Lipscomb, 1994 и др.) в оболочке TreeGardener (версия 2.2), WinClada и Component (версия 2.0) (Page, 1993). При использовании Hennig86 из-за большого объема матрицы и значительного количества гомоплазий выполнение команды неявного перечисления (implicit enumeration) вызывало значительные трудности*, предпочтение отдавалось командам mhennig*; bb*; с целью минимизации количества деревьев использовалась процедура последовательного взвешивания (successive weighting) (Farris, 1969 и др.), основанная на повышении веса признаков, демонстрирующих минимальное количество гомоплазий. При использовании WinClada применялся эвристический анализ по методу деления-воссоединения при замене ветвей (tree bisection-reconnection method of branch-swapping). Деревья, построенные в обеих программах, подвергались процедуре консенсуса правила большинства (majority rule consensus) (Margush, McMorris, 1981), учитывающей лишь существенные совпадения ветвей (более 50%). Программы Hennig86 и WinClada имеют существенные различия в формате исходных данных. WinClada учитывает возможность полиморфных состояний признаков и, следовательно, делает больше допущений при анализе, Hennig86 – нет. При конвертации исходной матрицы в формат Hennig86 в подавляющем большинстве случаев полиморфным признакам приписывалось апоморфное состояние, за исключением плезиоморфных, доминирующих в группе. Результаты, полученные различными способами кладистического анализа, сопоставлялись для достижения максимально объективного результата. Главной целью анализа явилось выделение основных бесспорно монофилетических групп подсемейства для их последующей таксономической интерпретации.

Важнейшим методом, на котором основывается классический таксономический анализ, является фенетика. Степень различия признаков анализируемых таксонов у многих исследователей является определяющей для установления их ранга. Совершенно очевидно, темпы эволюционных преобразований в монофилетических группах могут быть различными. При этом некоторые из адаптаций могут быть определяющими, обуславливающими начало нового этапа «квантовой эволюции» (в смысле Симпсона, 1948), таксономического или филогенетического цикла (Wilson, 1961; Раутиан, 1988 и др.), пусть даже не достигшего еще стадии адаптивной радиации, или «пульсации таксонов» (отдельных экопульсов, «ecopulses») в понимании Ирвина (Erwin, 1979, 1981 и др.). При этом некоторые таксоны, занимающие апикальные клады внутри хорошо очерченных монофилетических групп, и не претендующие с точки зрения кладизма на высокий таксономический ранг, на основе фенетических данных могут рассматриваться как имеющие таковой. Ниже будет показано, что такие таксоны обладают и максимальным полиморфизмом, что является показателем темпов диверсификации (Любарский, 1998 и др.). Мы считаем неправомерным игнорировать описанную составляющую эволюционного процесса в таксономических построениях и сочетаем ниже кладистический и фенетический подходы. Фенетический анализ осуществлялся с использованием двух типов нумерических показателей: мер (индексов) общности (сходства или ассоциации) и мер (индексов) различия (или метрических расстояний). Многообразие этих показателей хорошо освещено в литературе (Песенко, 1982; Смирнов, 1969 и др.), хотя использование их в зоологии ограничивается в

* Производительность компьютера (использовались процессор AMD Thunderbird 900MHz, оперативная память 256 Mb) существенно не влияла на скорость расчета.

большинстве случаев сравнением фаунистических выборок. В отечественной карабидологии лишь недавно меры сходства стали использоваться в таксономических целях (Макаров, 1997; Белоусов, 1998; Маталин, 1999). Сравнительный анализ различных коэффициентов позволил выявить в качестве наиболее информативных в нашем случае индекс сходства Чекановского-Сьеренсена в форме b и меру процентного несовпадения (percent disagreement distance). Хотя индекс Чекановского-Сьеренсена изначально предложен для фаунистических целей, он имеет очевидный таксономический смысл (отношение числа общих состояний признаков к среднему арифметическому состояний признаков у двух сравниваемых видов). Мера процентного несовпадения имеет вид:

$$D_{xy} = (N x_i \neq y_i)/i.$$

Она рекомендуется для исследования категориальных данных, к которым, по нашему мнению, относятся и таксоны. В качестве первичной матрицы использована матрица, составленная ранее для кладистического анализа. Неаддитивные признаки трансформированы в униполярные ряды состояний, отражающие их сходство. К сожалению, все известные нам программы, позволяющие осуществить расчет показателей сходства или различия, лишены эвристических возможностей. Неизвестные состояния признаков автоматически заменяются нулем или средним для каждого признака. Во избежание неверных интерпретаций, из анализа исключены группы с неизвестными состояниями признака. Нами использовано два наиболее часто применяемых и подходящих в данном случае метода кластерного анализа: одиночного присоединения (single linkage) и невзвешенного арифметического среднего (unweighted pair-group average, UPGMA). Расчет вторичных матриц и кластеризация проводились с использованием программ Statistica 99 Edition (версия 5.5 a) (Боровиков, 2001) и Biodiv (версия 4.1) (Baev, Penev, 1995).

1. Состав и положение подсемейства в системе Carabidae

Patrobinae являются весьма своеобразной группой «высших жужелиц», сочетающей ряд продвинутых и примитивных признаков (см. ниже), что отражается и в их классификации. Семейство Patrobidae было выделено Шодуаром в 1871 году (Chaudoir, 1871). С тех пор эта группа присутствует в той или иной форме в большинстве систем жужелиц. Воздерживаясь от обсуждения более ранних моделей, перейдем сразу к концепции Жаннеля (Jeannel, 1941), всеми признанной первой научно обоснованной системе жужелиц (возможно, не считая работу Слоана – Sloane, 1923). Используя терминологию Жаннеля, место Patrobinae определяется в ней следующим образом: Carabidea Anisochetae → Carabidea Limbata → Carabidea Conjuncta → Limbata Stylifera. Следует особо отметить, что семейство Patrobidae занимает в системе Жаннеля обособленное положение. Во-первых, оно рассматривается отдельно от Psydridae и Trechidae и обособливается от последних на основании строения параметров и передних лапок самцов, во-вторых, вообще по ряду признаков оказывается пограничным между крупными группировками Stylifera и Conchifera. Сходная позиция, заключающаяся в дистанцировании Patrobinae от предполагаемых родственников, разделялась, в принципе, Казале с соавторами (Casale et al., 1982), Крыжановским (1976, 1983), Лафером (1989) и рядом других авторов. Существует и другой взгляд. Дев (Deuve, 1988, 1993) на основании строения терминалий самок Adephaga отнес Patrobini к Trechidae. Эта позиция разделяется (на основании других признаков) Лоренсом и Ньютоном (Lawrence, Newton, 1995) Мюллером (Müller, 1975) и некоторыми другими исследователями. Ирвин (Erwin, 1985 и др.) выделил подсемейство Psydrinae, в которое, наряду с другими, входит и триба Patrobini (занимая обособленное положение от Trechitae). На основании изучения половой системы самок Либхер и Вилл (Liebherr, Will, 1998) предполагают более базальное положение Patrobini в группе Limbata по сравнению с Trechini, даже сближают их с родом *Amblytelus* (Psydrinae). Бэр (Baehr, 1998), используя Patrobinae в качестве внешней группы при анализе Psydrinae, пришел к выводу об их родственных отношениях с Psydrinae s. str. и даже предложил включить их в состав Psydrinae s. n. Следу-

ет, однако, сразу оговориться, что монофилия *Psydrinae s. l.* не признается сейчас многими авторами. Ряд старых авторов не только сближал *Patrobinae* с *Trechitae*, но и считал их близкими родственниками *Pogonini*; этот взгляд не выдерживает сейчас никакой критики. *Patrobinae* легко отличаются от *Pogonini* рядом важнейших признаков, в частности, неметаллической окраской (кроме *Lissopogonini*), слабо развитым, не достигающим до щитка, базальным окаймлением надкрылий, симметрично развитыми лопастями основания пениса (или вообще наличием базальной капсулы – у *Lissopogonini*), иной формой параметер, отсутствием бурсального склерита. Последняя, постоянно обновляемая система жужелиц, разрабатываемая Мэддисоном с коллегами (проект «Tree of Life»), доступна в Интернете (<http://beta.tolweb.org/>). Согласно этой схеме, *Patrobinae* являются сестринской по отношению к *Trechitae* группой.

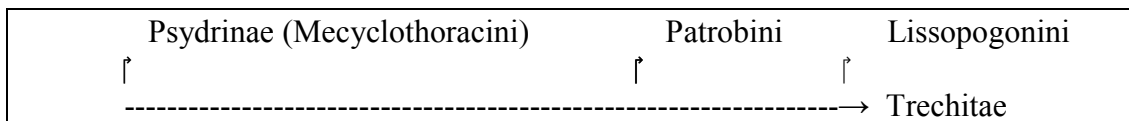
На основании строения личинок *Patrobinae* сближаются или отождествляются с *Trechitae* (Arndt, 1991, 1993, 1998; Гребенников, 1999; Макаров, 1997). Однако описание личинок ряда пока неизвестных родов вполне сможет несколько изменить этот взгляд.

Наконец остановимся на кариосистематических и молекулярных данных. К сожалению, до сих пор исследователям были доступны лишь очень немногие роды и даже виды *Patrobinae*, в частности, неизученным остается и род *Lissopogon*. Однако все известные виды обладают «хиазматическим» мейозом у самцов, в отличие от *Trechitae*, которым свойственен «ахиазматический» мейоз (Serrano, 1981; Galián et al., 1994; Serrano, Galián, 1998), хромосомная формула *Patrobinae* принципиально отличается от *Trechitae*. Вообще, «ахиазматический» мейоз является синапоморфией *Trechitae* и доказывает их более продвинутое состояние по сравнению с *Patrobinae*. Напротив, результаты изучения последовательности 18S, 28S рибосомных ДНК и «бескрылого гена» (Maddison et al., 1998, 1999 и личное сообщение) подтверждают близкое родство *Patrobinae* и *Trechitae* и их значительную удаленность от «антарктических» *Psydrinae*, в т.ч. *Mesoclothoracini* (отмечена вероятность родства с *Psydrini*).

Трудно сказать, насколько перечисленные выше схемы отражают реальную эволюцию жужелиц и учитывают хронологический аспект. По всей видимости, радиация жужелиц, приведшая к возникновению *Patrobinae*, должна датироваться весьма ранним периодом (Пономаренко, 1977). Бэр (Baehr, 1998) предполагает домеловое ветвление ствола *Psydrinae*, давшего *Patrobinae*. Суммируя все вышеизложенное и некоторые собственные данные (см. ниже), тем не менее, можно сделать заключение о достаточно удаленном от *Trechitae* и значительно более базальном положении *Patrobinae*. На наш взгляд, наиболее адекватно его отражает система Ирвина. Если задаться целью проследить не столько «горизонтальные», сколько «вертикальные» связи *Patrobinae*, их ближайших родственников следует, вероятно, искать среди базальных групп, сестринских по отношению ко всему комплексу *Patrobinae* + *Trechitae*, такой группой являются, скорее всего, *Psydrinae s. l.* Учитывая, что парафилия последней группы доказана и она *de facto* разделена на несколько независимых линий, решение этой задачи не может быть однозначным. Тем не менее, с нашей точки зрения, критериям поиска должна отвечать группа, архаичная по своему распространению и чем-то сближаемая с *Patrobinae* или *Trechitae*. Лучше всего таким условиям отвечает триба *Mesoclothoracini*. В системе Жаннеля она прямо отнесена к *Trechidae*, а не к *Psydridae*. Мэддисон (Tree of Life) относит род *Mesoclothorax* к *Amblytelini* (Tropopterina). Согласно выводам Бэра (Baehr, 1998), эта триба занимает наиболее базальное среди *Psydrinae s. str.* и, следовательно, наиболее близкое к *Patrobinae* положение. Ряд морфологических признаков свидетельствует о близости двух групп. Например, самцы *Mesoclothoracini* имеют достаточно хорошо развитые ряды щетинок на передних лапках, некоторые представители трибы, например, род *Neonomi* имеют почти полностью открытый дорсально пенис, как *Patrobini* и *Lissopogonini* (Moore, 1963). Кроме того, из всех *Psydrinae* *Mesoclothoracini*, очевидно, наиболее близки к *Patrobinae* в хронологическом и в экологическом отношении. Во-первых, это одна из наиболее широко распространенных групп, выходящая за пределы типично «антарктического» распространения, харак-

терного для других *Psydrinae* s. str. (кроме *Amblytelini*). Во-вторых, *Mecyclothoracini* – геофилы, предпочитающие влажные леса (Moore, 1963; Baehr, 1998). Кроме того, они в основном бескрылы, что очень напоминает *Patrobini* и может приводить к сходным адаптационным процессам. На основании этих данных в качестве внешней группы, определяющей полярность состояний признаков для последующего анализа, выбран род *Mecyclothorax*.

В составе *Patrobinae* традиционно выделялись две нечетко очерченные группы, трактовавшиеся, например, как трибы *Patrobini* и *Deltomerini* (Крыжановский, 1983 и др.). Недавно (Замотайлов, Лафер, 2001) была описана еще одна триба, *Platidiolini*, включающая единственный сильно изолированный род *Platidion*. В свете нижеизложенных данных, статус и объем этих надродовых образований нуждается в пересмотре, хотя они и могут быть сохранены в целях удобства классификации. Гораздо более спорным вопросом является положение рода *Lissorogonini*, первоначально описанного в трибе *Pogonini*. Позже, на основании строения щупиков, основного окаймления надкрылий, отсутствия дорсальных бороздок и характера присасывательных волосков на лапках, а также некоторых признаков в строении гениталий самца, этот род был сначала сближен с *Patrobinae*, а затем для него была описана отдельная триба (Zamotajlov, Sciaky, 1996; Замотайлов, 1999). Хотя *Patrobini* и *Lissorogonini* имеют ряд принципиальных различий (см. ниже), некоторые внешнеморфологические признаки, в частности, наличие шейной перетяжки, придают им сильное внешнее сходство. Обе трибы не имеют мечевидных щетинок гонапофиз, наблюдаемых у *Mecyclothoracini*, многих *Psydrinae* и *Trechitae*; у *Lissorogonini* в воловом тракте самок наблюдается слаборазвитая кольцевидная структура, напоминающая бурсальный склерит, апоморфию *Patrobini*. Обе группы имеют одинаковый характер опушения усиков. Курьезное переописание *Lissorogonini* в трибе *Patrobini* (Deuve, Tian, 2001) подтверждает это сходство. Любопытно, что недавно те же авторы (Deuve, Tian, 2002), очевидно, отказались от признания близкого родства этих групп на основании изучения развитости зубчиков на члениках передних лапок самцов. Следует подчеркнуть, что этот признак, рассматриваемый как фундаментальный рядом авторов, достаточно широко варьирует у *Patrobini*, даже в пределах отдельных родов (например, *Patrobis*). Хотя все представители *Patrobini* имеют зубчик с внутренней стороны члеников передних лапок, его форма и степень развития различна. Как, впрочем, и степень расширенности базальных члеников передних лапок самцов. Поэтому мы воздерживаемся от применения этих признаков в целях дифференциации жужелиц на уровне подсемейств. Формально по указанным признакам *Lissorogonini* ближе к *Mecyclothoracini* (и *Psydrinae* в целом). На наш взгляд, *Lissorogonini* занимают промежуточное положение между *Patrobini* и *Trechitae*, о чем, в частности свидетельствует характер развития радиального поля (*champ radial*) и краевой серии надкрылий, хорошо описанный Девом и Тянь. Весьма условно отношения этих и некоторых упомянутых ранее групп *Carabidae* может быть представлено следующей схемой:



Выяснение реальных филогенетических взаимоотношений этих таксонов далеко выходит за рамки настоящей работы. Тем не менее, мы считаем, что сейчас существует достаточно доводов для сближения *Patrobini* и *Lissorogonini*, по крайней мере, род *Lissorogonini* единственный из жужелиц обнаруживает явные связи с *Patrobini*. Хотя, согласно кладиристической аргументации, *Lissorogonini* будут, вероятно, признаны сестринской группой *Trechitae*. Вне зависимости от филогенетических отношений, некоторые особенности морфологии *Lissorogonini* можно считать преадаптациями, на основе которых в рамках *Patrobini* была реализована принципиально иная жизненная стратегия. Ниже обе трибы рассматриваются в рамках одного подсемейства *Patrobinae*. Любопытно, что ареал

Lissorogonini заполняет пространство между «антарктическими» Mecyclothoracini и «арктическими» Patrobini, образуя территориальный мост между ними и частично перекрывая ареалы этих двух крупных триб жужелиц (на Яве – ареал Mecyclothoracini, и в Южном Китае и Гималаях – ареал Patrobini).

2. Морфология

2.1. Общая характеристика подсемейства

Имаго. Жужелицы небольших или средних размеров (длина тела 4,5 - 20 мм), обычно стройные и уплощенные (кроме Lissorogonini), одноцветные, с сильно развитой шейной перетяжкой. Тело обычно темное, черное или темно-коричневое, блестящее, редко двуцветное, черно-желтое, или надкрылья с неясным черно-желтым или черно-красным рисунком, лишь в трибе Lissorogonini с металлическим блеском и светлыми пятнами на надкрыльях. Ноги и основные членики усиков часто желтые или красные.

Голова удлинено-овальная, редко утолщенная, с резкой шейной перетяжкой, иногда (Lissorogonini) с глубокими и длинными лобными бороздками, всегда с 1 надглазничной щетинконосной порой и 1 щетинконосной порой между задним краем глаза и шейной перетяжки, часто с многочисленными дополнительными щетинками у глаз и на висках. Поверхность гладкая, редко сильно пунктированная. Зубец подбородка выемчатый, двуворшинный (только у Lissorogonini одновершинный), подбородок с двумя косыми бороздками, отделяющими его центральную часть от боковых, переходящими у основания в ямки нижнегубного органа, иногда с 2 глубокими ямками, несущими тактильные микроскопические хеты и поры, и резко вздутой центральной частью. Субментум обычно с 2 - 4 щетинками, реже с многочисленными щетинками по переднему краю. Мандибулы длинные, заостренные, наружная бороздка с щетинконосной порой. Апикальные членики щупиков на вершине притуплены. Скапус с 1 или несколькими щетинками, педицелл обычно удлинённый или цилиндрический, несет несколько щетинок, наиболее часто апикально, редко округлый, усики опушены со второго или третьего членика. Глаза всегда развиты, большие и выпуклые или маленькие и плоские. Переднеспинка обычно сердцевидная, иногда почти квадратная, с 2 (у Lissorogonini 3 - 4) основными вдавлениями на каждой стороне, боковой край всегда с одной щетинкой в передней трети и одной в задних углах, часто с многочисленными щетинками в его передней части. Поверхность переднеспинки, передне-, средне- и заднегруди обычно гладкая, не опушенная, грудь часто грубо или поверхностно пунктирована, редко переднеспинка в грубой пунктировке. Мезэпимеры не достигают средних тазиковых впадин, хотя иногда приближаются к ним очень тесно, метэпимеры хорошо выражены. Внутренняя стенка передних тазиковых впадин с одним отверстием. Ноги обычно длинные, передние бедра редко с зубцом. Латеральная шпора передних голеней отделена от вершинной глубокой вырезкой органа туалета, снабженной, помимо основного длинного ряда чистящих щетинок, рядом вторичных чистящих щетинок (secondary cleaner setae), идущих по внутреннему краю голени, который достигает примерно середины длины выемки (термин предложен К. Виллом – Kipling Will – в личном сообщении). Задние вертлуги обычно нормальные, редко длинные, изогнутые или заостренные на вершине, лапки сверху гладкие или опушенные, их первые 2 - 3 членика у самцов всегда расширены в той или иной степени (у Lissorogonini слабо расширены), с присасывательными волосками, формирующими 2 ряда. Четвертый членик часто глубоко вырезанный или двулопастный. Пятый членик (претарзус) снизу с разным количеством щетинок или гладкий. Надкрылья обычно гладкие, с хорошо развитыми бороздками (лишь у Lissorogonini отчетливо различима только первая бороздка), всегда с щетинконосными порами (порой), образующими серию, на третьем промежутке, а часто и на пятом и седьмом промежутках, реже щетинконосные поры развиты и на других промежутках, образуя при максимальном развитии сплошной волосной покров. Прищитковая бороздка и пора, а также 2 предвершинные поры развиты в различной степени. Краевая серия часто под-

разделена на базальную и апикальную группы, средняя группа пор неотчетлива. Возвратная бороздка глубокая и хорошо заметная только у *Lissorogonini*. Форма надкрылий чаще удлиненная, реже овальная или почти квадратная, плечи от сглаженных и узких до широких и отчетливых, с более или менее хорошо развитыми плечевыми зубцами. Виды и формы с хорошо развитыми плечами, как правило, полнокрылы и хорошо летают. Крылья от полных, хорошо развитых, до укороченных, представленных небольшими чешуйками. Ряд видов имеет как полнокрылые, так и нелетающие популяции. В целом, летающие и диморфные виды обладают более широкими ареалами (Darlington, 1938 и др.), подавляющее большинство видов имеет в той или иной степени редуцированные крылья. Пенис примитивного строения, в виде более или менее сильно коленчато изогнутой трубки (у *Lissorogonini* равномерно слабо изогнут), открытой дорсально (см. ниже). Основная часть образует две симметричные лопасти (*Patrobini*) или базальную капсулу с небольшим симметричным отверстием (*Lissorogonini*). Вершинная ламелла часто с различными придатками в виде слабых вздутий, зубчика или рога. Эндофаллус с различными склеритами. Как правило, развиты базальное (в неинвертированном состоянии) тело (агганопорий, апикальная пластинка), медиальная группа микроскопических шипиков и 1 - 2 мощных шипа, фиксирующих, видимо, гениталии при копуляции. Парамеры сужены к вершине, часто с длинными отростками, несущими длинные апикальные щетинки, правая немного меньше левой (у *Lissorogonini* правая парамера намного меньше). Гонапофизы на вершине с 1 - 2 щетинками, совокупительная сумка всегда с более или менее сильно развитым хитинизированным кольцом, иногда она с дополнительными сильно склеротизованными структурами (как правило, у видов, самцы которых имеют мощные фиксирующие шипы).

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

Личинка. Личинка «типичного облика *Pterostichus*» (Asndt, 1991), морфологически наиболее близки к *Trechitae*, поскольку не имеют пор PR_j , ME_d и TA_b (Гребенников, 1999). Назале с отчетливым центральным зубцом или слабо выдается вперед, с многочисленными зубчиками, пеницилл маленький или совсем отсутствует, эпикраниальная бороздка очень глубокая. Иногда (у *Archipatrobis*) личинка старшего возраста с многочисленными дополнительными хетами на грудных и брюшных сегментах (Habu, Sadanaga, 1965). Вообще, преимагинальные стадии *Patrobinae* изучены пока еще крайне неудовлетворительно, неизвестны личинки подавляющего большинства восточноазиатских родов и *Lissorogonini*, поэтому использование личиночных признаков в филогении пока ограничено лишь некоторыми частными случаями.

Ниже подробно рассматриваются и обсуждаются имагинальные признаки, используемые в филогенетическом и фенетическом анализе. В связи со значительной изменчивостью ряда традиционно используемых в систематике жужелиц признаков, нам пришлось отказаться от их применения в анализе. Например, степень развитости крыльев заметно варьирует в пределах таких родов, как *Patrobis*, *Diplobrochus*, *Platidion* и иногда даже в пределах отдельных видов, глаз – у *Deltomerus* и *Platidion*. Форма скапуса заметно изменчива в пределах одного рода *Platidion*. Количество апикальных щетинок стернитов брюшка и хетотаксия заднего отростка среднегруди также заметно варьируют у отдельных родов. Нами принята сквозная нумерация признаков, начиная с нуля. Распределение состояний признаков по выбранным для анализа группам представлено в табл. 1.

2.2. Окраска покровов

Представители подсемейства окрашены однотонно и практически лишены рисунка надкрылий и переднеспинки.

Металлический блеск верха тела (0). Все представители подсемейства лишены металлического блеска. Этот признак введен для выяснения положения трибы *Lissorogonini*, все представители которого имеют металлический блеск.

Матрица состояний признаков жужелиц подсемейства Patrobrinae и внешней группы, использованных в анализе.

Table 1.

Character state matrix of Patrobrinae units and outgroup used in the analysis.

Группа		Признак														
		0*	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1.	Ambigopenetretus ¹	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
2.	Apenetretus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
3.	Archipatrobus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
4.	assimilis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
5.	balachowskii	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
6.	berezovskii	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
7.	brancuccii	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
8.	cangensis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
9.	carpathicus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
10.	Chinapenetretus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
11.	corax	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	1
12.	crinalis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
13.	Deltomerodes	1	0,1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0,1	0	1
14.	Deltomerus 1	1	0,1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0,1	1
15.	Deltomerus 2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0,1	1
16.	Delt depressus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	1
17.	Dipl depressus	1	0	0,1	0,1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
18.	falciger	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1
19.	foveocollis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
20.	franzi	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1
21.	giacomazzoi	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
22.	gr septentrionis	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
23.	gr atrorufus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
24.	gr davatchii	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
25.	gr davidis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
26.	gr dinci	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0,1	1
27.	gr echigonus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
28.	gr fossifrons	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
29.	gr hikosanus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
30.	gr nebrioides	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
31.	gr przewalskii	1	0	0	0,1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
32.	gr punctatissimus	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	1
33.	gr sibiricus	1	0	0	0,1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
34.	gr sterbai	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	1

* Номера признаков соответствуют обозначениям в тексте

Группа		Признак														
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
35.	gr yushanensis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
36.	hayachiensis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
37.	heinzi	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
38.	iturupensis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
39.	kaganensis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
40.	lacustris	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
41.	Ledouxius	1	0,1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
42.	lodosi	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
43.	longicornis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
44.	ludmilae	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
45.	major	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
46.	Minypatrobus	1	0,1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
47.	Naxipenetretus	1	0,1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
48.	pakistanensis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
49.	paradoxus	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
50.	Parapenetretus	1	0,1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
51.	Penetretus	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
52.	Platidiolus	1	0,1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1
53.	Platidius	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
54.	platophthalmus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
55.	punctatus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
56.	Qiangopatrobis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
57.	quadraticollis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
58.	reticulatus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
59.	Robustopenetretus	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0,1	0	0	1
60.	sikkimensis	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
61.	tatricus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
62.	uenoi	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
63.	valentinae	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
64.	validus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1
65.	wittmeri	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
66.	zolutichini	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0,1	0	1
67.	Lissopogonus	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
68.	Mecyclothorax	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Группа		Признак														
		15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
1.	Ambigopenetretus	0	1	0	0	0	1	0,1	0	1	0	0	0	0	0	1
2.	Apenetretus	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
3.	Archipatrobus	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
4.	assimilis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
5.	balachowskii	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
6.	berezovskii	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
7.	brancuccii	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8.	cangensis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
9.	carpathicus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
10.	Chinapenetretus	0	1	0	0	1	0	0,1	0	1	0	1	0	0	0	1
11.	corax	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
12.	crinalis	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
13.	Deltomerodes	0	1	0	0	0,1	0	0,1	0	1	0	0	0	0	0	0
14.	Deltomerus 1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0,1	1	0	0	0	0
15.	Deltomerus 2	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
16.	Delt depressus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
17.	Dipl depressus	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
18.	falciger	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	?
19.	foveocollis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
20.	franzi	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
21.	giacomazzoi	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
22.	gr septentrionis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
23.	gr atrorufus	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
24.	gr davatchii	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
25.	gr davidis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
26.	gr dinci	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
27.	gr echigonus	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
28.	gr fossifrons	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
29.	gr hikosanus	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
30.	gr nebrioides	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
31.	gr przewalskii	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
32.	gr punctatissimus	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1
33.	gr sibiricus	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
34.	gr sterbai	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0

Группа		Признак														
		15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
35.	gr yushanensis	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
36.	hayachiensis	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
37.	heinzi	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	
38.	iturupensis	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	?	
39.	kaganensis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	
40.	lacustris	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	
41.	Ledouxius	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	
42.	lodosi	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	
43.	longicornis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	
44.	ludmilae	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	
45.	major	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	
46.	Minypatrobus	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
47.	Naxipenetretus	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	
48.	pakistanensis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	
49.	paradoxus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	
50.	Parapenetretus	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	
51.	Penetretus	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
52.	Platidiolus	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
53.	Platidius	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
54.	platophthalmus	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	
55.	punctatus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	
56.	Qiangopatrobis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
57.	quadraticollis	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	
58.	reticulatus	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	
59.	Robustopenetretus	1	0	0	0	0	1	0,1	0	1	0	1	0	0	1	
60.	sikkimensis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	
61.	tatricus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	
62.	uenoi	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
63.	valentinae	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	?	
64.	validus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	
65.	wittmeri	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	?	
66.	zolotichini	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
67.	Lissopogonus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	
68.	Mecyclothorax	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Группа		Признак														
		30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
1.	Ambigopenetretus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2.	Apenetretus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
3.	Archipatrobus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
4.	assimilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0
5.	balachowskii	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0
6.	berezovskii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7.	brancuccii	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0
8.	cangensis	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0
9.	carpathicus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
10.	Chinapenetretus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0,2	0	1	0	1	0
11.	corax	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
12.	crinalis	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0
13.	Deltomerodes	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
14.	Deltomerus 1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
15.	Deltomerus 2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
16.	Delt depressus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
17.	Dipl depressus	1	1	0	2	0	0	0	0	0	2	2	1	0	1	0
18.	falciger	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1	?	0
19.	foveocollis	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0
20.	franzi	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
21.	giacomazzoi	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0
22.	gr septentrionis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
23.	gr atrorufus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
24.	gr davatchii	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
25.	gr davidis	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0
26.	gr dinci	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
27.	gr echigonus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0
28.	gr fossifrons	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
29.	gr hikosanus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0
30.	gr nebrioides	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
31.	gr przewalskii	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0
32.	gr punctatissimus	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
33.	gr sibiricus	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0
34.	gr sterbai	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0

Группа		Признак														
		30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
35.	<i>gr yushanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
36.	<i>hayachiensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0
37.	<i>heinzi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
38.	<i>iturupensis</i>	?	?	0	?	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0
39.	<i>kaganensis</i>	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	?	?	0	?	0
40.	<i>lacustris</i>	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1
41.	<i>Ledouxius</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
42.	<i>lodosi</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0
43.	<i>longicornis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
44.	<i>ludmilae</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
45.	<i>major</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
46.	<i>Minypatrobus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
47.	<i>Naxipenetretus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
48.	<i>pakistanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49.	<i>paradoxus</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0
50.	<i>Parapenetretus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0
51.	<i>Penetretus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
52.	<i>Platidiolus</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0
53.	<i>Platidius</i>	1	0,1	0	2	0	0	0	0,1	0,1	1,2	0, 1,2	1	0	0	0
54.	<i>platophthalmus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0
55.	<i>punctatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0
56.	<i>Qiangopatrobis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
57.	<i>quadraticollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0
58.	<i>reticulatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0
59.	<i>Robustopenetretus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60.	<i>sikkimensis</i>	?	?	0	?	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0
61.	<i>tatricus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
62.	<i>uenoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
63.	<i>valentinae</i>	?	?	0	?	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0
64.	<i>validus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
65.	<i>wittmeri</i>	?	?	0	?	0	?	0	0	0	2	0	0	0	1	0
66.	<i>zlotichini</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0
67.	<i>Lissopogonus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
68.	<i>Mecyclothorax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Группа		Признак														
		45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
1.	Ambigopenetretus ¹	0	0	3	0	0	0	1	2	2	1	0	0	0	0	
2.	Apenetretus	1	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	
3.	Archipatrobus	1	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	
4.	assimilis	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0,1
5.	balachowskii	1	0	0	3	0	0,1	0	1	0	0	1	0	1	1	0
6.	berezovskii	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
7.	brancuccii	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
8.	cangensis	1	0	0	2	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
9.	carpathicus	1	0	0	3	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
10.	Chinapenetretus	1	0	0	2,3	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0
11.	corax	1	0	0	3	1	?	1	1	0	1	1	0	1	0	0
12.	crinalis	1	0	0	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1
13.	Deltomerodes	1	0	0,1	1,2	0	0,1	0	1	2	2	1	1	0	0	0
14.	Deltomerus 1	1	0	0	3	0	0,1,2	0,1	1	0	1	1	0	1	1	1
15.	Deltomerus 2	1	0	0	3	0	0,1	0	1	0	0	1	0	1	1	0
16.	Delt depressus	1	0	0	3	0	1,2	0,1	1	0	1	1	0	1	0	1
17.	Dipl depressus	1	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
18.	falciger	1	0	1	2	0	0	0	1	?	?	1	?	?	?	?
19.	foveocollis	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0
20.	franzi	1	0	1	3	0	0	0	1	2	1	1	0	0	0	1
21.	giacomazzoi	1	0	0	3	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
22.	gr septentrionis		0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0
23.	gr atrorufus	1	0	0	2,3	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0,1
24.	gr davatchii	1	0	0	3	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1
25.	gr davidis	1	0	0	3	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
26.	gr dinci	1	0	0	3	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
27.	gr echigonus	1	0	0	3	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1
28.	gr fossifrons	1	0	0	3	0	0	0	1	2	1,2	1	0	0	0	0
29.	gr hikosanus	1	0	0	3	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1
30.	gr nebrioides	1	0	0	3	0	0,1	0	1	0	1	1	0	1	1	0
31.	gr przewalskii	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0,1	0,1
32.	gr punctatissimus		0	0	3	1	?	1	1	0	1	1	0	1	0	0
33.	gr sibiricus	1	0	0	3	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0
34.	gr sterbai	1	0	0	3	0,1	1,2	0,1	1	0	0	1	0	1	1	1

Группа		Признак														
		45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
35.	gr yushanensis	1	0	0	3	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
36.	hayachiensis	1	0	0	3	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
37.	heinzi	1	0	0	3	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
38.	iturupensis	1	0	0	3	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
39.	kaganensis	1	0	?	3	0	0	0	1	?	?	1	?	?	?	?
40.	lacustris	1	0	0	3	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1
41.	Ledouxius	1	0	0	3	0	0,1	0	1	0,1	1	1	0	1	1	1
42.	lodosi	1	0	0	3	0	0,1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
43.	longicornis	1	0	0	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1
44.	ludmilae	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
45.	major	1	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
46.	Minypatrobus	1	0	0	3	0	0	0	1	2	2	1	1	0	0	0
47.	Naxipenetretus	1	0	0	2	0	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1
48.	pakistanensis	1	0	0	3	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
49.	paradoxus	1	1	0	3	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1
50.	Parapenetretus	1	0	0	2,3	0	0,1	0	1	2	2	1	0,1	0	0	0
51.	Penetretus	1	0	0	3	0	1,2	0	1	0	1	1	0	1	1	0
52.	Platidiolus	1	0	0	3	0	0	0	1	2	2	1	1	0	0	0
53.	Platidius	1	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
54.	platophthalmus	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0
55.	punctatus	1	0	0	3	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
56.	Qiangopatrobis	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
57.	quadraticollis	1	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
58.	reticulatus	1	0	0	3	0	0	0	1	2	2	1	1	0	0	0
59.	Robustopenetretus		0	0	3	0	0	0	1	2	1,2	1	1	0	0	0,1
60.	sikkimensis	1	0	0	3	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
61.	tatricus	1	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
62.	uenoi	1	0	0	3	0	0	0	1	2	2	1	0	0	0	0
63.	valentinae	1	0	0	3	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?
64.	validus	1	0	0	3	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
65.	wittmeri	1	0	?	3	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
66.	zolotichini	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0
67.	Lissopogonus	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
68.	Mecyclothorax	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Группа		Признак														
		60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74
1.	Ambigopenetretus	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
2.	Apenetretus	0	1	3	1	0	0,1	0	1	2	0	0	1	1	0	2
3.	Archipatrobus	0	1	0,1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	2
4.	assimilis	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2
5.	balachowskii	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
6.	berezovskii	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
7.	brancuccii	0	1	2	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
8.	cangensis	0	1	2	1	0	0	0	1	2	0	0	?	?	?	?
9.	carpathicus	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
10.	Chinapenetretus	0	1	0,1,2	1	0,1	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
11.	corax	0	1	3	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	2
12.	crinalis	0	1	3	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	2
13.	Deltomerodes	0	1	3	1	1	1	0	1	3	0	0	1	1	0	2
14.	Deltomerus 1	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
15.	Deltomerus 2	0	1	3	1	0	1,2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
16.	Delt depressu	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
17.	Dipl depressus	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2
18.	falciger	0	1	3	1	1	2	0	1	2	0	0	1	1	?	2
19.	foveocollis	0	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	0	2
20.	franzi	0	1	3	1	1	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
21.	giacomazzoi	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	2
22.	gr septentrionis	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
23.	gr atrorufus	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
24.	gr davatchii	0	1	3	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	2
25.	gr davidis	0	1	0,1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	2
26.	gr dinci	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
27.	gr echigonus	0	1	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	2
28.	gr fossifrons	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	2
29.	gr hikosanus	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	2
30.	gr nebrioides	0	1	3	1	0	1,2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
31.	gr przewalskii	0	1	3	1	0	0,1	0	1	1	0	0	1	1	0	2
32.	gr punctatissimus	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
33.	gr sibiricus	0	1	0,1	1	0	0,1	0	1	1	0	0	1	1	0	2
34.	gr sterbai	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2

Группа		Признак														
		60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74
35.	<i>gr yushanensis</i>	0	1	3	1	0	1	0	1	2	0	0	?	?	?	?
36.	<i>hayachiensis</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
37.	<i>heinzi</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
38.	<i>iturupensis</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?
39.	<i>kaganensis</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	2
40.	<i>lacustris</i>	0	1	2	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	1
41.	<i>Ledouxius</i>	0	1	3	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	2
42.	<i>lodosi</i>	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
43.	<i>longicornis</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	2
44.	<i>ludmilae</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	2
45.	<i>major</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	2
46.	<i>Minypatrobis</i>	0	1	2	0	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	2
47.	<i>Naxipenetretus</i>	0	1	3	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
48.	<i>pakistanensis</i>	0	1	3	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	?	2
49.	<i>paradoxus</i>	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
50.	<i>Parapenetretus</i>	0	1	0,1	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
51.	<i>Penetretus</i>	0	1	3	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	2
52.	<i>Platidiolus</i>	0	1	2	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	2
53.	<i>Platidius</i>	0	1	0,1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2
54.	<i>platophthalmus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1
55.	<i>punctatus</i>	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
56.	<i>Qiangopatrobis</i>	0	1	1, 2,3	1	0	1,2	0	1	0	0	0	1	1	0	2
57.	<i>quadraticollis</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	2
58.	<i>reticulatus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	2
59.	<i>Robustopenetretus</i>	1	0,1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2
60.	<i>sikkimensis</i>	0	1	3	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	?	2
61.	<i>tatricus</i>	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
62.	<i>uenoi</i>	0	1	2	0	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	2
63.	<i>valentinae</i>	0	1	0	?	0	?	0	1	2	0	0	1	1	?	?
64.	<i>validus</i>	0	1	3	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	2
65.	<i>wittmeri</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	?	?	?	?
66.	<i>zlotichini</i>	0	1	2	1	1	1	0	1	3	0	0	1	1	0	2
67.	<i>Lissopogonus</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	3	0	0	1	1	0	1
68.	<i>Mecyclothorax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

0. Металлический блеск имеется;

1. Металлический блеск отсутствует.

Депигментация покровов (1). Наблюдается в ряде анализируемых групп подсемейства, преобладавая или полностью охватывая все их известные виды. Свойство видов, постоянно обитающих в гравийных отложениях и практически не выходящих на поверхность, или обитателей перигляциальной зоны высокогорий. Очевидно, некоторые из них ведут настоящий эндогейный образ жизни (например, *Platidiolus bZametv & Lafer, P. nazarenkbafer & Zamot.*).

0. Покровы нормально пигментированы;

1. Покровы частично депигментированы, полупрозрачны.

Пигментная окраска тела (2). У подавляющего числа известных видов преобладает темная окраска.

0. Черная или черно-коричневая, изредка темно-коричневая;

1. Желтая или желто-коричневая.

Однородность окраски тела (3). Довольно часто переднеспинка слабо тличается по окраске от надкрылий, однако контрастная окраска тела наблюдается крайне редко.

1. Преднеспинка и надкрылья окрашены более или менее одинаково;

2. Переднеспинка и надкрылья окрашены различно.

Рисунок надкрылий (4). Рисунок в виде пятен является исключением и наблюдается только у *Deltomerus paradArp.* Наблюдается также у некоторых *Lissopogonus*

0. Надкрылья одноцветные, иногда осветлены вдоль шва или осветлены (затемнены) вдоль края или у вершины, без отчетливого рисунка из пятен.

1. Надкрылья с отчетливым рисунком в виде пятен.

2.3. Размеры тела и половой диморфизм

Длина тела (5) (измеряется от вершины мандибул до вершины надкрылий). Подавляющее большинство видов *Patrobini* – жужелицы средних и крупных размеров, лишь представители родов *Platidiolus* и *Minypatrobini* имеют маленькие размеры тела, подобно *Lissopogoni* и большинству *Mecyclothor*. Размер тела – важный филогенетический признак. Согласно «правилу размера» Копа, примитивные организмы имеют меньшие размеры тела, а продвинутые – большие. Для проверки этого положения на материале по *Patrobinae* и введен настоящий признак.

0. Длина тела не более 6 мм;

1. Длина тела заметно больше 6 мм.

Половой диморфизм (6). С целью минимизации гомоплазий отчетливо выраженный половой диморфизм указывается ниже только для единственного вида, *Dimorphopatrobis ludmCase & Sciaky*, и рассматривается как аутапоморфия. Однако в менее выраженной форме он наблюдается и в других группах подсемейства, особенно в пределах *Platidiolus*. Сильнее всего в этом подроде он выражен у *Diplous californicus* (Motsch), самцы которого имеют более широкую переднеспинку, сильнее развитый зубец на передних бедрах (см. ниже, признак 37), сильнее изогнутые передние и средние голени и более длинные и сильно заостренные задние вертлуги. Очевидно, что у *Dimorphopatrobis californicus* (Motsch.) реализуются сходные эволюционные тенденции, однако степень их развития различна. Любопытно, что другой вид, демонстрирующий сходство в строении задних вертлугов с двумя перечисленными выше, *Deltomerus locksi*, не диморфен.

0. Самцы и самки не различаются или слабо различаются по основным внешне-морфологическим признакам;

1. Самцы и самки резко различаются по размеру и форме тела и пропорциям головы, переднеспинки и ног.

2.4. Строение головы

Хетотаксия челюстных щупиков, довольно часто используемая в описаниях, изменчива даже в пределах отдельных групп, при этом щетинки всегда расположены апикально или субапикально.

Шейная перетяжка (7). В отличие от *Mesoclothoracini*, *Lissorogonini* и *Patrobini* имеют хорошо выраженную шейную перетяжку. Признак используется для фиксации положения *Lissorogonini*.

0. Голова без шейной перетяжки;

1. Голова с шейной перетяжкой, подразделяющей голову на виски (щеки) и шею.

Гипертрофия головы (8). Увеличение размеров головы имеет место в ряде групп *Patrobinae*, однако отчетливо выраженная гипертрофия наблюдается только у *Dimorphopatrobus ludmilae*

0. Голова нормального размера, не увеличена;

1. Голова гипертрофирована, виски сильно выступающие, мандибулы мощные.

Развитие висков (9). Очень изменчивый признак, выделение его состояний весьма затруднительно. Удлинение висков происходит как за счет смещения шейной перетяжки и укорачивания шеи, так и за счет редукции глаз, сопровождающейся исчезновением щек. Длина висков, размер и выпуклость глаз значительно варьируют даже в пределах отдельных групп, например, в роде *Platidius* (Васютаилов, Лафер, 2001). Ниже выделены два не разграниченных резко состояния. В наиболее выраженной форме первое состояние присутствует у *Platypatrobus laevis* и *Patrobis lescand*. Наиболее длинные виски свойственны сильно депигментированным, перигляциальным формам из родов *Deltomerus*, *Deltomerodes*, *Paraplatidius*. Установление плезиоморфного состояния этого признака затруднительно, т.к. *Mesoclothoracini* лишены шейной перетяжки. Тем не менее, *Mesoclothoracini* имеют небольшие, но выраженные щеки и мы считаем это состояние наиболее близким к наблюдаемому у *Patrobis*, которое и принимаем его за исходное. Виды рода *Lissorogonini* имеют длинные хорошо выраженные виски, следовательно, апоморфное состояние.

0. Виски не развиты или очень короткие, если имеются, то заметно короче диаметра глаза, голова резко разделена шейной перетяжкой сразу за глазами;

1. Виски развиты, примерно равны или длиннее диаметра глаза, более или менее плавно сходятся к шейной перетяжке, которая значительно удалена от глаз, щеки плавно переходят в виски.

Лобные бороздки (10). Признак отражает аутапоморфию рода *Lissorogonus*

0. Лобные бороздки в разной степени развиты, никогда не ограничены с обеих сторон киями;

1. Лобные бороздки очень глубокие и длинные, ограниченные с каждой стороны более или менее резкими киями.

Форма мандибул (11). Мандибулы слабо варьируют в строении в пределах подсемейства, имеют более или менее удлинённый ретинакул с выраженным апикальным зубцом (или хотя бы углом, рис. 16, 18-24, 27) и обычно заметный премолярный зубец в виде бугорка. Мола с хорошо выраженным рядом коротких волосков. Исключение составляют *Dimorphopatrobus* (см. выше, признак 6, рис. 17) и *Himalopenetretus zamoti* & *Sciaky* (рис. 25, 26). Очевидно, строение аналогичное последнему, виду имеет и не изученный нами «*Ledouxius*» *falci* (Heinz & Ledoux).

0. Мандибулы нормальной длины или слабо удлинённые, с хорошо выраженными зубцами ретинакула;

1. Мандибулы сильно удлинённые, узкие, саблевидные, без выраженного апикального зубца ретинакула.

Хетотаксия скапуса (первого членика усиков) (12). Ниже выделено три состояния этого признака, из которых состояние 1 диагностируется особенно трудно. Поскольку

ряд групп проявляет полиморфизм и демонстрирует как состояние 0, так и состояние 1, скорее всего, существуют виды, обладающие помимо макрохеты, несколькими микроскопическими щетинками (подобно некоторым *Platidiolus*). Такие виды отнесены здесь к состоянию 0, хотя корректнее было бы отнести их к 1. О легкости перехода между состояниями 0 и 1 свидетельствует, например, тот факт, что в пределах одного вида *Deltomerodes zolotichini* ~~Zalotichini~~ *Zalotichini* имелись лишь одна щетинка, а *D. zolotichini similis* *Zalotichini* – несколько щетинок. Аддитивный признак.

0. Первый членик усиков с единственной антеродорсальной щетинкой;

1. Первый членик усиков с 2 или более щетинками, из которых отчетливо выделяется макрохета (или все щетинки одинаково короткие);

2. Первый членик усиков с несколькими длинными щетинками, от которых макрохета практически не отличается (выделяется лишь по локализации).

Хетотаксия педицелла (второго членика усиков) (13). Оба состояния резко обособлены и ряд групп видов характеризуется полиморфизмом (1-й и 2-й комплексы рода *Deltomerus*, группа *dindii* *Deltomerus* вообще состояние 1 наблюдается в группах и у видов с интенсивным опушением тела. Ряд групп, характеризующихся состоянием 1, может, вероятно, иметь, наряду с апикальными щетинками, микроскопические сенсорные структуры, изучение которых требует специальных методов.

0. Щетинки второго членика усиков образуют более или менее правильный венец у его вершины;

1. Щетинки более или менее равномерно покрывают весь второй членик, по крайней мере, всю его апикальную половину, не образуя венца у вершины.

Хетотаксия третьего членика усиков (14). Признак используется для фиксации положения *Lissopogonini*.

0. Щетинки третьего членика усиков образуют более или менее правильный венец у его вершины;

1. Щетинки равномерно покрывают весь третий членик.

Форма апикального членика челюстных щупиков (15). Наблюдается два состояния этого признака, переходное положение занимает лишь *Minypatrobus* ~~uhabii~~ *uhabii*, условно отнесенный к состоянию 0. Это же состояние характерно для *Mecyclothorus* ~~makis-sopogonus~~ *makis-sopogonus*.

0. Максимальная ширина последнего членика челюстных щупиков расположена у его середины или вершины, он усечен или округлен у вершины;

1. Максимальная ширина последнего членика челюстных щупиков расположена у его основания, к вершине он более или менее заострен, имеет коническую форму.

Форма зубца подбородка (16). Признак используется для уточнения положения *Lissopogonini*. Особенно резкие, игловидные вершины наблюдаются у *Patrobus longicornis* (Say), *P. lecorchardii* и некоторых других видов.

0. Зубец подбородка заостренный, притупленный или трапецевидно усеченный, но никогда не двувершинный;

1. Зубец подбородка образует две обособленные вершины, разделенные выемкой.

Субапикальная хетотаксия подбородка (17). Субапикально зубец подбородка несет пару щетинок. Лишь у единственного вида, *Deltomerus punctatus* (Saito) ~~(Saito)~~ *(Saito)*, развито 4 щетинки (или 2 щетинки с одной стороны и 1 щетинка с другой). У близкого вида *Deltomerus redupliatus* ~~(Saito)~~ *(Saito)* такого состояния не отмечено.

0. Зубец подбородка с 2 щетинками;

1. Зубец подбородка с 3 – 4 щетинками.

Поры нижнегубного органа (18). Степень развития ямок подбородка варьирует в значительных пределах, от практически незаметных (поры видны только с дорсальной стороны подбородка при его удалении) до достаточно больших. Тем не менее, лишь у *Platidiolus* ямки достигают очень большого размера, а косые бороздки не выражены. Признак отражает аутапоморфию в роде *Platidiolus*.

0. Подбородок с двумя продольными умеренно глубокими бороздками, разделяющими его достаточно широкую и плоскую среднюю часть и боковые лопасти, часто с расположенными базально небольшими ямками, на дне которых находятся поры;

1. Средняя часть подбородка вздута в виде широкого ребра и резко обособлена от боковых лопастей двумя широкими и глубокими ямками, на дне которых расположены поры; стенки поры обычно с микроскопическими хетами.

Хетотаксия субментума (19). Избыточная хетотаксия субментума присуща сравнительно немногим группам Patrobini, хотя характеризует, например, такой обширный род как *Deltomerus*

0. Субментум с одной парой щетинконосных пор с каждой стороны (редко одна из них редуцирована или развита дополнительная щетинка, образующая пучок с задней щетинкой);

1. Субментум с тремя или более парами щетинконосных пор с каждой стороны, обычно расположенными вдоль переднего края.

Расположение задней надглазничной щетинконосной поры (20). Многие группы подсемейства имеют дополнительные щетинки дорсально между глазами и шейной перетяжкой. Как правило, гомологизация передней надглазничной поры не представляет трудности. Локализация задней поры в случае развития избыточных щетинок затруднительна, мы принимаем за нее условно самую большую пору, которая достаточно хорошо различима, например, у *Penetretus* плохо – у *Deltomerus*. Определенные трудности вызывает интерпретация положения задней надглазничной поры у видов с короткими висками и расположенной сразу за глазами шейной перетяжкой (в роде *Diplocephalus* ряда видов *Patrobini*), в каждой группе оно устанавливается на основе изучения видов, обладающих более длинными висками. У видов с длинными висками задняя надглазничная пора может занимать промежуточное положение, и принадлежность их к определенному состоянию достаточно условна (некоторые *Ledouxius*, *Patanitretus* ра (*Hestrad & Hestrad*), *Himalopenetretus* (*Zanotti & Sciaky*)). Состояние 0 трактуется достаточно широко, т.к. при частичной редукции глаз пора удаляется от их заднего края. Таксоны, рассматриваемые нами в качестве внешних групп, резко различаются по положению задней щетинконосной поры: если у *Mesoclypeus* она расположена у самого заднего края глаза, то у *Lis-sorogon* достаточно удалена от него. Тем не менее, формально оба рода обладают состоянием 0.

0. Задняя надглазничная (теменная) пора расположена между задним краем глаза и шейной перетяжкой или у самого заднего края глаза;

1. Задняя надглазничная пора расположена у шейной перетяжки.

Орбитальная и вертикальная хетотаксия (21). На основании изученного материала переход между состояниями «2 щетинки» и «3 щетинки» представляется значительно более эволюционно значимым, чем между «3 щетинки» и «многочисленные щетинки», в результате было выделено лишь два состояния признака. Полиморфизм по этому признаку наблюдается только у *Chinapenetretus*, *Robustopenetretus*, *Deltomerodes*, *Ledouxius oblongus* ра (*Hestrad & Hestrad*) и немногих экземпляров *Naxipenetretus*, иногда развита дополнительная третья щетинка у глаз, мы рассматриваем такие экземпляры как редкие aberrации и не принимаем их в расчет.

0. С каждой стороны головы между передним краем глаза и шейной перетяжкой развито две щетинконосные поры (иногда рядом с передней порой наблюдается дополнительная щетинка, образующая с ней пучок, например, в группе *yushanensis*)

1. С каждой стороны головы между передним краем глаза и шейной перетяжкой развито три или более щетинконосные поры.

Темпоральная хетотаксия (22). Под темпоральной хетотаксией здесь понимаются небольшие щетинки, развитые на висках (в основном, с нижней стороны головы).

0. Щетинки на висках не развиты;

1. Щетинки на висках имеются.

2.5. Строение груди

Переднеспинка *Patrobini* обычно более или менее сердцевидная и широкая, хотя в некоторых группах встречаются виды с достаточно узкой переднеспинкой, практически лишенной изгиба перед задними углами. Форма переднеспинки часто варьирует даже у близкородственных видов. Боковой край непосредственно перед задними углами иногда заметно выемчатый (например, у «*Apatrobis*» *sikkimensis*), у них развита продольная морщинка, но эти признаки изменчивы даже в пределах отдельных групп видов. У переднего края развито поперечное вдавление, а у заднего – по два слабо разделенных или слитых вдавления с каждой стороны. Переднеспинка *Lissopogon* более или менее расширена кзади, с тремя основными вдавлениями с каждой стороны. У использованных нами в анализе видов *Mecyclothorax* переднеспинка более или менее округлая или округло-сердцевидная. Признаки строения мезэпистерн и мезэпимер груди используются для разработки системы подсемейства впервые (признаки 29 – 35). Хетотаксия заднего отростка среднегруди часто отличается даже у близких видов и не используется в настоящем анализе. Особого обсуждения заслуживает хетотаксия четвертого членика лапок самцов и самок. Снизу на нем развиты щетинки, образующие два более или менее правильных ряда (в т.ч. и у таксонов, выбранных в качестве внешних групп), субапикальные и апикальные щетинки особенно длинные, часто формируют пучок прозрачных слипшихся волосков, имеющих, видимо, адгезивные свойства. Дорсально у вершины четвертого членика расположены 2 дорсолатеральные щетинки, положение которых варьирует. У видов с сильно вырезанным, более или менее двулопастными члениками (см. признак 41), они обычно удалены от передних углов, иногда почти до середины членика. Из пучка вентральных щетинок может обособляться пара латероапикальных щетинок, в ряде случаев приближающихся к дорсолатеральным. Как правило, у крупных, массивных видов (например, *Patrobis longicauda* (Say), *Dimorphopatrobis lucicola* Casale & Sciaky, *Archipatrobis flavipes* (Motsch.), *Deltomerus depressus* Fries), особенно, *Platypatrobis laevis* (Dahl), вентральные щетинки укорочены, утолщены и, очевидно, лишены адгезивных свойств. У таких видов латероапикальные щетинки хорошо развиты на всех лапках и более или менее приближены к дорсолатеральным. У большинства мелких видов (в т.ч. некоторых *Patrobis*, *Deltomerus*, *Archipatrobis*) адгезивные волоски хорошо развиты, а латероапикальные щетинки неразличимы или плохо обособлены. Хотя вентральная и дорсальная хетотаксия четвертого членика лапок используется для целей систематизации таксонов группы рода и филогенетических реконструкций некоторых групп жужелиц (например, Casale, 1998; Nabu, 1978; Moret, 1999), в пределах *Patrobinae* эти признаки могут быть успешно использованы только в целях внутривидовой классификации и исключены из анализа для минимизации гомоплазий.

Строение переднего края переднеспинки (23). Этот признак отражает особое состояние *Patrobis longicauda* (Say), совпадающее с таковым *Mecyclothorax* у некоторых высших жужелиц. Длинным приподнятым передним краем переднеспинки среди *Patrobini* обладает еще лишь *Platypatrobis laevis* (Dahl), однако переднее поперечное вдавление не преобразовано у этого вида в щелевидную складку.

0. Передний край переднеспинки валикообразно приподнят на большем протяжении своей длины, переднее поперечное вдавление в виде узкой и более или менее глубокой бороздки;

1. Передний край переднеспинки не приподнят валикообразно на большем протяжении своей длины, переднее поперечное вдавление более или менее широкое, часто поверхностное.

Опушение диска переднеспинки (24). Преобладающим в подсемействе состоянием является 0. Аддитивный признак.

0. Диск переднеспинки гладкий, лишь иногда с немногочисленными щетинками у переднего поперечного вдавления;

1. Диск переднеспинки посередине более или менее гладкий, щетинки развиты лишь по его краям;

2. Диск переднеспинки целиком равномерно пунктирован и покрыт короткими волосками.

Краевые щетинки переднеспинки (25). Боковой край переднеспинки несет от одной до нескольких щетинконосных пор, при этом достаточно четко очерчивается группа с одной щетинкой и группа тремя и более щетинками. Небольшое количество видов имеет 2 щетинки на боковом крае. Однако большинство групп и форм, демонстрирующих полиморфное состояние этого признака (род *Ledouxius*, *Patanitretus* ^(Heitz & Heis) ~~palmeri~~ ^{doux}), *Deltomerus* ^(Ledoux) ~~balachovi~~ ^{Casali & Sciaky}), имеет от двух до нескольких краевых щетинок. Лишь в роде *Deltomerodes* подавляющее количество видов которого имеет одну краевую щетинку, единственный вид – *D. memorabilis* Deuve – обладает двумя краевыми щетинками (вид известен по одному экземпляру, и мы не используем эту аберрацию в кладистическом диагнозе рода). На основании этого мы рассматриваем лишь два состояния признака. В задних углах развита еще одна щетинка, редко трансформированная в пучок щетинок.

0. Боковой край переднеспинки с 1 краевой щетинкой;

1. Боковой край переднеспинки с 2 и более краевыми щетинками.

Форма срединной бороздки переднеспинки (26). Срединная бороздка часто сглажена на обоих концах, лишь у *Lissopogon* и *Patrobuzia* имеет особенности строения.

0. Срединная бороздка переднеспинки не расширена желобообразно у основания;

1. Срединная бороздка переднеспинки желобообразно расширена у основания.

Перетяжка переднегруди (27). Этот признак характеризует гомоплазию, наблюдаемую лишь в 2 анализируемых группах.

0. Переднегрудь равномерно сходится к переднему краю от передних тазиковых впадин, не образует сколько-нибудь заметной перетяжки или складки;

1. Переднегрудь между передними тазиковыми впадинами и передним краем образует глубокую перетяжку (рис. 28, 29).

Опушение переднегруди (28). У подавляющего числа видов грудь голая, признак отражает аутапоморфию *Berberomerus*

0. Переднегрудь не покрыта волосками или с отдельными немногочисленными волосками;

1. Переднегрудь сплошь покрыта короткими волосками.

Строение внутреннего угла проэпистерн (29). Трудно диагностируемый признак. Возможна ошибочная интерпретация состояний некоторых групп, используемых в настоящем анализе.

0. Шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в передний край мезэпимер;

1. Шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруди (либо перед передним краем мезэпимер, либо в точке их соединения).

Общая форма мезэпимер (30). Несмотря на наличие переходов, можно выделить 2 основных типа.

0. Мезэпимеры узкие или умеренно широкие, слабо расширены латерально;

1. Мезэпимеры сильно расширены латерально, их передний угол далеко простирается анеролатерально и достигает плечевой области.

Развитость медиального отростка мезэпимер (31). Этот признак диагностируется у некоторых форм достаточно тяжело, возможна ошибочная интерпретация.

0. Внутренняя часть мезэпимер отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруди;

1. Внутренняя часть мезэпимер глубоко вклинивается между средне- и заднегрудью, ширина которых у средних тазиковых впадин невелика, почти достигает тазиковых впадин.

Форма внутренней части мезэпимер (32). Признак отражает аутапоморфию *Parapetrobius* (рис. 41).

0. Мезэпимеры слабо расширены или сужены медиально;

1. Мезэпимеры резко расширены медиально.

Общая форма мезэпистерн (33). Аддитивный признак.

0. Мезэпистерны более или менее широкие и укороченные;

1. Мезэпистерны занимают промежуточное положение между состояниями 0 и 2;

2. Мезэпистерны более или менее узкие и удлиненные.

Форма переднего края мезэпистерн (34). Состояние 1 является аутапоморфией *Himalopenetretus* (Zanotti & Sciaky). У ряда других видов (например, у *Minypetrobius*) иногда наблюдается слабая выемка переднего края мезэпистерн, но она никогда не достигает такого выраженного состояния, как у «*Ledouxius*» (Heinz & Ledoux).

0. Мезэпистерны равномерно сходятся к заднегрудю;

1. Мезэпистерны медиально спереди глубоко вырезаны (рис. 98).

Валик переднего края заднегрудю (35). Сильное вздутие переднего края заднегрудю наблюдается лишь у некоторых китайских групп (см. ниже), хотя в менее развитой форме наблюдается иногда и у других.

0. Передний край заднегрудю не образует у средних тазиковых впадин валика;

1. Передний край заднегрудю у средних тазиковых впадин окантован более или менее отчетливым валиком.

Строение заднегрудю (36). Признак отражает аутапоморфию *Himalopenetretus*

0. Заднегрудю сзади средних тазиков более или менее выпуклая;

1. Заднегрудю сзади средних тазиков слабо вогнутая (рис. 98).

Форма передних бедер (37). Признак отражает гомоплазию, наблюдаемую лишь в 2 группах *Patrobini*.

0. Передние бедра без бугорка или зубца с внутренней стороны;

1. Передние бедра с бугорком или зубцом с внутренней стороны, по крайней мере, у самцов (рис. 30).

Форма задних вертлугов (38). Признак отражает гомоплазию, наблюдаемую в 3 группах *Patrobini*.

0. Задние вертлуги округлены апикально, не увеличены;

1. Задние вертлуги заострены апикально и (или) удлинены, по крайней мере, у самцов (рис. 31-33).

Соотношение размеров второго и третьего члеников передних лапок у самцов (39). У всех видов подсемейства самцы имеют расширенные первый и второй членики передних лапок с двумя рядами адгезивных волосков снизу, хотя ширина их варьирует в значительных пределах. Третий членик расширен в различной степени и часто практически не отличим от третьего членика самок. Как у *Lissopogon* и у *Mesoclothes* передние лапки самцов очень слабо расширены, хотя и отличаются от самок. Можно выделить две серии трансформаций. Первый ряд образуют состояния 0 → 1, второй – 0 → 2. Состояние 1 наблюдается, главным образом, у видов, имеющих расширенный поперечный третий членик лапок. Рассматривается как неаддитивный признак.

0. Второй членик заметно больше третьего;

1. Второй членик едва больше третьего;

2. Второй членик значительно превосходит третий по размеру.

Форма третьего членика передних лапок (40). Форма третьего членика колеблется от продольного до отчетливо поперечного и, как правило, совпадает у самцов и самок. Ниже принимается три состояния. Аддитивный признак.

0. Третий членик продольный или в форме более или менее равнобедренного треугольника;

1. Третий членик слабо поперечный;
2. Третий членик сильно поперечный.

Форма четвертого членика передних лапок (41). Большинство сомнительных случаев отнесено к состоянию 1.

0. Четвертый членик сильно вырезан у вершины, двулопастный, вырезка достигает половину его длины или заходит за нее;

1. Четвертый членик слабо вырезан у вершины, вырезка не достигает половины его длины.

Дорсальное опушение лапок (42). Важный признак, не исключено, что состояние 1 может оказаться синапоморфией после изучения нового материала.

0. Лапки сверху голые;
1. Лапки сверху покрыты волосками.

Вентральные щетинки пятого членика (задних) лапок (43). Довольно устойчивый признак, впервые использованный для разделения родов *Patrobinae* Хабу и Баба (Habu, Baba, 1960). У некоторых видов (*Platypatrobis lacustris*, *Patrobis assimilis* Chaud. и др.) развиты очень маленькие щетинки, не исключено, что ряд групп, отнесенных к состоянию 0, реально обладает микроскопическими щетинками. Число вентральных щетинок заметно варьирует в разных группах. Ниже использованы результаты анализа хетотаксии пятого членика задних лапок, где они легче всего различимы.

0. Коготковый членик без щетинок вентрально;
1. Коготковый членик с щетинками вентрально.

Дорсальная бороздка пятого членика задних лапок (44). Аутопоморфия *Platypatrobis lacustris* совпадающая с состоянием ряда групп высших жужелиц.

0. Коготковый членик задних лапок сверху гладкий;
1. Коготковый членик задних лапок сверху с отчетливой бороздкой.

2.6. Строение надкрылий

Все виды *Patrobinae* имеют более или менее удлинённые слабо выпуклые надкрылья. У *Chinapentremus* и *Baiopentremus* надкрылья особенно короткие, а у «*Ledouxius*» *pakistanensis* почти совсем плоские. Подсемейство характеризуется неустойчивым состоянием вершин ряда бороздок надкрылий, даже у групп близкородственных видов, что исключает использование этих признаков в филогенетических целях. В пределах ряда четко очерченных групп, прежде всего, у *Deltomerus* наблюдается значительная изменчивость в хетотаксии надкрылий. Наряду с видами, имеющими четко выраженные дискальные серии из немногочисленных щетинконосных пор на третьем, пятом и седьмом промежутках надкрылий (или даже только третьем) и микроскопическую пунктировку, лишённую щетинок, существуют виды, имеющие обильную беспорядочную пунктировку на всех промежутках. Достаточно легко составляются трансформационные ряды, демонстрирующие нарастание интенсивности опушения и утрату дифференциации пунктировки: *Deltomerus jeanneli* → *D. osseticus* → *D. gusevii* → *D. wernerianus* (в группе *elegantis*, рис. 122-125), *D. depressus* → *D. depressus* → *D. parumpunctatus* → *D. malissouvi* → *D. bosniensis* → *D. sterni* → *D. weirauchii* (группа *sterni*, рис. 126-129). Очевидно, эти ряды демонстрируют параллельные адаптивные процессы, затрагивающие и другие морфологические структуры (см. «Строение груди»), наиболее четко выраженные у группы *punctatissimus* *Deltomerus*. Стадия интенсивной адаптивной радиации на основе этих свойств в филогенетическом цикле подсемейства не имела места, и у нас нет оснований для выделения отдельных таксонов (кроме группы *punctatissimus*). Окантовка надкрылий выраженная, но у большинства видов подсемейства достаточно уз-

кая. Широкая окантовка развита у некоторых *Robustopenetretus*, *Patrobinus*, *Vaiopenetretus*. Краевая серия щетинконосных пор демонстрирует большое разнообразие строения. Степень агрегации плечевой и предвершинной групп различна. Никогда не наблюдается образования четко обособленной средней группы пор. Поры, лежащие между плечевой и предвершинной группой, различны по числу, часто границы групп неотчетливы, в крайнем случае краевая серия вообще не образует сколько-нибудь отчетливых групп. Хотя, очевидно, и наблюдаются некоторые эволюционные тенденции в строении краевой серии, использование их всегда ограничено наличием полиморфизмов. Например, в роде *Patrobinus* все виды группы *fossifrons* (*Eichs*) имеют 3 слабо различимые группы пор, *P. longicoxus* (*Saig*) – 2 группы, а *P. septentrionalis* (*Denis*) – *P. assimilis* (*Chard*) – оба состояния. У Средиземноморских родов *Deltomerus* и *Penetretus* и гималайских *Ledouxius* почти всегда развита серия многочисленных краевых пор без выраженных групп и промежутков, но формы группы *denticulatus* имеют иное строение. У американских *Platidius* (*Diploous ater* (*Deje*), *D. rugicollis* (*Randall*), *D. filicornis* (*Cassidy*)) краевая серия тоже очень многочисленна и без выраженных разрывов. Любопытно, что перечисленные таксоны занимают более или менее апикальное положение в последующих кладограммах, т.е. однородная и многочисленная краевая серия может расцениваться как признак эволюционной продвинутойности.

Основной кант надкрылий (45). Для всех видов *Patrobini* и *Lissopogonini* характерно состояние 1. Признак используется для фиксации положения *Lissopogonini*.

0. Доходит до щитка;

1. Не доходит до щитка.

Развитие плеч (46). Развитость плеч варьирует у *Patrobinae* в значительных пределах, однако ряд возможных состояний часто наблюдается в пределах одной группы, что ограничивает использование этого признака в филогенетических целях. Единственный выделенный ниже признак отражает аутапоморфию *Paradeltomerus*

0. Основание надкрылий образует более или менее отчетливые плечи и резкое сужение у щитка, переднеспинка прирывается к надкрыльям свободно, образуя отчетливую перетяжку;

1. Надкрылья без отчетливых плеч, равномерно сужаются у щитка, задний край переднеспинки перекрывает основание надкрылий сверху, ее боковой край более или менее плавно переходит в боковой край надкрылий.

Развитие прищитковой поры (47). Ниже анализируется лишь наличие или отсутствие прищитковой поры. Ее локализация, степень развития, наличие и характер щетинки сильно варьируют в пределах *Patrobinae*, гомологизация ее тоже вызывает определенное сомнение и требует уточнения, после чего этот признак может быть использован более эффективно. Прищитковая пора присутствует у подавляющего большинства групп подсемейства, хотя у отдельных их видов она может редуцироваться (например, у *Deltomerus mercanensis* (*Zanot.*), *Ledouxius microsculptus* (*Ledoux*)). Ниже такие случаи условно не рассматриваются как полиморфизмы.

0. Прищитковая пора имеется;

1. Прищитковая пора отсутствует.

Характер развития бороздок (48). Состояние 0 характерно только для таксонов внешней группы. Рассматривается как аддитивный признак.

0. Лишь первая бороздка надкрылий развита полностью и достигает вершины надкрылий, остальные частично или полностью редуцированы, по крайней мере, в вершинной трети;

1. Бороздки надкрылий развиты, но сильно редуцированы, сглажены;

2. Бороздки надкрылий умеренно сглажены лишь по бокам;

3. Все бороздки надкрылий отчетливы, развиты примерно одинаково.

Дифференциация щетинконосных пор надкрылий (49). Состояние 1 характеризуется различной степенью обособленности дискальных пор третьего промежутка: у *Del-*

toomerus coequer и D. weirathae Müller они отличаются несколько большим диаметром и длиной щетинки, а у группы punctatissimus несколько большей длиной щетинки.

0. Щетинконосные поры на промежутках надкрылий единичны или образуют более или менее правильные дискальные серии, развитые на некоторых или всех промежутках надкрылий, иногда они сопровождаются пунктировкой меньшего диаметра, никогда не несущей щетинок;

1. Все промежутки надкрылий с многочисленными крупными, беспорядочно покрывающими их, щетинконосными порами, дискальные поры с трудом различимы среди них лишь на третьем промежутке.

Дискальные поры (50). Таксоны внешней группы обладают лишь немногими щетинконосными порами (порой) на третьем интервале. В пределах Patrobinae развитие дискальных пор часто происходит на фоне микроскопической пунктировки, лишенной щетинок. Судя по таким видам, как Deltomerus punctatissimus (Fairm.) или D. redonatus Antoine, именно из них могут образовываться дополнительные щетинконосные поры промежутков надкрылий. Состояние 0 характерно для многих групп подсемейства, и лишь в ряде из них развитие дискальных пор распространяется на другие промежутки. У некоторых, например, группы caudicornis рода Parapenetretus Chaetopatrobis valentini, дополнительные поры развиты лишь в плечевой области и немногочисленны, у видов рода Deltomerus большинства Penetretus щетинконосные поры формируют дискальные серии, в основном на нечетных промежутках. Различные состояния при этом связаны многочисленными переходами, однако в пределах хорошо обособленных групп видов диапазон изменчивости, описываемый состоянием 1, наиболее обычен. Полиморфизм, описываемый двумя состояниями 0 и 1, в таких группах также достаточно обычен, даже в пределах отдельных видов. Состояние 3 возникает, видимо, на основе состояния 2, о чем свидетельствует, например, полиморфный вид Penetretus rufipennis (Fairm.) в. rufipennis semipunctat Reitt. и P. rufipennis asturicus Wagner имеют состояние 1, в то время как номинативный подвид – состояние 3. Такой же переход наблюдается внутри группы sterbica рода Deltomerus. Крайне редко у Caelopenetretus zamboni & Ito наблюдается состояние 0, что рассматривается как аномальное явление и не принимается во внимание. Установить состояние этого признака у групп punctatissimus, и у Deltomerus weirathae Müller, надкрылья которых покрыты сплошным волосяным покровом, не представляется возможным. Рассматривается как аддитивный признак.

0. Дискальные поры развиты только на третьем промежутке надкрылий единично или в виде четкой дискальной серии;

1. Дискальные поры кроме третьего промежутка развиты и на других, обычно пятом и (или) седьмом промежутках, на иных промежутках они всегда менее многочисленны или отсутствуют; поры формируют четкие дискальные серии;

2. Все промежутки надкрылий покрыты более или менее равномерно однородными щетинконосными порами, образуя на каждом промежутке неправильный, часто спутанный ряд.

Щетинконосные поры восьмого промежутка надкрылий (51). Хотя наличие щетинконосных пор на восьмом промежутке надкрылий обычно сопровождается развитием апоморфных состояний, описанных в признаках 49 и 50, в группе davatchi оно сочетается с плезиоморфными, что потребовало выделения настоящего признака.

0. Щетинконосные поры на восьмом промежутке отсутствуют;

1. Щетинконосные поры на восьмом промежутке имеются, по крайней мере, в его основании.

Возвратная бороздка (52). Состояние 0 характерно только для таксонов внешней группы. Признак используется для уточнения взаимоотношений Mecyclothoracini и Lis-sorogonini.

0. Возвратная бороздка резко выделяется на фоне других, сглаженных апикально;

1. Возвратная бороздка не выделяется на фоне остальных.

2.7. Строение брюшка

Особенности строения брюшка жужелиц достаточно хорошо изучены Девом (Deuve, 1988 a, b, c и др.), в том числе и у некоторых видов подсемейства Patrobinae. По совокупности признаков, это подсемейство имеет «гарпалоидный» тип брюшка. Тем не менее, степень погруженности восьмого тергита самок и наличие антеролатеральных апофиз, ключевые признаки, использованные Девом, оказались весьма изменчивыми и применяются ниже в нашем анализе.

Антеролатеральные (тергалные) апофизы восьмого тергита самок (53). Дев (Deuve, 1988a) не отмечал наличия хорошо развитых апофиз у Psydrinae и Patrobinae. Реально, хорошо выраженные апофизы наблюдаются у Mecyclothoracini, Patrobini и Lissopogonini. Аддитивный признак.

- 0. Антеролатеральные апофизы длинные, хорошо развиты;
- 1. Антеролатеральные апофизы короткие, округленные, но отчетливые;
- 2. Антеролатеральные апофизы не развиты или едва намечены (иногда в результате неполной редукции фрагментированы).

Длина основной части восьмого тергита самок (54). Аддитивный признак.

- 0. Длина основной части значительно превышает уровень эпитергита;
- 1. Длина основной части умеренно превышает уровень эпитергита;
- 2. Длина основной части незначительно превышает уровень эпитергита или она совсем не развита.

Продольные кили восьмого тергита самок (55). Дев (Deuve, 1988a) считает эти кили атрибутом «семейства Harpalidae», однако, они наблюдаются по крайней мере у ряда видов рода Mecyclothorax (рис. 130), хотя и слабо развиты. Все представители Patrobini и Lissopogonini лишены этих структур. Признак используется для выяснения отношений Mecyclothoracini и Lissopogonini.

- 0. Кили развиты;
- 1. Кили не развиты.

Поперечные кили восьмого тергита самок (56). Отмечены у Mecyclothoracini, Patrobini и Lissopogonini.

- 0. Длинные, достигающие или почти достигающие срединной линии тергита;
- 1. Короткие, занимающие латеральное положение.

Склеротизация центральной части восьмого тергита самок (57). Этот признак проявляет высокую стабильность в пределах ряда крупных группировок, но является гомотипическим.

- 0. Центральная часть тергита без отчетливой склеротизации, если и хитинизирована, то всегда прервана сплошной продольной мембранозной полосой;
- 1. В центре тергита развит отчетливый узел склеротизации, соединяющий поперечные кили и прерывающий продольную мембранозную полосу.

Депигментация основания восьмого тергита самок (58). Депигментированное пятно округлой или овальной формы у основания восьмого тергита наблюдается у ряда групп подсемейства и почти всегда охватывает всех членов группы, а часто и более крупные комплексы. Исключениями, демонстрирующими полиморфизм по этому признаку, является группа przewalskii при этом полиморфизм наблюдается в пределах одного вида D. grummamoti & Kryzh.. Состояние 1 превалирует у Deltomeris, хотя в немногих его группах отмечено и состояние 0.

- 0. Основание тергита без отчетливого депигментированного участка;
- 1. У основания (переднего края) тергита в центре расположено отчетливое овальное депигментированное поле.

Продольная апикальная депигментация восьмого тергита самок (59). Довольно часто состояние 1 сопутствует состоянию 1 предыдущего признака.

0. Тергит без отчетливых депигментированных участков в вершинной части (иногда с продольной складкой или узкой слабообособленной полосой);

1. Тергит с продольным овальным депигментированным полем или широкой полосой в вершинной части.

Опушение стернитов брюшка (60). Признак отражает аутапоморфию *Verberomerus*

0. Стерниты брюшка несут лишь отдельные немногочисленные щетинки у вершины;

1. Стерниты брюшка целиком покрыты короткими волосками.

2.8. Строение эдеагуса

Гениталии самцов типичного трехлопастного типа. Основание пениса открыто, в виде более или менее симметричных лопастей. У *Lissorogonini* напротив, имеется базальная капсула с симметричным отверстием. Все виды триб *Patrobini* и *Lissorogonini* имеют пенис желобообразной формы, лишенный дорсально интенсивной склеротизации. Хотя признак «открытости» и «закрытости» пениса широко эксплуатировался в целях систематизации *Patrobinae* (Darlington, 1938; Jeannel, 1941; Morita, 1989 и др.), прежде всего, для выделения триб *Patrobini* и *Deltomerini*, реально все анализируемые группы имеют мембранозную дорсальную поверхность трубки пениса, состоящую из двух более или менее сближенных лопастей, что было отмечено еще Леду (Ledoux, 1984). За «открытую полутрубку» обычно принимается вогнутая дорсально концевая ламелла, наблюдаемая в ряде групп и связанная морфологическими переходами с другими типами пениса. В наиболее выраженном виде такая ламелла наблюдается у некоторых видов рода *Deltomerus*; например, *D. lodoicedoux*. Подсемейство демонстрирует большое разнообразие в строении вершины пениса (часто она несет один или два зубца), симметрии трубки пениса, ширине склеротизированной полутрубки, наличии вентрального кия, однако эти признаки изменчивы даже в пределах групп родственных видов. Еще более изменчива структура эндофаллуса. Крайне редко он лишен отчетливых склеритов. Обычно же хорошо развит склерит в проксимальной части пениса (при выворачивании эндофаллуса он занимает апикальное положение и назван Дарлингтоном «апикальной пластинкой») и один – два шиповидных склерита, занимающих более или менее апикальное положение («придаточные» или «дополнительные» шипики в понимании ряда авторов). Различимы и другие элементы склеротизации, обычно представляющие участки мембран, покрытые микроскопическими шипиками или щетинками. Хотя гомологизировать отдельные элементы склеротизации эндофаллуса с абсолютной уверенностью пока не представляется возможным, само наличие склеритов имеет определенное эволюционное значение. Дарлингтон (Darlington, 1938) считал, что склериты облегчают выворачивание и втягивание эндофаллуса. Апикальные зубцы, без сомнения, обеспечивают фиксацию при копуляции. Парамеры *Patrobinae* демонстрируют большую стабильность строения в пределах крупных таксономических групп. К сожалению, из-за значительных различий в строении парамер *Mecyclothoracini* и *Patrobini*, выбор плезиоморфного состояния ряда их признаков в настоящей работе достаточно условен. Суженные концевые лопасти могут проявлять лишь формальное сходство и являться эволюционным параллелизмом в этих двух группах жужелиц, хотя и наблюдаются у некоторых других примитивных *Caraboidea* (например, *Trachypachidae*). Вместе с тем, *Lissorogonini* проявляют еще одну эволюционную тенденцию – их парамеры значительно дифференцированы по размеру, как у жужелиц *Limbata Conchifera*, сохраняя при этом строение, во многом типичное для *Limbata Stylifera* (в смысле Жаннеля). Вообще, «псидроиды» в широком смысле, включающие и анализируемую группу (например, по Erwin, 1985), имеют очень разнообразные парамеры. Очевидно, все эти факты свидетель-

ствуют о неустойчивом состоянии признаков, связанных со строением парамер, в пределах крупных таксономических комплексов жуужелиц.

Базальная капсула пениса (61). Признак используется для выяснения положения трибы *Lissorogonini*.

0. Имеется базальная капсула пениса с небольшим симметричным отверстием;
1. Основание пениса в виде двух симметричных лопастей.

Концевая лопасть (ламелла) пениса (62). Аддитивный признак.

0. Ламелла пениса очень короткая, более или менее треугольная, если длинная, то выпуклая дорсально и представляет собой отросток, часто модифицирована различным образом, мембраны, ограничивающие эндофаллус дорсально, почти достигают вершины пениса;

1. Ламелла пениса в виде более или менее удлинённой плоской лопасти, не образующей дорсально по краям килей, мембраны, ограничивающие эндофаллус дорсально, приближаются к вершине пениса;

2. Ламелла пениса напоминает предыдущий тип, но образует дорсально по краям сравнительно хорошо заметные кили;

3. Ламелла пениса в виде длинного открытого дорсально желоба, иногда уплощённого у вершины, мембраны, ограничивающие эндофаллус дорсально, далеко не достигают вершины пениса.

Склеротизация эндофаллуса: проксимальный склерит (63).

0. Проксимальный склерит отсутствует;

1. Проксимальный склерит имеется.

Базальный флагеллум (64). Мы не можем пока сделать однозначный вывод о характере этого признака, не исключено, что состояние 1 может быть признано свойством архетипа подсемейства.

0. Проксимальный склерит эндофаллуса без отростков;

1. Проксимальный склерит эндофаллуса с выраженным петлеобразно отогнутым апикально отростком – флагеллумом.

Склеротизация эндофаллуса: апикальные склериты (65). Аддитивный признак.

0. Апикальные склериты отсутствуют;

1. Развит один апикальный склерит;

2. Развито два апикальных склерита.

Соотношение размеров парамер (66). Как у *Mecyclothoracini*, так и у *Patrobini*, парамеры имеют примерно одинаковый размер, у *Lissorogonini*, как было отмечено выше, левая заметно больше правой.

0. Левая парамера лишь немного больше правой;

1. Левая парамера заметно больше правой.

Основание парамер (67). У *Patrobini* и у *Lissorogonini* основание парамер удлинённое и искривлённое. Признак используется для выяснения отношений *Mecyclothoracini* и *Lissorogonini*.

0. Основание парамер короткое;

1. Основание парамер длинное.

Концевые лопасти парамер (68). Ниже выделены 4 основные состояния этого признака, демонстрирующие, видимо, две серии трансформаций. Первый ряд образуют состояния $0 \rightarrow 1$, второй – $0 \rightarrow 2 \rightarrow 3$. Состояния резко не обособлены одно от другого, имеются уклоняющиеся формы. В наиболее многочисленной группе таксонов, характеризующейся состоянием 2, имеются отдельные виды и даже комплексы, у которых встречаются концевые лопасти, близкие к состоянию 3 (некоторые виды группы *echigonus*, *Robustopenetretus dalizani* Zanon, Sciaky & Ito, *Himalopenetretus (Zanon & Sciaky)*, *Diplous giacomae* Zanon & Sciaky и *D. depressus* (Guebler) также занимают промежуточное положение между состояниями 0 и 1. Наконец, у *Deltomerodes* Schmidt & Hartmann правая парамера может быть заострена, но не имеет отчетливой концевой лопасти.

Этот вид неизвестен нам *in natura* мы условно принимаем для всего рода *Deltomerodes* состояние 3. Рассматривается как неаддитивный признак.

0. Вершины парамер вытянуты в длинные или очень длинные концевые лопасти, несущие несколько апикальных и немного коротких субапикальных щетинок;

1. Вершины парамер вытянуты в очень длинные концевые лопасти, часто более или менее расширенные субапикально, несущие, помимо апикальных щетинок, ряд из небольших щетинок по вентральному краю;

2. Вершины парамер более или менее заостренные, парамеры достаточно резко сужены к вершине, образуя концевые лопасти равномерно суженные к вершине, иногда очень короткие, щетинки расположены апикально или субапикально, немногочисленны;

3. Вершины парамер (по крайней мере, левой) широкие, притупленные или усеченные, парамеры более или менее равномерно сужены к вершине, не образуя отчетливых узких концевых лопастей, щетинки расположены вдоль переднего края более или менее апикально.

Редукция парамер (69). Признак отражает аутапоморфию *Minypatrobus*

0. Парамеры нормально развиты, с небольшим мембранозным участком или без него;

1. Парамеры небольшие, частично редуцированы, полностью мембранозные у вершины.

Мембрана концевых лопастей парамер (70). Признак отражает синапоморфию трех групп рода *Patrobus* Степень развития мембраны различна, от едва заметной (у *Patrobus foveosus* (Esch)) до широкой, хорошо заметной (у видов группы *atrofus*

0. Парамеры без мембраны, несущей микроскопические щетинки вдоль концевой лопасти дорсально;

1. Парамеры с более или менее развитой мембраной, несущей микроскопические щетинки вдоль концевой лопасти дорсально.

2.9. Строение гениталий самки

Женский половой тракт подсемейства *Patrobinae* никогда специально не изучался и рассматривался только с целью уточнения систематического положения этой группы и на немногочисленных примерах (Deuve, 1988c, 1993; Liebheg, Will, 1996). По нашим данным, общий план его строения достаточно однообразен и прост. Большинство видов лишено многих сложных склеритов, наблюдаемых у других жужелиц, семяприемник небольшой, также устроен достаточно просто и напоминает таковой *Mesocyclothoracini*. Гонапофизы состоят из двух четко разделенных гонококситов. Апикальный гонококсит несет на вершине 1 или 2 небольшие щетинки. Ряд видов, особенно с сильно развитой склеротизацией эндофаллуса самца, имеет дополнительные массивные хитиновые структуры в половом тракте, очевидно, защищающие его от случайных поранений. Такие признаки возникают, видимо, очень быстро и не имеют филогенетического значения. Некоторые нетипичные элементы склеротизации полового тракта могут быть, очевидно, использованы в филогенетических целях, но изучены пока недостаточно (например, склерит у «комплекса 1» рода *Deltomerodes*). Ниже в анализе использованы только некоторые признаки хетотаксии и склеротизации полового тракта.

Мечевидные щетинки гонапофиз (71). Многие группы жужелиц, относимые Муром (Moore, 1963) и Бэрмом (Baehr, 1996) к подсемейству *Psydriinae*, и некоторые другие жужелицы имеют хорошо развитые широкие «мечевидные» щетинки на вершинном (втором) гонококсите (как правило, первый, базальный, гонококсит при этом тоже несет многочисленные крупные трихоидные щетинки). Все виды анализируемого подсемейства и рода *Lissorogonini* лишены таких щетинок. Признак используется нами для выяснения положения трибы *Lissorogonini*.

0. Мечевидные щетинки развиты;

1. Мечевидные щетинки отсутствуют.

Гонококсальный рамус (72). У всех представителей триб Patrobini и Lissopogonini выражен небольшой парный склерит, лежащий у основания гонапофиз, отсутствующий у Psydriinae – рамус (Liebherr, Will, 1998) или гоноподит VIII (Deuve, 1993). Степень развития рамуса различна, но выделение хорошо выраженных состояний этого признака пока не представляется возможным. Признак используется нами для фиксации положения трибы Lissopogonini.

0. Гонококсальный рамус отсутствует или слабо развит;

1. Гонококсальный рамус более или менее хорошо развит.

Склеротизация дистальной части полового тракта (73). Между склеритами гонококсального рамуса у ряда групп подсемейства выражен непарный склерит более или менее правильной, симметричной формы. В ряде групп, например, Archipatrobus, Robustopenetretus, Parapenetretus и видов hikosanus, имеет особенно большие размеры. Очевидно, этот склерит образуется в результате слияния слабосклеротизованных участков дистальной части полового тракта, также наблюдаемых у ряда видов (особенно сильно они заметны у Minypatrobus uelabi, Qiangopatrobus caelopenetretus). Формально, последний занимает промежуточное положение между двумя основными состояниями. Очень слабо склерит развит у Patrobus assidua и в группе видов atrorufus. Однако, формализовать признак «степень склеротизации» нам не удалось и ниже рассматриваются только два состояния признака. Очевидно, этот склерит не идентичен лигулярной апофизе, наблюдаемой у ряда видов одновременно с ним (Grandipenetretus, некоторые Robustopenetretus) и занимающей проксимальное по отношению к нему положение.

0. Склерит в основании гонапофиз не развит, различимы только мембранозные структуры, иногда слабо склеротизованные в виде небольшого поля или двух симметричных участков;

1. Склерит в основании гонапофиз хорошо развит.

Бурсальный склерит (74). Все виды подсемейства имеют кольцевидный склерит совокупительной сумки, расположенный недалеко от впадения в нее семяприемника. Мы применяли для него ранее название «кольцо семяприемника», по аналогии с жужелицами рода Microlestes. Однако, эти склериты не гомологичны. Либхер и Вил (Liebherr, Will, 1996) использовали для этого образования термин «бурсальный склерит» и считают его исключительным свойством Patrobini. Тем не менее, похожее кольцеобразное образование (гомология его пока тоже не установлена) имеется и у Lissopogonini. Форма бурсального склерита варьирует в пределах ряда групп и не используется для анализа. Однако наиболее распространена правильная округлая или овальная форма. Иногда склерит имеет небольшой вырост с одной из сторон. Неправильная форма, напоминающая неправильный овал или цифру «8», наблюдается у Paradeltoomerus, Deltoomerus Antonici, D. kryzhanovskii, Patrobus fossus (Fschon), P. foveosus (Fschon). Наиболее выражена эта тенденция у Patrobus longicornis (Sapin) и P. stygicus (Sapin). Форма бурсального склерита которых очень сложна. Очевидно, склерит неправильной формы характерен для эволюционно продвинутых форм. Аддитивный признак.

0. Совокупительная сумка без бурсального склерита;

1. Совокупительная сумка с очень тонким, слабозаметным бурсальным склеритом округлой формы;

2. Совокупительная сумка с более или менее хорошо развитым бурсальным склеритом округлой или неправильной формы.

3. Филогенетический анализ

3.1. Результаты анализа с учетом полиморфизмов

Анализ проводился на основе двух матриц: исходной и сокращенной, из последней были исключены группы с максимальным числом (более 10) неопределенных признаков.

Тест инконгруентности (ILD test) показал отсутствие существенной инконгруентности между матрицами ($P = 0,1667$), что позволяло получить достоверные результаты на основе сокращенной матрицы, снизив уровень неопределенности. Исключение из анализа «*Mesoclothorax*» и замена внешней группы на «*Lissorogonus*» существенно не влияли на характер полученных кладограмм. При использовании эвристического анализа в программе WinClada было рассчитано 1226 одинаково «экономичных» деревьев, дальнейшие вычисления существенно не меняли форму новых кладограмм. Сравнительный анализ кладограмм позволяет констатировать значительное количество гомоплазий по большинству выбранных признаков. Тем не менее, отдельные состояния таких признаков могут характеризовать достаточно крупные ветви кладограмм при значительном совпадении изменения состояний признаков по узлам. Процент совпадения важнейших ветвей на разных кладограммах при исключении из анализа групп с высокой неопределенностью достаточно высок и часто составляет 100%. Таким образом, использование процедуры консенсуса правила большинства позволяет получить достаточно информативную кладограмму, отражающую основные выявленные закономерности филогенеза (рис. 1).

Как и следовало ожидать, «*Lissorogonus*» занимает на всех кладограммах базальное положение и является сестринской группой по отношению к остальным, образующим трибу Patrobini. Первый узел характеризуется целым рядом негомоплазических признаков. На подавляющем большинстве кладограмм в ветви Patrobini род *Deltomerodes* («*Deltomerodes*» + «*zlotichini*») занимает базальное, сильно изолированное, положение. На всех кладограммах присутствует ветвь «*Qiangopatrobis*» + [все группы *Diploids* монофилию которой можно считать доказанной. На подавляющем числе кладограмм выделяется также ветвь «*Ambigopenetretus*» + «*Robustopenetretus*» + «*reticulatus*» + «*Parapenetretus*»; положение «*Chinapenetretus*» менее определенное, эта группа может объединяться как с предыдущей ветвью, так и с ветвью, объединяющей различные группы рода *Patrobis*. Во всех случаях «*Chinapenetretus*» и «*sangensis*» образуют единую ветвь. Группа «*berezovskii*» на ряде кладограмм также объединяется с ветвью «*Ambigopenetretus*» + «*Robustopenetretus*» + «*reticulatus*» + «*Parapenetretus*», но чаще образует единую ветвь с «*dudmilae*». Монофилию «*lacustris*» + [все группы *Patrobis*] можно считать доказанной. Группы «*hayachinensis*», «*brancuccii*», «*quadraticollis*» и «*heinzi*» объединяются с другими и друг с другом на низком уровне достоверности. Очевидна также монофилия «*gr hikosanus*» + «*gr echigonus*» и «*Apenetretus*» + «*gr yushanensis*», объединение этих двух ветвей также происходит достаточно часто. С очень высокой вероятностью объединяются группы «*Minuropatrobis*» и «*Platidiolus*» и их общая ветвь с «*uenoi*». В ряде случаев наблюдается ветвь, объединяющая «*Archipatrobis*» и «*major*», но эта ассоциация очень неустойчива. Очевидна монофилия ветви «*Ledouxius*» + «*pakistanensis*» + «*franzi*» + [все группы *Penetretus*] + [все группы *Deltomerodes*] с этой же ветвью на большинстве кладограмм объединены группы «*Naxipenetretus*» и «*crinalis*», однако достаточно часто они могут объединяться и с основанием ветви «*Qiangopatrobis*» + [все группы *Diploids*]

3.2. Результаты анализа без учета полиморфизмов

При анализе матрицы с трансформированными полиморфизмами (построенной на основе использованных в предыдущем анализе) с помощью программы Hennig86 было получено 1532 дерева. Применение последовательного взвешивания в ходе расчета позволило сократить количество деревьев до четырех, отражающих основные возможные сценарии филогенеза (рис. 2-5). Принципиальным отличием от деревьев, полученных при анализе полиморфизмов, является базальное положение отдельных групп рода *Patrobis* не образующих общей ветви. Тем не менее, на всех кладограммах выделяются группы «*gr atrorufus*» + «*gr septentrionis*» и «*foveocollis*» + «*longicornis*» + «*gr fossifrons*». Группы «*lacustris*», «*assimilis*» и «*platophthalmus*» ассоциированы с одной из перечисленных ветвей или занимают независимое базальное положение. Следующий узел ветвления отделяет,

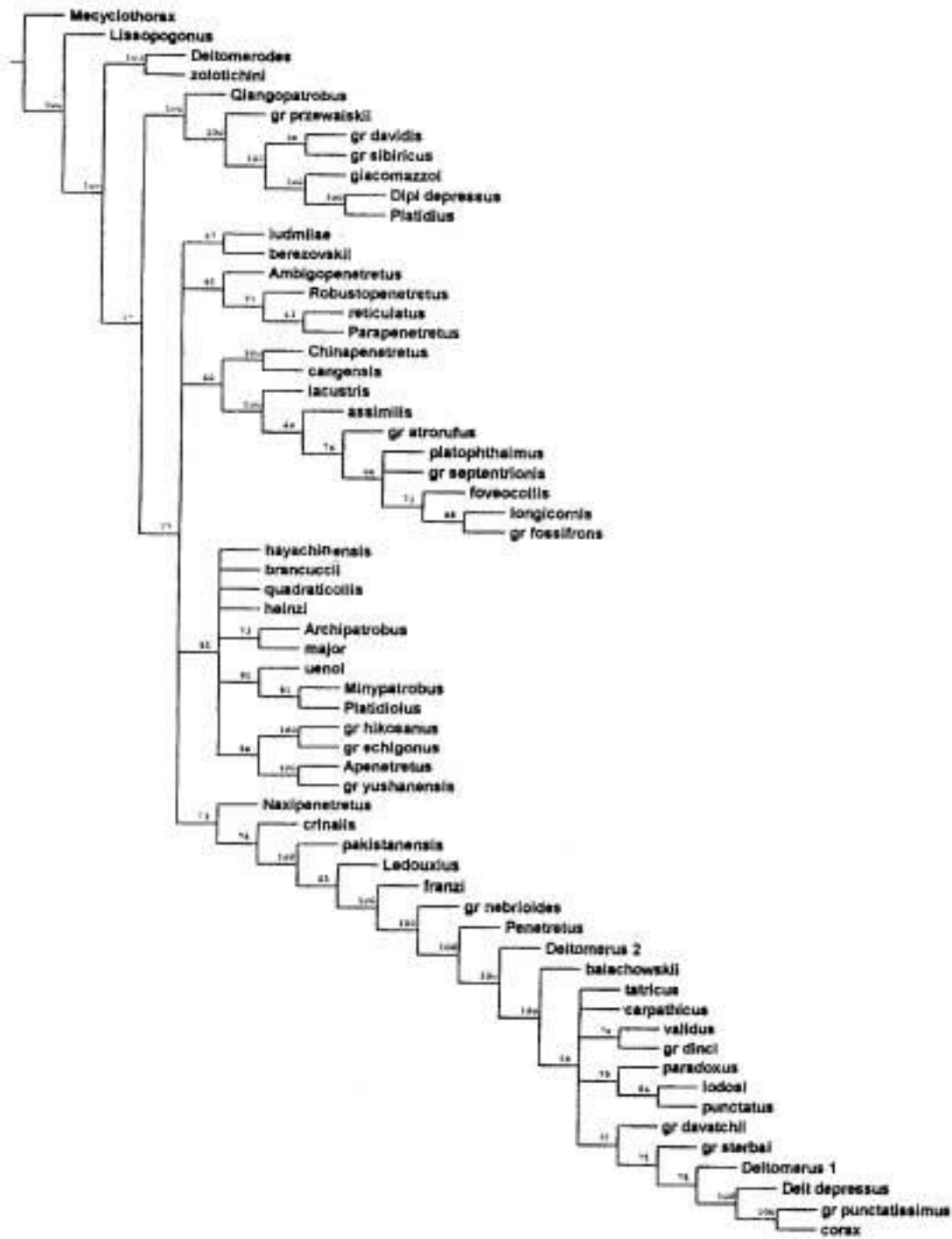


Рис. 1. Кладограмма групп подсемейства Patrobinae, учитывающая полиморфизмы, построенная на основе 1226 исходных методом консенсуса правила большинства.

Длина=301, CI=0,29, RI=0,70; цифры обозначают процент совпадения.

Fig. 1. Majority rule consensus cladogram of Patrobinae units of 1226 equally parsimonious cladograms with entered polymorphisms.

Length=301, CI=0,29, RI=0,70; numbers are the percentage of coincidence.

подобно предыдущему случаю, монофилетическую группу «Qiangopatrobis» + [все группы Diplo] однако в ее состав постоянно входит и «crinalis». Как и в предыдущем анализе, на всех кладограммах существует ветвь «Ledouxius» + «pakistanensis» + «franci» + [все

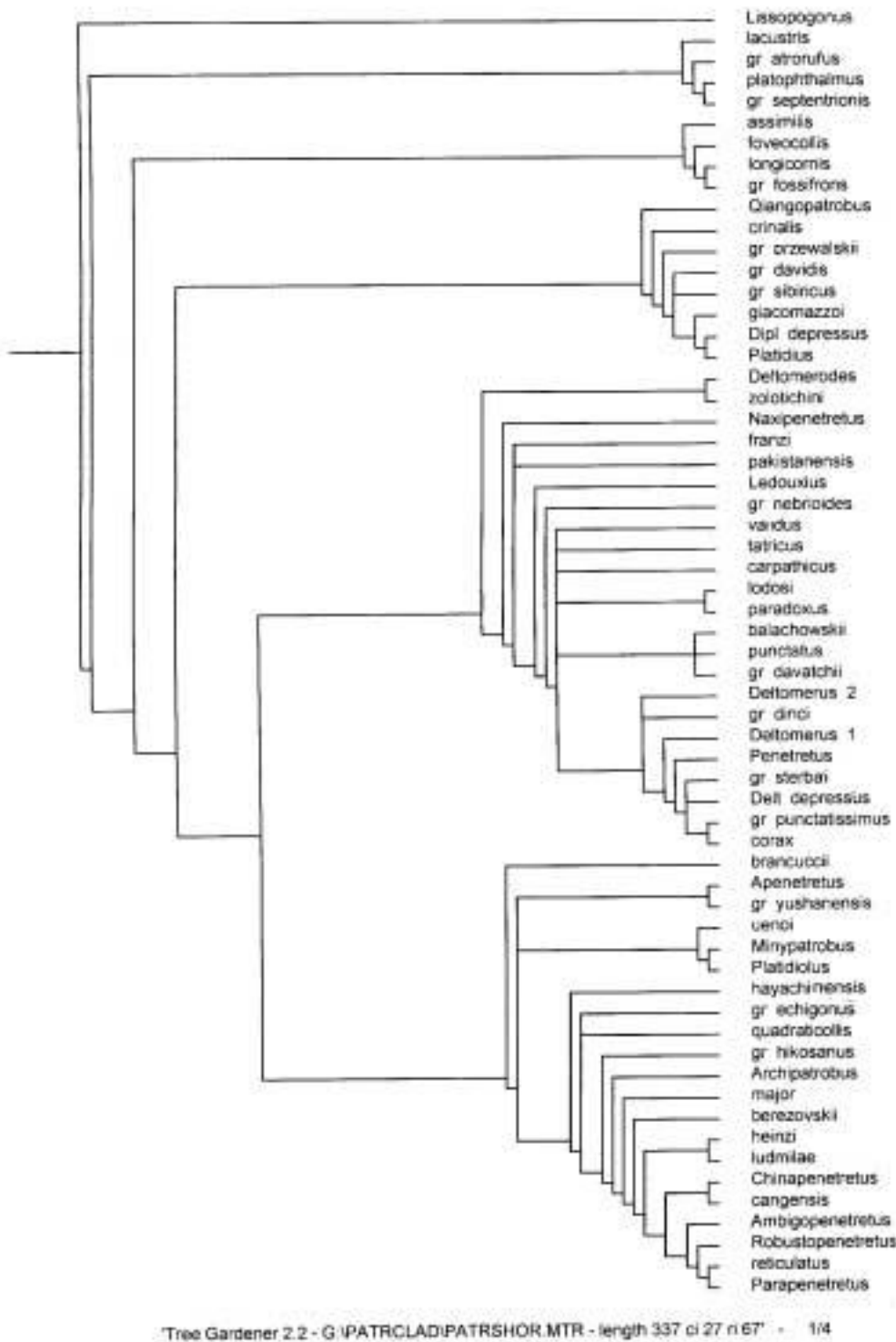


Рис. 2. Первая кладограмма групп Patrobinae, без учета полиморфизмов, построенная с применением последовательного взвешивания признаков.
 Длина=337, CI=0,27, RI=0,67; внешняя группа не показана.
 Fig. 2. First cladogram of Patrobinae units without entered polymorphisms, successive weighting option applied.
 Length=337, CI=0,27, RI=0,67; outgroup omitted.

группы Penetretus (все группы Deltomerus, включающая, однако, и «Naxipenetretus». В основании этой ветви находится род Deltomerodes. Четкую ветвь на всех четырех кладограммах образуют оставшиеся группы Patrobini, формирующие крупную монофилетиче-

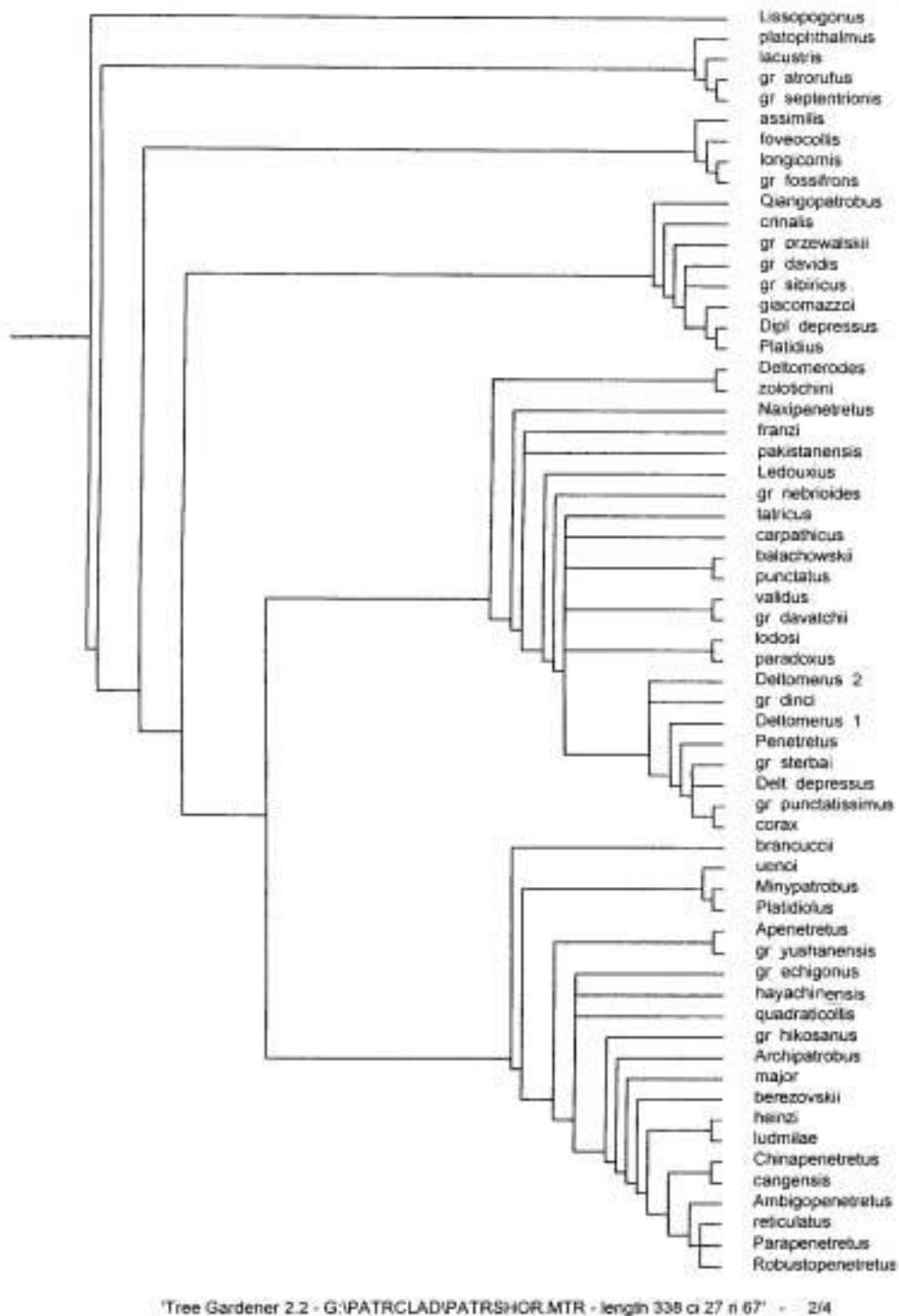


Рис. 3. Вторая кладограмма групп Patrobinae, без учета полиморфизмов, построенная с применением последовательного взвешивания признаков.

Длина=338, CI=0,27, RI=0,67; внешняя группа не показана.

Fig. 3. Second cladogram of Patrobinae units without entered polymorphisms, successive weighting option applied. Length=338, CI=0,27, RI=0,67; outgroup omitted.

скую группу (далее – подтриба Patrobina). Внутри нее очевидна монофилия «Ambigopenetretus» + «Robustopenetretus» + «reticulatus» + «Parapenetretus», основание этой ветви всегда объединено с «Chinapenetretus» + «sangensis», т.е. они родственны и образуют более крупную монофилетическую группу. Устойчивые группы образуют «heinzi» + «ludmilae» и «Minypatrobis» + «Platidiolus» + «uenoi». Достаточно часто, но не всегда, наблюдается

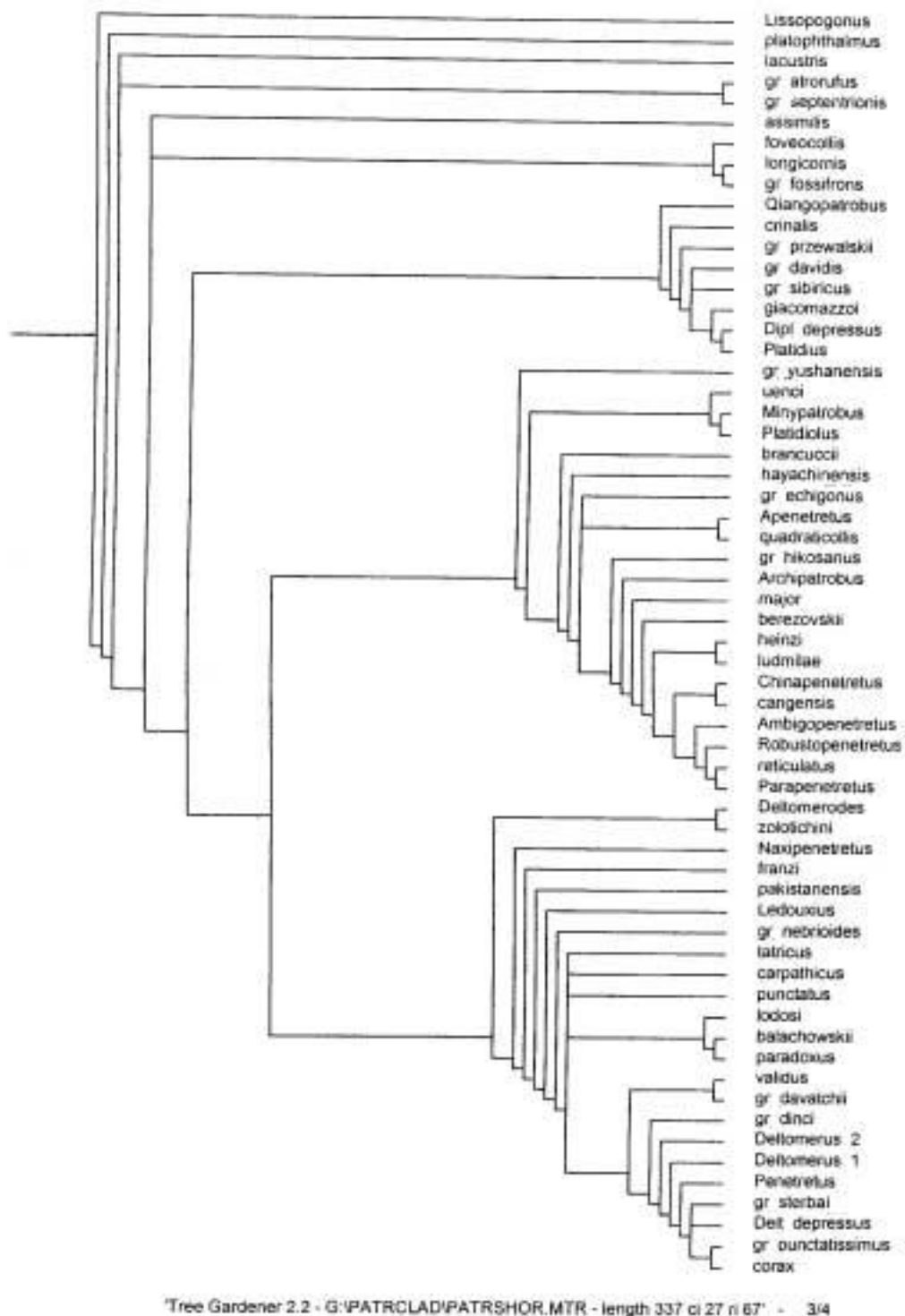


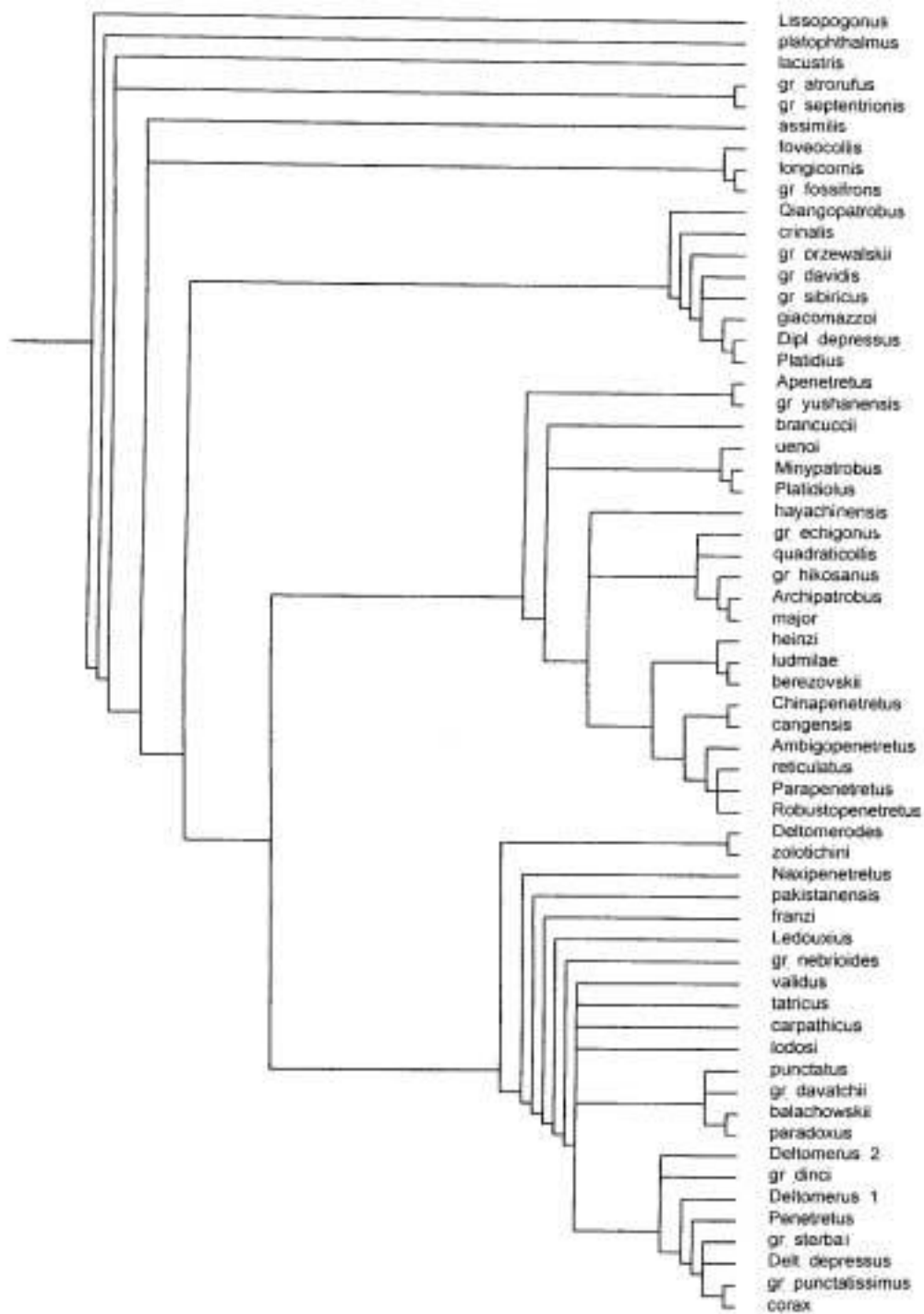
Рис. 4. Третья кладограмма групп Patrobinae, без учета полиморфизмов, построенная с применением последовательного взвешивания признаков.

Длина=337, CI=0,27, RI=0,67; внешняя группа не показана.

Fig. 4. Third cladogram of Patrobinae units without entered polymorphisms, successive weighting option applied. Length=337, CI=0,27, RI=0,67; outgroup omitted.

группа, объединяющая «Apenetretus» и «gr yushanensis», остальные исследуемые группы не образуют устойчивых ассоциаций, хотя иногда наблюдаются группы «Archipatrobis» + «major» и «heinzi» + «ludmilae». Группа «berezovskii» редко ассоциирована с «ludmilae».

Кладограмма консенсуса правила большинства, построенная на основе 1532 деревьев (рис. 6), в целом повторяет отмеченные выше закономерности. Можно отметить



Tree Gardener 2.2 - G:\PATRCLAD\PATRSHOR.MTR - length 335 ci 27 ri 87' - 4/4

Рис. 5. Четвертая кладограмма групп Patrobinae, без учета полиморфизмов, построенная с применением последовательного взвешивания признаков.

Длина=335, CI=0,27, RI=0,67; внешняя группа не показана.

Fig. 5. Fourth cladogram of Patrobinae units without entered polymorphisms, successive weighting option applied. Length=335, CI=0,27, RI=0,67; outgroup omitted.

только следующие ее принципиальные свойства. Сразу за ветвлением «Lissopogonus» следует ветвь «lacustris», занимающая среди Patrobini базальное положение. «gr yushanensis» занимает базальное положение по отношению к стальным Patrobina, не обнаруживая явного родства с другими их группами. Выделяются монофилетические группы «gr hikosanus» + «gr echigonus», «Archipatrobus» + «major», «ludmilae» + «berezovskii».

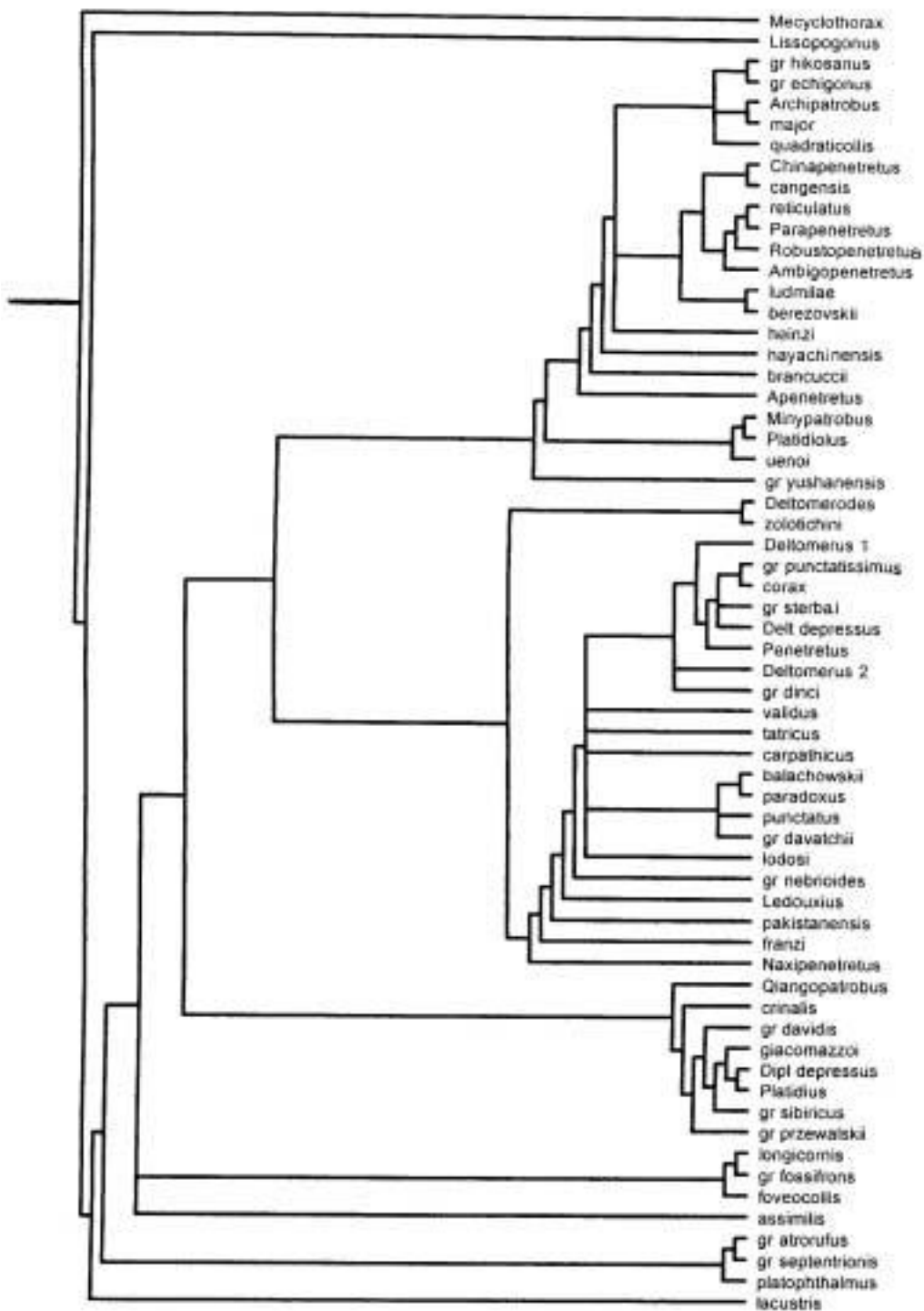


Рис. 6. Кладограмма групп подсемейства Patrobinae, без учета полиморфизмов, построенная на основе 1532 исходных методом консенсуса правила большинства.

Длина=312, CI=0,29, RI=0,70.

Fig. 6. Majority rule consensus cladogram of 1532 equally parsimonious cladograms without entered polymorphisms.

Length=312, CI=0,29, RI=0,70.

3.3. Характеристика предпочтительного дерева

В результате синтеза результатов предыдущего анализа, полученных различными способами, мы выбрали одну кладограмму, которая представляется нам наиболее

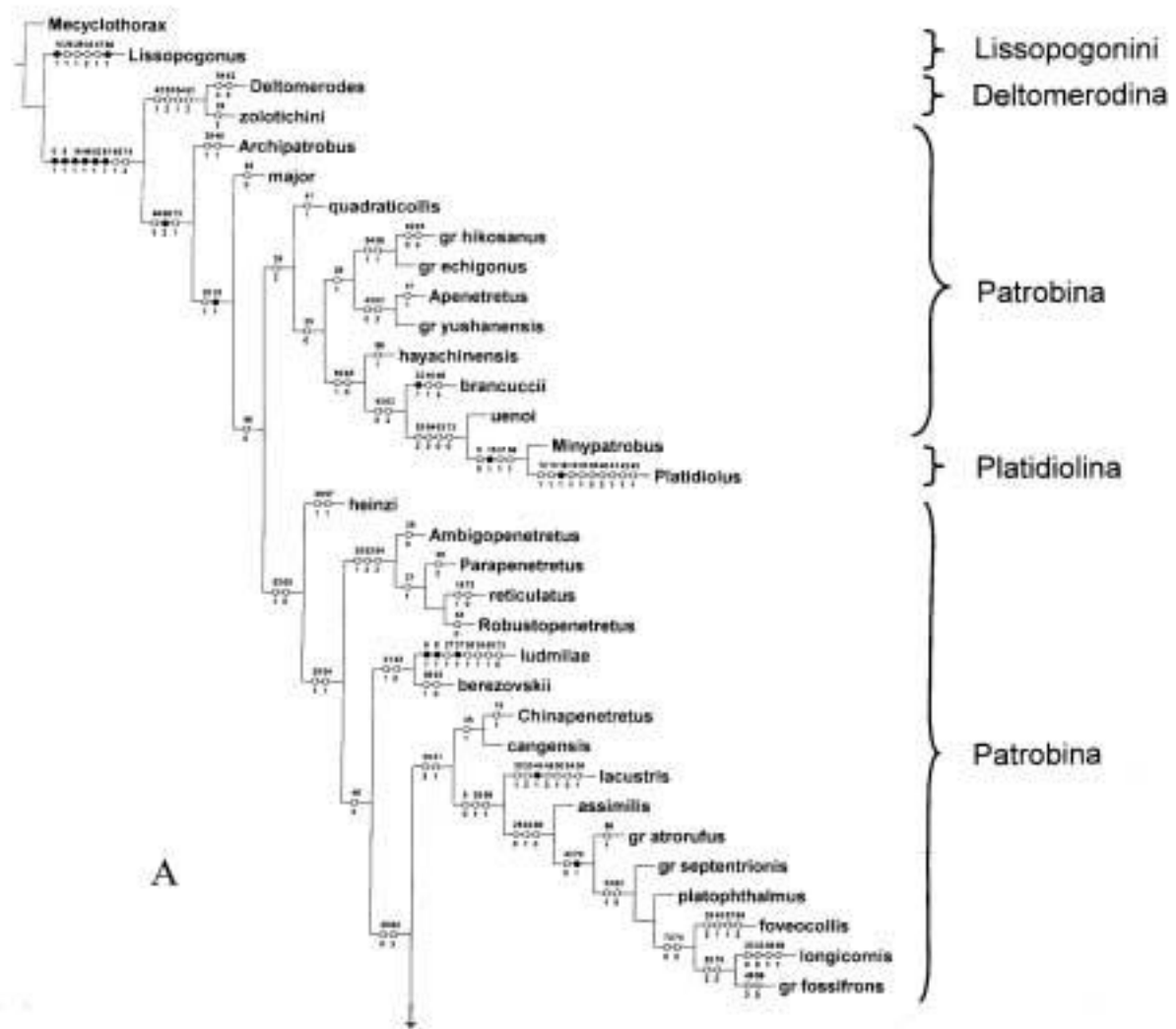
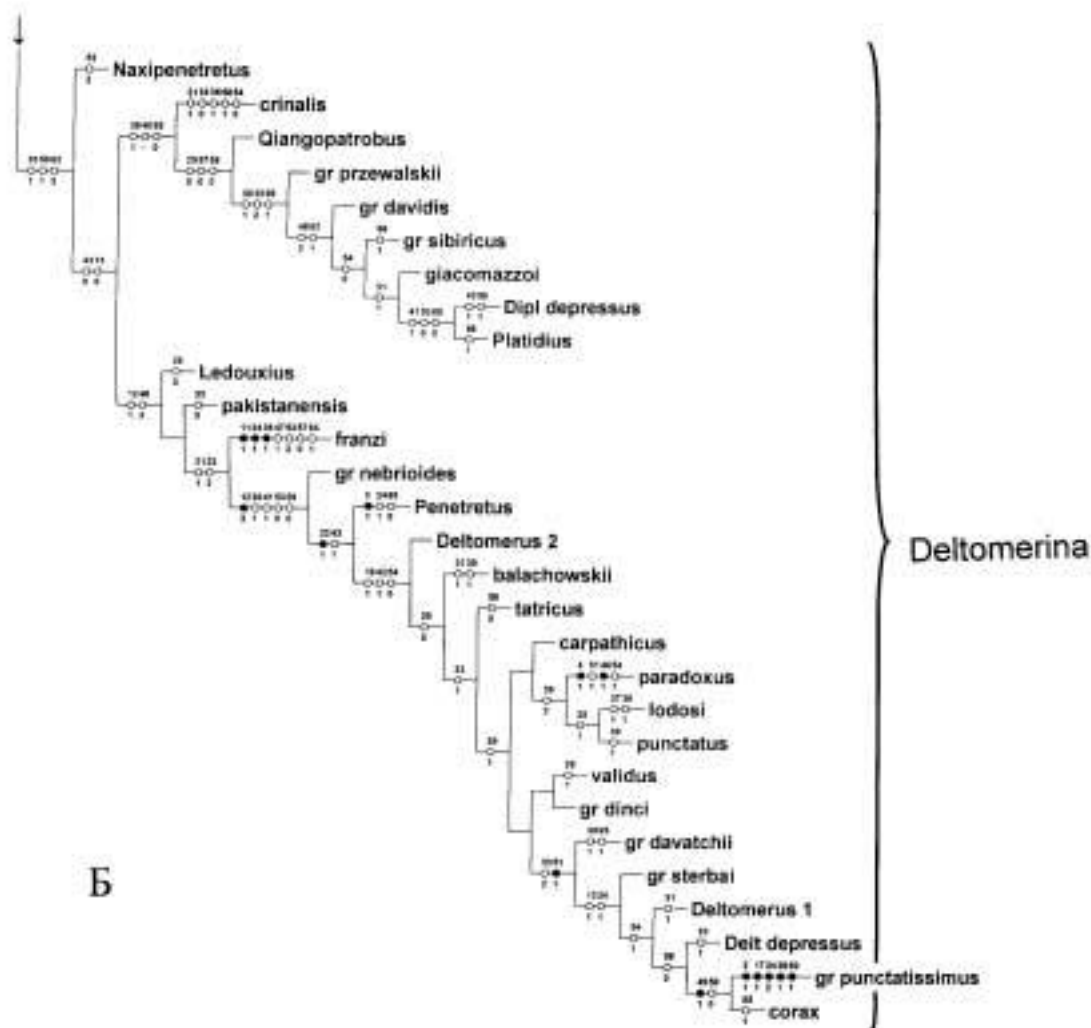


Рис. 7. Предпочтительная кладограмма групп подсемейства Patrobinae, учитывающая полиморфизмы. Длина=288, CI=0,31, RI=0,72; белые кружки обозначают гомоплазии, черные – аут- или синапоморфии, номера сверху соответствуют признакам, снизу – их состояниям.

Fig. 7. Preferred cladogram of Patrobinae units with entered polymorphisms. Length=288, CI=0,31, RI=0,72; white circles indicate homoplasies, black circles indicate aut- or synapomorphies, character numbers indicated above lines, character states below lines.

компромиссной, отражающей наиболее существенные закономерности филогенеза, выявленные ранее (рис. 7). Вместе с тем, это дерево представляет реальную филогенетическую возможность, отобранную из 1226 альтернатив. Наиболее принципиальным допущением при выборе этой схемы была монофилия рода *Patrobis* (включая близкую группу *Platypatrobis*). Базальное положение и парафилия *Patrobis* демонстрируемые при расчете без учета полиморфизмов посредством программы Hennig86, отражают допущение их прямого родства с *Lissopogon* позволяющее минимизировать число гомоплазий. Оно кажется нам маловероятным, хотя экологические особенности некоторых видов *Patrobis* возможно, и позволяют предположить такую связь. Более вероятным является конвергентное сходство этих групп, отражающее, в частности, и близкие экологические адаптации (природа которых до сих пор неясна). Основанием для такого вывода является значительное морфологическое сходство членов этого рода (и *Platypatrobis*) по ряду важных признаков, хотя и гомоплазических, присутствие в нем некоторых явно «морфологически продвинутых» видов, особенно *P. longicornis* (Say) и экологических специалистов (*Platypatrobis*



lacustris Dal., см. ниже), особенности распространения, и, наконец, их явное сходство с остальными Patrobini (см. ниже). Это дерево рассматривается ниже как предпочтительная кладограмма, моделирующая предположительный сценарий филогенеза Patrobinae.

Базальная ветвь дерева Patrobinae, «Lissorogonus», характеризуется двумя аутапоморфиями по признакам 10 (длинные лобные бороздки, ограниченные киями) и 66 (сильно различающиеся по размеру парамеры) и четырьмя гомоплазиями по признакам 26 (расширенная базально срединная линия переднеспинки), 29 (шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруди), 33 (длинные мезэпистерны) и 47 (исчезновение прищитковой поры). Основной ствол Patrobini выделяют синапоморфии по признакам 0 (потеря металлического блеска тела), 5 (увеличение размера тела), 16 (двувершинный зубец подбородка), 48 (выраженные бороздки надкрылий), 52 (частичная редукция возвратной бороздки) и 61 (наличие лопастей основания пениса) и 2 гомоплазии по признакам 65 (отсутствие апикальных склеритов эндофаллуса) и 74 (слабовыраженный бурсальный склерит). Следующая по порядку ветвления клада «Deltomerodes» + «zolutichini» характеризуется четырьмя гомоплазиями по признакам 42 (возникновение дорсального опушения лапок), 53 (редукция антеролатеральных апофиз), 54 (уменьшение высоты основания VIII тергита самок) и 62 (удлинение и желобообразная форма концевой лопасти пениса), сестринская к ней ветвь выделяется на основе синапо-

морфии по признаку 68 (возникновение равномерно суженных к вешине парамер) и гомоплазий по признакам 48 (все бороздки надкрылий развиты одинаково) и 73 (появление дистального склерита полового тракта самок). Следующая кладка «Archipatrobis» характеризуется двумя гомоплазиями по признакам 29 (шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруди) и 40 (слабо поперечный третий членик передних лапок самцов). Дальнейший филогенез Patrobini связан с потерей одношпигинового состояния бокового края переднеспинки (синапоморфия по признаку 25) и смещением задней надглазничной поры к шейной перетяжке (гомоплазия по признаку 20), хотя возврат к исходному состоянию обоих признаков наблюдается в апикальных ветвях этой трибы неоднократно. В пределах этой ветви базальное положение занимает группа «tajog», выделяемая на основании гомоплазии по признаку 62 (риверсия к исходной короткой ламелле пениса), параллельная ей ветвь характеризуется гомоплазией по признаку 56 (длинные поперечные кили VIII тергита самок). На следующем этапе филогенеза происходит отделение достаточно обширной группы внутри Patrobina (роды *Minipenetretus*, *Apenetretus*, *Patrobis*, *Varapatrobis*, *Minypatrobis*, *Platidion*) на основании гомоплазии по признаку 39 (второй членик передних лапок самцов значительно превосходит третий по ширине). Не рассматривая здесь подробно характер ветвления в этой кладке, заметим лишь, что ее апикальной ветвью является такая специализированная группа как род *Platidion*. Параллельная ветвь характеризуется гомоплазиями по признакам 53 (возникновение коротких антеролатеральных апофиз) и 65 (утрата апикального склерита вооружения эндофаллуса). Эта крупнейшая ветвь Patrobini включает подавляющее большинство известных родов (только из подтрибы Patrobina *Tibetopenetretus*, *Penetretus*, *Disomorphopatrobis*, *Qiasipenetretus*, *Chinapenetretus*, *Platypatrobis*, *Patrobis*), в качестве большой вершинной кладки в ней выделяются роды *Naxipenetretus*, *Caslopetretus*, *Qiangopatrobis*, *Diploous*, *Ledouxia*, *Batanitretus*, *Himalopenetretus*, *Penetretus*, *Deltomerodina* (далее объединяются в подтрибу *Deltomerina*), образующие монофилетическую группу. Эта последняя обширная ветвь выделяется на основании трех гомоплазий по признакам 33 (удлинение мезэпистерн), 59 (возникновение продольной депигментации VIII тергита самок) и 62 (появление длинной, желобовидной ламеллы пениса).

Из рассмотренной схемы филогенеза следует очень раннее отделение от основного ствола Patrobini рода *Deltomerodina* предшествовавшее формированию основных подтриб рода. Настоящий факт свидетельствует в пользу повышения таксономического ранга этой ветви (далее – подтриба *Deltomerodina*). Любопытно, что результаты кладистического анализа подтверждают высказанное ранее нами на основе изучения связей *Deltomerodes* другими группами предположение о наличии «гималайского центра» диверсификации у Patrobinae (Замотайлов, 1999в). В основании следующей кладки трибы находится род *Archipatrobis*, который можно считать наиболее примитивным у Patrobina. Его распространение, в общем, отвечает воззрениям Семенова-Тян-Шанского (1935) об «очаге третичной фауны», расположенном во «Внутренне-китайской» провинции. В отличие от схемы, освещенной в предыдущем разделе, большая часть Patrobina и *Deltomerina* не образует две отчетливые сестринские группы. Однако, очевидна монофилия Patrobina. Можно также предположить близкое родство *Qiangopatrobis* и *Diploous* с одной стороны, и «*Deltomerini*» в их прежнем понимании с другой. Очевидно происхождение этой группы, или *Deltomerina*, на основе одной из ветвей Patrobina.

3.4. Положение и структура отдельных таксонов

Род *Deltomerodes*. Очевидна значительная изоляция этого рода в трибе Patrobini. По результатам анализа, не учитывающего полиморфизмы; он должен быть помещен в основание ствола *Deltomerina*, при учете полиморфизмов он оказывается в основании всего ствола трибы. Основываясь на результатах наших предыдущих исследований (Замотайлов, 1999а; Zamotajlov, Sciaky, 1998), его можно считать в некотором роде переходным

между *Patrobina* и *Deltomerina*, что, возможно, отражает его древность. Мы предлагаем выделить для него особую подтрибу.

Род *Diplous* Доказана монофилия этого рода. Его ближайшим родственником является описываемый ниже род *Qiangopatrobis*. Положение этой ветви на большинстве кладограмм достаточно базально и изолировано, что подтверждает его древность. Об этом свидетельствует и достаточно изолированное положение личинки (Замотайлов, 1996). Вместе с тем, роды *Naxipenetretus* и *Caelopenetretus* обнаруживают связи как с этой ветвью, так и *Deltomerini* в их прежнем понимании. На основании этого мы склоняемся к тому, чтобы поместить этот род в подтрибу *Deltomerina* и рассматривать его как наиболее примитивный. Практически на всех кладограммах в основании рода *Diplous* находится группа *przewalskianus*. Апикальные положения занимают *D. depressus* (Gehler) и *Platidius*, характеризующиеся гомоплазиями по признакам 41 (слабо вырезанный четвертый членик передних лапок), 53 (длинные антеролатеральные апофизы VIII тергита самки) и 68 (длинные концевые лопасти парамер). Вообще, ряд *D. depressus* (Gehler) → *D. rugicollis* (Randall) → *D. filicollis* (Casey) → *D. aterrius* (Dej.) → *D. californicus* (Motsch.) образует отчетливую трансформационную серию, отражающую развитие передних углов переднеспинки, ослабление пунктировки основания переднеспинки, модификацию передних бедер и задних вертлугов. На наш взгляд, на основании реконструкции филогенеза, родственные связи *D. depressus* (Gehler) с *Platidius* очевидны, и мы предлагаем включить его в этот подрод, изменив диагноз последнего.

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

Род *Apatrobis* Монофилия группы не доказана. Если родственные отношения групп *hikosanus* и *schigonanus* имеют некоторые основания, исходя из кладистического анализа, их близкие связи с *A. hayashinensis* (Nakane) менее вероятны. Тем не менее, ввиду недостатка материала, мы не можем пока сделать более определенных выводов и склоняемся к трактовке, отвечающей интересам стабильности номенклатуры. В любом случае, связи групп *Apatrobis* с китайскими группами *Patrobina* очевидны.

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

Роды *Minypatrobis* и *Platidius* Монофилия этого комплекса и его родственные отношения с *Patrobina* доказаны. Хотя *Platidius* выделяется целым рядом гомоплазических и одним аутапоморфным признаком, это свидетельствует лишь о высоких темпах эволюции этой ветви.

Род *Penetretus* Группы *nebrioides* и *rufipennis* образуют монофилетического таксона. Вероятно, последняя является производным первой. С другой стороны, признаки строения пениса и его внутреннего мешка, не использованные в исходной матрице, свидетельствуют скорее о более близких отношениях между *P. rufipennis* (Dej.), *P. temporalis* Bedel, *P. andalusii* (Reut.) и *P. imitatorum* Zamot. и удаленном положении *P. nebrioides* (Vuill.). Уточнение реального положения этих видов требует привлечения дополнительных признаков. Не исключено, что монофилия этой группы позже может быть доказана.

Род *Deltomerus* Род занимает апикальное положение в филогенетическом древе подсемейства. Взаимоотношения отдельных групп и комплексов видов этого крупнейшего рода трибы не могут быть истолковано однозначно на основании полученных результатов. Очевидно лишь, что не существует филогенетических доводов для выделения подрода *Paradeltomerus*. Группы *sterbadepressus* и *punctatissimus* являются наиболее эволюционно продвинутыми как в роде, так и в подсемействе в целом. На довольно близ-

кой к ним ступени эволюции стоит и группа *elegans* sensu n., особенно *D. werner* Reitt. По всей видимости, Средиземноморье явилось ареной принципиальных эволюционных преобразований в этой ветви *Deltomerina*, которые реализовались сразу в нескольких ее группах. Очевидно «венцом» эволюции *Patrobinae* является группа *punctatissimus*, характеризующаяся сразу пятью аутапоморфиями, знаменующими, видимо, новый этап адаптации подсемейства к изменяющимся условиям среды.

3.5. Позicionирование групп с неопределенными признаками

Предпринята попытка уточнения филогенетического положения групп с неполным набором известных признаков. Полная матрица подвергнута эвристическому анализу в программе WinClada, в результате чего построено 1500 деревьев. Кладограмма, полученная из них методом консенсуса правила большинства, представлена на рис. 8. Даже при значительной неопределенности ряд описанных выше монофилетических групп проявляет значительную стабильность. Это «*gr hikosanus*» + «*gr echigonus*», «*Apenetretus*» + «*gr yu-shanensis*», «*Platidiolus*» + «*Minypatrobis*» + «*uenoi*», «*Parapenetretus*» + «*Robustopenetretus*» + «*reticulatus*» + «*Ambigopenetretus*», «*Qiangopatrobis*» + [все группы *Diplous* + «*Platypatrobis*» + [все группы *Patrobis* + «*nebrioides*» + «*Penetretus*» + [все группы *Deltomerini* + добавленных групп, «*wittmeri*» оказывается сестринской *Parapenetretus* (это подтверждает ранее установленную позицию этой группы), «*falciger*» образует монофилетическую группу с «*franzi*» (при этом, на уровне 100%). Положение «*iturupensis*», «*valentinae*», «*sikkimensis*» и «*kaganensis*» не может быть уточнено на основании имеющихся данных, и кладиристический анализ определяет их место в системе подсемейства только на уровне трибы.

4. Фенетический анализ

Кластеризация методом невзвешенного арифметического среднего (рис. 9) на основе вторичной матрицы, рассчитанной с использованием коэффициента Чекановского-Сьеренсена в форме *b*, демонстрирует минимальное сходство между «*Lissorogonus*» и всеми остальными группами *Patrobinae*. Ветвь *Patrobini* образуют две обширные группы. Первая включает все группы родов *Deltomerus*, *Penetretus*, *sedouxii*, *Maxipenetretus*, *Himalopenetretus*, *Deltomerodes*, *Minypatrobis*, *Platidiolus*. С некоторыми изменениями, она соответствует прежнему объему *Deltomerini*. Вторая группа включает роды *Parapenetretus*, *Quasipenetretus*, *Apenetretus*, *Parapatrobis*, *Apatrobis*, *Tibetopenetretus*, *Minipenetretus*, *Archipatrobis*, *Chinapenetretus*, *Diplous*, *Patrobis*, *Caelopenetretus*, *Qiangopatrobis*, *Dimorphopatrobis*.

В первой группе *Minypatrobis* + *Platidiolus* образуют общую ветвь, хотя и с довольно низким уровнем сходства сравниваемых групп. «*Minypatrobis*» и «*uenoi*» оказываются в ней наиболее близкими. *Ledouxii* образует общую группу с *Maxipenetretus*, делаясь большая группа, объединяющая *Deltomerus* + *Penetretus*. Наиболее изолированное положение в ней занимает «*punctatissimus*», следующее по порядку ветвление отделяет род *Penetretus*. При этом «*Penetretus*» и «*nebrioides*» образуют общую группу. Группа «*paradoxus*» обнаруживает большое сходство с другими группами *Deltomerini*. Во второй группе первое ветвление отделяет роды *Caelopenetretus*, *Qiangopatrobis*. Большинство групп *Diplous* род *Dimorphopatrobis*. Интересно, что *Qiangopatrobis* оказывается наиболее близким к группе *przewalskii*. Центральные группы образуют следующую ветвь. Внутри нее выделяются все группы рода *Patrobis* + *Platypatrobis* (при этом последний занимает наиболее базальное, изолированное положение), ветвь «*Platidiolus*» + «*Dipl depressus*», более апикальное положение занимают остальные группы, из которых особого упоминания заслуживают следующие, обнаруживающие более близкое сходство: «*Robustopenetretus*» + «*Parapenetretus*» + «*Ambigopenetretus*» (к которым на несколько меньшем уровне

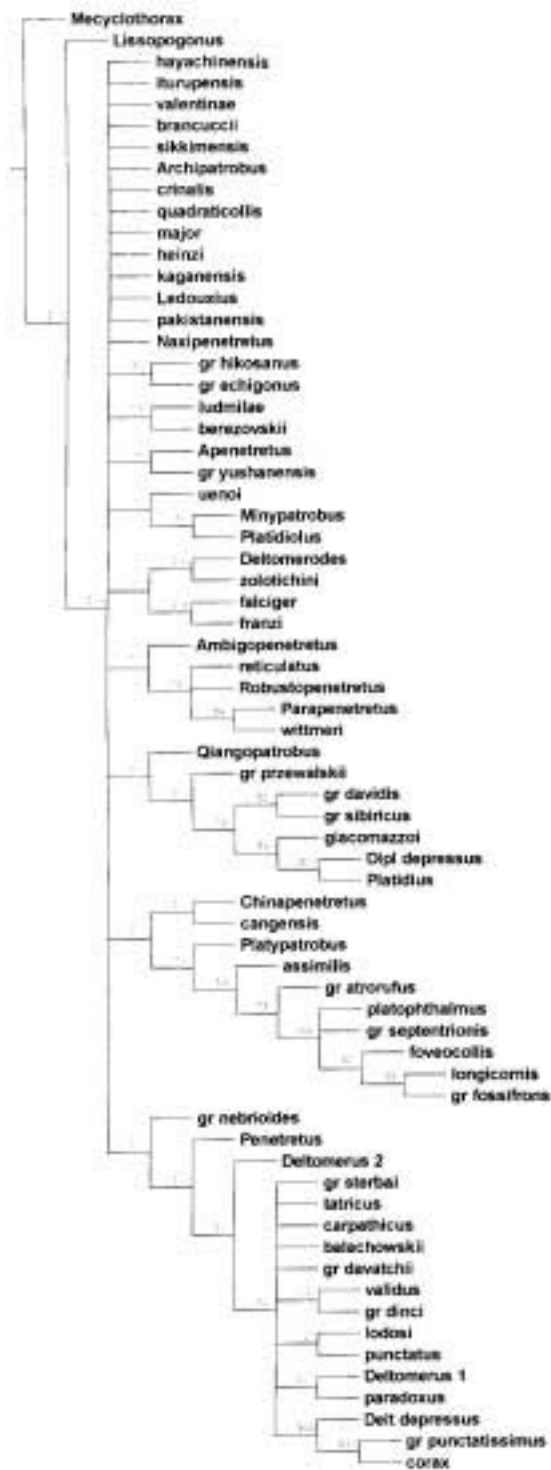


Рис. 8. Кладограмма групп подсемейства Patrobinae (включающая таксоны с неопределенными признаками), учитывающая полиморфизмы, построенная на основе 1500 исходных методом консенсуса правила большинства.

Длина=377, CI=0,23, RI=0,61; цифры обозначают процент совпадения.

Fig. 8. Majority rule consensus cladogram of Patrobinae units of 1500 equally parsimonious cladograms with entered polymorphisms (including units with ambiguity).

Length=377, CI=0,23, RI=0,61; numbers are the percentage of coincidence.

сходства присоединяется «berezovskii»), «gr echigonus» + «gr hikosanus» + «hayachinensis», «major» + «quadraticollis». Базально по отношению к ним расположены Archipatrobis Chinapenetretus

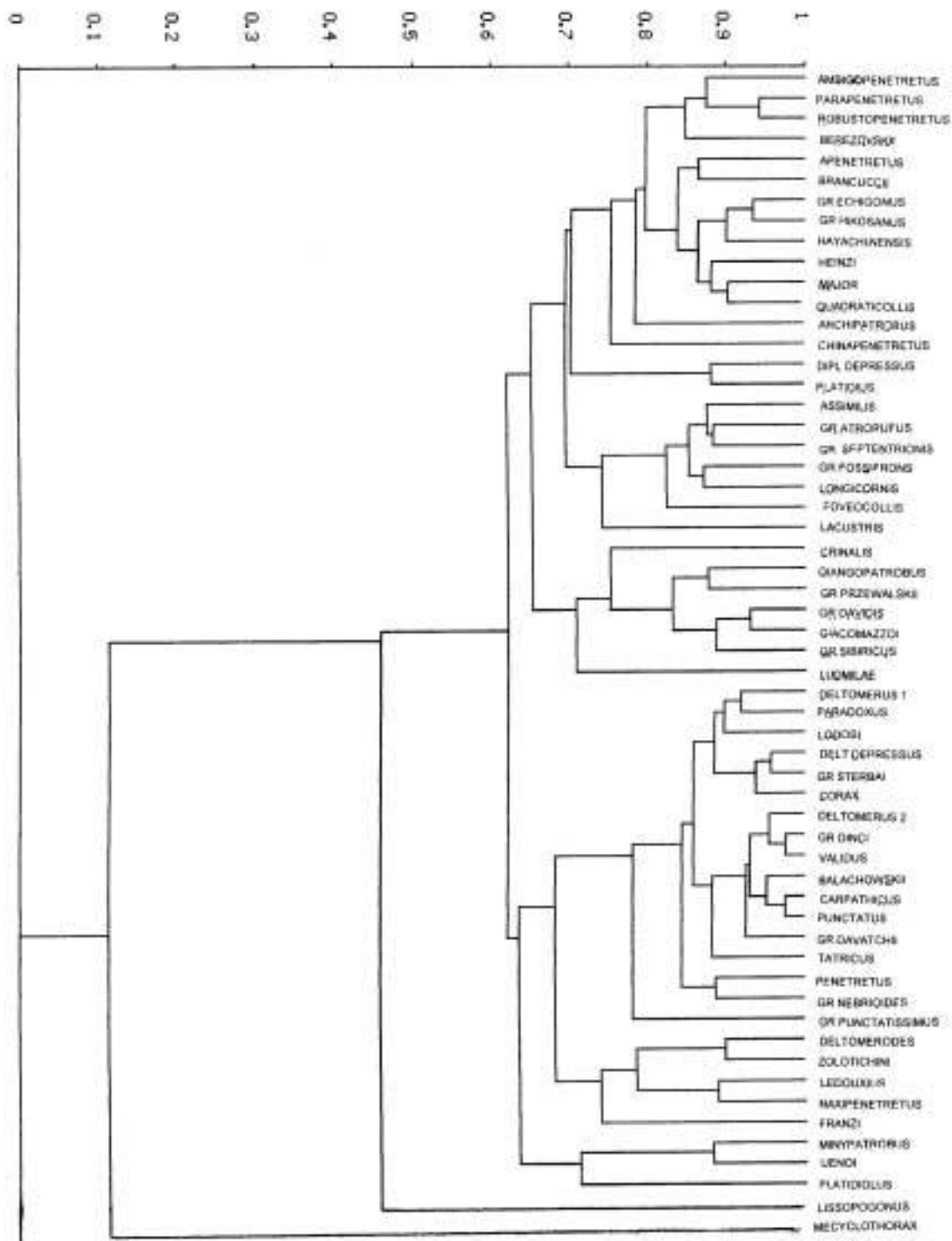


Рис. 9. Дендрограмма сходства групп подсемейства Patrobinae, построенная методом невзвешенного арифметического среднего.

На шкале приведены значения коэффициента сходства.

Fig. 9. Similarity dendrogram of Patrobinae units constructed using UPMGA method. Scale indicates similarity indices.

Таким образом, на основании фенетического сходства подтверждается близость Minypatrobis, Platidiolus, Giangopatrobis, Biploous и родов Parapenetrebus всех групп Patrobis, всех групп Deltomerus, а также родство Patrobis, Platypatrobis, изолированное положение Chinapenetrebus и Dimorphopatrobis, установленные в предыдущей главе.

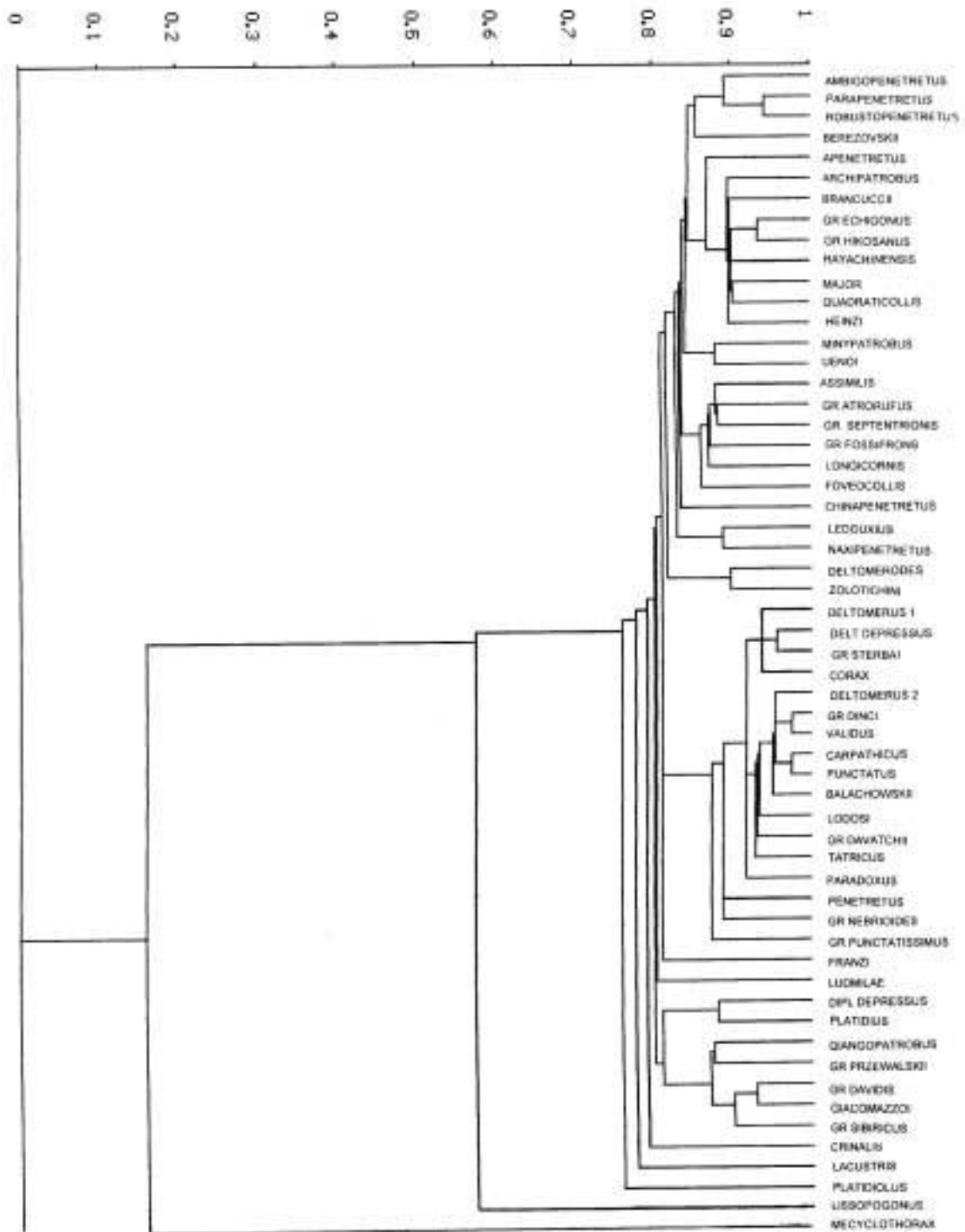


Рис. 10. Дендрогрaмма сходства групп подсемейства Patrobrinae, построенная методом одиночного присоединения.

На шкале приведены значения коэффициента сходства.

Fig. 10. Similarity dendrogram of Patrobrinae units constructed using single linkage method. Scale indicates similarity indices.

С другой стороны, следует отметить большое сходство всех групп Apatrobus (прежнем понимании), изолированное от других Diplous (положение D. depressus (Gobl.) + Platicus) сходство групп рода Penetratus также сильно изолированное в роде Deltomerus (положение группы punctatissimus)

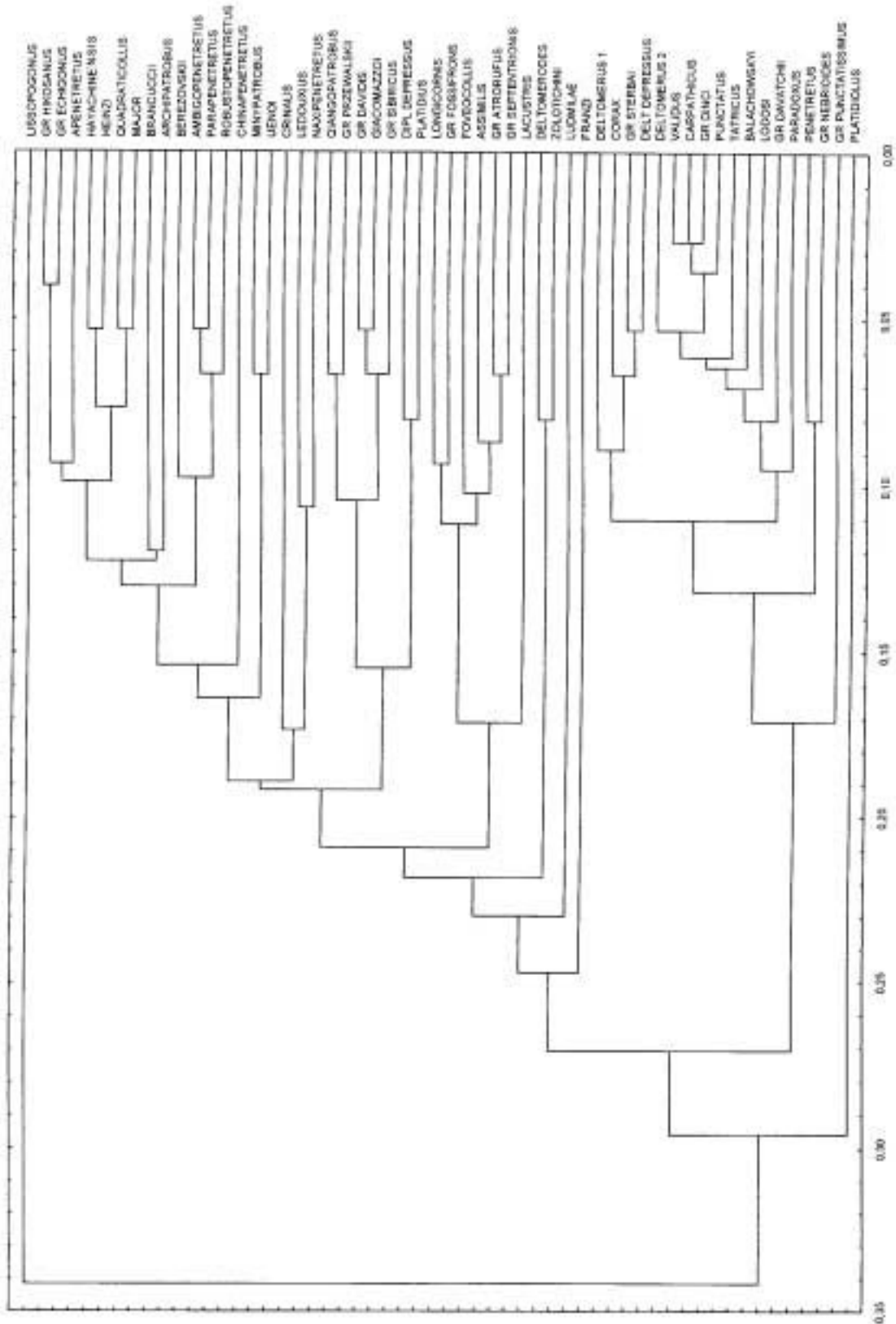


Рис. 11. Дендрограмма различия групп подсемейства Патробинае, построенная методом невзвешенного арифметического среднего.

На шкале приведены значения метрических расстояний.

Fig. 11. Dissimilarity dendrogram of Patrobinae units constructed using UPMGA method. Scale indicates distance measures.

Не анализируя детально дендрограмму, построенную на основе той же вторичной матрицы методом одиночного присоединения (рис. 10), остановимся лишь на принципиальных отличиях ее конфигурации от предыдущей. Во-первых, «*Dipl depressus*» + «*Platidius*» образуют общую ветвь с остальными группами *Diploous*, хотя присоединяются к ним с меньшим уровнем сходства, чем, например, *Qiangopatrobini*. Во-вторых, базальное, наиболее изолированное положение среди всех *Patrobini* занимает род *Platidiolus*.

Кластеризация методом невзвешенного арифметического среднего на основе матрицы, построенной с помощью меры процентного несовпадения (рис. 11), также демонстрирует ряд отмеченных выше закономерностей. Во-первых, очевидна близость всех групп *Diploous* и *Qiangopatrobini*, при этом последний наиболее сходен с группой *przewalskai*. «*Dipl depressus*» + «*Platidius*» занимают в этой ветви наиболее изолированное положение. Близкими оказываются все группы рода *Patrobini*, базально к ним присоединяется *Platytrabobus*. В комплексе *Deltomerini* и *Penetretini* группы *Penetretus* оказываются сближенными, а группа *punctatissimus* занимает наиболее изолированное положение. Базальное положение ко всем *Patrobini* занимает и род *Platidius*. Принципиальным отличием является раннее ветвление обширной группы, объединяющей только *Deltomerini* и *Penetretini* (идеально совпадающей с *Deltomerini* в их прежнем понимании), ассоциация «*gr hikosanus*» и «*gr echigonus*» с *Apenetretus*. Важная изоляция в оставшейся группе «*franzi*».

На дендрограмме, построенной на основе той же матрицы методом одиночного присоединения (рис. 12), различаются некоторые из отмеченных ранее кластеров, хотя показатели различия между многими анализируемыми группами оказываются одинаковыми, что делает общую картину неудобной для анализа. Из принципиальных отличий следует отметить наибольшую удаленность от прочих групп рода *Patrobini* *longicornis* (Say), изолированное положение рода *Caelopenetretus* и базальное в стволе *Patrobini* положение *Gimalopenetretus*, *Platytrabobus* и *Perbomerodes*.

В заключение подчеркнем, что представленная далее система *Patrobinae* является компромиссом, основанным на результатах всех вышеописанных методов анализа. Мы стремились к тому, чтобы все крупные роды подсемейства были представлены бесспорно монофилетическими группами, в случае недоказанной монофилии, мы воздерживались в основном от объединения групп в более крупные таксоны, за исключением случаев, когда их высокое фенетическое сходство было очевидным. Результаты фенетического анализа являлись также основанием для повышения таксономического ранга некоторых особенно сильно отличающихся групп. Наконец, не последнюю роль сыграли и соображения стабильности номенклатуры. Выделяемые ниже подтрибы *Patrobini* едва ли имеют строгий филогенетический смысл и введены скорее для удобства классификации значительного по объему массива таксонов. Практическая диагностика таксонов групп рода и семейства *Patrobinae* все еще представляет значительную трудность и не является предметом настоящего исследования, приведенная ниже определительная таблица носит предварительный характер.

5. Экология и хорология

Представители рода *Lissopogon* во всей видимости, являются типичными подстилочными зональными мезофилами, ведущими полуоткрытый образ жизни (подобно видам *Mesoclotheta* и многим другим жужелицам), о чем, в частности, свидетельствует металлический блеск верха тела. Экология *Lissopogon* не описана, но устные сообщения сборщиков подтверждают это предположение.

Подавляющее большинство видов трибы *Patrobini* обитает в увлажненных и прохладных местах, особенно часто в поймах и припойменных участках рек и ручьев, на галечниках рек и озер, у краев ледников и снежников, на вечной мерзлоте. Таким образом, они являются преимущественно интразональными формами. При этом, в зависимости от географической широты, представители *Patrobini* встречаются на различных высотах,

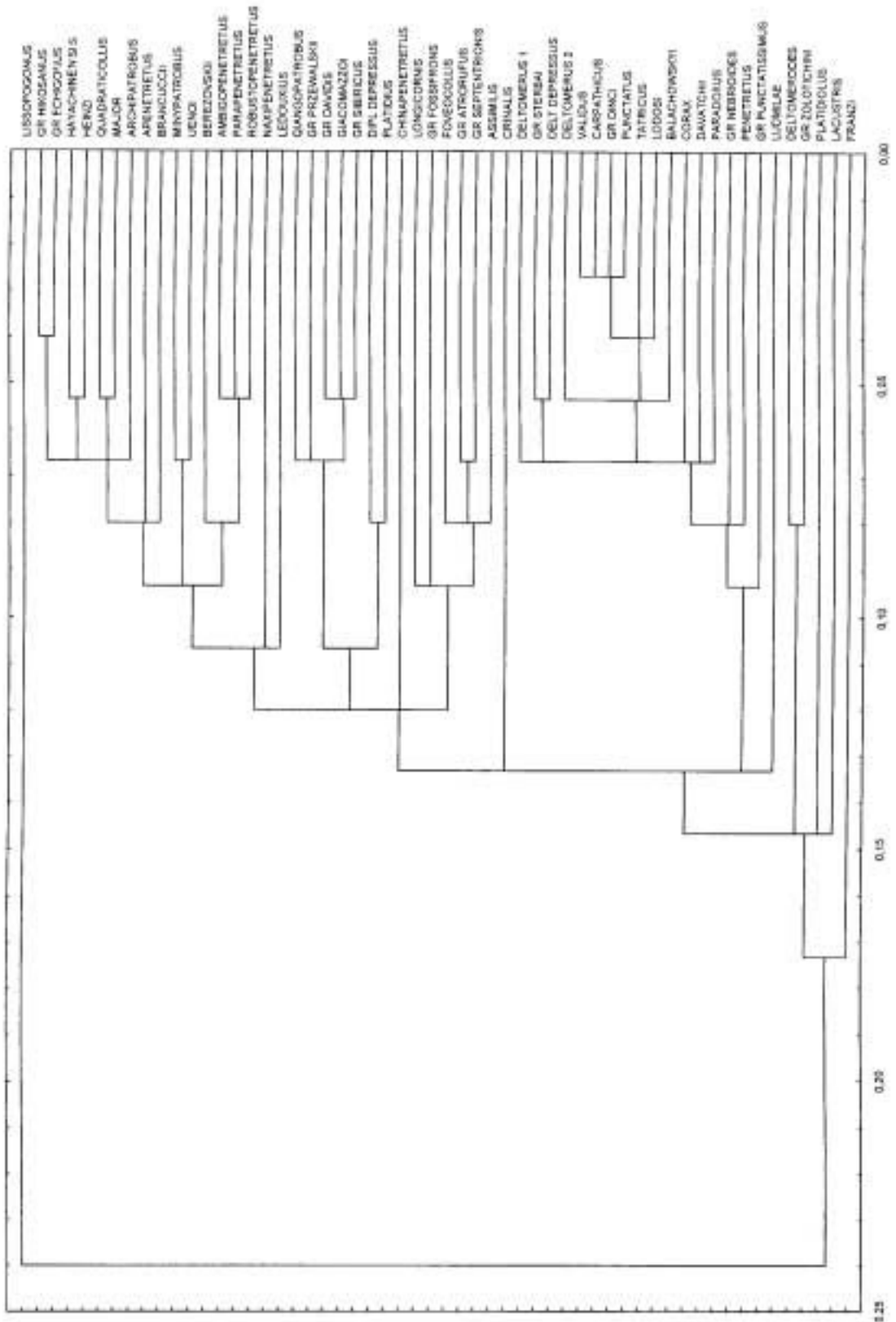


Рис. 12. Дендрограмма различия групп подсемейства Patrobinae, построенная методом одиночного присоединения.

На шкале приведены значения метрических расстояний.

Fig. 12. Dissimilarity dendrogram of Patrobinae units constructed using single linkage method.

Scale indicates distance measures.

заселяя подходящие биотопы практически от уровня моря до 5500 м над ур. м. В особенно холодных условиях, например, на больших высотах, некоторые виды, очевидно, становятся менее гигрофильными. Образ жизни преимущественно скрытный, активные жуки на поверхности наблюдаются достаточно редко. Лишь очень немногие виды заселяют зональные сообщества и являются, по всей видимости, мезофилами. Максимальную эвритопность демонстрирует *Patrobium* не менее, даже в пределах этого рода можно наблюдать весь спектр переходов от типичных интразональных гигрофилов до зональных мезофилов. Например, *P. atrorivum* (Ström.), *P. styricornis* Chaud., *P. lecorchardii* Chaud. и *P. fossifrons* (Esch.) обычно встречаются у воды, по берегам водоемов, в тени, на галечниках, лишь иногда на болотах. Несколько меньшая гигрофильность характерна для *P. assimilis* Chaud. *P. styricornis* Chaud. заселяет заболоченные овраги в лиственных лесах, *P. longicornis* (Say) - луга, осветленные лиственные леса и даже поля, а *P. foveosum* (Esch.) вообще не связан с водой и предпочитает притененные участки, обычен на гниющих бревнах и встречается на достаточно сухих моренах (Carter, 1981; Lindroth, 1945, 1955, 1961 и др.). Обладая, вероятно, самым обширным ареалом *P. septentrionale* Dej. проявляет и максимальную экологическую пластичность. Этот вид встречается как по берегам рек и озер в очень влажных условиях, так и на болотах, в густом кустарнике, зарослях вереска и ивы, на травянистых склонах, лугах, в тундре. Любопытно, что он хорошо переносит холод, жуки обычны у снега и на снегу, в Гренландии личинки охотятся на снегу даже зимой (в период диапаузы?) и иногда проникают в землянки местных жителей, чем вызывают панику (Böcher, 1988 и др.). Таким образом, можно констатировать, что все группы *Patrobini* хорошо переносят, тяготеют или так или иначе связаны с холодными и влажными условиями. Эта достаточно узкая адаптивная зона, без сомнения, ограничивает эволюционные возможности подсемейства и определяет многие наблюдаемые параллелизмы. Как и у других насекомых, обитающих в нестабильных условиях, развитие *Patrobini* растянуто и даже в пределах одной климатической зоны продолжительность жизненного цикла отдельных видов может колебаться от одного до двух лет.

По всей видимости, возможностей покинуть эту зону сравнительно немного. Один из известных путей – постепенный переход к эндогеяному (или даже гипогейному) образу жизни, который отмечен у некоторых видов рода *Platidiobius* обитающих на гольцах Дальнего Востока. Стоит отметить, что наряду с такими видами, в роде есть и вполне типичные гигрофилы, заселяющие галечники у рек и потоков. Очень своеобразный образ жизни отмечен у *Platypatrobium laetivum* Dast., который обитает в гнездах бобров (Goulet, 1965 и др.). Особый интерес вызывает природа морфологических преобразований в апикальных кладах родов *Deltomerus* и *Penetretus* выражающихся, в частности, в развитии густого волосяного покрова и светлой окраске тела. Густые волоски на поверхности тела, как правило, наблюдаются у открытоживущих жужелиц, не способных к рытью. Они могут увеличивать несмачиваемость тела, повышая плавучесть, или защищать его от перегрева (Шарова, 1981 и др.). Светлая окраска часто является приспособлением к обитанию в жарких условиях и повышенной освещенности. Нам представляется, что условия временно пересыхающих потоков Северной Африки (Бернар, 1949 и др.), в которых обитают наиболее уклоняющиеся от типичного плана строения *Deltomerus* виды группы *punctatissimus* смогли привести к возникновению указанных морфоэкологических адаптаций. Очевидно, что эти морфологические приспособления являются преадаптациями к еще более принципиальным изменениям, которые могут развиваться на их основе и привести к расширению адаптивной зоны исследуемой группы. Мы склонны рассматривать их как наиболее важные, сходные по своему порядку с возникновением *Patrobini* на основе предков, напоминавших *Lissorogonini* *Mecyclothorax*.

Подсемейство имеет преимущественно голарктическое распространение (как было отмечено выше, лишь триба *Lissorogonini* выходит за пределы Голарктики в Юго-Восточную Азию, и ее представители встречаются в Северной Индии, Лаосе, Вьетнаме и на Яве). Подавляющее большинство известных видов обитает в Палеарктике и заселяет

различные горные системы альпийской складчатости, лишь 10 видов из 212 не выходит за пределы Северной Америки. Ареалы горных (почти всегда бескрылых) видов сравнительно невелики и расцениваются отдельными авторами как реликтовые, многие из таких видов образуют подвидовые аллопатрические формы. Поскольку предполагаемые центры адаптивной радиации и экспансий трибы *Patrobini* уже были рассмотрены нами ранее (Замотайлов, 1999в), заметим лишь, что большинство родов подтрибы *Patrobina* распространены, главным образом, в Восточной Азии. Подтриба *Deltomerina*, как следует из результатов настоящего анализа, также имеет восточноазиатское происхождение, однако подавляющее большинство ее членов (из родов *Penetretus* и *Deltomerus*) обитает в Средиземноморье.

Число родов с видами, имеющими обширные ареалы, невелико. При этом они почти всегда содержат и относительно локальные виды. Это *Archipatrobus* – распространенный в горах Юго-Западного Китая, низкогорьях и равнинах Китая, Кореи и Японии, *Patrobus* отдельные виды которого образуют обширные палеарктические, неарктические и голарктические (в основном, циркумполярные, бореальные или бореомонтанные) ареалы, простирающиеся вплоть до нижней Арктики, *Diplocephalus* – только подрод *Platidius* – группа *sibiricus*, представители которого образуют обширные ареалы в Восточной Азии и на западе Северной Америки, и, вероятно, *Platidius* (по крайней мере, *P. borealis* Zaitsev & Lafer, *P. rufus* Shaud. имеют достаточно обширные ареалы в Северо-Восточной Азии, а *P. vandykei* Kurn. – обширный ареал в Северной Америке).

Суммируя доступные данные по экологии и распространению *Patrobini*, можно предположить, что окончательное формирование ареалов современных видов происходило уже в послеледниковый период. Очевидно, в аридных горных системах они полностью вымерли (вероятно, своеобразным «фильтром» явилась ксеротермическая эпоха), лишь единицы (*Verberomerus*) смогли приспособиться к условиям обитания близ сезонных водотоков и достаточно жаркого климата. Широкие бореальные и бореомонтанные ареалы некоторых *Patrobini* формировались, очевидно, при отступлении льда, когда на значительных территориях возникали подходящие условия, характеризующиеся высокой влажностью и прохладой. В связи с этим показательно, что *P. septentrionalis* был найден в позднегляциальных отложениях Западной Европы (Lindroth, 1960 и др.), что свидетельствует о его обычности в этот период.

6. Диагностика триб и родов подсемейства *Patrobinae*

Как уже было отмечено выше, информация о преимагинальных стадиях *Patrobinae* носит отрывочный характер (Замотайлов, 1996; Макаров, 1994; Шарова, 1964; Emden, 1942; Thompson, 1979 и др.), и личинки большинства родов пока неизвестны. Составление нового определителя родов по личинкам представляется нам сейчас преждевременным.

Определительная таблица триб, подтриб, родов и подродов по имаго*

- 1(2). Верх тела с металлическим блеском, лобные бороздки ограничены киллями по бокам, зубец подбородка заостренный, все бороздки надкрылий, кроме первой, сглажены или неразличимы; базальная часть радиального поля надкрылий редуцирована на значительном протяжении, возвратная бороздка отчетливая, основание пениса закрыто, в виде капсулы, левая парамерла значительно больше правой (триба *Lissopogonini* Zaitsev & Lafer)..... **Lissopogonus** Andr.
- 2(1). Верх тела без металлического блеска, обычно темно окрашен, лобные бороздки без килей по бокам, зубец подбородка двуворшинный, по крайней мере несколько бороздок надкрылий (часто – все) развито полностью, радиальное поле редуцировано лишь непосредственно перед плечами, возврат-

* В таблицу добавлен вид *Parapenetretus retusus* Zaitsev & Lafer, морфологически обособленный от других групп, но не приведен «*Apatrobus*» *sikkimensis* (Zaitsev & Ledoux), о котором мы не располагаем достаточной информацией.

- ная бороздка неразличима или плохо различима, основание пениса открыто, в виде симметричных лопастей, левая парамера лишь незначительно больше правой (триба **Patrobini** Kirby).
- 3(24). Скапус с несколькими щетинками.
- 4(11). Скапус с несколькими длинными щетинками, слабо различающимися по длине, темпоральные щетинки обычно имеются, если нет, то мезэпистерны длинные (подтриба **Deltomerina** Chaud., частью).
- 5(6). Лапки сверху голые (иногда с немногими маленькими щетинками на первом членике), субментум с 1 парой щетинконосных пор с каждой стороны.....**Penetretus** Motsch.
- 6(5). Лапки сверху покрыты волосками, субментум с 3 или более парами щетинконосных пор с каждой стороны (**Deltomerus** Motsch.).
- 7(10). Переднегрудь не покрыта волосками или с отдельными немногочисленными волосками, стерниты брюшка лишь с отдельными немногочисленными щетинками у вершины.
- 8(9). Основание надкрылий образует более или менее отчетливые плечи и резкое сужение у щитка, переднеспинка причленяется к надкрыльям свободно, образуя отчетливую перетяжку, надкрылья одноцветные, без рисунка из пятен.....**Deltomerus** s. str.
- 9(8). Надкрылья без отчетливых плеч, равномерно сужаются у щитка, задний край переднеспинки перекрывает основание надкрылий сверху, ее боковой край более или менее плавно переходит в боковой край надкрылий, последние с отчетливым рисунком из 4 красных или бурых пятен.....**Paradeltomerus** Apf.
- 10(7). Переднегрудь и стерниты брюшка сплошь покрыты короткими волосками.....**Berberomerus** Zamot., **subgen. n.**
- 11(4). Скапус с 2 или более щетинками, из которых отчетливо выделяется макрохета (или все щетинки одинаково короткие), темпоральные щетинки всегда отсутствуют, мезэпистерны короче, короткие или умеренной длины.
- 12(23). Подбородок с 2 продольными умеренно глубокими бороздками, разделяющими его достаточно широкую среднюю часть и боковые лопасти, последний членик челюстных щупиков не конический, внутренняя часть мезэпимер отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, лапки сверху покрыты волосками или голые.
- 13(14). Мандибулы очень длинные, без отчетливого ретинакула (рис. 25, 26), мезэпистерны медиально спереди глубоко вырезаны (рис. 98), заднегрудь сзади средних тазиков слабо вогнута, передние лапки самца расширены слабее (подтриба **Deltomerina** Chaud., частью).....**Himalopenetretus** Zamot., **gen. n.**
- 14(13). Мандибулы короче, с отчетливым ретинакулом, мезэпистерны равномерно сходятся к заднегруды, сзади средних тазиков она более или менее выпуклая, передние лапки самца расширены сильнее.
- 15(16). Лапки покрыты сверху волосками, проксимальный склерит эндофаллуса с базальным флагеллумом, левая парамера у вершины широкая, обычно усечена (подтриба **Deltomerodina** Zamot., **subtr. n.** **, частью).....**Deltomerodes** Deuve (частью, см. тезу 36)
- 16(15). Лапки сверху голые, проксимальный склерит эндофаллуса без базального флагеллума, левая парамера у вершины узкая, заострена.
- 17(20). Задняя надглазничная пора расположена между задним краем глаза и шейной перетяжкой, концевая лопасть пениса длинная, желобовидная дорсально (подтриба **Deltomerina** Chaud., частью).
- 18(19). Глаза сильно выпуклые, щеки короткие, но отчетливые, надкрылья широкие и сильно уплощенные, с широким боковым кантом, вершинный угол надкрылья отчетливый, более или менее матовые, мезэпистерны короткие, шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруды.....**Patanitretus** Zamot., **gen. n.**
- 19(18). Глаза слабовыступающие, щеки неотчетливые, надкрылья узкие, слабовыпуклые, с узким боковым кантом, вершинный угол надкрылья округлен, более или менее блестящие, мезэпистерны более или менее длинные, шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в передний край мезэпимер.....**Ledouxius** Zamot.
- 20(17). Задняя надглазничная пора расположена у самой шейной перетяжки, концевая лопасть пениса более или менее короткая и треугольная или слабоудлиненная (подтриба **Patrobina** Kirby, частью).
- 21(22). Боковой край переднеспинки с 1 щетинконосной порой в основании вершинной трети, передний край заднегруды не образует у средних тазиковых впадин валика, дискальные поры развиты на третьем и седьмом (1 пора в основании) промежутках надкрылий.....**Chaetopatrobis** Lafer
- 22(21). Боковой край переднеспинки с 4-10 щетинконосными порами, передний край заднегруды у средних тазиковых впадин окантован более или менее отчетливым валиком, дискальные поры развиты только на третьем промежутке надкрылий.....**Parapenetretus** Kurn. (частью, см. тезы 51, 55)
- 23(12). Средняя часть подбородка вздута в виде широкого ребра и резко обособлена от боковых лопастей 2 широкими и глубокими ямками, их стенки обычно с микроскопическими хетами, последний членик челюстных щупиков конический, внутренняя часть мезэпимер глубоко вклинивается между средне-

** Типовой род **Deltomerodes** Deuve, 1992, обозначен здесь.

- и заднегрудью, ширина которых у средних тазиковых впадин невелика, почти достигает их, лапки сверху покрыты волосками (подтриба **Platidiolina** Zamot. & Lafer, **stat. n.**).....**Platidiolus** Chaud.
- 24(3). Скапус с единственно антеродорсальной щетинкой.
- 25(26). Половой диморфизм ярко выражен, самцы крупнее, их голова шире, с более резко выпуклыми висками; голова гипертрофирована, переднегрудь между передними тазиковыми впадинами и передним краем образует глубокую перетяжку (вид сбоку, рис. 28), задние вертлуги длинные (рис. 31), достигают или заходят за боковой край надкрылья у обоих полов, у самца притупленные апикально (подтриба **Patrobina** Kirby, частью).....**Dimorphopatrobis** Casale & Sciaky
- 26(25). Половой диморфизм не развит или развит слабо; голова нормальная, переднегрудь без перетяжки, задние вертлуги короткие, лишь у самца *Diplous californicus* (Motsch.) длинные, заостренные апикально.
- 27(30). Виски не развиты или очень короткие, заметно короче диаметра глаза, голова резко разделена шейной перетяжкой сразу за глазами, срединная бороздка переднеспинки желобообразно расширена у основания (подтриба **Patrobina** Kirby, частью).
- 28(29). Боковой край переднеспинки с единственной щетинконосной порой, мезэпимеры узкие или умеренно широкие, слабо расширены латерально, мезэпистерны короче, часто очень короткие (рис. 62-75), коготковый членик задних лапок сверху гладкий, дискальные поры развиты только на третьем промежутке надкрылий.....**Patrobis** Dej.
- 29(28). Боковой край переднеспинки с 3-4 щетинконосными порами, мезэпимеры сильно расширены латерально, простираются анеролатерально и достигают плечевой области, мезэпистерны длинные (рис. 76), коготковый членик задних лапок сверху с отчетливой бороздкой, помимо третьего промежутка надкрылий, дискальные поры развиты в основании первого и пятого.....**Platypatrobis** Darl.
- 30(27). Виски всегда развиты, примерно равны или длиннее диаметра глаза, более или менее плавно сходятся к шейной перетяжке, которая значительно удалена от глаз, щеки плавно переходят в виски, срединная бороздка переднеспинки не расширена у основания.
- 31(34). Мезэпимеры сильно расширены латерально, их передний угол далеко простирается анеролатерально и достигает плечевой области, мезэпистерны длинные (рис. 80-90), боковой край переднеспинки всегда с 1 щетинкой, дискальные поры развиты только на третьем промежутке надкрылий, тело более или менее уплощенное (подтриба **Deltomerina** Chaud., частью).....**Diplous** Motsch.
- 32(33). Четвертый членик сильно вырезан у вершины, двулопастный, вырезка достигает половины его длины или заходит за нее, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки короткие (рис. 174-183), вершины парамер вытянуты в очень длинные концевые лопасти, более или менее расширенные субапикально, несущие, помимо апикальных щетинок, ряд из небольших щетинок по вентральному краю.....**Diplous** s. str.
- 33(32). Четвертый членик слабо вырезан у вершины, вырезка не достигает половины его длины, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки длинные (рис. 184-186), вершины парамер вытянуты в длинные концевые лопасти, несущие несколько апикальных и немного коротких субапикальных щетинок.....**Platidius** Chaud.
- 34(31). Мезэпимеры узкие или умеренно широкие, слабо расширены латерально, мезэпистерны короче, часто очень короткие.
- 35(40). Мезэпистерны длиннее (рис. 78, 79, 91, 92, 94).
- 36(37). Лапки сверху покрыты волосками, поперечные кили восьмого тергита самки короткие, занимающие латеральное положение (рис. 171-173), базальный флагеллум проксимального склерита эндофаллуса развит, левая парамера у вершины широкая, обычно усечена (подтриба **Deltomerodina** Zamot., **subtr. n.**, частью).....**Deltomerodes** Deuve (частью)
- 37(36). Лапки сверху голые, поперечные кили восьмого тергита самки длинные, достигающие или почти достигающие срединной линии тергита, базальный флагеллум не развит, левая парамера у вершины заострена или образует концевую лопасть (подтриба **Deltomerina** Chaud., частью).
- 38(39). Боковой край переднеспинки с 1 щетинкой, шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в передний край мезэпимер (рис. 91, 92), второй членик передних лапок самца едва больше третьего, последний более или менее поперечный, вентральные щетинки на пятом членике лапок отсутствуют, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки короткие, но отчетливые (рис. 187, 188), склерит в основании гонапофиз не развит.....**Qiangopatrobis** Zamot., **gen. n.**
- 39(38). Боковой край переднеспинки с 3-4 щетинками, шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруды (рис. 94), второй членик передних лапок самца заметно больше третьего, последний более или менее продольный, вентральные щетинки на пятом членике лапок имеются, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки невыраженные (рис. 190), склерит в основании гонапофиз хорошо развит.....**Naxipenetretus** Zamot.
- 40(35). Мезэпистерны короче (рис. 36-53, 55-61, 93).
- 41(56). Передний край заднегруды у средних тазиковых впадин окантован более или менее отчетливым валиком.

- 42(43). Второй членик передних лапок самца едва больше третьего, последний отчетливо поперечный, восьмой тергит самки с широкой продольной депигментированной полосой в вершинной части (рис. 189), ламелла пениса в виде длинного открытого дорсально желоба, апикальный склерит эндофаллуса развит, параметры образуют длинные концевые лопасти (подтриба **Deltomerina** Chaud., частью).....**Caelopenetretus** Zamot. & Ito
- 43(42). Второй членик передних лапок самца заметно или значительно больше третьего, последний более или менее продольный, восьмой тергит самки без отчетливых депигментированных участков в вершинной части, ламелла пениса иной формы, апикальные склериты эндофаллуса отсутствуют, вершины параметров более или менее заостренные (подтриба **Patrobina** Kirby, частью).
- 44(47). Задняя надглазничная пора расположена между задним краем глаза и шейной перетяжкой, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки длинные (рис. 147, 148).....**Chinapenetretus** Kurn.
- 45(46). Субментум с 4-6 щетинконосными порами с каждой стороны, переднее поперечное вдавление переднеспинки без крупных щетинконосных пор, надкрылья с узким боковым кантом, радиальное поле редуцировано у самого основания надкрылий.....**Chinapenetretus** s. str.
- 46(45). Субментум с 2 щетинконосными порами с каждой стороны, переднее поперечное вдавление переднеспинки с 1-2 крупными щетинконосными порами с каждой стороны, надкрылья с широким боковым кантом, радиальное поле редуцировано в основной $\frac{1}{3}$ надкрылий.....**Baiopenetretus** Zamot., **subgen. n.**
- 47(44). Задняя надглазничная пора расположена у самой шейной перетяжки, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки невыраженные (рис. 137-145).....**Parapenetretus** Kurn.
- 48(49). С каждой стороны головы между передним краем глаза и шейной перетяжкой развито 2 (реже 3) щетинконосные поры, боковой край переднеспинки с 1 щетинкой.....**Ambigopenetretus** Zamot., **subgen. n.**
- 49(48). С каждой стороны головы между передним краем глаза и шейной перетяжкой развито не меньше 3 (обычно более) щетинконосных пор, боковой край переднеспинки с несколькими щетинками.
- 50(53). Второй членик передних лапок самца заметно больше третьего^{*}, тело крупнее и (или) более массивное, обычно менее блестящее.
- 51(52). Более массивный, лобные бороздки длинные и глубокие, простираются назад почти до шейной перетяжки, голова обычно в грубой пунктировке, субментум с 2 щетинконосными порами с каждой стороны, коготковый членик без щетинок вентрально, склерит в основании гонапофиз хорошо развит.....**Robustopenetretus** Zamot. & Sciaky, **stat. n.**
- 52(51). Менее массивный, лобные бороздки менее глубокие, слабо простираются назад, голова без грубой пунктировки, субментум с 3 щетинконосными порами с каждой стороны, коготковый членик с щетинками вентрально, склерит в основании гонапофиз не развит.....**P. reticulatus** Zamot.
- 53(50). Второй членик передних лапок самца значительно превосходит третий по размеру, тело меньше и стройнее, обычно более блестящее.
- 54(55). С каждой стороны головы между передним краем глаза и шейной перетяжкой развито только 3 щетинконосные поры, надкрылья и их промежутки более выпуклые, плечи более округленные, плечевой зубчик развит слабее.....**Butanopenetretus** Zamot.
- 55(54). С каждой стороны головы между передним краем глаза и шейной перетяжкой обычно развито 5 и более щетинконосных пор, надкрылья и их промежутки более плоские, плечи более резкие, плечевой зубчик развит сильнее.....**Parapenetretus** s. str.
- 56(41). Передний край заднегруди не образует у средних тазиковых впадин валика (подтриба **Patrobina** Kirby, частью).
- 57(66). Второй членик передних лапок самца значительно превосходит третий по размеру.
- 58(59). Боковой край переднеспинки с 2-3 щетинками, тело более массивное, переднеспинка широкая, почти квадратная.....**Minipenetretus** Zamot., **gen. n.**
- 59(58). Боковой край переднеспинки с 1 щетинкой, тело стройнее, переднеспинка не квадратная, отчетливо сердцевидная.
- 60(61). Антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки невыраженные (рис. 154, 155), ламелла пениса сильно сплющена латерально, проксимальный склерит эндофаллуса отсутствует, параметры небольшие, частично редуцированы, полностью мембранозные у вершины.....**Minypatrobis** Uéno
- 61(60). Антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки выраженные, длинные или короткие, ламелла пениса не сплющена латерально или сплющена в другой плоскости, проксимальный склерит эндофаллуса более или менее хорошо выражен, параметры нормально развиты, с небольшим мембранозным участком или без него.

* Этот признак остался неизученным у *Butanopenetretus*, известного только по самцу.

** Этот признак остался неизученным у *P. reticulatus* Zamot., известного только по самке.

- 62(63). Коготковый членик с щетинками вентрально, у основания восьмого тергита самки расположено отчетливое овальное депигментированное поле (рис. 151-153).....**Apatrobus** Habu & Vaba
- 63(62). Коготковый членик без щетинок вентрально, основание восьмого тергита самки без отчетливого депигментированного участка.
- 64(65). Более массивный и выпуклый, виски сильнее выпуклые, переднеспинка менее сердцевидная, сильно сужена к основанию, с отчетливыми основными зубцами, поверхность переднеспинки гладкая, без отчетливых пунктировки, внешние бороздки надкрылий несколько сглажены, мезэпимеры резко расширены медиально (рис. 41), третий членик передних лапок слабопоперечный, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки короткие (рис. 136), ламелла пениса в виде более или менее удлиненной плоской лопасти.....**Parapatrobus** Zamot., **stat. n.**
- 65(64). Более стройный и плоский, виски менее выпуклые, почти косые, переднеспинка более сердцевидная, умеренно сужена к основанию, обычно без отчетливых основных зубцов, поверхность переднеспинки более или менее сильно пунктирована, все бороздки надкрылий развиты одинаково, мезэпимеры не расширены резко медиально (рис. 55), третий членик передних лапок продольный, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки длинные (рис. 150), ламелла пениса в виде длинного открытого дорсально желоба.....**Apenetretus** Kurn., **stat. n.**
- 66(57). Второй членик передних лапок самца лишь едва или заметно превосходит третий по размеру.
- 67(68). Боковой край переднеспинки с 1 щетинкой, третий членик передних лапок слабо поперечный.....**Archipatrobus** Zamot.
- 68(67). Боковой край переднеспинки с несколькими щетинками, третий членик передних лапок более или менее продольный.
- 69(70). Более стройный и блестящий, коготковый членик без щетинок вентрально.....**Quasipenetretus** Zamot., **gen. n.**
- 70(69). Более массивный и менее блестящий, коготковый членик с щетинками вентрально.
- 71(72). Крупнее, длина более 13 мм, краевая серия из 16 или более щетинконосных пор, второй членик передних лапок самца заметно больше третьего, центральная часть восьмого тергита самки без отчетливой склеротизации, антеролатеральные апофизы длинные, поперечные кили короткие (рис. 133), эндофаллус с длинным и заостренным апикальным склеритом.....**Grandipenetretus** Zamot. & Sciaky, **stat. n.**
- 72(71). Меньше, длина менее 10 мм, краевая серия из 14 или менее щетинконосных пор, второй членик передних лапок самца едва больше третьего, в центре восьмого тергита самки развит отчетливый узел склеротизации, антеролатеральные апофизы короткие, поперечные кили длинные (рис. 135), эндофаллус без отчетливых апикальных склеритов.....**Tibetopenetretus** Zamot. & Sciaky, **stat. n.**

7. Таксономические замечания

На основании проведенного анализа изменен объем надродовых группировок *Patrobinini*, которые получили статус подтриб (см. ниже список подсемейства). К трем имеющимся добавлена новая подтриба, *Deltomerodina*, диагноз которой совпадает с таковым рода *Deltomerodes*. Повышен до родового статус *Grandipenetretus*, *Tibetopenetretus*, *Parapatrobus*, снижен до подродового – *Robustopenetretus*. Предложено 5 новых родов и 3 подрода, описания которых приводятся ниже. Два из них, основанных на неизвестном ранее материале, сопровождаются кратким описанием новых видов.

Род *Minipenetretus* Zamotajlov, **gen. n.**

Типовой вид *Penetretus quadraticollis* Bates, 1891.

Диагноз. Тело полностью пигментировано, черное или черно-коричневое; голова не гипертрофирована, виски выражены, но короче диаметра глаз, скапус с 1 щетинкой, щетинки педицелла расположены апикально, максимальная ширина апикального членика челюстных щупиков расположена у его середины, подбородок с 2 щетинками, его боковые лопасти отделены от центральной части косыми бороздками, субментум с 2 щетинками с каждой стороны, 2 щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, задняя расположена рядом с шейной перетяжкой; переднеспинка слабосердцевидная, почти квадратная, диск голый, боковой край с 2-3 щетинками, срединная линия не расширена базально, переднегрудь голая, лишь с отдельными щетинками; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в передний край мезэпимер (рис. 39), последние узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны короткие; второй членик передних лапок самца намного больше третьего, последний более или менее продольный, четвертый членик слабо вырезан апикально, лапки сверху голые, коготковый членик с щетинками снизу; надкрылья с хорошо развитыми плечами, прищитковая пора выражена, все бороздки надкрылий хо-

рошо развиты, дискальные поры имеются только на третьем промежутке; антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки длинные (рис. 134), длина его основной части значительно превышает уровень эпитеггита, поперечные кили длинные, центральная часть тергита без отчетливой склеротизации и депигментированных участков; ламелла пениса плоская, удлинённая, эндофаллус с проксимальным и 1 апикальным склеритами, базальный флагеллум не развит, парамеры без апикальной мембраны или крупных мембранозных участков, их вершины более или менее заостренные, парамеры достаточно резко сужены к вершине; склерит в основании гонапофиз большой, правильной формы, бурсальный склерит хорошо развит, овальный. Формы мелких размеров.

По облику напоминает виды родов *Chinapenetretus*, *Tibetopenetretus* и некоторых *Parapenetretus*, отличия от которых были рассмотрены нами ранее (Zamotajlov, Sciaky, 1999). Отчетливые родственные связи этого рода среди *Patrobina* не прослеживаются.

Этимология. Название образовано от латинского слова «*minus*» (наименьший) и родового названия *Penetretus*, что отражает небольшие размеры тела членов рода.

Состав. Включает единственный описанный политипический вид *M. quadraticollis* (Bates), распространенный в Западной Сычуани.

Род ***Parapenetretus*** Kurnakov, 1960
Подрод ***Ambigopenetretus*** Zamotajlov, **subgen. n.**

Типовой вид *Parapenetretus kabaki* sp. n.

Диагноз. Тело полностью пигментировано, черное или темно-коричневое; голова не гипертрофирована, виски выражены, длинные, скапус с 1 щетинкой, щетинки педицелла расположены апикально, максимальная ширина апикального членика челюстных щупиков расположена у его середины, подбородок с 2 щетинками, его боковые лопасти отделены от центральной части косыми бороздками, субментум с 2 щетинками с каждой стороны, 2 – 3* щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, задняя расположена рядом с шейной перетяжкой; переднеспинка сердцевидная, диск голый, боковой край с 1 щетинкой, срединная линия не расширена базально, переднегрудь голая, лишь с отдельными щетинками; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруды (рис. 48), мезэпимеры узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть ограничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны короткие; второй членик передних лапок самца заметно больше третьего, последний более или менее продольный, четвертый членик сильно вырезан апикально, лапки сверху голые, коготковый членик с щетинками вентрально; плечи достаточно хорошо выражены, прищитковая пора имеется, все бороздки надкрылий хорошо развиты, дискальные поры имеются только на третьем промежутке; антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки не выражены (рис. 144), длина его основной части едва превышает уровень эпитеггита, поперечные кили длинные, центральная часть тергита без отчетливой склеротизации и депигментированных участков; ламелла пениса короткая, более или менее треугольная, эндофаллус только с проксимальным склеритом, базальный флагеллум не развит, парамеры без апикальной мембраны или крупных мембранозных участков, их вершины более или менее заостренные, вытянуты в короткие концевые лопасти; склерит в основании гонапофиз имеется, бурсальный склерит хорошо развит. Виды средних размеров.

Дифференциальный диагноз – см. определительную таблицу.

Этимология. Название образовано от латинского слова «*ambigūus*» (неясный, двоякий) и родового названия *Penetretus*, что отражает переходное положение этой группы между родом *Parapenetretus* и другими родами *Patrobina*.

Состав. Включает 2 описываемых ниже вида из горного массива Дасюшань (Западная Сычуань).

Parapenetretus (Ambigopenetretus) kabaki Zamotajlov, sp. n.

Голотип, ♂ (ЗИН), Китай, Сычуань, ЮЮЗ от Шимиан, В склон г. «4977», 3 от Лиджипин, 3000-4150 м над ур. м., 5. VII. 2000 (И. Белоусов, И. Кабак). Паратипы, 50 ♂, 51 ♀ (ИБ, ИК), там же, вместе с голотипом; 1 ♂ (ИБ), там же, 2700-4000 м над ур. м., 4. VII. 2000 (И. Белоусов, И. Кабак).

Описание. Общий вид как на рис. 13. Тело темно-коричневое или черно-коричневое, голени, усики и щупики светлее, коричневые или рыжие, верх блестящий. Голова гладкая, лобные бороздки довольно короткие, неглубокие, более или менее равномерно расходятся кзади, отношение ширины головы к ширине переднеспинки 0,74-0,82, глаза слабо, виски – отчетливо выпуклые, щеки не обособлены, 2-3 щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, очень редко – 4 поры с одной стороны; подбородок как на рис. 218; челюстные щупики без щетинок. Переднеспинка сердцевидная, отношение ее ширины к длине 1,22-1,35, боковой край умеренно сходится к основанию, плавно изогнут перед задними углами, передние углы отчетливые, почти не выдаются вперед, задние углы острые, немного оттянуты в стороны, с

* Различия в числе щетинконосных пор наблюдаются даже в пределах отдельных популяций, 1 экземпляр *P. (A.) kabaki* sp. n. имеет 4 поры, но 2 из них образуют пучок у заднего края глаза.

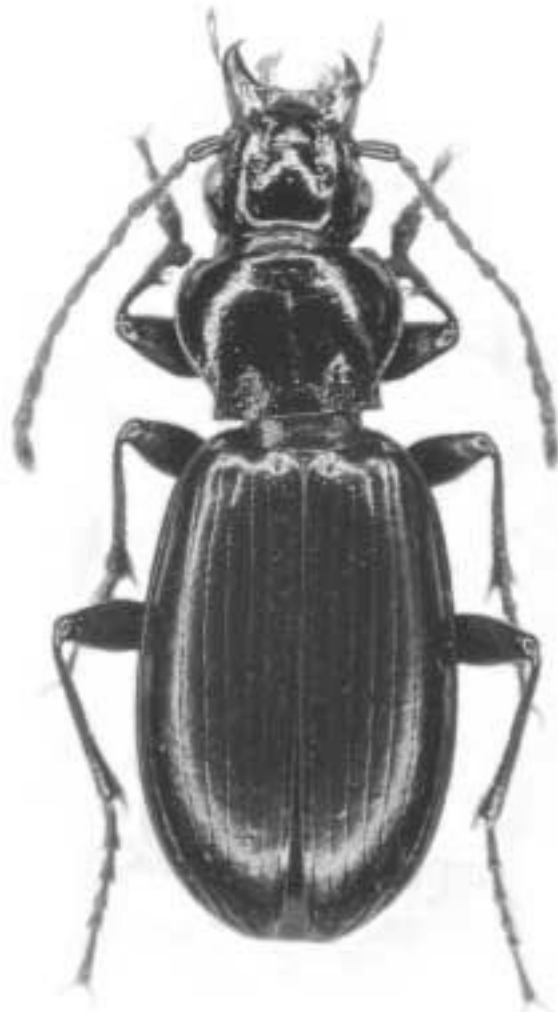


Рис. 13. *Parapenetretus kabaki* Zamot., **sp. n.**, голотип, ♂, общий вид.
 Fig. 13. *Parapenetretus kabaki* Zamot., **sp. n.**, holotype, ♂, general view.

отчетливой складкой, переднее поперечное вдавление поверхностное, иногда нежно пунктированное, базальные вдавления довольно глубокие, умеренно пунктированные, не разделены отчетливо на 2, срединная линия спереди сглажена. Латероапикальные щетинки четвертого членика лапок отчетливо не различимы, дорсолатеральные слабо удалены от вершины членика. Надкрылья слабовыпуклые, отношение их длины к ширине 1,53-1,71 и ширины к ширине переднеспинки 1,38-1,48, плечи округленные, но отчетливые, не выдаются вперед, плечевой зубчик слабо развит, бороздки неглубокие, обычно нежно пунктированные по всей длине, реже без выраженной пунктировки, третий промежуток с 3 (редко 4) небольшими дискальными порами, краевая серия из 9-12 пор, разрежена посередине. Анальный стернит с 2 щетинками у ♂ и 4 у ♀. Пенис (рис. 219, 220) резко изогнут в основании, концевая лопасть сильно отогнута вентрально, у вершины почти под углом 90° (вид сбоку), и налево (вид сверху), с крупным зубцом у вершины дорсально справа, заострена на вершине; эндофаллус с большим, двулопастным проксимальным склеритом; обе парамеры (рис. 221, 222) с 2-3 длинными апикальными и 1-3 короткими субапикальными щетинками. Половой тракт самки (рис. 223) с небольшим округлым бурсальным склеритом; апикальный гоноксит с 1 щетинкой у вершины. Общая длина 9,1-10,5 мм.

По облику напоминает *Quasipenetretus berezovskii* (Kurn.).

Этимология. Назван именем моего друга и коллеги И.И. Кабака, собравшего настоящий вид.

Parapenetretus (Ambigopenetretus) shimianensis* Zamotajlov, **sp. n.*

Голотип, ♂ (ЗИН), Китай, Сычуань, ЮЮЗ от Шимиан, В склон г. «4977», 3 от Лиджипин, 3000-4150 м над ур. м., 5. VII. 2000 (И. Белоусов, И. Кабак). Паратипы, 1 ♂, 1 ♀ (ИБ), там же.

Описание. Общий вид как на рис. 14. Тело черное или черно-коричневое, ноги, усики и щупики рыжие, верх слабоблестящий. Голова гладкая, лобные бороздки довольно длинные и глубокие, неравномерно расходятся кзади, отношение ширины головы к ширине переднеспинки 0,74-0,80, глаза слабо, виски – отчетливо выпуклые, щеки не обособлены, 2-3 щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, подбородок как на рис. 224; челюстные щупики без щетинок. Переднеспинка резко сердцевидная,



Рис. 14. *Parapenetretus shimianensis* Zamot., **sp. n.**, голотип, ♂, общий вид.
 Fig. 14. *Parapenetretus shimianensis* Zamot., **sp. n.**, holotype, ♂, general view.

отношение ее ширины к длине 1,33-1,39, боковой край сильно сходится к основанию, резко изогнут перед задними углами, передние углы отчетливые, слабо выдаются вперед, задние углы тупые, сильно оттянуты в стороны, со слабой складкой, переднее поперечное вдавление поверхностное, иногда нежно пунктированное, базальные вдавления довольно глубокие, умеренно пунктированные, более или менее отчетливо разделены на 2, срединная линия спереди сглажена. Латероапикальные щетинки четвертого членика лапок отчетливо не различимы, дорсолатеральные слабо удалены от вершины членика. Надкрылья слабовыпуклые, отношение их длины к ширине 1,53-1,59 и ширины к ширине переднеспинки 1,35-1,46, плечи округленные, но отчетливые, умеренно выдаются вперед, плечевой зубчик слабо развит, бороздки глубокие, без отчетливой пунктировки, третий промежуток с 3 довольно большими дискальными порами, краевая серия из 8-13 пор, разрежена посредине. Анальный стернит с 2 щетинками у ♂ и 4 у ♀. Пенис (рис. 225, 226) резко изогнут в основании, концевая лопасть слабо отогнута дорсально (вид сбоку) и налево (вид сверху), образует у вершины скошенную площадку, притуплена; эндофаллус с небольшим, двулопастным проксимальным склеритом и склеротизованными складчатыми структурами у вершины; левая парамера (рис. 227) с 2 длинными апикальными и 2 короткими субапикальными щетинками, правая (рис. 228) – с 2 длинными апикальными и 1 длинной субапикальной. Половой тракт самки (рис. 229) напоминает предыдущий вид. Общая длина 9,1-9,7 мм.

Близок к предыдущему виду, но хорошо отличается более темной окраской, более длинными и глубокими лобными бороздками, сильнее вырезанным зубцом подбородка, обычно более широкой, менее массивной, резче суженной к основанию переднеспинкой с сильнее оттянутыми в сторону задними углами, сильнее выдающимися вперед плечами, более глубокими, непунктированными бороздками надкрылий, более крупными и глубокими дискальными порами, а также строением гениталий самца и самки. По облику напоминает виды подрода *Robustopenetretus*. Оба вида *Ambigopenetretus* встречаются симпатрично.

Этимология. Название образовано от типового местонахождения, Шимиан в Сычуани.

Род *Quasipenetretus* Zamotajlov, gen. n.

Типовой вид *Penetretus berezovskii* Kurnakov, 1963.

Диагноз. Тело полностью пигментировано, темно-коричневого или черно-коричневого цвета; голова не гипертрофирована, виски выражены, более или менее длинные, скапус с 1 щетинкой, щетинки педицелла расположены апикально, максимальная ширина апикального членика челюстных щупиков расположена у его середины, подбородок с 2 щетинками, его боковые лопасти отделены от центральной части косыми бороздками, субментум с 2 щетинками с каждой стороны (редко с одной стороны присутствует третья щетинка, объединенная с задней в пучок), несколько щетинконосных пор между глазом и шейной перетяжкой, задняя расположена у самой шейной перетяжки; переднеспинка сердцевидная, диск голый, боковой край с несколькими щетинками, срединная линия не расширена базально, переднегрудь голая, лишь с отдельными щетинками; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруды (рис. 50), мезэпимеры узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны короткие; второй членик передних лапок самца заметно больше третьего, последний более или менее продольный, четвертый членик сильно вырезан апикально, лапки сверху голые, коготковый членик без щетинок вентрально; плечи достаточно хорошо выражены, прищитковая пора имеется, бороздки надкрылий по бокам несколько сглажены, дискальные поры имеются только на третьем промежутке; антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки короткие (рис. 146), длина его основной части умеренно превышает уровень эпитеггита, поперечные кили длинные, центральная часть тергита без отчетливой склеротизации и базального депигментированного участка, но с продольным депигментированным полем апикально; ламелла пениса короткая, более или менее треугольная, с зубцом дорсально, развит только проксимальный склерит эндофаллуса, базальный флагеллум отсутствует, парамеры без апикальной мембраны или крупных мембранозных участков, их вершины более или менее заостренные, парамеры достаточно резко сужены к вершине; склерит в основании гонапофиза имеется, бурсальный склерит хорошо развит, овальный. Формы средних размеров.

По совокупности признаков настоящий таксон наиболее близок к подроду *Parapenetretus*, хотя сходство его с ними заметно ниже, чем между самими под родами, монофилия этой группы не доказана, вероятнее более близкое родство с родом *Dimorphopatrobis*, от обоих таксонов *Quasipenetretus* отличается целым рядом признаков. Гениталии самца очень напоминают таковые подрода *Ambigopenetretus*, особенно *P. (A.) kabaki* sp. n.; отражает ли это сходство реальные филогенетические связи или является конвергентным (что достаточно часто встречается у Patrobini) остается неясным. В пользу последнего предположения свидетельствует факт значительной удаленности ареалов этих таксонов.

Этимология. Название образовано от латинского слова «*quāsī*» (подобно, около) и родового названия *Penetretus*, что отражает сходство с *Parapenetretus*.

Состав. Включает единственный описанный вид *Q. berezovskii* (Kurn.) из Северной Сычуани. Из того же района нам известно еще несколько очевидно близких форм, но из-за недостатка материала их положение и статус не могут быть пока истолкованы однозначно.

Род *Chinapenetretus* Kurnakov, 1963 Подрод *Baiopenetretus* Zamotajlov, subgen. n.

Типовой вид *Chinapenetretus cangensis* Zamotajlov, sp. n.

Диагноз. Тело полностью пигментировано, темно-коричневое; голова не гипертрофирована, виски выражены, более или менее длинные, скапус с 1 щетинкой, щетинки педицелла расположены апикально, максимальная ширина апикального членика челюстных щупиков расположена у его середины, подбородок с 2 щетинками, его боковые лопасти отделены от центральной части косыми бороздками, субментум с 2 щетинками с каждой стороны, 2 щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, задняя удалена от шейной перетяжки; переднеспинка широкая, сердцевидная, переднее поперечное вдавление с 1-2 очень крупными щетинконосными порами с каждой стороны, диск голый, боковой край с несколькими щетинками, срединная линия не расширена базально, переднегрудь голая, лишь с отдельными щетинками; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруды (рис. 53), мезэпимеры узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны короткие, передний край заднегруды у средних тазиковых впадин окантован более или менее отчетливым валиком; второй членик передних лапок самца значительно больше третьего, последний более или менее продольный, четвертый членик слабо вырезан апикально, лапки сверху голые, коготковый членик с щетинками вентрально; надкрылья очень широкие и короткие, с широким боковым кантом, плечи хорошо выражены, прищитковая пора имеется, бороздки надкрылий по бокам несколько сглажены, дискальные поры имеются только на третьем промежутке; ламелла пениса длинная, дорсально с более или менее приподнятыми краями, развит только проксимальный склерит эндофаллуса, базальный флагеллум отсутствует, парамеры без апикальной мембраны

или крупных мембранозных участков, их вершины более или менее заостренные, параметры достаточно резко сужены к вершине, образуют небольшие концевые лопасти. Размеры тела средние. Самка неизвестна.

Дифференциальный диагноз – см. определительную таблицу.

Этимология. Название образовано от слова Бай, обозначающего народ, заселяющий район озера Эрхай (Юннань), и родового названия *Penetretus*.

Состав. Включает единственный вид из Юннани, описываемый ниже, значительно удаленный от ареала номинативного подрода.

***Chinapenetretus (Baiopenetretus) cangensis* Zamotajlov, sp. n.**

Голотип, ♂ (JF), Китай, Юннань, горы Саньшань у Дали, 3900-4100 м над ур. м., 29. V. – 4. VI. 1998 (С. Мурзин).

Описание. Общий вид как на рис 15. Тело темно-коричневое, ноги, усики и щупики коричневые, верх сильнооблестящий. Голова гладкая, только у шейной перетяжки с разреженной пунктировкой, лобные бороздки глубокие, сильно расходятся кзади, отношение ширины головы к ширине переднеспинки 0,70, глаза умеренно, виски – отчетливо выпуклые, щеки не обособлены; подбородок как на рис. 230; челюстные щупики без щетинок. Отношение ширины переднеспинки к длине 1,31, ее передние углы округленные, умеренно выдаются вперед, задние углы острые, слегка оттянуты в стороны, переднее поперечное вдавление неглубокое, но широкое и отчетливое, с 1 крупной щетинконосной порой слева и 2 порами справа, передний край перед ним образует отчетливое широкое вздутие, базальные вдавления глубокие, сильно пунктированные, срединная линия сглажена на обоих концах; боковой край с 6 щетинками. Латероапикальные щетинки четвертого членика лапок не развиты, дорсолатеральные несколько удалены от вершины членика. Надкрылья широкие, слабовыпуклые, отношение их длины к ширине 1,42 и ширины к ширине переднеспинки 1,41, плечи отчетливые, плечевой зубчик хорошо развит, бороздки неглубокие, пунктированные по всей длине, сильно сглаженные в основании, третий промежуток с 3 дискальными порами, радиальное поле редуцировано в основной $\frac{1}{3}$ надкрылий, краевая серия из 8 пор, разрежена посередине. Анальный стернит с 2 щетинками. Пенис (рис. 231, 232) резко изогнут в основании, концевая лопасть сильно отогнута вентрально, с едва заметным зубчиком у вершины дорсально; эндофаллус с очень большим, двулопастным проксимальным склеритом, занимающим большую часть трубки пениса; левая пара (рис. 233) с 3 длинными апикальными и 1 короткой субапикальной щетинкой, правая (рис. 234) – с 1 длинной и 1 короткой апикальными и 1 короткой субапикальной. Общая длина 9,9 мм.

Этимология. Название образовано от типового местонахождения, Саньшань (Cangshan).

Род *Qiangopatrobis* Zamotajlov, gen. n.

Типовой вид *Apenetretus andrewesi* Zamotajlov, 1990.

Диагноз. Тело полностью пигментировано, черное или черно-коричневое; голова не гипертрофирована, виски выражены, более или менее длинные, скапус с 1 щетинкой, щетинки педицелла расположены апикально, максимальная ширина апикального членика челюстных щупиков расположена у его середины, подбородок с 2 щетинками, его боковые лопасти отделены от центральной части косыми бороздками, субментум с 2 щетинками с каждой стороны, 2 щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, задняя удалена от шейной перетяжки; переднеспинка сердцевидная, диск голый, боковой край с 1 щетинкой, срединная линия не расширена базально, переднегрудь голая, лишь с отдельными щетинками; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в передний край мезэпимер (рис. 91, 92), последние узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны довольно длинные, второй членик передних лапок самца едва больше третьего, последний слабопоперечный, четвертый членик сильно вырезан апикально, лапки сверху голые, коготковый членик без щетинок вентрально (очень редко с 1 щетинкой, но в отдельных популяциях всегда преобладают экземпляры без щетинок); плечи достаточно хорошо выражены, прищитковая пора имеется, бороздки надкрылий по бокам несколько сглажены, дискальные поры имеются только на третьем промежутке; антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки короткие (рис. 187, 188), длина его основной части умеренно превышает уровень эпитергита, поперечные кили длинные, центральная часть тергита без отчетливой склеротизации и депигментированных участков; ламелла пениса разнобразного строения, от незначительно удлиненной до длинной, желобовидно открытой дорсально, часто с небольшим зубцом, эндофаллус с проксимальным и 1-2 апикальным склеритами, базальный флагеллум не развит, параметры без апикальной мембраны или крупных мембранозных участков, их вершины вытянуты в более или менее длинные концевые лопасти; склерит в основании гонапофиз отсутствует, бурсальный склерит хорошо развит. Виды средних размеров.

По облику напоминает виды родов *Apatrobis* и *Apenetretus* из Японии и Тайваня, но всегда более стройный, ноги длиннее, задняя надглазничная пора расположена ближе к заднему краю глаза, мезэпистерны длиннее, второй членик передних лапок самца лишь едва больше третьего, последний более поперечный, боковые бороздки надкрылий сглажены, концевые лопасти параметер значительно длиннее. От ближайшего



Рис. 15. *Chinapenetretus cangensis* Zamot., **sp. n.**, голотип, ♂, общий вид.
 Fig. 15. *Chinapenetretus cangensis* Zamot., **sp. n.**, holotype, ♂, general view.

родственника, рода *Diplous*, отличается иным строением мезэпимер, более короткими мезэпистернами, обычно менее поперечным третьим члеником передних лапок.

Этимология. Название образовано от слова Чань (Qiang), обозначающего тибетцев и родственные группы, заселяющие Восточный Тибет и Западную Сычуань, и родового названия *Penetretus*.

Состав. Включает 7 известных нам видов из Центрального и Восточного Тибета и Западной Сычуани, из которых пока описано только 3, *Q. andrewesi* (Zamot.), *Q. dentatus* (Zamot. & Sawada) и *Q. koiwayai* (Zamot. & Sawada).

Род *Patanitretus* Zamotajlov, **gen. n.**

Типовой вид *Penetretus pakistanensis* Heinz & Ledoux, 1987.

Диагноз. Тело полностью пигментировано, черное, надкрылья более или менее матовые; голова не гипертрофирована, глаза сильно выпуклые, щеки развиты, хотя и короткие, виски длинные, значительно длиннее диаметра глаза, скапус с несколькими небольшими щетинками апикально, макрочета более или менее отчетливая, щетинки педицелла расположены апикально, максимальная ширина апикального членика челюстных щупиков расположена у его середины, подбородок с 2 щетинками, его боковые лопасти отделены от центральной части косыми бороздками, субментум с 2 щетинками с каждой стороны, 2 щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, задняя удалена от шейной перетяжки; переднеспинка отчетливо сердцевидная, диск голый, боковой край с несколькими щетинками, срединная линия не расширена базально, переднегрудь голая, лишь с отдельными щетинками; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруды (рис. 97), мезэпимеры узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны короткие; второй членик передних лапок самца заметно больше третьего, последний более или менее продольный, четвертый членик сильно вырезан апикально, лапки сверху голые, коготковый членик без щетинок вентрально; надкрылья широкие и очень сильно уплощенные, с широ-

ким боковым кантом и отчетливым вершинным углом каждого надкрылья, плечи достаточно хорошо выражены, прищитковая пора имеется, все бороздки надкрылий развиты одинаково, дискальные поры имеются только на третьем промежутке; ламелла пениса в виде длинного открытого дорсально желоба, развит проксимальный и один апикальный склерит эндофаллуса, базальный флагеллум отсутствует, парамеры без апикальной мембраны или крупных мембранозных участков, их вершины более или менее заостренные, парамеры достаточно резко сужены к вершине. Размеры тела средние. Самка осталась неизученной, и детали ее строения неизвестны.

Родственные связи этого рода с *Deltomerina* не вызывают сомнений, однако он не обнаруживает близкого родства ни с одним из других родов подтрибы. Вероятно, наиболее близок к *Ledouxius*, к которому мы относили его ранее, однако отличается целым рядом важных признаков (см. определительную таблицу).

Этимология. Название образовано от топонима Патанистан, обозначающего северо-западную часть Пакистана, и редуцированного названия *Penetretus*.

Состав. Известен единственный вид, *P. pakistanensis* (Heinz & Ledoux), описанный из окрестностей перевала Лавари в Северном Пакистане. Самый западный род из «восточной» группировки *Patrobini*, образующей более или менее непрерывный ареал в Южной Палеарктике. Ближайший в географическом отношении род *Deltomerus* (группа *davatchii*) «западной» группировки известен лишь из гор Эльбурса.

Род *Himalopenetretus* Zamotajlov, gen. n.

Типовой вид *Ledouxius franci* Zamotajlov & Sciaky, 1998.

Диагноз. Тело полностью пигментировано, темно-коричневое; голова не гипертрофирована, виски очень длинные, глаза маленькие, почти не выступающие, мандибулы сильно удлинённые, узкие, саблевидные, без выраженного апикального зубца ретинакула (рис. 25, 26), скапус с несколькими щетинками, из которых отчетливо выделяется макрохета, щетинки педицелла расположены апикально, максимальная ширина апикального членика челюстных щупиков расположена у его середины, подбородок с 2 щетинками, его боковые лопасти отделены от центральной части косыми бороздками, субментум с 2 щетинками с каждой стороны, несколько (4-6) щетинконосных пор между глазом и шейной перетяжкой, задняя удалена от шейной перетяжки; переднеспинка небольшая, но широкая, слабосердцевидная, диск голый, боковой край с несколькими (4-5) щетинками, срединная линия не расширена базально, переднегрудь голая, лишь с отдельными щетинками; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруды (рис. 98), мезэпимеры узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны длинные, медиально спереди глубоко вырезаны, заднегрудь сзади средних тазиков слабо вогнута; второй членик передних лапок самца заметно больше третьего, последний более или менее продольный, четвертый членик сильно вырезан апикально, лапки сверху голые, коготковый членик без щетинок вентрально; надкрылья уплощены, плечи отчетливые, прищитковая пора не выражена, все бороздки надкрылий развиты одинаково, дискальные поры имеются только на третьем промежутке; антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки не выражены (рис. 193), длина его основной части умеренно превышает уровень эпитергита, поперечные кили длинные, центральная часть тергита без отчетливой склеротизации и базального депигментированного участка, но с продольным депигментированным полем апикально; ламелла пениса в виде длинного открытого дорсально желоба, развит проксимальный и 2 небольших апикальных склерита эндофаллуса, базальный флагеллум имеется, парамеры без апикальной мембраны или крупных мембранозных участков, их вершины более или менее заостренные, парамеры достаточно резко сужены к вершине; склерит в основании гонапофиз отсутствует, бурсальный склерит хорошо развит, овальной формы. Размеры тела средние.

Родственные связи этого рода с *Deltomerina* очевидны, по облику он наиболее близок к роду *Ledouxius*, но отличается, прежде всего, рядом аутапоморфий: мандибулы очень длинные, с частично редуцированным ретинакулом (у некоторых *Ledouxius*, например, *L. umbilicatus* (Ledoux), мандибулы также длинные, но все равно короче и с отчетливым апикальным зубцом ретинакула, см. рис. 23), мезэпистерны с вырезкой спереди, заднегрудь сзади средних тазиков слабо вогнута. Кроме того, виды *Ledouxius* имеют более крупные и сильнее выступающие глаза, только 2 (редко 3) щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, более сердцевидную переднеспинку, более короткие мезэпистерны, развитую прищитковую пору, развитые (хотя иногда слабо) антеролатеральные апофизы, отчетливые узел склеротизации и базальный депигментированный участок восьмого тергита самки, базальный флагеллум и апикальные склериты эндофаллуса у *Ledouxius* не отмечены. Как уже было отмечено (Zamotajlov, Sciaky, 1998), этот род совмещает некоторые признаки *Ledouxius* и *Deltomerodes*, вероятно, его происхождение следует отнести к раннему этапу диверсификации *Patrobini*.

Этимология. Название образовано от топонима Гималаи и родового названия *Penetretus*.

Состав. Известен нам по единственному виду *H. franci* (Zamot. & Sciaky) из Гималаев штата Уттар Прадеш (Индия). По ряду признаков значительное сходство с *Himalopenetretus* обнаруживает *Ledouxius falciger* (Heinz & Ledoux), неизвестный нам *in natura*. Этот вид, описанный из Гилгита, очевидно, отличается лишь наличием дорсального опушения лапок, при этом проявляет удивительное сходство в строении гениталий самца. Можно предположить возникновение различий по фундаментальному признаку «дорсальное

опущение лапок», проявляющему высокую стабильность в пределах крупных групп Patrobini, в роде *Himalopenetretus* (или у его ближайших предков). Тогда *L. falciger* (Heinz & Ledoux) должен быть включен в этот род, а ареал *Himalopenetretus* оказывается весьма протяженным, охватывающим всю западную часть Гималаев. Следует отметить, что виды рода очень редки и отсутствуют в материалах многих экспедиций, специально посвященных исследованию Гималаев, что оставляет надежду на обнаружение новых видов и подтверждение изложенной гипотезы.

Род **Deltomerus** Motschulsky, 1850
Подрод **Berberomerus** Zamotajlov, **subgen. n.**

Типовой вид *Patrobus punctatissimus* Fairmaire, 1858.

Диагноз. Тело массивное и выпуклое, полностью пигментировано, светло-коричневого или коричневого цвета; голова широкая, но не гипертрофирована, виски хорошо выражены, длинные, скапус с многочисленными длинными щетинками, педицелл равномерно покрыт щетинками, максимальная ширина апикального членика челюстных щупиков расположена у его середины, подбородок с 2-4 щетинками (у большинства изученных экземпляров *D. punctatissimus* (Fairm.) - с 3-4, у *D. redoni* Antoine - с 2 щетинками), его боковые лопасти отделены от центральной части косыми бороздками, субментум примерно с 5 щетинками с каждой стороны, многочисленные щетинконосные поры между глазом и шейной перетяжкой, задняя расположена у самой шейной перетяжки, виски с многочисленными короткими щетинками; переднеспинка сердцевидная, диск целиком равномерно пунктирован и покрыт короткими волосками, боковой край с несколькими щетинками, срединная линия не расширена базально, переднегрудь сплошь покрыта короткими волосками; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в латеральный край заднегруды (рис. 120, 121), мезэпимеры узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны длинные; второй членик передних лапок самца заметно больше третьего, последний более или менее продольный, четвертый членик слабо вырезан апикально, лапки сверху покрыты волосками, коготковый членик с щетинками вентрально; плечи хорошо выражены, прищитковая пора имеется, бороздки надкрылий развиты одинаково, все промежутки надкрылий, включая восьмой, с многочисленными крупными, беспорядочно покрывающими их, щетинконосными порами, дискальные поры с трудом различимы среди них лишь на третьем промежутке, антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки длинные (рис. 216, 217), длина его основной части умеренно превышает уровень эпитергита, поперечные кили длинные, в центре тергита развит отчетливый узел склеротизации, соединяющий поперечные кили, участки с отчетливой депигментацией отсутствуют или развиты очень слабо, стерниты брюшка целиком покрыты короткими волосками; ламелла пениса длинная, желобообразно вогнута дорсально, развиты проксимальный и 2 апикальных склерита эндифаллуса, базальный флагеллум отсутствует, параметры без апикальной мембраны или крупных мембранозных участков, их вершины более или менее заостренные, параметры достаточно резко сужены к вершине; склерит в основании гонапофиз отсутствует, бурсальный склерит хорошо развит, в виде узкого неправильного овала.

Дифференциальный диагноз – см. определительную таблицу.

Этимология. Название образовано от топонима Берберия, обозначающего страны Атласа, или «Мохриб», и редуцированного названия *Deltomerus*.

Состав. Включает 2 вида, *D. punctatissimus* (Fairm.) и *D. redoni* Antoine, из гор Алжира, Туниса и Марокко.

Заключение

Подсемейство Patrobinae включает около 250 известных видов (вероятно, их реальное число намного больше), подавляющее большинство которых занимает достаточно узкую адаптивную зону в рамках Голарктики и демонстрирует значительное количество конвергентных признаков и эволюционных параллелизмов. Вследствие этого использование подходов исключительно традиционной систематики в целях их классификации и реконструкции филогенеза на настоящем этапе знания малопродуктивно. Для получения объективных результатов целесообразным представляется применение синтетического подхода к анализу, сочетающего методы кладистики и нумерической фенетики, используемые в качестве исходного материала результаты классических таксономических исследований. В ходе его реализации были выявлены основные монофилетические группы подсемейства, вопрос о статусе которых решался путем оценки фенетического сходства.

В результате проведенного исследования некоторые представления о филогенезе Patrobinae, высказанные нами ранее (Замотайлов, 1992аб и др.), должны быть пересмотре-

ны. Можно предположить, что исходно крупнейшей трибе подсемейства Patrobini были свойственны следующие черты строения: жуки средних размеров (длина более 6 мм), без выраженного полового диморфизма, с нормальной, не гипертрофированной головой, тело без металлического блеска, полностью пигментировано, одноцветно темное; голова с отчетливой шейной перетяжкой, виски выражены, умеренной длины, лобные бороздки нормальные, не ограниченные киями, мандибулы не удлинённые, с развитым ретинакулом, скапус с 1 щетинкой, педицелл с щетинками апикально, последний членик челюстных щупиков более или менее цилиндрический, с усеченной или округленной вершиной, зубец подбородка двувёршинный, в основании с 2 щетинками, боковые лопасти подбородка отделены от центральной части бороздками, без крупных ямок, субментум лишь с 2 щетинками с каждой стороны, 2 надглазничные поры, задняя расположена ближе к заднему краю глаза, виски голые; передний край переднеспинки без валикообразного вздутия, простой, диск голый, боковой край с 1 щетинкой, срединная линия простая; переднегрудь голая; шов, разделяющий проэпистерны и среднюю грудь, впадает в передний край мезэпимер, последние узкие, слабо расширены латерально и медиально, их внутренняя часть отграничена от средней тазиковой впадины достаточно широким участком средне- и заднегруды, мезэпистерны более или менее короткие, без выемки, заднегрудь у средних тазиковых впадин выпуклая, без возвышений; бедра и вертлуги без особенностей, второй членик передних лапок самца заметно больше третьего, последний продольный, четвертый членик сильно вырезан у вершины, лапки сверху голые; плечи хорошо развиты, прищитковая пора имеется, бороздки надкрылий частично сглаженные, дискальные поры образуют правильную серию только на третьем промежутке надкрылий; антеролатеральные апофизы восьмого тергита самки длинные, длина основания заметно превышает уровень эпитергита, поперечные кили короткие, без узла склеротизации в центре и депигментированных участков, стерниты брюшка без густого опушения; основание пениса с лопастями, ламелла слабо удлинена, развит проксимальный склерит эндофаллуса и 1 апикальный склерит, вершины парамер округлены или усечены, без явных концевых лопастей, депигментированных участков или мембраны; дистальная склеротизация полового тракта самки отсутствует, бурсальный склерит хорошо развит. Состояние хетотаксии коготкового членика лапок и наличие флагеллума в эндофаллусе гипотетического предка не может быть установлено однозначно. Архетип подсемейства в целом (реконструированный на основе анализа филогенеза), в значительной степени совпадает с рецентным родом *Lissopogonus*. Признаком, характерным для эволюционно наиболее продвинутых форм, является, в частности, интенсивное опушение надкрылий, груди и брюшка.

Важнейшим центром диверсификации подсемейства являются Юго-Западный Китай, Восточный Тибет и Гималаи, где обитает подавляющее большинство известных родов. Возникновение основных филогенетических линий (= подтриб) Patrobini также очевидно связано с этим районом. Тут распространен и род *Deltomerodes*, для которого можно предположить наиболее раннее происхождение. Заметим, что роль этой территории как «очага» древней фауны жесткокрылых была отмечена еще Семеновым-Тянь-Шанским (1935). Недавняя находка на границе Сычуани и Тибета новой трибы надтрибы Trechitae, *Sinozolini* (Deuve, 1997), подтверждает ее значение и для эволюции этой ветви Carabidae, родственной Patrobinae. Любопытно, что триба *Sinozolini* отличается от ближайшей к ней *Zolini*, имеющей циркумантарктическое распространение, рядом признаков, свойственных в том числе и Patrobini: наличием 2 рядов присасывательных волосков на передних лапках самца и отсутствием выраженной возвратной бороздки. Можно предположить, что тут происходили важные эволюционные преобразования ствола жужелиц, включающего Patrobinae, на основе проникших гондванских элементов. Группой, идеально демонстрирующей возможность такого проникновения, является одна из триб Patrobinae, *Lissopogonini*. В целом, взаимоотношения *Sinozolini* и *Zolini* напоминают таковые Patrobini и *Mecyclothoracini* (или *Lissopogonini*). Таким образом, орогенез может быть признан одной из предпосылок эволюции жужелиц на уровне триб и подсемейств, наряду с другими (палео-

экологическими и палеогеографическими) факторами. Интенсивная адаптивная радиация Patrobini совпала, скорее всего, с развитием горных систем Альпийской складчатости. Вероятно, в последнюю очередь происходило заселение зональных сообществ бореальной и субарктической зон Голарктики, в частности, в Северной Америке. Характерно, что обитатели этой зоны включают большинство крылатых форм Patrobini, что свидетельствует об относительной нестабильности заселяемых ими сообществ. Наиболее специализированные формы подсемейства обитают в Западном Средиземноморье.

Судя по комплексу признаков, Patrobinae достаточно дистанционированы от Trechitae и, по крайней мере, равны им по рангу, несмотря на малый объем. Можно допустить происхождение подсемейства на основе предков, напоминающих некоторые группы рецентных Psydrinae (s. l.).

Summary

Comparative analysis of the World Patrobinae (Coleoptera, Carabidae), involving 67 preliminary established species-groups and based on 75 characters of adult morphology, is conducted. The data acquired are interpreted using some numeric methods, both cladistic and phenetic. The former serves mainly to support monophyly of several groupings, while the latter precises the taxonomic rank of the lineages and forms with uncertain rooting. Finally, the whole subfamily is reclassified to fit the elaborated phylogenetic reconstruction.

The subfamily comprises about 250 known species, distributed mainly in the Holarctic, the bulk of them occupy a quite narrow adaptive zone, being generally highly cryophilous and hygrophilous. This ecological similarity seems to cause numerous morphological convergences and evolutionary parallelisms, observed within the subfamily. South-West China, East Tibet and Himalayas appeared to be the main diversification center of the group in question, being populated by the majority of the known genera. Origin of the main phyletic lineages seems to be also associated with this region. Orogenetic factors are considered to be the leading in the origin and evolution of Patrobini. Zonal communities of the northern Holarctic, including the North America, have been perhaps populated the most recently. The most specialized forms of the subfamily occur in the West Mediterranean.

The subfamily is treated in the large sense, i.e. comprising the strictly Holarctic tribe Patrobini, including the overwhelming majority of the known species, and a small tribe Lissopogonini, penetrating Palaeogea. Relationships of these two units are not absolutely clear, even Lissopogonini are obviously closer to Patrobini of all Carabidae. Judging from the complex of different feature, Patrobinae are rather detached from Trechitae. Their descent could be drawn from the ancestor, resembling some groups of the recent Psydrinae, possessing Antarctic distribution.

4 subtribes are recognized within Patrobini. Status of Patrobini, Deltomerini and Platidionini is reduced to subtribal, a new subtribe Deltomerodina is proposed to house the genus *Deltomerodes*. 5 new genera, namely *Minipenetretus* **gen. n.**, *Quasipenetretus* **gen. n.**, *Qiangopatrobis* **gen. n.**, *Patanitretus* **gen. n.**, and *Himalopenetretus* **gen. n.**, as well as 3 new subgenera, *Ambigobenetretus* **subgen. n.** (based on the newly described *Parapenetretus kabaki* **sp. n.** and *P. shimianensis* **sp. n.**), *Baiopenetretus* **subgen. n.** (based on *Chinapenetretus cangensis* **sp. n.**), and *Berberomerus* **subgen. n.** are described. Status of *Robustopenetretus* is reduced to subgeneric.

Литература

(Белоусов И.А. 1998) Belousov I.A. *Le complexe générique de Nannotrechus Winkler du Caucase et de la Crimée (Coleoptera, Carabidae, Trechini)*. Sofia – Moscow – St. Petersburg, Pensoft. 256 p.

- Бернар О. 1949.** *Северная и Западная Африка*. Москва, Изд-во иностранной литературы. 536 с + 1 карта.
- Боровиков В. 2001.** *Statistica: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов*. СПб, Питер. 656 с.
- Гребенников В.В. 1999.** *Личинки жуков-жужелиц надтрибы Trechitae (Coleoptera: Carabidae)* [Автореф. канд. дисс.]. Москва. 22 с.
- Замотайлов А.С. 1988.** Жужелицы рода *Deltomerus* Motsch. (Coleoptera, Carabidae) Кавказа. 1. Описание новых видов и подвидов // *Энтомолог. обозр.*, **67**: 530-547.
- Замотайлов А.С. 1990.** Новые палеарктические виды жуков жужелиц трибы Deltomerini (Coleoptera, Carabidae) // *Зоол. журнал*, **69**: 133-139.
- (Замотайлов А.С. 1992a) Zamotajlov A.S.** The carabid genus *Deltomerus* Motschulsky 1850 of the Caucasus, 2. Review of the species (Insecta: Coleoptera: Carabidae) // *Senckenbergiana biologica*, **72**: 53-105.
- (Замотайлов А.С. 1992b) Zamotajlov A.S.** Notes on classification of the subfamily Patrobinae (Coleoptera, Carabidae) of the Palaearctic Region with description of new taxa // *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesellschaft*, **65**: 251-281.
- (Замотайлов А.С. 1996) Zamotajlov A.S.** Contribution to the knowledge of the Palaearctic species of the genus *Diplous* Motschulsky, 1850 (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosystematica Rossica*, **5**: 107-129.
- (Замотайлов А.С. 1997[1998]) Zamotajlov A.S.** Further contribution to the knowledge of the carabid genus *Diplous* Motschulsky, 1850 (Coleoptera: Carabidae) of China and adjacent territories // *Russian Entomol. Journal*, **6**: 39-52.
- (Замотайлов А.С. 1998[1999]) Zamotajlov A.S.** *Naxipenetretus*, a new genus of the subfamily Patrobinae (Coleoptera: Carabidae) from China and its composition // *Russian Entomol. Journal*, **7**: 31-36.
- (Замотайлов А.С. 1999a) Zamotajlov A.** Redefinition of the genus *Deltomerodes* Deuve, 1992, with the description of new species (Coleoptera Carabidae Patrobinae) // *Advances in Carabidology*. Papers Dedicated to the Memory of Prof. Dr. Oleg. L. Kryzhanovskij. Krasnodar, MUIO: 229-258.
- (Замотайлов А.С. 1999b[2000]) Zamotajlov A.S.** Lissopogonini, a new tribe of the subfamily Patrobinae from East Asia (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosystematica Rossica*, **8**: 266.
- Замотайлов А.С. 1999в.** Основные центры и предположительные направления экспансий жужелиц подсемейства Patrobinae (Coleoptera, Carabidae) мировой фауны // *Тр. Кубанского гос. агр. ун-та*, **377 (405)**: 14-27.
- (Замотайлов А.С. 2001) Zamotajlov A.S.** Contribution to the knowledge of the carabid genus *Deltomerus* Motschulsky, 1850 (Coleoptera: Carabidae) from the Middle East // *Russian Entomol. Journal*, **10**: 327-342.
- Замотайлов А.С., Лафер Г.Ш. 2001.** К познанию жужелиц рода *Platidiolus* Chaudoir, 1878 (Coleoptera, Carabidae) из континентальной Азии // *Энтомолог. обозр.*, **80**: 411-435.
- Крыжановский О.Л. 1968.** Объективность и реальность высших таксономических категорий // *Зоол. журнал*, **47**: 828-832.
- Крыжановский О.Л. 1976.** Опыт ревизии системы семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // *Энтомолог. обозр.*, **55**: 80-91.
- Крыжановский О.Л. 1983.** Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть и обзор фауны СССР) // *Фауна СССР (Нов. серия)*, **128**. Жесткокрылые, 1. Ленинград, Наука. 342 с.
- (Курнаков В.Н. 1960) Kurnakov V.N.** Contribution a la faune des carabiques du Caucase. 2. Description de nouveaux *Deltomerus* du Caucase et note préliminaire sur la systématique des Deltomerini. *Revue Franç. Entomol.*, **27**: 267-277.
- Курнаков В.Н. 1963.** Новые виды жужелиц трибы Deltomerini (Coleoptera, Carabidae) из Китая // *Энтомолог. обозр.*, **42**: 410-414.

- Лафер Г.Ш. 1989.** 4. Сем. Carabidae // *Определитель насекомых Дальнего Востока СССР*, 3. Жесткокрылые или жуки, 1. Ленинград, Наука: 71-222.
- (Лафер Г.Ш. 2001) Lafer G.Sh.** A new species of the genus *Apatrobus* (Coleoptera: Carabidae: Patrobinae) from Kuril Islands // *Far Eastern Entomologist*, **101**: 1-4.
- Любарский Г.Ю. 1998.** Филогенетика жуков семейства CRYPTOPHAGIDAE (Coleoptera, Cucujoidea): градиентный анализ // *Зоолог. исследования*, **1**: 3-91.
- (Макаров К.В. 1994) Makarov K.V.** A key to the genera of the ground-beetle larvae (Coleoptera, Carabidae) of the Palaearctic Region // *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, **12**: 221-254.
- Макаров К.В. 1997.** Концепция хетона личинок в эволюционной систематике жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) [Автореф. докт. дисс.]. Москва. 48 с.
- (Маталин А.В. 1999) Matalin A.** The tiger-beetles of the *hybrida* species-group. 2. A taxonomic review of subspecies of *Cicindela sahlbergii* Fischer von Waldheim, 1824 (Coleoptera Carabidae Cicindelini) // *Advances in Carabidology*. Papers Dedicated to the Memory of Prof. Dr. Oleg L. Kryzhanovskij. Krasnodar, MUIISO: 13-66.
- Песенко Ю.А. 1982.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва, Наука. 288 с.
- Пономаренко А.Г. 1977.** Подотряд Adephaga // *Мезозойские жесткокрылые. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР*, **161**: 17-104.
- Раутиан А.С. 1988.** Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // *Современная палеонтология*. Москва, Недра: 76-118.
- Семенов-Тянь-Шанский А. 1935.** Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых // *Тр. зоол. ин-та АН СССР*, **2**: 397-410.
- Смирнов Е.С. 1969.** Таксономический анализ. Москва, МГУ. 187 с.
- Симпсон Д.Г. 1948.** Темпы и формы эволюции. Москва, Изд-во иностранной литературы. 358 с.
- Шарова И.Х. 1964.** Семейство Carabidae – Жуужелицы // *Определитель обитающих в почве личинок насекомых*. Москва, Наука: 112-195.
- Шарова И.Х. 1981.** Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). Москва, Наука. 360 с.
- Antoine M. 1956.** Coléoptères Carabiques du Maroc. Première partie // *Mem. Soc. Sc. nat. phys. Maroc (N.S.)*, **Zool.**, **1**: 1-178.
- Arndt E. 1991.** Familie Carabidae // *Die Larven der Käfer Mitteleuropas*, **1**, Adephaga. Krefeld, Goecke & Evers: 45-141.
- Arndt E. 1993.** Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera) // *Stuttg. Beiträge Naturk. (Ser A)*. **488**: 1-56.
- Arndt E. 1998.** Phylogenetic investigation of Carabidae (Coleoptera) using larval chaetotaxy // *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Torino, Mus. Reg. Sci. Nat.: 171-190.
- Baehr M. 1998.** A preliminary survey of the classification of Psydrinae (Coleoptera: Carabidae) // *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Torino, Mus. Reg. Sci. Nat.: 359-368.
- Baev P.V., Penev L.D. 1995.** Biodiv. Program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap and cluster analysis. Version 5.1. Sofia – Moscow, Pensoft. 42 p.
- Böcher J. 1988.** The Coleoptera of Greenland // *Bioscience*, **26**: 3-100.
- Bousquet Y., Grebennikov V. 1999.** Description of adult and larvae of *Platypatrobus lacustris* Darlington (Coleoptera: Carabidae: Patrobini) with notes on relationships of the genus // *Faberies*, **24**: 13.

- Bousquet Y., Laroche A. 1993.** Catalogue of the Geadephaga (Coleoptera: Trachypachidae, Rhysodidae, Carabidae including Cicindelini) of America north of Mexico // *Mem. Entomol. Soc. Canada*, **167**: 1-397.
- Carter A. 1981.** Aspects of the comparative ecology of populations of four *Patrobus* species (Coleoptera: Carabidae: Patrobini) at George Lake, Alberta // *Quaest. Entomol.*, **17**: 235-249.
- Casale A. 1998.** Phylogeny and biogeography of Calleidina (Coleoptera: Carabidae: Lebiini): a preliminary survey // *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Torino, Mus. Reg. Sci. Nat.: 381-428.
- Casale A., Sturani M., Vigna Taglianti A. 1982.** Coleoptera: Carabidae. 1. Introduzione, Paussinae, Carabinae // *Fauna d'Italia*, **18**. Bologna, Calderini. xii + 499 p.
- Casale A., Sciaky R. 1994.** A new genus and three new species of Carabidae from China (Coleoptera Carabidae Patrobinae and Pterostichinae) // *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, **12**: 41-55.
- Chaudoir M. de 1871.** Essai monographique sur le groupe des Pogonides // *Ann. Soc. Entomol. Belgique*, **14**: 21-61.
- Darlington P.J.Jr. 1938.** The American Patrobini (Coleoptera, Carabidae) // *Entomologica Americana (N.S.)*, **18**: 135-183.
- Deuve Th. 1988a.** Étude phylogénétique des Coléoptères Adephaga: redefinition de la famille des Harpalidae, sensu novo, et position systématique des Pseudomorphae et Brachinidae // *Bull. Soc. Entomol. France*, **92**: 161-182.
- Deuve Th. 1988b.** 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.)*, **5**: 21-34.
- Deuve Th. 1988c.** Études morphologiques et phylogénétiques sur l'abdomen et les genitalia ectodermiques femelles des Coléoptères Adephaga. Paris, Université Paris VI. 441 p.
- Deuve Th. 1993.** L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga // *Mém. Mus. Nat. d'Histoire Nat.* **155**: 1-184.
- Deuve Th. 1997.** *Sinozulus yuae* n. gen., n. sp., premier représentant des Zolinae dans l'hémisphère Nord (Coleoptera, Trechidae) // *Bull. Soc. Entomol. France*, **102**: 31-37.
- Deuve Th., Tian M. 2001.** *Zolinopatrobis nanlingensis* n. gen., n. sp., de la Chine méridionale, premier représentant d'une nouvelle sous-tribu parmi les Trechidae Patrobinae (Coleoptera, Caraboidea) // *Bull. Soc. Entomol. France*, **106**: 417-422.
- Deuve Th., Tian M. 2002.** Sur l'identité du genre *Lissopogonus* Andrewes, 1923 (Coleoptera, Caraboidea) // *Revue Franç. Entomol. (N.S.)*, **24**: 30.
- Emden F.I. van. 1942.** A key to the genera of larval Carabidae (Col.) // *Trans. R. entomol. Soc. London*, **92**: 1-100.
- Erwin T.L. 1979.** Thoughts on the evolutionary history of ground beetles: hypotheses generated from comparative faunal analyses of lowland forest sites in temperate and tropical regions // *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification*. The Hague, Dr W. Junk: 539-592.
- Erwin T.L. 1981.** Taxon pulses, vicariance and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by carabid beetles // *Vicariance biogeography: a critique*. New York, Columbia University Press: 159-183.
- Erwin T.L. 1985.** The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles // *Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants*. A volume dedicated to the Memory of Philip Jackson Darlington Jr (1904-83). Dordrecht, Dr W. Junk: 437-472.
- Farris J.S. 1969.** A successive approximations approach to character weighting // *Syst. Zool.*, **18**: 374-385.
- Fiori A. 1896.** Alcuni nuovi Carabidi del Gran Sasso d'Italia // *Atti Soc. nat. mat. Modena. Ser. 3*, **14**: 13-27.

- Galián J., Ortiz A.S., Serrano J. 1994.** Karyotypic data on thirteen species of Nearctic carabid beetles (Coleoptera) // *Entomol. News*, **105**: 111-118.
- Goulet H. 1965.** The habitat of *Platypatrobis* Darlington (Coleoptera: Carabidae) // *Psyche*, **72**: 305-306.
- Habu A. 1953.** On new or unrecorded species of the Carabidae from Japan (Coleoptera) (The Carabidae-fauna of Mt. Hiko, 1) // *Mushi*, **25**: 47-51.
- Habu A. 1972.** On some Carabidae found by Dr. S.-I. Uéno in Hokkaido, North Japan (Coleoptera, Carabidae) // *Mushi*, **46**: 29-38.
- Habu A. 1973.** Notes and descriptions of Formosan Carabidae taken by Dr. S.-I. Uéno in 1961 (Coleoptera: Carabidae) 2. A new *Broscosoma* and two new *Patrobis* species // *Trans. Shikoku Entomol. Soc.*, **11**: 99-106.
- Habu A. 1976.** Three new species of *Apatrobis*, a subgenus of *Patrobis*, from Shikoku, Japan (Coleoptera, Carabidae) // *Trans. Shikoku Entomol. Soc.*, **13**: 9-17.
- Habu A. 1977.** Two new species of ground beetles from Honshu, Japan (Coleoptera, Carabidae) // *Entomol. review Japan*, **30**: 35-40.
- Habu A. 1978.** Carabidae: Platinini (Insecta: Coleoptera) // *Fauna Japonica*. Tokyo, Yugaku-She Ltd. 447 p.
- Habu A. 1980.** One new *Patrobis* (*Apatrobis*) species from Okayama Prefecture, Japan (Coleoptera, Carabidae) // *Entomol. review Japan*, **34**: 47-50.
- Habu A., Baba K. 1960.** A new species of *Patrobis* from mts. Iida, with the key to the *Patrobis*-species of Japan (Coleoptera, Carabidae). *Akitu. Trans. Kyoto Entomol. Soc.*, **9**: 1-10.
- Habu A., Sadanaga K. 1965.** Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III) // *Bull. Natn. Inst. Agric. Sci., Ser. C.*, **19**: 81-216 (на японском языке).
- Heinz W., Ledoux G. 1987.** Deux espèces nouvelles de *Penetretus* du Pakistan. Une espèce nouvelle de *Deltomerus* de Turquie (Coléoptères Carabidae Patrobidae) // *L'Entomologiste*, **43**: 29-36.
- Heinz W., Ledoux G. 1989.** Une espèce et deux sous-espèces nouvelles de *Nebria*, sous-genre *Epinebriola*. Une espèce nouvelle de *Deltomerus* du Pakistan (Coleoptera, Nebriidae, Trechidae) // *Nouv. Revue Entomol. (N.S.)*, **6**: 265-273.
- Jeannel R. 1941.** Coléoptères Carabiques. 1. // *Faune de France*, **39**. Paris, Lechevalier. 571 p.
- Kirby W. 1837.** Family Patrobidae. Patrobidans // **Richardson J.** *Fauna Boreali-Americana; or the zoology of the northern parts of British America: containing descriptions of the objects of natural history collected on the late Northern Land expeditions, under command of captain Sir John Franklin, R. N.* Norwich, Josiah Fletcher. xxxix + 327 pp.
- Kühnelt W. 1941.** Revision der Laufkäfergattungen *Patrobis* und *Diplous* // *Ann. Naturh. Mus. Wien.*, **51**: 151-192.
- Lawrence J.F., Newton A.F. 1995.** Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family group names) // *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera*. 1. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy Crowson. Warszawa: 779-1006.
- Ledoux G. 1976.** Contribution à l'étude des Coléoptères Carabidae de Turquie. Trois nouvelles espèces de *Deltomerus* // *Ann. Soc. Entomol. France (N.S.)*, **12**: 179-186.
- Ledoux G. 1984.** Nouveaux *Penetretus* du Cachemire Indien (Coléoptères, Patrobinae) // *Ann. Soc. Entomol. France (N.S.)*, **20**: 399-409.
- Liebherr J.K., Will K.W. 1998.** 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.: 107-170.
- Lindroth C.H. 1945.** Die fennoscandische Carabiden. Eine tiergeographische Studie. 1 // *Göteborgs K. Vet.- och Vitt.- Samh. Handl., Ser. B*, **4** (1): 1-709.
- Lindroth C.H. 1955.** The Carabid beetles of Newfoundland, including French islands St. Pierre and Miquelon // *Opusc. entomol.*, **Suppl. 12**: 1-160.

- Lindroth C.H. 1960.** Coleopteren – hauptsächlich Carabiden – aus dem Diluvium von Hösbach // *Opusc. entomol.*, **25**: 112-128.
- Lindroth C.H. 1961.** The ground beetles (Carabidae excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska. 2 // *Opusc. entomol.*, **Suppl. 20**: 1-208.
- Lipscomb D. 1994.** *Cladistic Analysis Using Hennig86*. Washington, George Washington University. 122 p.
- Maddison D.R., Baker M.D., Ober K.A. 1998.** A preliminary phylogenetic analysis of 18S ribosomal DNA of carabid beetles (Coleoptera) // *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Torino, Mus. Reg. Sci. Nat.: 229-250.
- Maddison D.R., Baker M.D., Ober K.A. 1999.** Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae) // *Syst. Entomol.*, **24**: 103-138.
- Margush T., McMorris F.R. 1981.** Consensus n-trees // *Bull. Math. Biol.*, **43**: 239-244.
- Moore B.P. 1963.** Studies on Australian Carabidae (Coleoptera) 3. The Psydrinae // *Trans. R. Entomol. Soc. London*, **115**: 277-290.
- Moret P. 1999.** A contribution to the systematics of Neotropical Platynina. The supra-specific taxa of the *Dyscolus* complex (Coleoptera Carabidae Agonini) // *Advances in Carabidology*. Papers Dedicated to the Memory of Prof. Dr. Oleg. L. Kryzhanovskij. Krasnodar, MUIISO: 285-298.
- Morita S. 1986.** A new *Apatrobus* (Coleoptera, Carabidae) from Mt. Tara-dake in Kyushu, West Japan // *Entomological Papers Presented to Yoshihiko Kurosawa on the Occasion of his Retirement*. Tokyo, The Coleopterists' Association of Japan: 143-146.
- Morita S. 1987.** A new patrobine carabid beetle from Central Honshu, Japan // *Elytra*, **15**: 36-40.
- Morita S. 1989.** A new *Apatrobus* (Coleoptera, Carabidae) from the Suzuka mountain range, Central Japan // *Elytra*, **17**: 143-146.
- Morita S. 1990.** A new alpine Patrobine carabid beetle from Central Honshu, Japan // *Elytra*, **18**: 35-38.
- Morita S. 1993.** A new Patrobine carabid beetle from Kyushu, West Japan // *Elytra*, **21**: 173-177.
- Morvan P. 1969.** Contribution à la connaissance des Coléoptères Carabiques de l'Iran // *Bull. Soc. Entomol. France*, **74**: 192-198.
- Morvan P. 1981.** Contribution à la connaissance des Coléoptères Carabiques de l'Iran (8) // *Journ. Entomol. Soc. Iran*, **6**: 9-47.
- Müller G. 1975.** Zur Phylogenie der Bembidiini // *Entomol. Nachrichten*, **19**: 7-12.
- Page R.D.M. 1993.** *Component. Version 2.0. Tree comparison Software for Microsoft® Windows™. User's Guide*. London, The Natural History Museum.
- Schmidt J. 1994.** Beschreibungen neuer Arten der Carabidae aus Nepal (1): Gattungen *Trechus*, *Deltomerodes*, *Pterostichus* (Insecta: Coleoptera) // *Reichenbachia*, **30**: 129-135.
- Schmidt J. 1995.** Beschreibungen neuer Arten der Carabidae aus Nepal (2): Gattungen *Deltomerodes*, *Pterostichus*, *Xestagonum* (Insecta: Coleoptera) // *Reichenbachia*, **31**: 19-25.
- Schmidt J. 1996.** Beschreibungen neuer Arten der Carabidae aus Nepal (3): Gattungen *Broscus*, *Deltomerodes*, *Xestagonum* (Insecta: Coleoptera) // *Reichenbachia*, **31**: 143-154.
- Schmidt J. 1998.** Beschreibungen neuer Arten und Unterarten der Carabidae aus Nepal (4): Gattungen *Broscus*, *Deltomerodes*, *Xestagonum* (Insecta: Coleoptera) // *Entomol. Abh. Staat. Mus. Tierkunde Dresden*, **58**: 5-28.
- Seidlitz G. 1891a.** *Fauna baltica. Die Käfer (Coleoptera) der deutschen Ostseeprovinzen Russlands*. 2 Aufl. Königsberg, Hartungschers Verlag. 818 S.
- Seidlitz G. 1891b.** *Fauna transsylvanica. Die Käfer (Coleoptera) Siebenbürgens*. Königsberg, Hartungschers Verlag. 914 S.
- Serrano J. 1981.** Male achiasmatic meiosis in Caraboidea (Coleoptera, Adephaga) // *Genetica*, **57**: 131-137.

- Serrano J., Galián J. 1998.** A review of karyotypic evolution and phylogeny of carabid beetles (Coleoptera) // *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Torino, Mus. Reg. Sci. Nat.: 191-228.
- Sloane T.G. 1923.** The classification of the family Carabidae // *Trans. R. Entomol. Soc. London*, 1-2: 234-250.
- Thompson R.G. 1979.** Larvae of North American Carabidae with a key to the tribes // *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification*. The Hague, Dr W. Junk: 209-291.
- Wilson E.O. 1961.** The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna // *American Nat.*, 95: 169-193.
- Zamotajlov A.S., Ito N. 2000.** A new genus and species of patrobine carabids from South West China (Coleoptera Carabidae) // *Entomol. Kubanica*, 1: 7-15.
- Zamotajlov A., Morita S. 2001.** A new species of the genus *Minypatrobus* (Coleoptera, Carabidae) from North Japan // *Elytra*, 29: 227-231.
- Zamotajlov A.S., Sawada H. 1995**[1996]. New species of the genus *Apatrobus* Habu & Baba, 1960 from Tibet (Coleoptera: Carabidae) // *Zoosystematica Rossica*, 4: 293-297.
- Zamotajlov A., Sciaky R. 1996.** Contribution to the knowledge of Patrobinae (Coleoptera, Carabidae) from south-east Asia // *Coleoptera*, 20: 1-63.
- Zamotajlov A., Sciaky R. 1998.** A new species of the genus *Ledouxius* Zamotajlov, 1992 from Uttar Pradesh (India) (Coleoptera: Carabidae: Patrobinae) // *Koleopt. Rundschau*, 68: 47-51.
- Zamotajlov A., Sciaky R. 1999.** Contribution to the knowledge of the carabid genus *Chinapenetretus* Kurnakov, 1963 (Coleoptera, Carabidae) // *Entomologica Basiliensia*, 21: 25-53.
- Zamotajlov A.S., Sciaky R., Ito N. 2000.** Contribution to the knowledge of the carabid genus *Robustopenetretus* Zamotajlov & Sciaky, 1999, n. stat. of China (Coleoptera Carabidae) // *Entomol. Kubanica*, 1: 17-29.
- Zamotajlov A.S., Wrase D.W. 1997.** New species of the genus *Chinapenetretus* Kurnakov 1963 (Coleoptera, Carabidae, Patrobinae) from China // *Linzer boil. Beiträge*, 29: 1069-1077.

Систематический список жуужелиц подсемейства Patrobinae с указателем рисунков

Подсемейство **Patrobinae** Kirby, 1837*

Триба **Lissopogonini** Zamotajlov, 1999

* Вопреки часто приписываемому Шодуару авторству (например, Csiki, 1928), название Patrobidae было впервые применено Кирби, при этом сопровождалось достаточно удовлетворительным диагнозом (цитируется с сохранением оригинальной графики): «Family Patrobidae. *Patrobidans*. XXIV. Genus *Patrobus*. Meg. I consider the *Patrobidans* as forming a family distinct from the *Pogonidans*, though both agree in having only two dilated joints in the hand of the males, because the former have the last joint of the palpi more or less conical and acute; and in the other they are filiform and truncate. De Jean has formed his first division of his Feronians of these two families, the last of which, the *Pogonidans*, consists of the modern genera *Pogonus*, *Cardiaderus*, *Blemus*, *Eraphius*, and *Aepus*; and the first, the *Patrobidans*, of *Baripus* and *Patrobus*. *Pogonus*, &c. are not very distant from *Trechus* and *Isopleurus*; they belong as clearly to the *Hygradephaga*, and as clearly lead to the *Patrobidae*, which though of greater size than most of the constituents of that subsection, maintain, as far as they are known, the same love of humid and littoral situations, and, though differing in their palpi and size, are nearly related to the *Sublipalia*: the discovery of a very few intermediate links would connect *Patrobus* and *Peryphus*; and even now, if closely inspected and compared, they will be found to possess many characters in common. In the first place, in the tribe to which *Peryphus* belongs, in the males, the two first joints of the hand are dilated, the second indeed only on one side, and cystophorous, as in *Patrobus*: in the next, the head and eyes in both are very similar as to form and likewise sculpture, and the same may be said of the prothorax and elytra.» (стр. 51). Шодуар (Chaudoir, 1871) составил подробное описание этого семейства (стр. 39) и двух его основных групп, Patrobidae s. str. (стр. 39) и Deltomeridae (стр. 51), рассматриваемых ниже как подтрибы.

Род *Lissopogonus* Andrewes, 1923

- L. glabellus* Andrewes, 1923
L. nanlingensis (Deuve & Tian, 2001)
L. poecilus Andrewes, 1933
L. suenisoni Kirschenhofer, 1991
L. tonkinensis Zamotajlov & Sciaky, 1996 – рис. 35, 131

Триба *Patrobini* Kirby, 1837

Подтриба *Patrobina* Kirby, 1837, **sensu n., stat. n.**

Род *Archipatrobus* Zamotajlov, 1992

- A. deuvei* Zamotajlov, 1992 – рис. 16, 36, 132
A. flavipes flavipes (Motschulsky, 1864)
A. flavipes kantinensis Zamotajlov, 1992
A. suenisoni (Zamotajlov & Kryzhanovskij, 1991)

Род *Grandipenetretus* Zamotajlov & Sciaky, 1999, **stat. n.**

- G. major major* (Zamotajlov & Wrase, 1997) – рис. 38
G. major taibaiensis (Zamotajlov & Sciaky, 1999) – рис. 133

Род *Minipenetretus* Zamotajlov, **gen. n.**

- M. quadraticollis quadraticollis* (Bates, 1891) – рис. 134
M. quadraticollis gongga (Zamotajlov & Sciaky, 1996) – рис. 39

Род *Tibetopenetretus* Zamotajlov & Sciaky, 1999, **stat. n.**

- T. heinzi* (Zamotajlov & Wrase, 1997) – рис. 40, 135

Род *Parapatrobis* Zamotajlov, 1992, **stat. n.**

- P. brancuccii* (Zamotajlov, 1992) – рис. 41, 136

Род *Parapenetretus* Kurnakov, 1960

Подрод *Parapenetretus* Kurnakov, 1960

- P. barkamensis* Zamotajlov & Ito, 2000
P. caudicornis (Kurnakov, 1963)
P. microps Zamotajlov & Sciaky, 1996 – рис. 44, 139
P. nanpingensis Zamotajlov & Sciaky, 1996 – рис. 19, 43, 137
P. pavesii pavesii Zamotajlov & Sciaky, 1996 – рис. 42, 138
P. pavesii hongyuanus Zamotajlov & Sciaky, 1996
P. pavesii zhanglanus Zamotajlov & Sciaky, 1996
P. pilosohumeralis Zamotajlov, 1993
P. subtilis Zamotajlov & Heinz, 1998
P. szetschuanus szetschuanus (Jedlička, 1959) – рис. 45, 140
P. szetschuanus balangensis Zamotajlov & Sciaky, 1996

Подрод *Robustopenetretus* Zamotajlov & Sciaky, 1999, **stat. n.**

- P. daliangensis* (Zamotajlov, Sciaky & Ito, 2000) – рис. 46
P. farkaci (Zamotajlov, Sciaky & Ito, 2000)
P. kasantsevi (Zamotajlov & Sciaky, 1999) – рис. 142
P. microphthalmus (Fairmaire, 1888)
P. saueri Zamotajlov & Sciaky, 1996
P. xilinensis (Zamotajlov & Wrase, 1997) – рис. 141

Подрод *Ambigopenetretus* Zamotajlov, **subgen. n.**

- P. kabaki* Zamotajlov, **sp. n.** – рис. 13, 48, 218-223.
P. shimianensis Zamotajlov, **sp. n.** – рис. 14, 144, 224-229.

Подрод *Butanopenetretus* Zamotajlov, 1992

- P. wittmeri* Zamotajlov, 1992

Incertae sedis

- P. reticulatus* Zamotajlov, 1990 – рис. 49, 145

Род *Quasipenetretus* Zamotajlov, **gen. n.**

- Q. berezovskii* (Kurnakov, 1963) рис. 50, 146

Род *Chinapenetretus* Kurnakov, 1963

Подрод *Chinapenetretus* Kurnakov, 1963

- Ch. impexus* Zamotajlov & Sciaky, 1999
Ch. impressus Zamotajlov & Sciaky, 1999
Ch. kryzhanovskii kryzhanovskii Zamotajlov & Sciaky, 1999 – рис. 51
Ch. kryzhanovskii gyaisiensis Zamotajlov & Sciaky, 1999 – рис. 148
Ch. potanini (Kurnakov, 1963)
Ch. salebrosus Zamotajlov & Sciaky, 1999 – рис. 52, 147
Ch. wittmeri Zamotajlov & Sciaky, 1999
Ch. yunnanus (Fairmaire, 1886)

Подрод *Baiopenetretus* Zamotajlov, **subgen. n.**

- Ch. cangen Zamotajlov, sp. n рис. 15, 53, 230-234
Род Dimorphopatrobi Casale & Sciaky, 1994
- D. ludmi Casale & Sciaky, 1994 – рис. 17, 28, 30, 31, 54, 149
Род Arenetret Kurnakov, 1960
 Группа ambiguus.
- A. ambiguus (Bates, 1883) – рис. 55, 150
 A. dilatatus (Bates, 1883)
 A. shirahensis (Habu & Baba, 1960)
 A. shoorengensis (Habu & Baba, 1962)
 Группа yushanensis
- A. nanhutanensis (Habu, 1973): 103
 A. smetanensis (Zamotajlov & Sciaky, 1996) – рис. 56
 A. yushanensis (Habu, 1973)
Род Apatrobium Habu & Baba, 1960
 Группа hikosanus
- A. cornificans (Kasahara & Ito, 1994)
 A. hikosanensis (Habu, 1953)
 A. ishikawensis (Kasahara & Ito, 1994)
 A. ishizuchiensis (Habu, 1976)
 A. jakuchiensis (Habu, 1977)
 A. kurosawensis (Morita, 1986) – рис. 57, 151
 A. nishiwakensis (Habu, 1980)
 A. ohdaisanus ohdaisanus (Nakane, 1963)
 A. ohdaisanus sp. nov. (Morita, 1990)
 A. ohtsunensis (Morita, 1993)
 A. satoensis (Habu, 1976)
 A. tsurugiensis (Habu, 1976)
 A. yamaensis (Kasahara, 1995)
 Группа echigonus
- A. echigonensis (Habu & Baba, 1962)
 A. hasemiyensis (Morita, 1990)
 A. iwasaensis (Morita, 1987)
 A. narukawensis (Morita, 1989) – рис. 58, 152
 A. odanakensis (Kasahara, 1995)
 Группа hayachiensis
- A. hayachiensis (Nakane, 1968) – рис. 59, 153
 Incertae sedis
- A. iturupensis (Lafe, 2001)
Род Chaetopatrobi Lafe, 1996
- Ch. valentini (Lafe, 1996)
Род Minypatrobi Ueno, 1955
 Группа uenoi.
- M. uenoi (Habu, 1972) – рис. 60, 154
 Группа darlingtoni
- M. darlingtoni (Ueno, 1955)
 M. hidakariensis (Zamotajlov & Morita, 2001) – рис. 61, 155
Род Patrobium Dejean, 1821
 Группа assimilis
- P. assimilis (Chausdoir, 1844) – рис. 62, 63, 156, 157
 Группа atrorufus
- P. atrorufus (Stroem, 1768) – рис. 64, 158
 P. obliteratum (Gutler, 1848) – рис. 65, 159
 P. quadricolor (Miller, 1868)
 P. roubaniensis (Mafan, 1933): 80
 P. styriacensis (Chausdoir, 1871) – рис. 66, 160
 Группа platophthalmus
- P. platophthalmus (Lubbock-Khnzorian, 1970) – рис. 67, 161
 Группа septentrionis
- P. cincinensis (Moeschulsky, 1860) – рис. 70, 164
 P. septentrionis (Dejean, 1828) – рис. 68, 69, 162, 163
 Группа foveocolleae n.
- P. foveocolleae (Eschscholtz, 1823) – рис. 18, 71, 165
 Группа fossifrons,

- P. fossif (Fuchs, 1823) – рис. 73, 167
 P. lecor (Chaudoir, 1871) – рис. 74
 P. stygi (Chaudoir, 1871) – рис. 72, 166

Группа longicornis

- P. longico (Say, 1825) – рис. 75, 168

Род Platypatro (Dusington, 1938)

- P. lacust (Dusington, 1938) – рис. 76, 169

Taxa incertae sedis

- «Apatrobus» sikki (Davis & Ledoux, 1987)*

Подтриба Platidiol (Zamotajlov & Lafer, 2001, stat. n.)

Род Platidiol (Chaudoir, 1878)

- P. borea (Zamotajlov & Lafer, 2001) – рис. 170
 P. brin (Zamotajlov & Lafer, 2001) – рис. 20
 P. nazaren (Lafer & Zamotajlov, 2001)
 P. ruf (Chaudoir, 1878) – рис. 77
 P. vandy (Kerimakov, 1960)

Подтриба Deltomerodii (Zamotajlov, subtr. n.)

Род Deltomerodii (Deuve, 1992: 82)

Группа memorabilis (sensu n.)

- D. chu (Schmidt, 1995)
 D. gri (Schmidt & Hartmann, 1998)
 D. kryzhanov (Zamotajlov, 1999) – рис. 172
 D. memorabilis (Deuve, 1992)
 D. miroshni (Zamotajlov, 1999)
 D. murzi (Zamotajlov, 1999)
 D. nepalensis nep (Schmidt, 1994) – рис. 78
 D. nepalensis g (Schmidt, 1995)
 D. schawalleri sch (Schmidt, 1998)
 D. schawalleri minia (Schmidt, 1998)
 D. schmi (Zamotajlov, 1999)
 D. sciakyi (Schmidt, 1996)
 D. stenon (Andrewes, 1936)
 D. wras (Zamotajlov, 1999) – рис. 171

Группа zolotichini

- D. zolotichini zo (Zamotajlov, 1999) – рис. 21, 79, 173
 D. zolotichini (Zamotajlov, 1999)

Подтриба Deltomerini (Chaudoir, 1871, sensu n., stat. n.)

Род Diploum (Motschulsky, 1850)

Подрод Diploum (Motschulsky, 1850)

Группа przewalskii

- D. grummi gruz (Zamotajlov & Kryzhanovskij, 1990) – рис. 82, 175
 D. grummi bic (Zamotajlov & Sciaky, 1996) – рис. 176
 D. petrogorbats (Zamotajlov, 1996) – рис. 177
 D. przewal (Sechenov, 1889) – рис. 80, 178
 D. sciakyi s (Zamotajlov, 1996)
 D. sciakyi fedo (Zamotajlov, 1997[1998]) – рис. 81, 174
 D. sciakyi gr (Zamotajlov, 1997[1998])
 D. tonggule (Zamotajlov & Sciaky, 1996)
 D. wras (Zamotajlov & Sciaky, 1996)
 D. wulanen (Zamotajlov, 1997[1998])

Группа davidis

- D. davi (Fairmaire, 1891) – рис. 22, 84, 180
 D. norto (Andrewes, 1930) – рис. 83, 179
 D. jedli (Zamotajlov, 1996) – рис. 85
 D. julonshan (Zamotajlov, 1993)

Группа giacomazzoi

- D. giacomaz (Zamotajlov & Sciaky, 1996) – рис. 86, 181

Группа sibiricus

* Очевидно, что этот вид занимает достаточно изолированное положение среди Patrobina и, скорее всего, должен быть выделен в отдельный род, однако мы не имеем пока достаточно информации для его исчерпывающей характеристики.

- D. gansuensis Ledlička, 1932
- D. sibiricus sibiricus (Motschulsky, 1844) – рис. 87, 182
- D. sibiricus Habat, 1951
- D. sibiricus californicus Bates, 1873 – рис. 183
- D. sibiricus yunnanensis Holm, 1941
- D. sterilis Ledlička, 1932
- D. szetschuanensis Ledlička, 1932
- D. yunnanensis Ledlička, 1932

Подрод Platidius Chaudoir, 1871

- D. aterricus (Dejean, 1828)
- D. californicus (Motschulsky, 1859) – рис. 33, 90, 186
- D. depressus (Giesler, 1829) – рис. 88, 184
- D. filicollis (Casey, 1918)
- D. rugicollis (Randall, 1838) – рис. 89, 185

Род Qiangopatrobi Zamotajlov, gen. n.

- Q. andrewae (Zamotajlov, 1990)
- Q. dentata (Zamotajlov & Sawada, 1995[1996])
- Q. koiwayai koiwayai (Zamotajlov & Sawada, 1995[1996])
- Q. koiwayai demurensis (Zamotajlov & Sawada, 1995[1996])

Род Caelopenetra Zamotajlov & Ito, 2000

- C. crinata (Zamotajlov & Ito, 2000) – рис. 93, 189

Род Naxipenetra Zamotajlov, 1998[1999]

- N. trisetosus trisetosus (Zamotajlov & Sciaky, 1996)
- N. trisetosus trisetosus (Zamotajlov, 1998[1999])
- N. trisetosus shanensis (Zamotajlov, 1998[1999]) – рис. 94, 190
- N. scialoi (Zamotajlov, 1998[1999])

Род Ledouxia Zamotajlov, 1992

Группа longulans

- L. longula (Ledoux, 1984)
- L. kaganeri (Heinz & Ledoux, 1987)
- L. umbilicata (Ledoux, 1984) – рис. 23, 95, 191

Группа oblongans

- L. meurguesi (Ledoux, 1984)
- L. microcephala (Ledoux, 1984) – рис. 24, 96, 192
- L. oblongus oblongus (Ledoux, 1984)
- L. oblongus pahalgai (Ledoux, 1984)

Род Patanitra Zamotajlov, gen. n.

- P. pakistana (Heinz & Ledoux, 1987) – рис. 97

Род Himalopenetra Zamotajlov, gen. n.

- ?P. falcata (Heinz & Ledoux, 1989)
- P. fraternalis (Zamotajlov & Sciaky, 1998) – рис. 25, 26, 98, 193

Род Penetretia Motschulsky, 1864

Группа nebrionides

- P. andalusensis (Reitter, 1896) – рис. 39, 194
- P. imitator (Zamotajlov, 1990)
- P. nebrionides (Vahlbreyer, 1866)

Группа rufipennis

- P. rufipennis (Dejean, 1828) – рис. 100, 195
- P. temporalis (Beilsch, 1909)

Род Deltomerus Motschulsky, 1850

Подрод Deltomerus Motschulsky, 1850

Группа davatchii

- D. davatchii (Morvan, 1969)
- D. delimitatus (Morvan, 1969)
- D. elburzensis (Morvan, 1981)
- D. heinrichi (Zamotajlov, 2001)
- D. jelineki (Zamotajlov, 2001) – рис. 101, 196
- D. korrigatus (Morvan, 1981)
- D. morvati (Zamotajlov, 1990)

Группа lodosi

- D. lodosi (Ledoux, 1976) – рис. 29, 32, 102, 197

Группа punctatans

- D. punctatans (Heinz & Ledoux, 1987) – рис. 103, 198

- D. balachowskyi (Ledoux, 1976) – рис. 104, 199
- Группа balachowskyi
- D. dinci (Ledoux, 1976)
- D. dinci valeski (Zamotajlov, 2001) – рис. 105, 200
- D. sharovi (Zamotajlov, 2001)
- Группа dinci
- D. validus (Chaudoir, 1846) – рис. 106, 201
- Группа validus
- D. chachalge (Zamotajlov, 1994) – рис. 107
- D. golovati (Zamotajlov, 1992)
- D. intermedius (Zamotajlov, 1992)
- Группа intermedius
- D. abdurakhmanovi (Zamotajlov, 1994)
- D. dari (Zamotajlov, 1994) – рис. 108, 202
- D. triseriatus (Patzsch, 1878)
- Группа triseriatus
- fulvipes (Motschulsky, 1839)
- kataevi (Zamotajlov, 1988)
- tshetsheni (Zamotajlov, 1992) – рис. 109, 203
- Группа fulvipes
- D. alexei (Zamotajlov, 1992)
- D. belousi (Zamotajlov, 1988)
- D. dubio (Zamotajlov, 1992)
- D. elongatus (Desj., 1831)
- D. iristori (Zamotajlov, 1992)
- D. komarovi (Zamotajlov, 1988)
- D. kurnakovi (Zamotajlov, 1988)
- D. miroshni (Zamotajlov, 1994)
- D. sokolovi (Zamotajlov, 1988)
- Группа elongatus
- D. dubi (Chaudoir, 1846)
- D. leti (Zamotajlov, 1992)
- Группа dubius
- D. expectatus (Zamotajlov, 1992)
- D. kabarderi (Zamotajlov, 1996)
- D. pjatigori (Zamotajlov, 1996)
- D. tibialis (Reitter, 1887)
- Группа tibialis
- D. circassicus (Reitter, 1890) – рис. 110
- D. defarovi (Zamotajlov, 1988)
- D. fischterovi (Kurnakov, 1960)
- D. kova (Zamotajlov, 1988)
- D. pseudoplatynus pseudoplatynus (Reitter, 1887) – рис. 204
- D. pseudoplatynus aliciae (Zamotajlov, 1992)
- D. pseudoplatynus zamotajlovi (Zamotajlov, 1988)
- D. sergii (Zamotajlov, 1988)
- Группа pseudoplatynus
- D. carpathicus (Müller, 1868) – рис. 111, 205
- Группа carpathicus
- D. tatricus (Müller, 1859) – рис. 112, 206
- Группа tatricus
- Группа elegans sensu n.
- D. bogatshevi bogatshovi (Zamotajlov, 1988)
- D. bogatshevi balashovi (Zamotajlov, 1988)
- D. bogatshevi kashchovi (Zamotajlov, 1996)
- D. bogatshevi kebzevi (Zamotajlov, 1988)
- D. bogossi (Zamotajlov, 1992) – рис. 209
- D. elegans (Chaudoir, 1871)
- D. ensiger ensiger (Kurnakov, 1960)
- D. ensiger triserialis (Zamotajlov, 1996)
- D. gusevi (Belousov & Zamotajlov, 1988) – рис. 124
- D. jeanni (Kurnakov, 1960) – рис. 113, 122, 208
- D. khnzorikovi (Kurnakov, 1960)

- D. kryzhanovskii kryzhanovskii Zamotajlov, 1988 – рис. 115, 211
D. kryzhanovskii ki Zamotajlov, 1996
D. laile Zamotajlov, 1994
D. mercaneri Zamotajlov, 2001 – рис. 207
D. mirabilis Zamotajlov, 1992
D. osseticus Zamotajlov, 1992 – рис. 123
D. raddai Ritzels, 1878
D. wernerii Reitter, 1906 – рис. 114, 125, 210
- Группа sterbai
- D. bosnicus Apfelbeck, 1912 – рис. 128
D. malissori Apfelbeck, 1918 – рис. 127
D. parumpunctatus Zamotajlov, 1990 – рис. 126
D. sterbai (Bambousek, 1909) – рис. 116, 212
D. weirathii GeMüller, 1937 – рис. 129
- Группа depressus
- D. depressus depressus Fiesli, 1896 – рис. 117, 213
D. depressus Battolli & Tombesi, 1989
- Группа corax
- D. corax corax Reymannhoff, 1922 – рис. 118, 214
D. corax antipodum Paulsen & Villers, 1939
- Подрод Paradeltoemer Apfelbeck, 1908
- D. paradoxus paradoxus Apfelbeck, 1908 – рис. 119, 215
D. paradoxus korala GeMüller, 1936
- Подрод Berberomer Zamotajlov, subgen. n.
- D. punctatissimus punctatissimus (Fairmaire, 1858) – рис. 27, 121, 217
D. punctatissimus Normands 1933
D. redonni Antoine, 1928 – рис. 120, 216

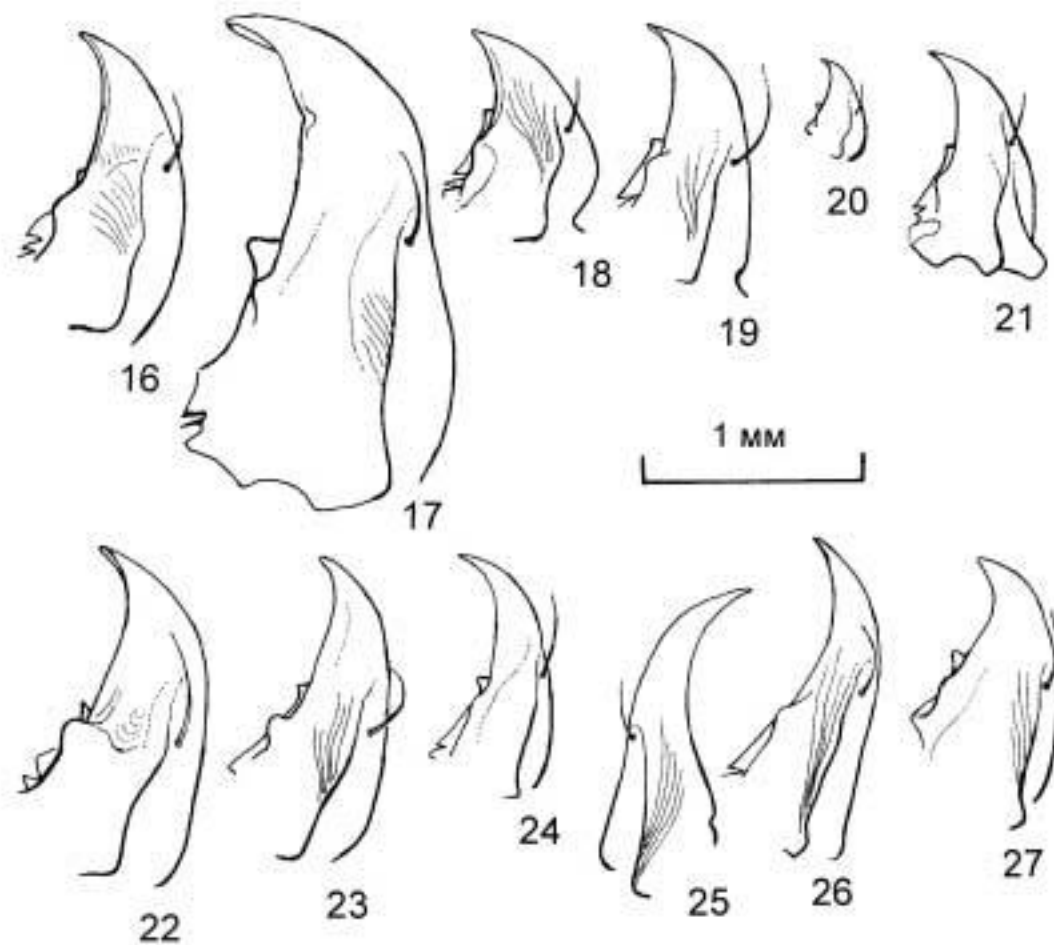


Рис. 16-27. Мандибулы Patrobini.

16 - Archipatrobus dZamoti; 17 - Dimorphopatrobis ludCasala & Sciaky; 18 - Patrobus foveocollis (Esch.); 19 - Parapenetretus nanpiZamoti & Sciaky; 20 - Platidiolus bZamoti & Lafer; 21 - Deltomerodes zolotZamoti; 22 - Diplous dav(Fairm.); 23 - Ledouxius umbili(Ledoux); 24 - Ledouxius microceph(Ledoux); 25, 26 - Himalopenetretus (Zamoti & Sciaky); 27 - Deltomerus punctatissimus (Fairm.). (16-24, 26, 27 - правая мандибула; 25 - левая мандибула).

Figs 16-27. Mandibles of Patrobini.

16 - Archipatrobus dZamoti; 17 - Dimorphopatrobis ludCasala & Sciaky; 18 - Patrobus foveocollis (Esch.); 19 - Parapenetretus nanpiZamoti & Sciaky; 20 - Platidiolus bZamoti & Lafer; 21 - Deltomerodes zolotZamoti; 22 - Diplous dav(Fairm.); 23 - Ledouxius umbili(Ledoux); 24 - Ledouxius microceph(Ledoux); 25, 26 - Himalopenetretus (Zamoti & Sciaky); 27 - Deltomerus punctatissimus (Fairm.). (16-24, 26, 27 - right mandible; 25 - left mandible).

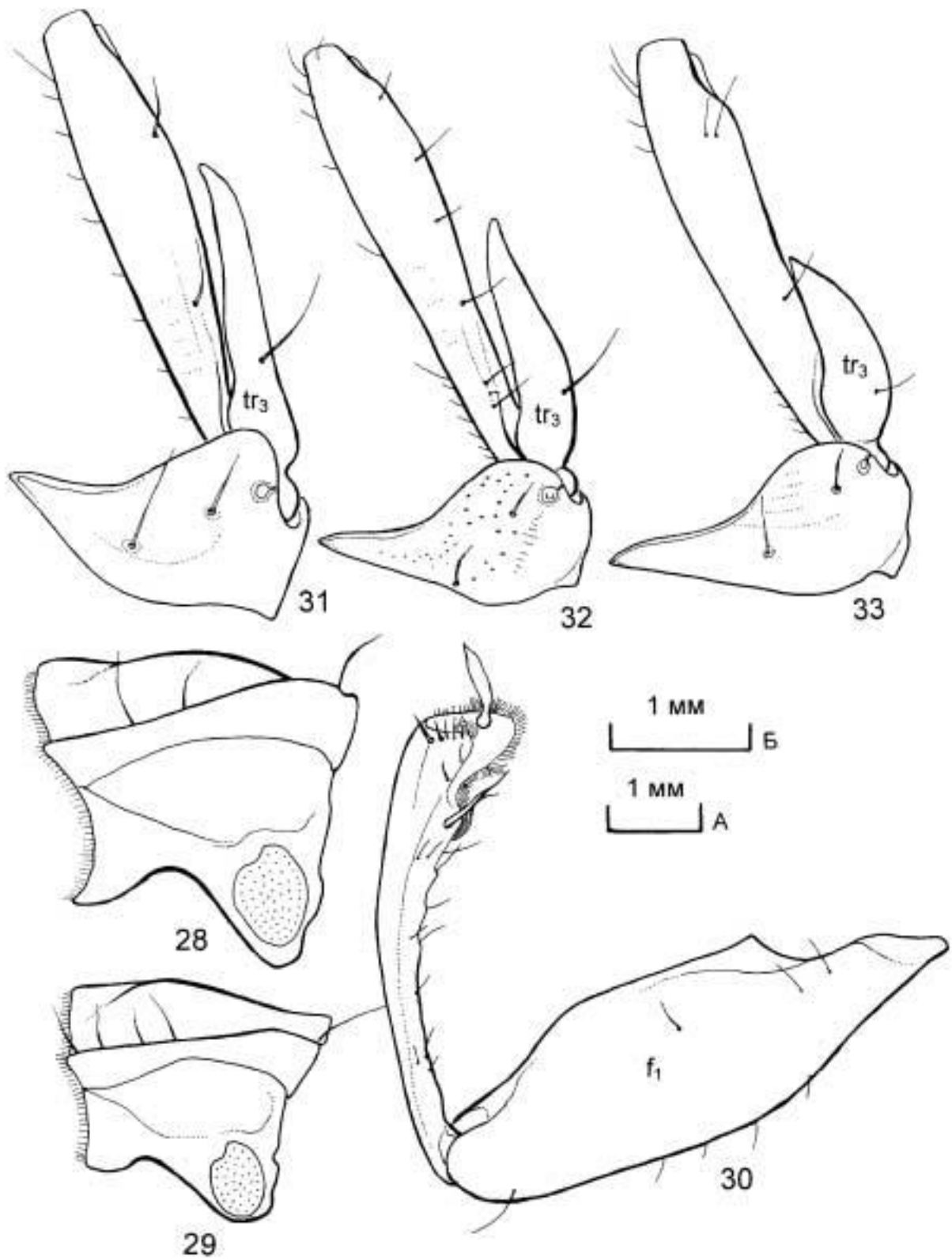


Рис. 28-33. Детали строения груди и ног Patrobini.

28, 30, 31 - *Dimorphopatrobis lucasale* & Sciaky; 29, 32 - *Deltomerus lokoi*; 33 - *Diplous californicus* (Motsch.). (28, 29 - переднегрудь сбоку; 30 - передние левые бедро и голень ♂; 31-33 - задние правые тазик, вертлуг и бедро ♀). f_1 - переднее бедро; tr_3 - задний вертлуг. Масштаб А для рис. 28-29; масштаб Б для рис. 30-33.

Figs 28-33. Thorax and legs of Patrobini, details.

28, 30, 31 - *Dimorphopatrobis lucasale* & Sciaky; 29, 32 - *Deltomerus lokoi*; 33 - *Diplous californicus* (Motsch.). (28, 29 - prothorax, lateral view; 30 - ♂ fore left femur and tibia; 31-33 - ♀ hind left coxa, trochanter and femur). f_1 - fore femur; tr_3 - hind coxa. Scale A for figs 28-29; scale B for figs 30-33.

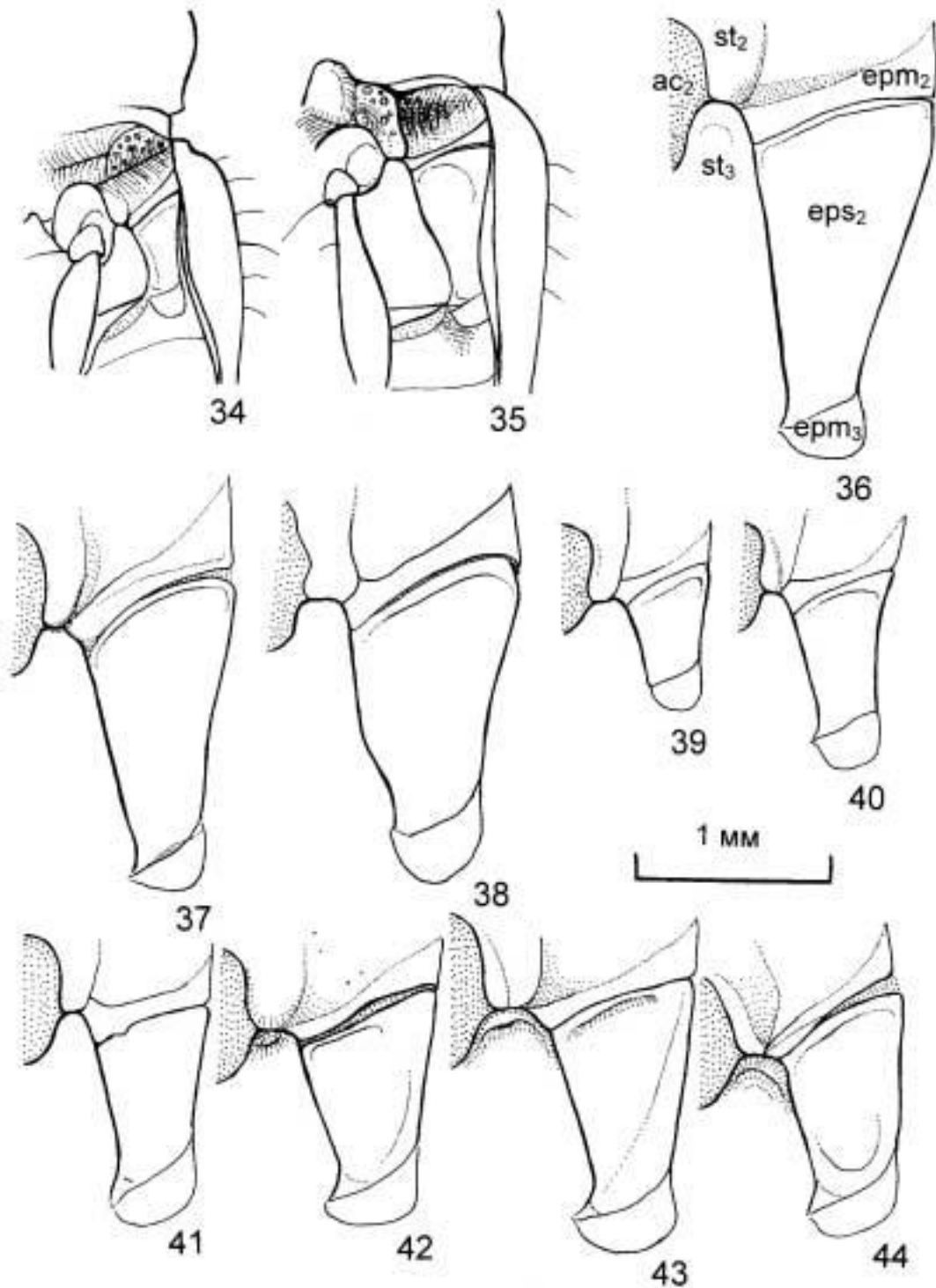


Рис. 34-44. Детали строения груди Mecyclothoracini, Lissopogonini и Patrobina.

34 - *Mecyclothorax cordicollis* Sliš; 35 - *Lissopogonus tonkii* Zamot. & Sciaky; 36 - *Archipatrobus deuvei* Zamot.; 37 - *A. sp.*; 38 - *Grandipenetretus (Zamot. & Wrase)*; 39 - *Minipenetretus quadraticollis gong* (Zamot. & Sciaky); 40 - *Tibetopenetretus (Zamot. & Wrase)*; 41 - *Parapatrobus bran* (Zamot.); 42 - *Parapenetretus p* (Zamot. & Sciaky); 43 - *P. nanpinge* (Zamot. & Sciaky); 44 - *P. micro* (Zamot. & Sciaky).
 ac₂ - средняя тазиковая впадина; epm₂ - мезэпимерон; epm₃ - метэпимерон; eps₂ - мезэпистерна; st₂ - средняя грудь; st₃ - задняя грудь.

Figs 34-44. Thorax of Mecyclothoracini, Lissopogonini and Patrobina, details.

34 - *Mecyclothorax cordicollis* Sliš; 35 - *Lissopogonus tonkii* Zamot. & Sciaky; 36 - *Archipatrobus deuvei* Zamot.; 37 - *A. sp.*; 38 - *Grandipenetretus (Zamot. & Wrase)*; 39 - *Minipenetretus quadraticollis gong* (Zamot. & Sciaky); 40 - *Tibetopenetretus (Zamot. & Wrase)*; 41 - *Parapatrobus bran* (Zamot.); 42 - *Parapenetretus p* (Zamot. & Sciaky); 43 - *P. nanpinge* (Zamot. & Sciaky); 44 - *P. micro* (Zamot. & Sciaky).
 ac₂ - middle coxal cavity; epm₂ - mesepimeron; epm₃ - metepimeron; eps₂ - mesepisternum; st₂ - mesothorax; st₃ - metathorax.

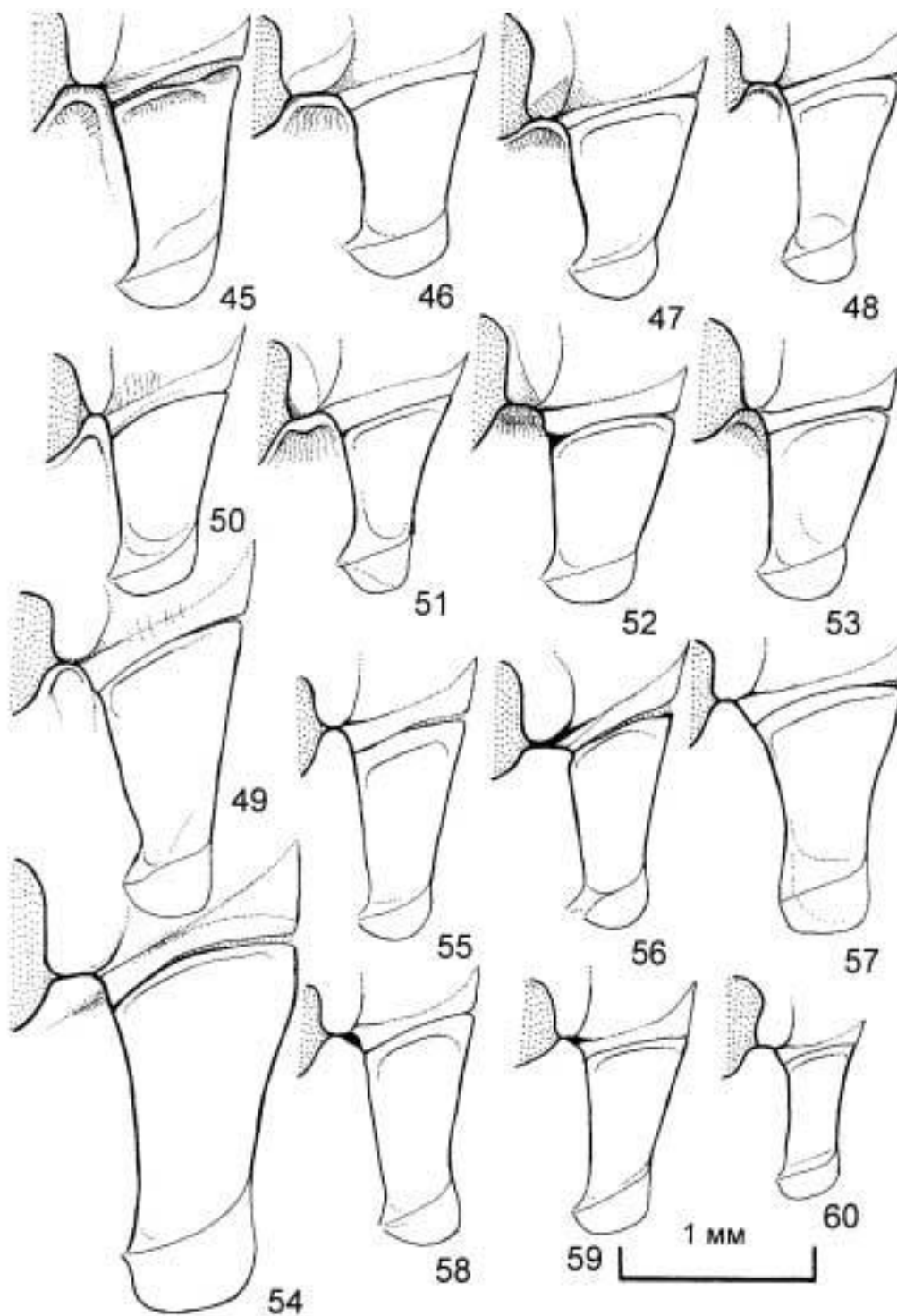


Рис. 45-60. Детали строения груди Patrobina.

45 - *Parapenetretus szetschuanus* (Dalla); 46 - *P. daliange* (Zaimot, Sciaky & Ito); 47 - *P. sp.*; 48 - *P. kabaki* Zamot, sp. n. 49 - *P. reticulatus* (Zaimot); 50 - *Quasipenetretus berkeleyi* (Korn); 51 - *Chinapenetretus kryzhanovskii* Zamot. & Sciaky; 52 - *Ch. salebrovskii* Zamot. & Sciaky; 53 - *Ch. cangensis* (Zaimot, sp. n.) 54 - *Dimorphopatrobis ludlowi* (Cisale & Sciaky); 55 - *Apenetretus amblyus* (Batus); 56 - *A. smetanai* (Zaimot. & Sciaky); 57 - *Apatrobis kurosawai* (Morita); 58 - *A. narukawai* (Morita); 59 - *A. hayachinensis* (Nakane); 60 - *Minypatrobis ueno* (Habu).

Figs 45-60. Thorax of Patrobina, details.

45 - *Parapenetretus szetschuanus* (Dalla); 46 - *P. daliange* (Zaimot, Sciaky & Ito); 47 - *P. sp.*; 48 - *P. kabaki* Zamot, sp. n. 49 - *P. reticulatus* (Zaimot); 50 - *Quasipenetretus berkeleyi* (Korn); 51 - *Chinapenetretus kryzhanovskii* Zamot. & Sciaky; 52 - *Ch. salebrovskii* Zamot. & Sciaky; 53 - *Ch. cangensis* (Zaimot, sp. n.) 54 - *Dimorphopatrobis ludlowi* (Cisale & Sciaky); 55 - *Apenetretus amblyus* (Batus); 56 - *A. smetanai* (Zaimot. & Sciaky); 57 - *Apatrobis kurosawai* (Morita); 58 - *A. narukawai* (Morita); 59 - *A. hayachinensis* (Nakane); 60 - *Minypatrobis ueno* (Habu).

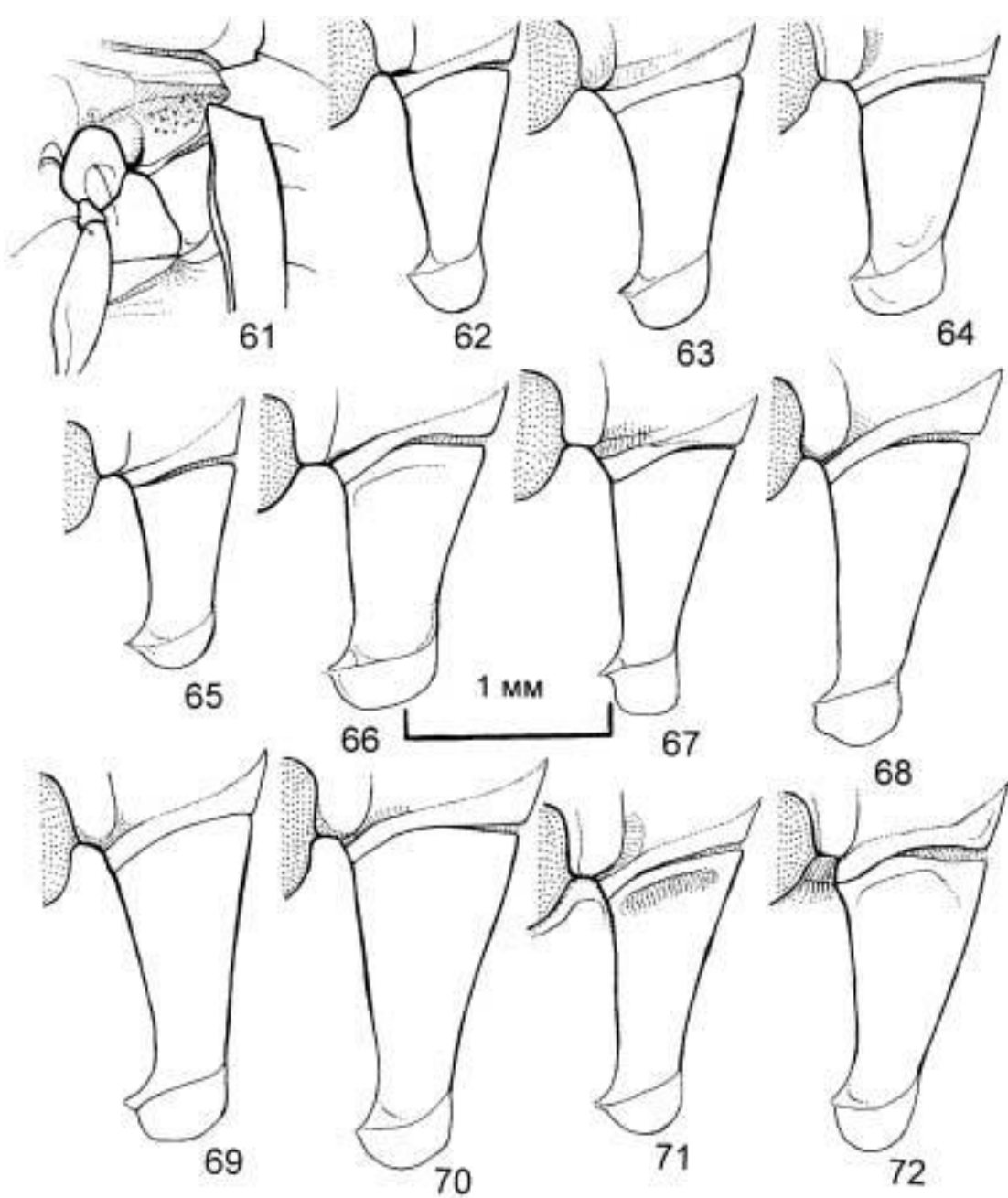


Рис. 61-72. Детали строения груди Patrobina.

61 – *Minypatrobis hida* Kamots & Morita; 62 – *Patrobis assig* Chaud. (Словакия, Зап. Татры); 63 – то же (Россия, Кострома); 64 – *P. atror* (Streem) (Германия, Анклам); 65 – *P. obliter* (Gehls); 66 – *P. styriacus* Chaud.; 67 – *P. platophtha* Klmz; 68 – *P. septentr* Dej (Россия, Мурманская обл.); 69 – то же (Канада, Лабрадор); 70 – *P. cinc* Mosch. (Россия, Уссурийск); 71 – *P. foveoc* (Eichs); 72 – *P. stygicus* Chaud. (Россия, о. Шумшу).

Figs 61-72. Thorax of Patrobina, details.

61 – *Minypatrobis hida* Kamots & Morita; 62 – *Patrobis assig* Chaud. (Slovakia, West Tatry); 63 – idem (Russia, Kostroma); 64 – *P. atror* (Streem) (Germany, Anklam); 65 – *P. obliter* (Gehls); 66 – *P. styriacus* Chaud.; 67 – *P. platophtha* Klmz; 68 – *P. septentr* Dej (Russia, Murmansk Prov.); 69 – idem (Canada, Labrador); 70 – *P. cinc* Mosch. (Russia, Ussurijsk); 71 – *P. foveoc* (Eichs); 72 – *P. stygicus* Chaud. (Russia, Isle Shumshu).

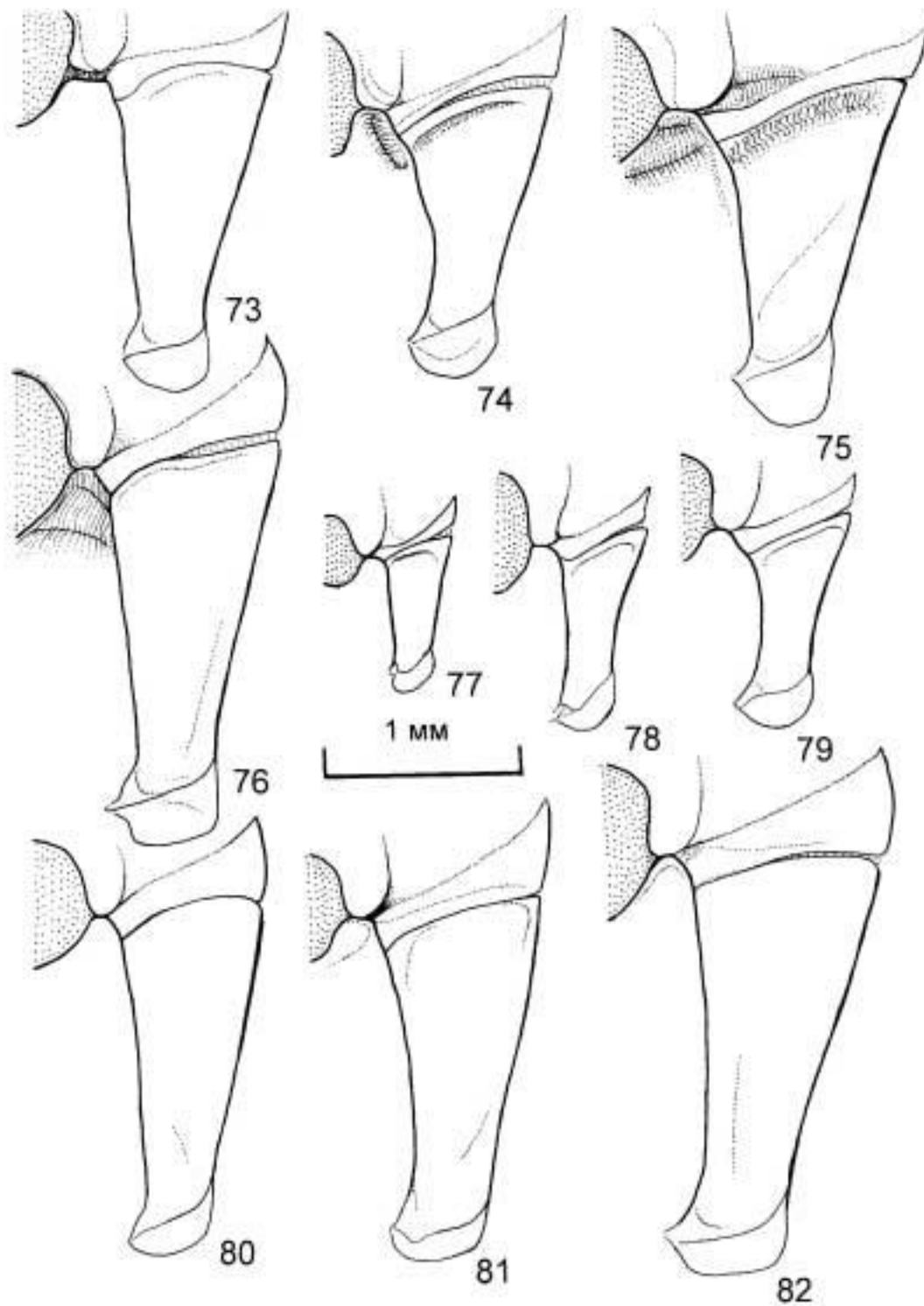


Рис. 73-82. Детали строения груди *Patrobina*, *Platidiolina*, *Deltomerodina* и *Deltomerina*.
 73 – *Patrobus fossifrons* (Esch.) (США, о. Уналашка); 74 – *P. lecontei* Chaud.; 75 – *P. longicornis* (Say); 76 –
Platypatrobis lacustris Darl.; 77 – *Platidiolus rufus* Chaud.; 78 – *Deltomerodes nepalensis* Schmidt; 79 – *D.*
zolitichini Zamot.; 80 – *Diplous przewalskii* (Sem.); 81 – *D. sciakyi fedorenkoi* Zamot.; 82 – *D. grummi* Zamot. &
 Kryzh.

Figs 73-82. Thorax of *Patrobina*, *Platidiolina*, *Deltomerodina* and *Deltomerina*, details.
 73 – *Patrobus fossifrons* (Esch.) (USA, Isle Unalaska); 74 – *P. lecontei* Chaud.; 75 – *P. longicornis* (Say); 76 –
Platypatrobis lacustris Darl.; 77 – *Platidiolus rufus* Chaud.; 78 – *Deltomerodes nepalensis* Schmidt; 79 – *D.*
zolitichini Zamot.; 80 – *Diplous przewalskii* (Sem.); 81 – *D. sciakyi fedorenkoi* Zamot.; 82 – *D. grummi* Zamot. &
 Kryzh.

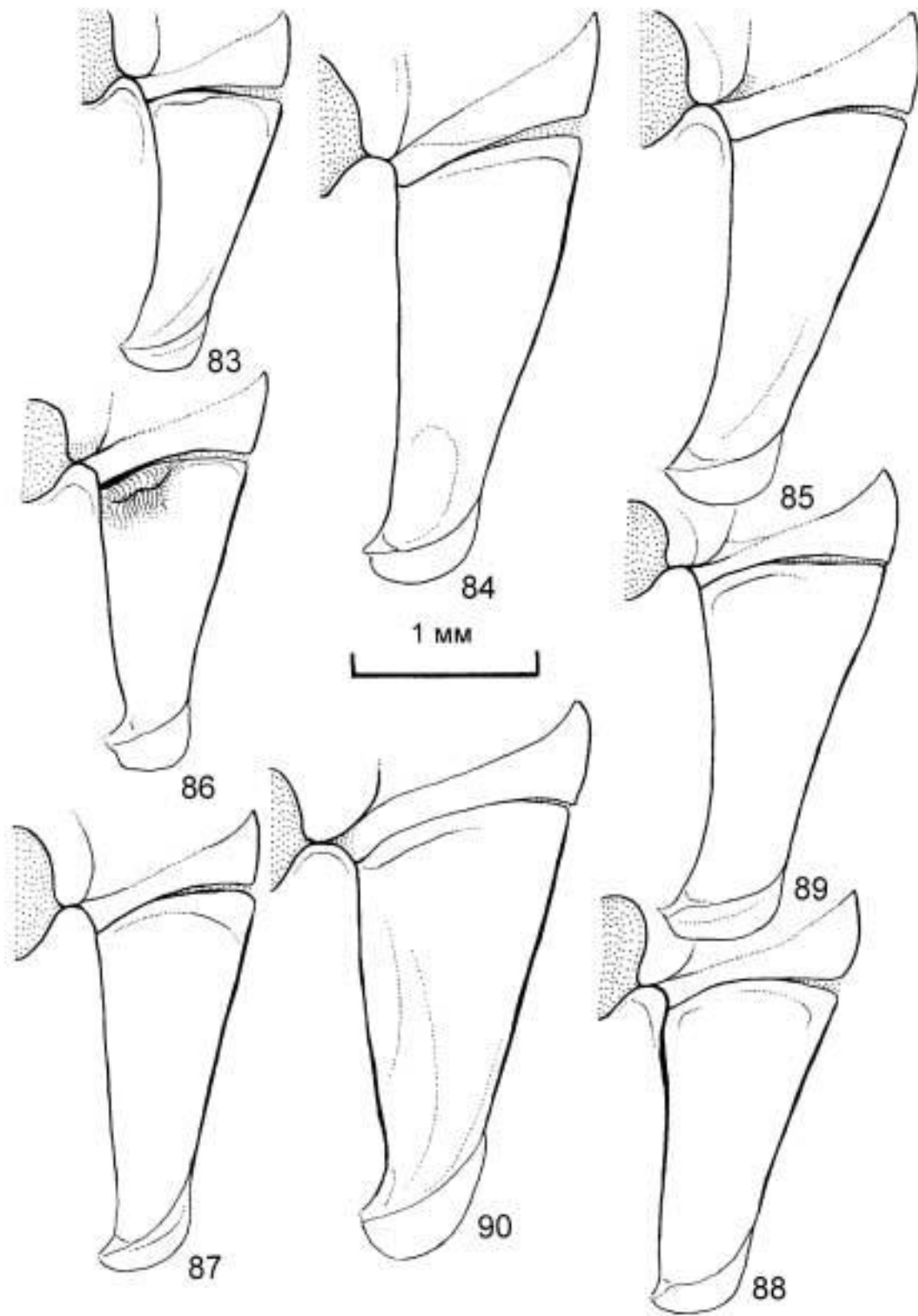


Рис. 83-90. Детали строения груди *Diplous*.

83 – *D. nortoni* Andr.; 84 – *D. davidis* (Fairm.); 85 – *D. jedlickai* Zamot.; 86 – *D. giacomazzo* Zamot. & Sciaky; 87 – *D. sibiricus* (Motsch.) (Сев. Корея); 88 – *D. depressus* (Gebler) (Сев. Корея); 89 – *D. rugicollis* (Rand.); 90 – *D. californicus* (Motsch.).

Figs 83-90. Thorax of *Diplous*, details.

83 – *D. nortoni* Andr.; 84 – *D. davidis* (Fairm.); 85 – *D. jedlickai* Zamot.; 86 – *D. giacomazzo* Zamot. & Sciaky; 87 – *D. sibiricus* (Motsch.) (N Korea); 88 – *D. depressus* (Gebler) (N Korea); 89 – *D. rugicollis* (Rand.); 90 – *D. californicus* (Motsch.).

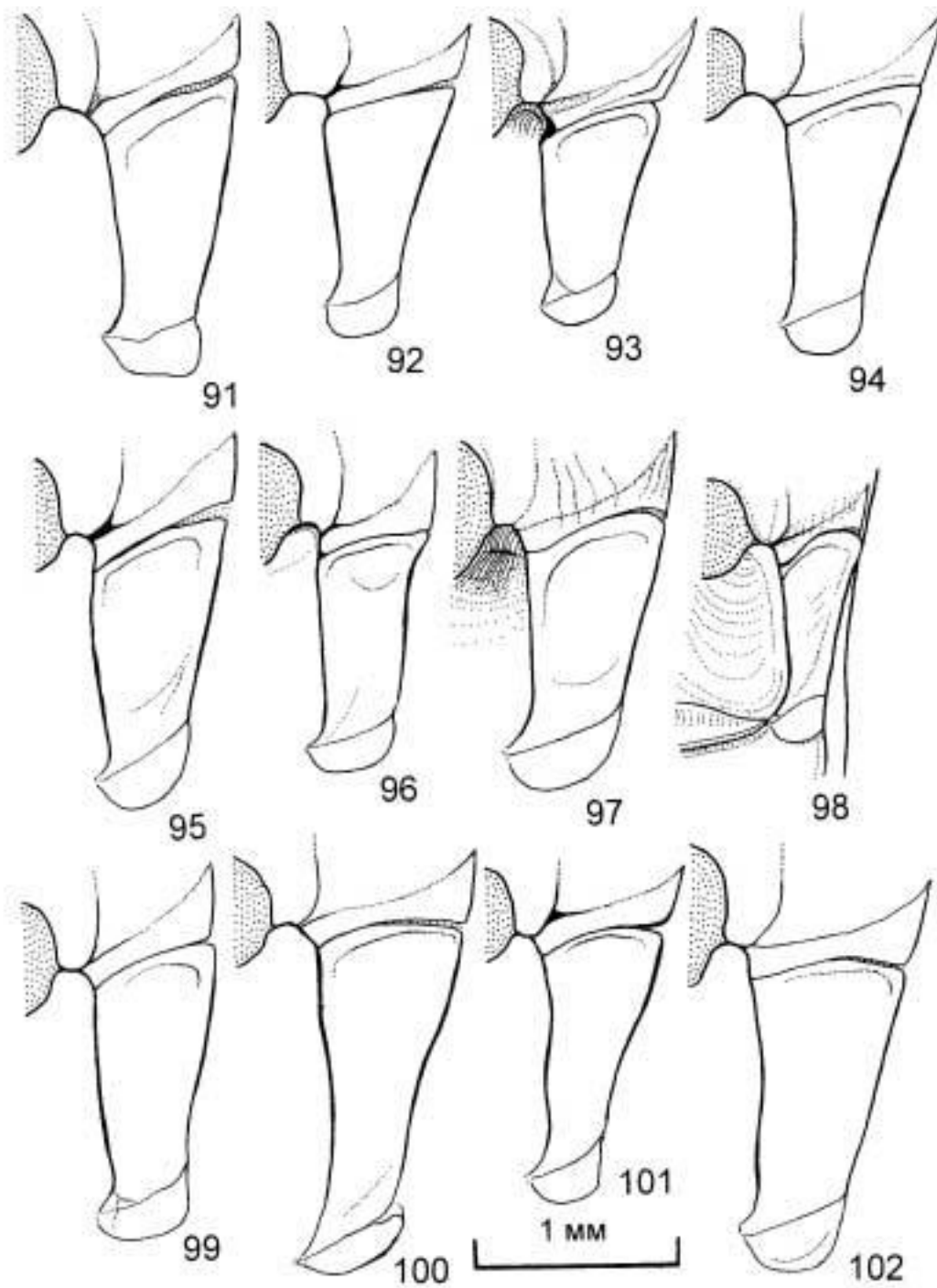


Рис. 91-102. Детали строения груди Deltomerina.

91 – *Qiangopatrobis* sp.; 92 – *Q.* sp.; 93 – *Caelopenetretus crinalis* Zamot. & Ito; 94 – *Naxipenetretus trisetosus shilinsensis* Zamot.; 95 – *Ledouxius umbilicatus* (Ledoux); 96 – *L. microcephalus* (Ledoux); 97 – *Patanitretus pakistanensis* (Heinz & Ledoux); 98 – *Himalopenetretus franzi* (Zamot. & Sciaky); 99 – *Penetretus andalusicus* (Reitt.); 100 – *P. rufipennis* (Dej.); 101 – *Deltomerus jelineki* Zamot.; 102 – *D. lodosi* Ledoux.

Figs 91-102. Thorax of Deltomerina, details.

91 – *Qiangopatrobis* sp.; 92 – *Q.* sp.; 93 – *Caelopenetretus crinalis* Zamot. & Ito; 94 – *Naxipenetretus trisetosus shilinsensis* Zamot.; 95 – *Ledouxius umbilicatus* (Ledoux); 96 – *L. microcephalus* (Ledoux); 97 – *Patanitretus pakistanensis* (Heinz & Ledoux); 98 – *Himalopenetretus franzi* (Zamot. & Sciaky); 99 – *Penetretus andalusicus* (Reitt.); 100 – *P. rufipennis* (Dej.); 101 – *Deltomerus jelineki* Zamot.; 102 – *D. lodosi* Ledoux.

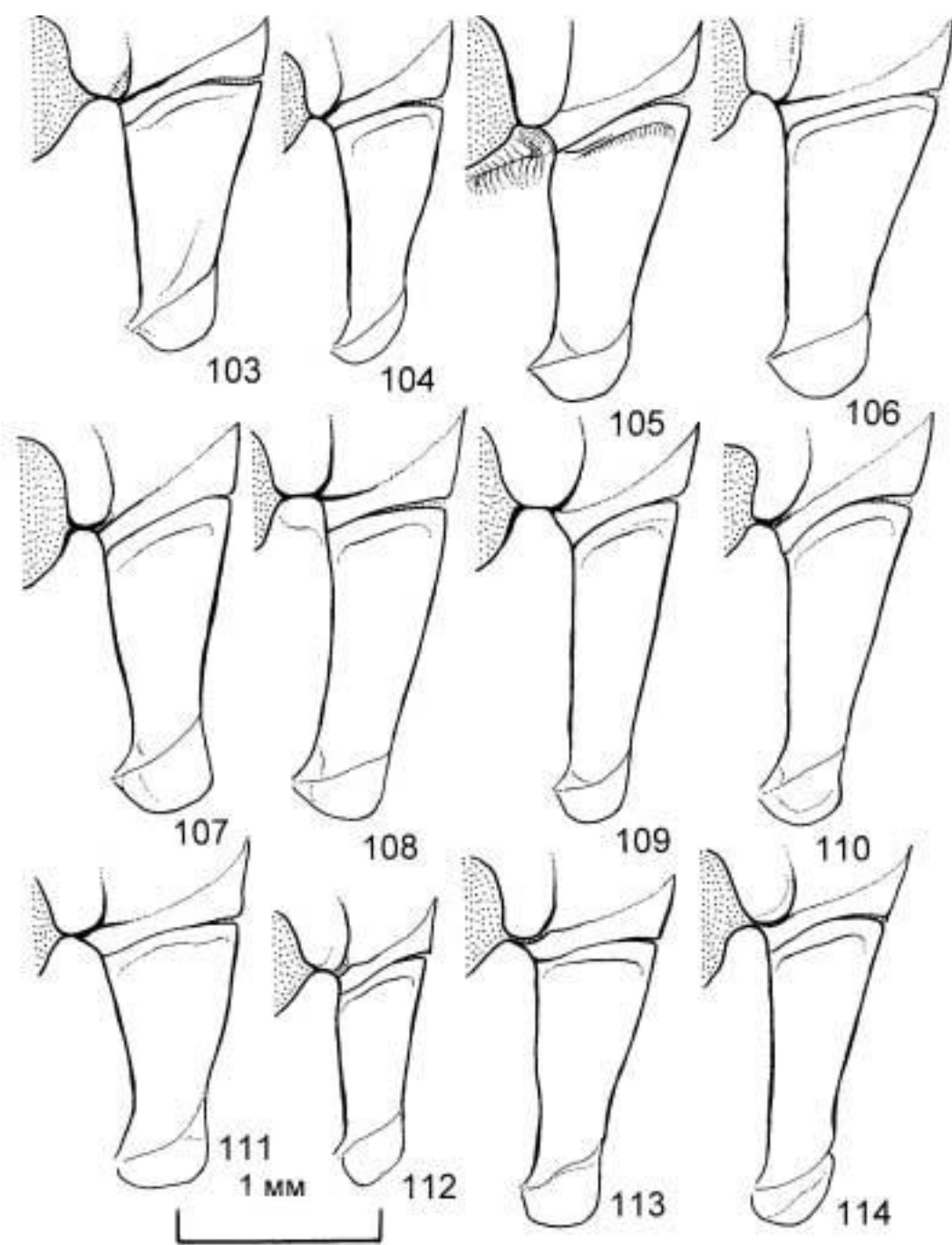


Рис. 103-114. Детали строения груди *Deltomerus*.

103 – *D. punctatus* Heinz & Ledoux; 104 – *D. balachowskyi* Ledoux; 105 – *D. dinci valerianus* Zamot.; 106 – *D. validus* (Chaud.); 107 – *D. chachalgensis* Zamot.; 108 – *D. dariae* Zamot.; 109 – *D. tshetshenicus* Zamot.; 110 – *D. circassicus* Reitt.; 111 – *D. carpathicus* (Miller); 112 – *D. tatricus* (Miller); 113 – *D. jeanneli* Kurn.; 114 – *D. werneri* Reitt.

Figs 103-114. Thorax of *Deltomerus*, details.

103 – *D. punctatus* Heinz & Ledoux; 104 – *D. balachowskyi* Ledoux; 105 – *D. dinci valerianus* Zamot.; 106 – *D. validus* (Chaud.); 107 – *D. chachalgensis* Zamot.; 108 – *D. dariae* Zamot.; 109 – *D. tshetshenicus* Zamot.; 110 – *D. circassicus* Reitt.; 111 – *D. carpathicus* (Miller); 112 – *D. tatricus* (Miller); 113 – *D. jeanneli* Kurn.; 114 – *D. werneri* Reitt.

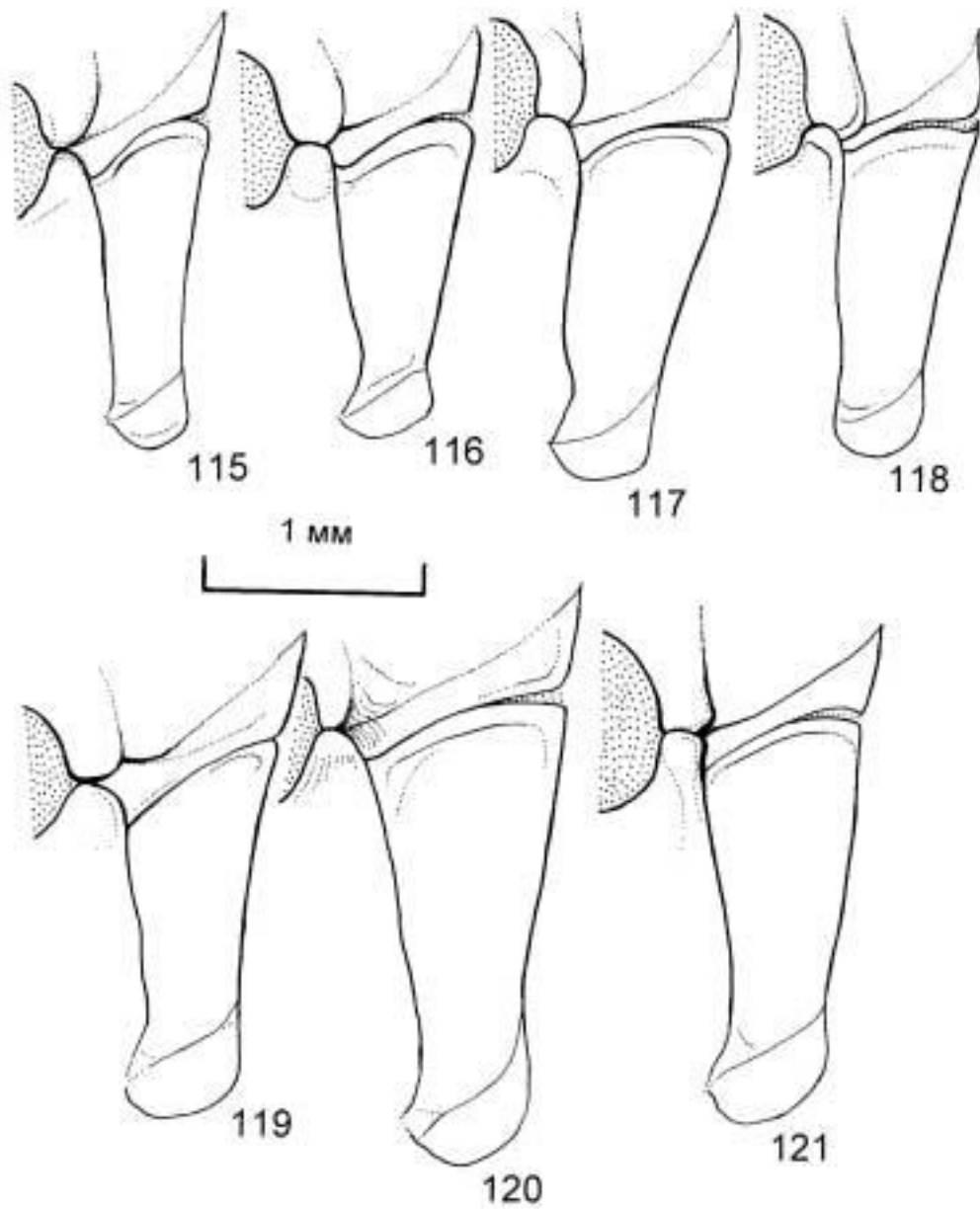


Рис. 115-121. Детали строения груди *Deltomerus*.

115 – *D. kryzhanovskii* Zamot.; 116 – *D. sterbai* (Ramb.); 117 – *D. depressus* Fiori; 118 – *D. corax* Peyer.; 119 – *D. paradoxus* Apf.; 120 – *D. redoni* Ant.; 121 – *D. punctatissimus* (Fairm.).

Figs 115-121. Thorax of *Deltomerus*, details.

115 – *D. kryzhanovskii* Zamot.; 116 – *D. sterbai* (Ramb.); 117 – *D. depressus* Fiori; 118 – *D. corax* Peyer.; 119 – *D. paradoxus* Apf.; 120 – *D. redoni* Ant.; 121 – *D. punctatissimus* (Fairm.).

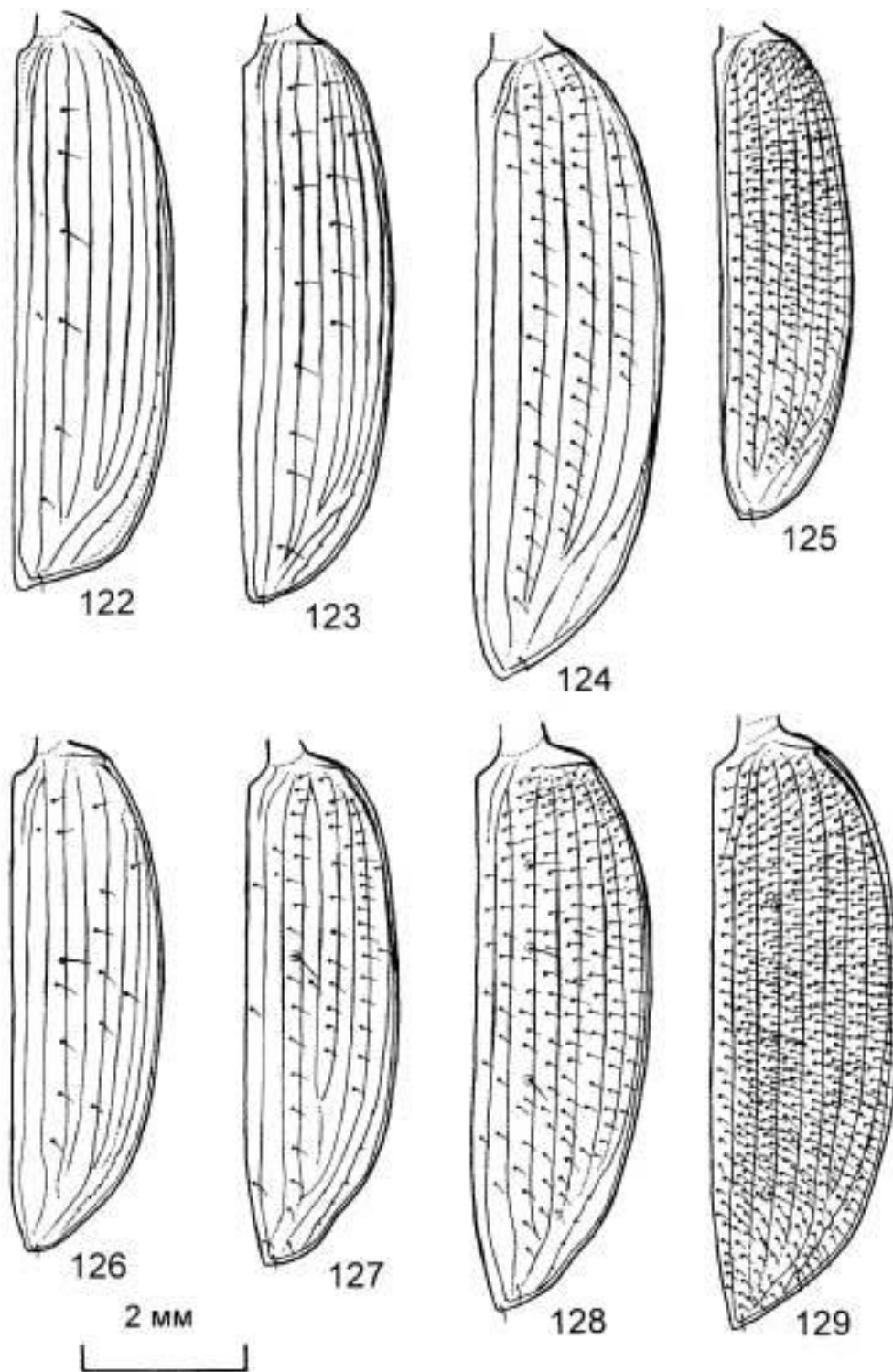


Рис. 122-129. Хетотаксия надкрылий *Deltomerus*.

122-125 – группа *elegans* (122 – *D. jeanneli* Kurn.; 123 – *D. osseticus* Zamot.; 124 – *D. gusevi* Belousov & Zamot.; 125 – *D. werneri* Reitt.). 126-129 – группа *sterbai* (126 – *D. parumpunctatus* Zamot.; 127 – *D. malisorum* Apf.; 128 – *D. bosnicus* Apf.; 129 – *D. weiratheri* Müller).

Figs 122-129. Elytral chaetotaxy of *Deltomerus*.

122-125 – The *elegans*-group (122 – *D. jeanneli* Kurn.; 123 – *D. osseticus* Zamot.; 124 – *D. gusevi* Belousov & Zamot.; 125 – *D. werneri* Reitt.). 126-129 – The *sterbai*-group (126 – *D. parumpunctatus* Zamot.; 127 – *D. malisorum* Apf.; 128 – *D. bosnicus* Apf.; 129 – *D. weiratheri* Müller).

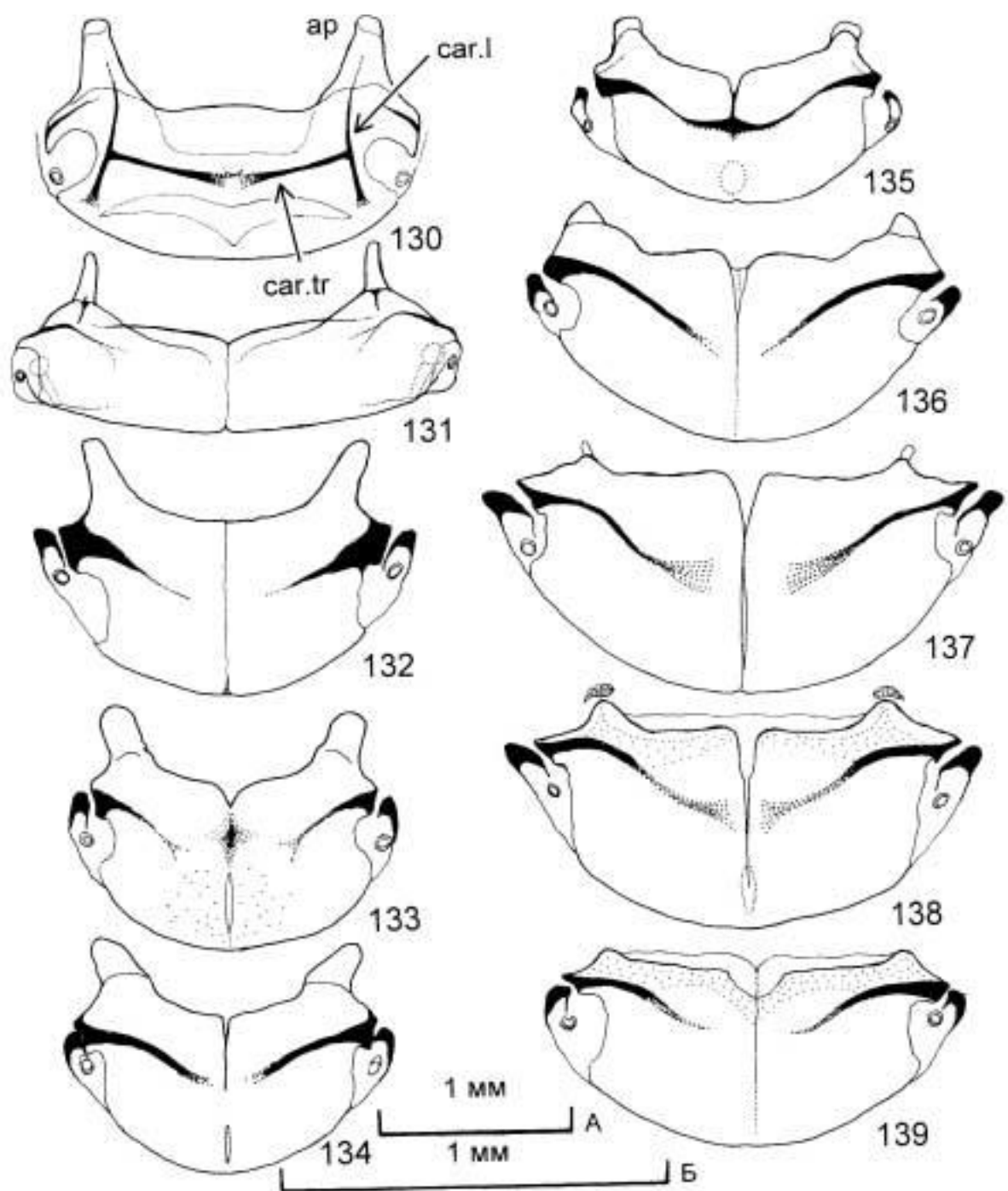


Рис. 130-139. Восьмой тергит ♀ Mecyclothoracini, Lissopogonini и Patrobina.

130 – *Mecyclothorax cordicollis* Sl.; 131 – *Lissopogonus tonkinensis* Zamot. & Sciaky; 132 – *Archipatrobis deuvei* Zamot.; 133 – *Grandipenetretus major taibaiensis* (Zamot. & Sciaky); 134 – *Minipenetretus quadraticollis* (Bates); 135 – *Tibetopenetretus heinzi* (Zamot. & Wrase); 136 – *Parapatrobis brancuccii* (Zamot.); 137 – *Parapenetretus nanpingensis* Zamot. & Sciaky; 138 – *P. pavesii* Zamot. & Sciaky; 139 – *P. microps* Zamot. & Sciaky. ap – антеро-латеральная апофиза; car.l – продольный киль; car.tr – поперечный киль. Масштаб А для рис. 132-139; масштаб Б для рис. 130, 131.

Figs 130-139. ♀ tergite 8 of Mecyclothoracini, Lissopogonini and Patrobina.

130 – *Mecyclothorax cordicollis* Sl.; 131 – *Lissopogonus tonkinensis* Zamot. & Sciaky; 132 – *Archipatrobis deuvei* Zamot.; 133 – *Grandipenetretus major taibaiensis* (Zamot. & Sciaky); 134 – *Minipenetretus quadraticollis* (Bates); 135 – *Tibetopenetretus heinzi* (Zamot. & Wrase); 136 – *Parapatrobis brancuccii* (Zamot.); 137 – *Parapenetretus nanpingensis* Zamot. & Sciaky; 138 – *P. pavesii* Zamot. & Sciaky; 139 – *P. microps* Zamot. & Sciaky. ap – antero-lateral apophyses; car.l – longitudinal carina; car.tr – transversal carina. Scale A for figs 132-139; Scale B for figs 130, 131.

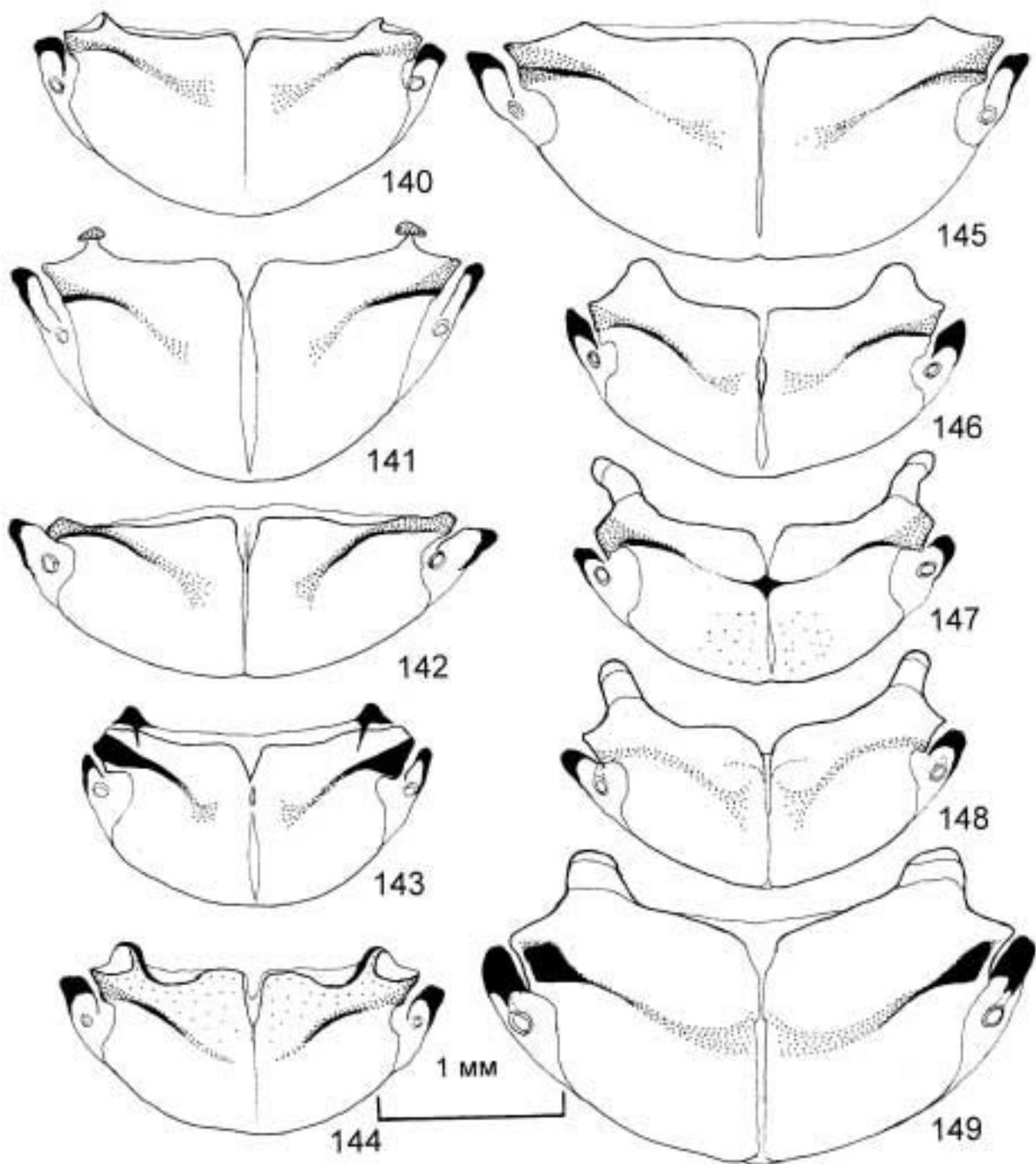


Рис. 140-149. Восьмой тергит ♀ Patrobina.

140 – *Parapenetretus szetschuanus* (Jedl.); 141 – *P. xilinensis* (Zamot. & Wrase); 142 – *P. kazantsevi* (Zamot. & Sciaky); 143 – *P. sp.*; 144 – *P. shimianensis* Zamot., **sp. n.**; 145 – *P. reticulatus* Zamot.; 146 – *Quasipenetretus berezovskii* (Kurn.); 147 – *Chinapenetretus salebrosus* Zamot. & Sciaky; 148 – *Ch. kryzhanovskii gyaisiensis* Zamot. & Sciaky; 149 – *Dimorphopatrobis ludmilae* Casale & Sciaky.

Figs 140-149. ♀ tergite 8 of Patrobina.

140 – *Parapenetretus szetschuanus* (Jedl.); 141 – *P. xilinensis* (Zamot. & Wrase); 142 – *P. kazantsevi* (Zamot. & Sciaky); 143 – *P. sp.*; 144 – *P. shimianensis* Zamot., **sp. n.**; 145 – *P. reticulatus* Zamot.; 146 – *Quasipenetretus berezovskii* (Kurn.); 147 – *Chinapenetretus salebrosus* Zamot. & Sciaky; 148 – *Ch. kryzhanovskii gyaisiensis* Zamot. & Sciaky; 149 – *Dimorphopatrobis ludmilae* Casale & Sciaky.

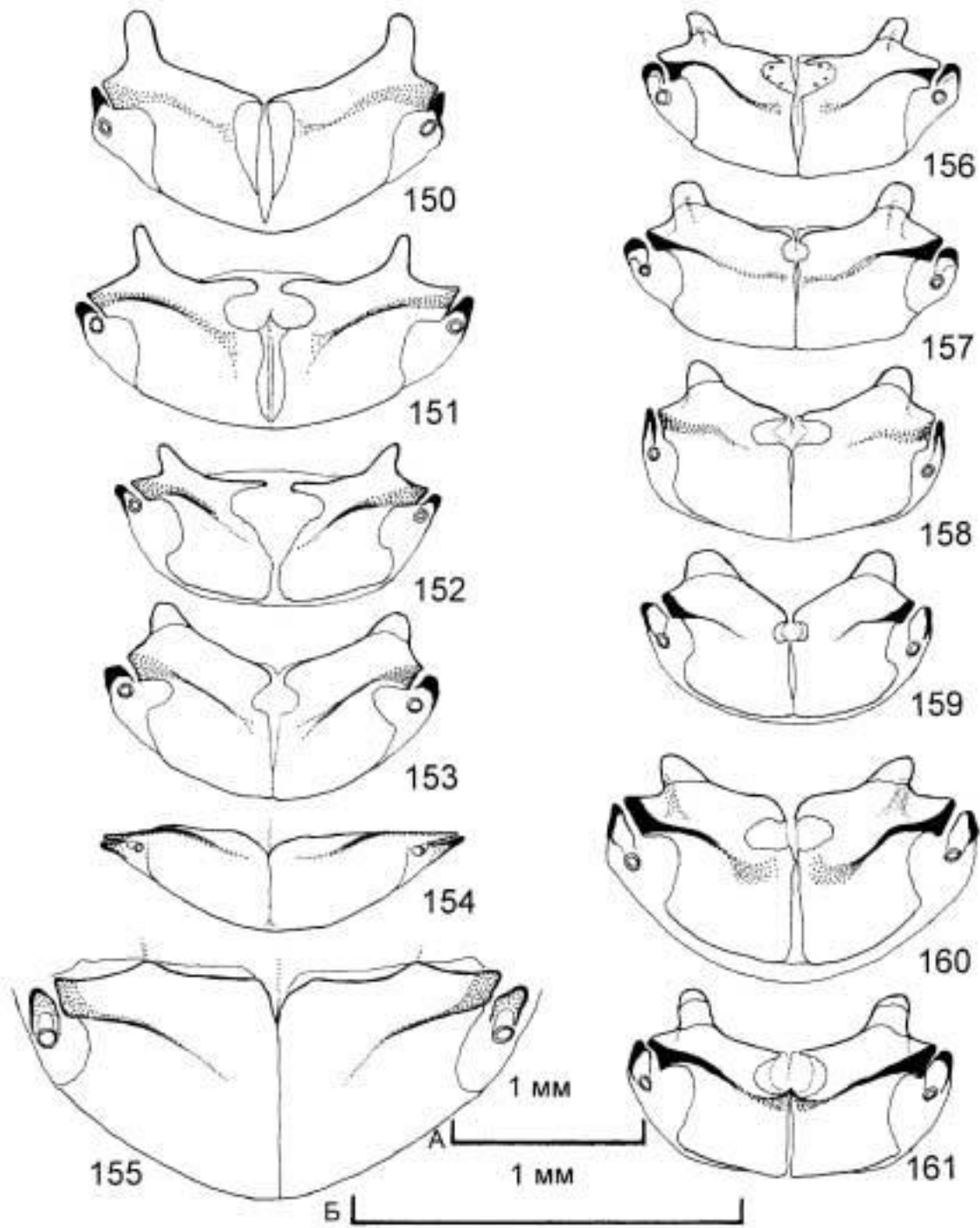


Рис. 150-161. Восьмой тергит ♀ *Patrobina*.

150 – *Apenetretus ambiguus* (Bates); 151 – *Apatrobus kurosawai* Morita; 152 – *A. narukawai* Morita; 153 – *A. hayachinensis* (Nakane); 154 – *Minypatrobus uenoi* (Habu); 155 – *M. hidakanus* Zamot. & Morita; 156 – *Patrobus assimilis* Chaud. (Словакия, Зап. Татры); 157 – то же (Россия, Тюменская обл.); 158 – *P. atrorufus* (Stroem) (Германия, Анклам); 159 – *P. obliteratus* (Geb.); 160 – *P. styriacus* Chaud.; 161 – *P. platophthalmus* Khnz. Масштаб А для рис. 150-154, 156-161; масштаб Б для рис. 155.

Figs 150-161. ♀ tergite 8 of *Patrobina*.

150 – *Apenetretus ambiguus* (Bates); 151 – *Apatrobus kurosawai* Morita; 152 – *A. narukawai* Morita; 153 – *A. hayachinensis* (Nakane); 154 – *Minypatrobus uenoi* (Habu); 155 – *M. hidakanus* Zamot. & Morita; 156 – *Patrobus assimilis* Chaud. (Slovakia, West Tatry); 157 – idem (Russia, Tyumen Prov.); 158 – *P. atrorufus* (Stroem) (Germany, Anklam); 159 – *P. obliteratus* (Geb.); 160 – *P. styriacus* Chaud.; 161 – *P. platophthalmus* Khnz. Scale A for figs 150-154, 156-161; scale B for fig. 155.

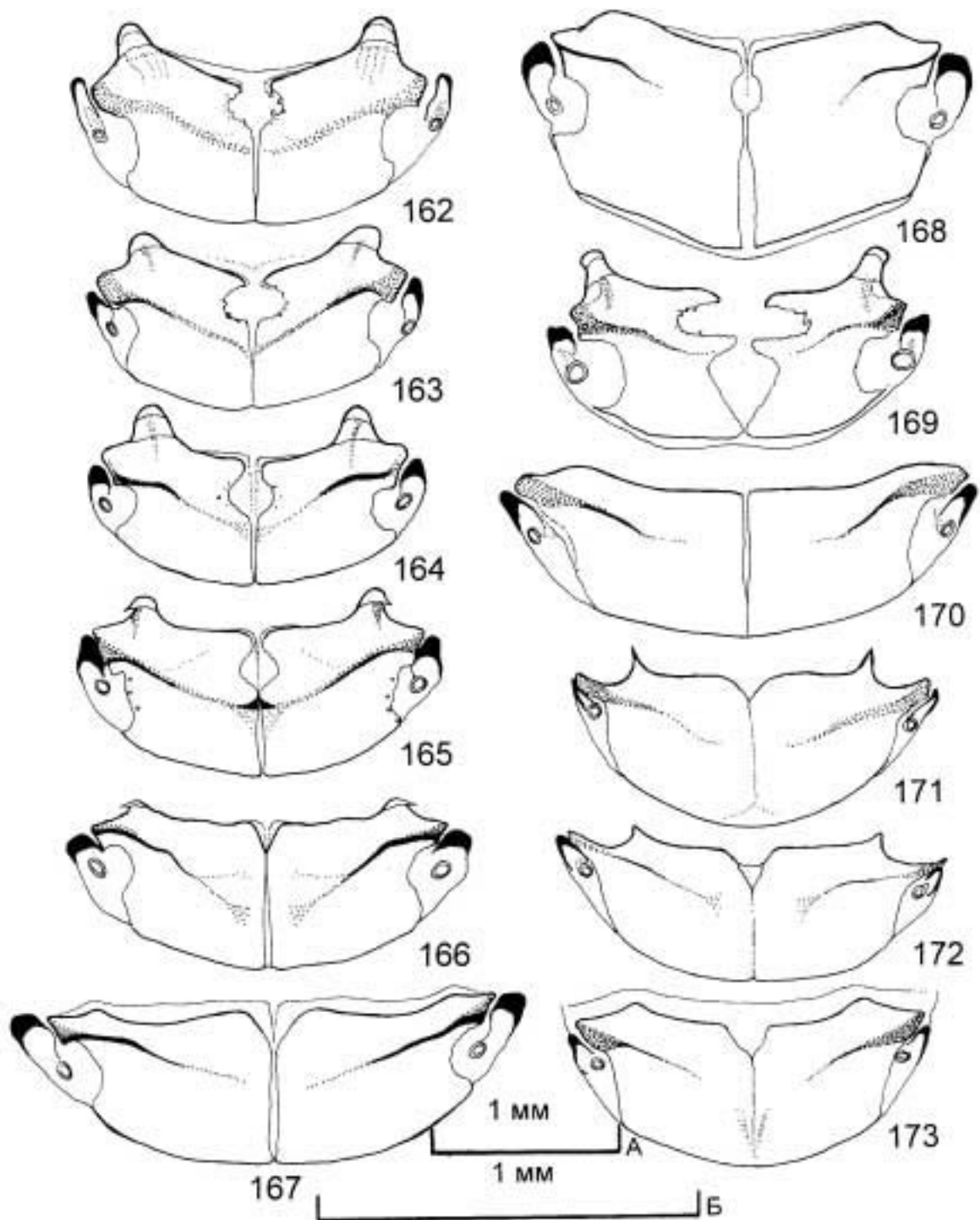


Рис. 162-173. Восьмой тергит ♀ Patrobina, Platidiolina и Deltomerodina.

162 – *Patrobis septentrionis* Dej. (Россия, Мурманская обл.); 163 – то же (Канада, Лабрадор); 164 – *P. cinctus* Motsch. (Россия, Уссурийск); 165 – *P. foveocollis* (Esch.); 166 – *P. stygicus* Chaud. (Россия, о. Шумшу); 167 – *P. fossifrons* (Esch.) (США, о. Уналашка); 168 – *P. longicornis* (Say); 169 – *Platypatrobis lacustris* Darl.; 170 – *Platidiolus borealis* Zamot. & Lafer; 171 – *Deltomerodes wrase* Zamot.; 172 – *D. kryzhanovskii* Zamot.; 173 – *D. zolotichini* Zamot. Масштаб А для рис. 162-169, 171-173; масштаб Б для рис. 170.

Figs 162-173. ♀ tergite 8 of Patrobina, Platidiolina and Deltomerodina.

162 – *Patrobis septentrionis* Dej. (Russia, Murmansk Prov.); 163 – idem (Canada, Labrador); 164 – *P. cinctus* Motsch. (Russia, Ussurijsk); 165 – *P. foveocollis* (Esch.); 166 – *P. stygicus* Chaud. (Russia, Isle Shumshu); 167 – *P. fossifrons* (Esch.) (USA, Isle Unalaska); 168 – *P. longicornis* (Say); 169 – *Platypatrobis lacustris* Darl.; 170 – *Platidiolus borealis* Zamot. & Lafer; 171 – *Deltomerodes wrase* Zamot.; 172 – *D. kryzhanovskii* Zamot.; 173 – *D. zolotichini* Zamot. Scale A for figs 162-169, 171-173; scale Б for fig. 170.

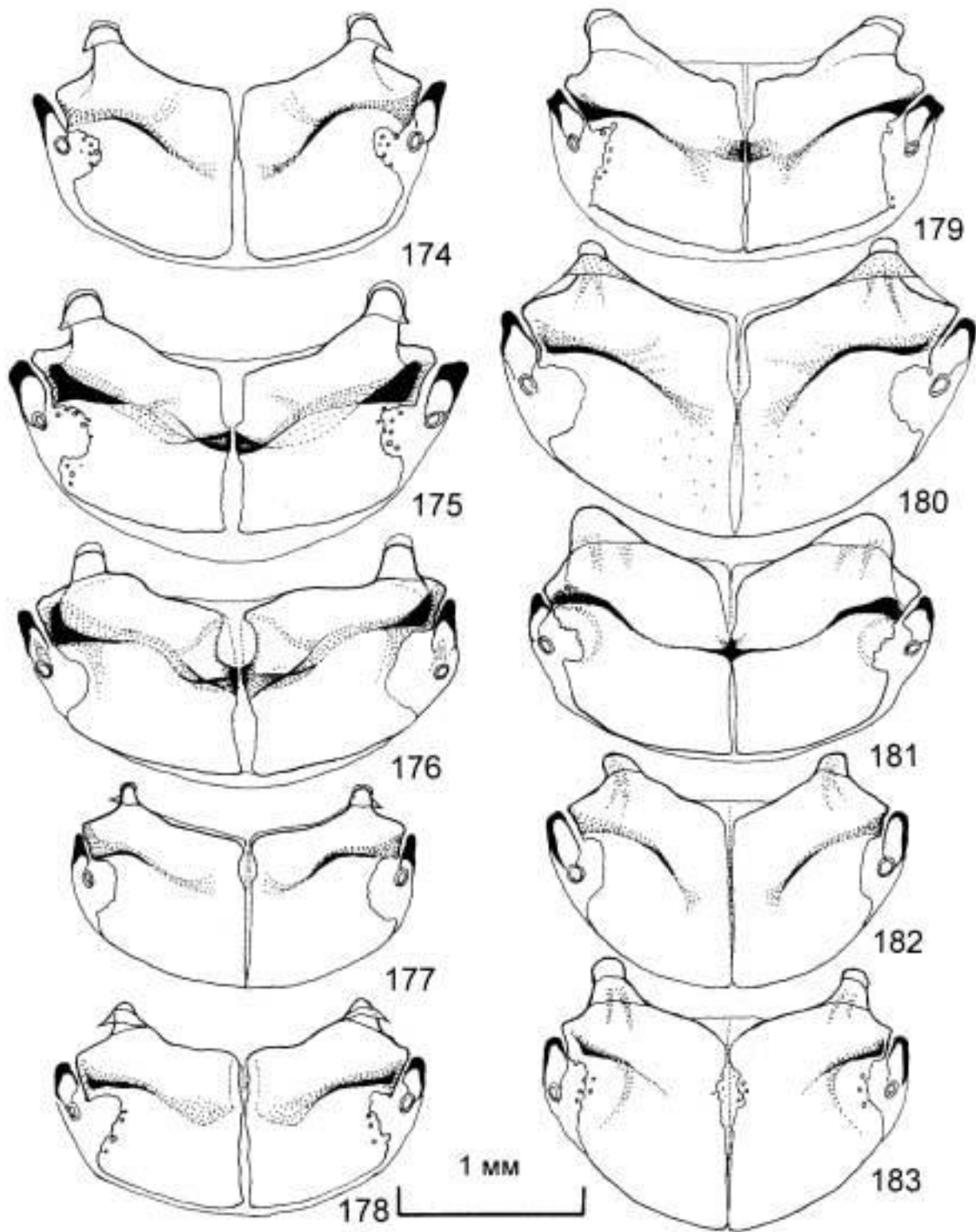


Рис. 174-183. Восьмой тергит ♀ *Diplous*.

174 – *D. sciakyi fedorenkoi* Zamot.; 175 – *D. grummi grummi* Zamot. & Kryzh.; 176 – *D. grummi bicolor* Zamot. & Sciaky; 177 – *D. petrogorbatschevi* Zamot.; 178 – *D. przewalskii* (Sem.); 179 – *D. nortoni* Andr.; 180 – *D. davidis* (Fairm.); 181 – *D. giacomazzo* Zamot. & Sciaky; 182 – *D. sibiricus sibiricus* (Motsch.) (Сев. Корея); 183 – *D. sibiricus caligatus* Bates (Япония).

Figs 174-183. ♀ tergite 8 of *Diplous*.

174 – *D. sciakyi fedorenkoi* Zamot.; 175 – *D. grummi grummi* Zamot. & Kryzh.; 176 – *D. grummi bicolor* Zamot. & Sciaky; 177 – *D. petrogorbatschevi* Zamot.; 178 – *D. przewalskii* (Sem.); 179 – *D. nortoni* Andr.; 180 – *D. davidis* (Fairm.); 181 – *D. giacomazzo* Zamot. & Sciaky; 182 – *D. sibiricus sibiricus* (Motsch.) (N Korea); 183 – *D. sibiricus caligatus* Bates (Japan).

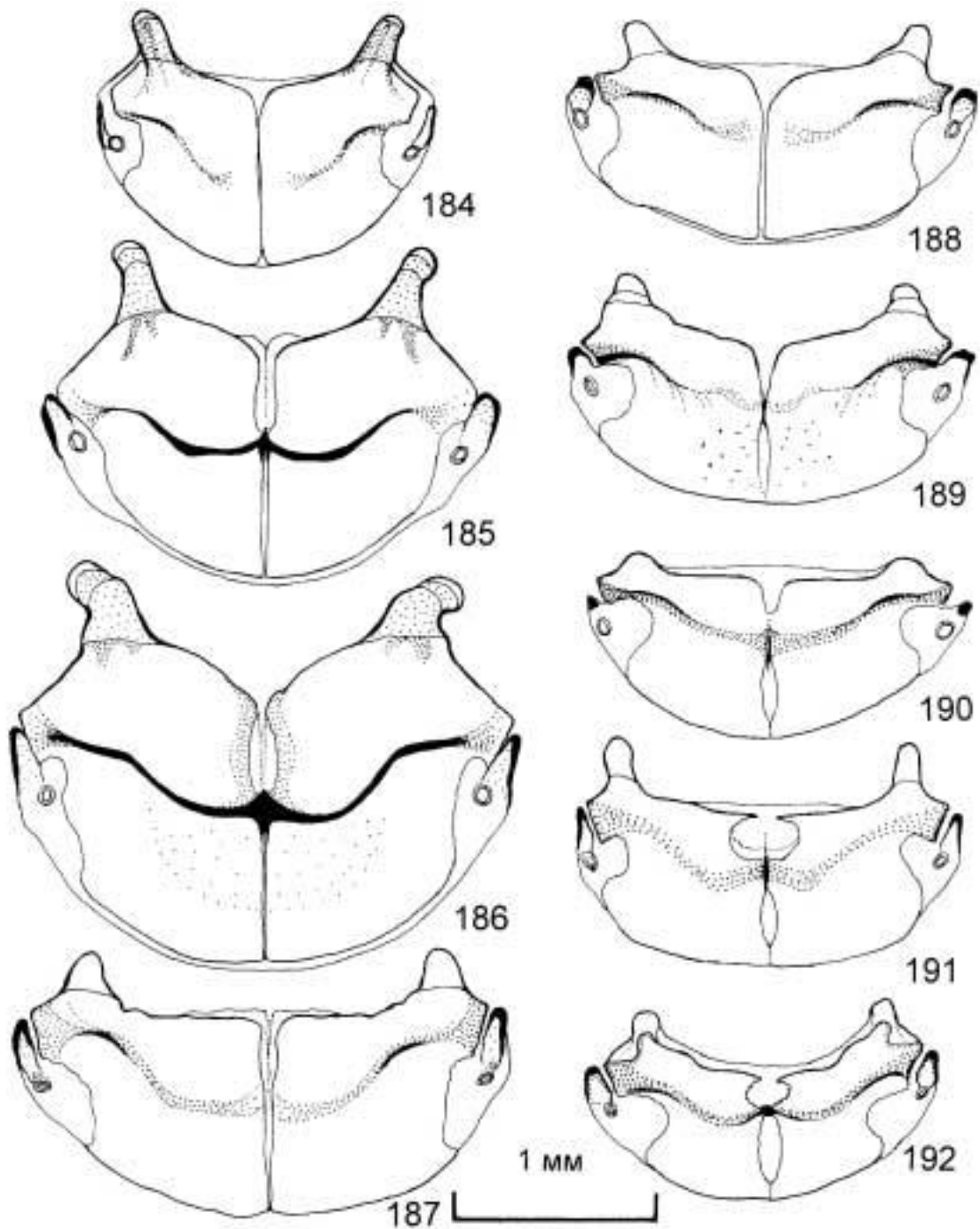


Рис. 184-192. Восьмой тергит ♀ Deltomerina.

184 – *Diplous depressus* (Gebler) (Сев. Корея); 185 – *D. rugicollis* (Rand.); 186 – *D. californicus* (Motsch.); 187 – *Qiangopatrobis* sp.; 188 – *Q.* sp.; 189 – *Caelopenetretus crinalis* Zamot. & Ito; 190 – *Naxipenetretus trisetosus shilinensis* Zamot.; 191 – *Ledouxius umbilicatus* (Ledoux); 192 – *L. microcephalus* (Ledoux).

Figs 184-192. ♀ tergite 8 of Deltomerina.

184 – *Diplous depressus* (Gebler) (N Korea); 185 – *D. rugicollis* (Rand.); 186 – *D. californicus* (Motsch.); 187 – *Qiangopatrobis* sp.; 188 – *Q.* sp.; 189 – *Caelopenetretus crinalis* Zamot. & Ito; 190 – *Naxipenetretus trisetosus shilinensis* Zamot.; 191 – *Ledouxius umbilicatus* (Ledoux); 192 – *L. microcephalus* (Ledoux).

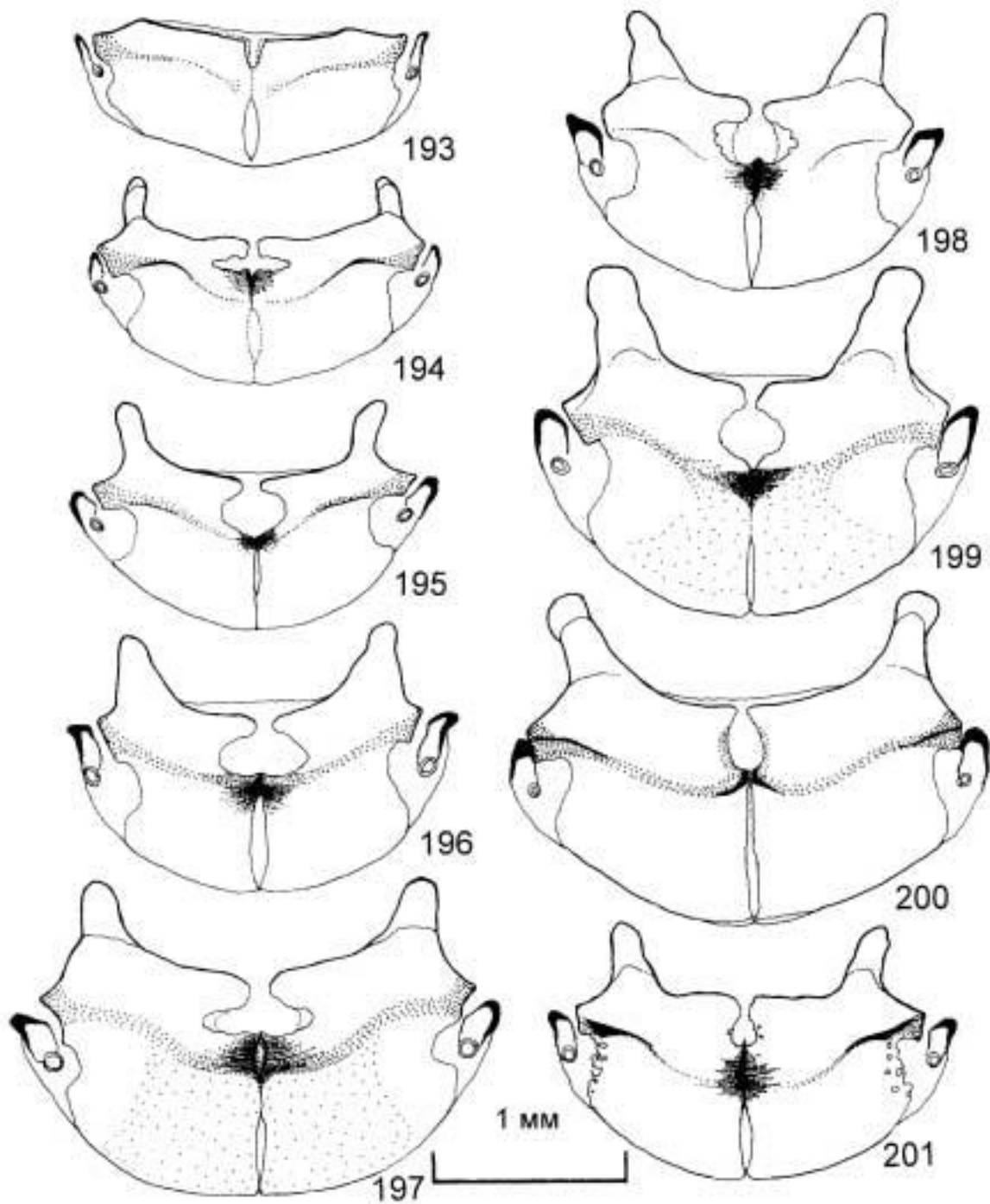


Рис. 193-201. Восьмой тергит ♀ Deltomerina.

193 – *Himalopenetretus franzi* (Zamot. & Sciaky); 194 – *Penetretus andalusicus* (Reitt.); 195 – *P. rufipennis* (Dej.);
 196 – *Deltomerus jelineki* Zamot.; 197 – *D. lodosi* Ledoux;
 198 – *D. punctatus* Heinz & Ledoux; 199 – *D. balachowskyi* Ledoux; 200 – *D. dinci valerianus* Zamot.; 201 – *D. validus* (Chaud.).

Figs 193-201. ♀ tergite 8 of Deltomerina.

193 – *Himalopenetretus franzi* (Zamot. & Sciaky); 194 – *Penetretus andalusicus* (Reitt.); 195 – *P. rufipennis* (Dej.);
 196 – *Deltomerus jelineki* Zamot.; 197 – *D. lodosi* Ledoux;
 198 – *D. punctatus* Heinz & Ledoux; 199 – *D. balachowskyi* Ledoux; 200 – *D. dinci valerianus* Zamot.; 201 – *D. validus* (Chaud.).

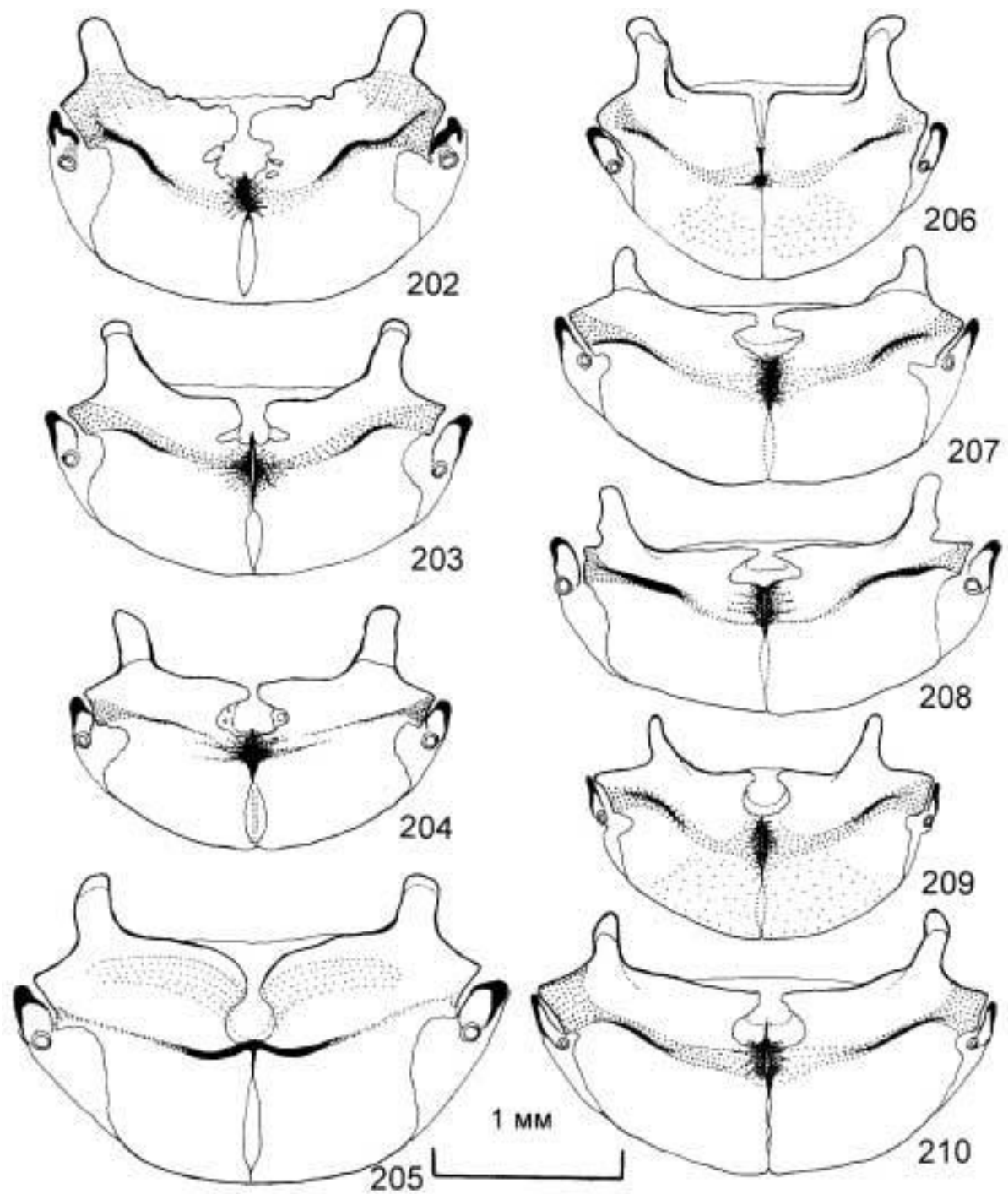


Рис. 202-210. Восьмой тергит ♀ *Deltomerus*.

202 – *D. dariae* Zamot.; 203 – *D. tshetshenicus* Zamot.; 204 – *D. pseudoplatynus* Reitt.; 205 – *D. carpathicus* (Miller); 206 – *D. tatricus* (Miller); 207 – *D. mercanensis* Zamot.; 208 – *D. jeanneli* Kurn.; 209 – *D. bogossicus* Zamot.; 210 – *D. werneri* Reitt.

Figs 202-210. ♀ tergite 8 of *Deltomerus*.

202 – *D. dariae* Zamot.; 203 – *D. tshetshenicus* Zamot.; 204 – *D. pseudoplatynus* Reitt.; 205 – *D. carpathicus* (Miller); 206 – *D. tatricus* (Miller); 207 – *D. mercanensis* Zamot.; 208 – *D. jeanneli* Kurn.; 209 – *D. bogossicus* Zamot.; 210 – *D. werneri* Reitt.

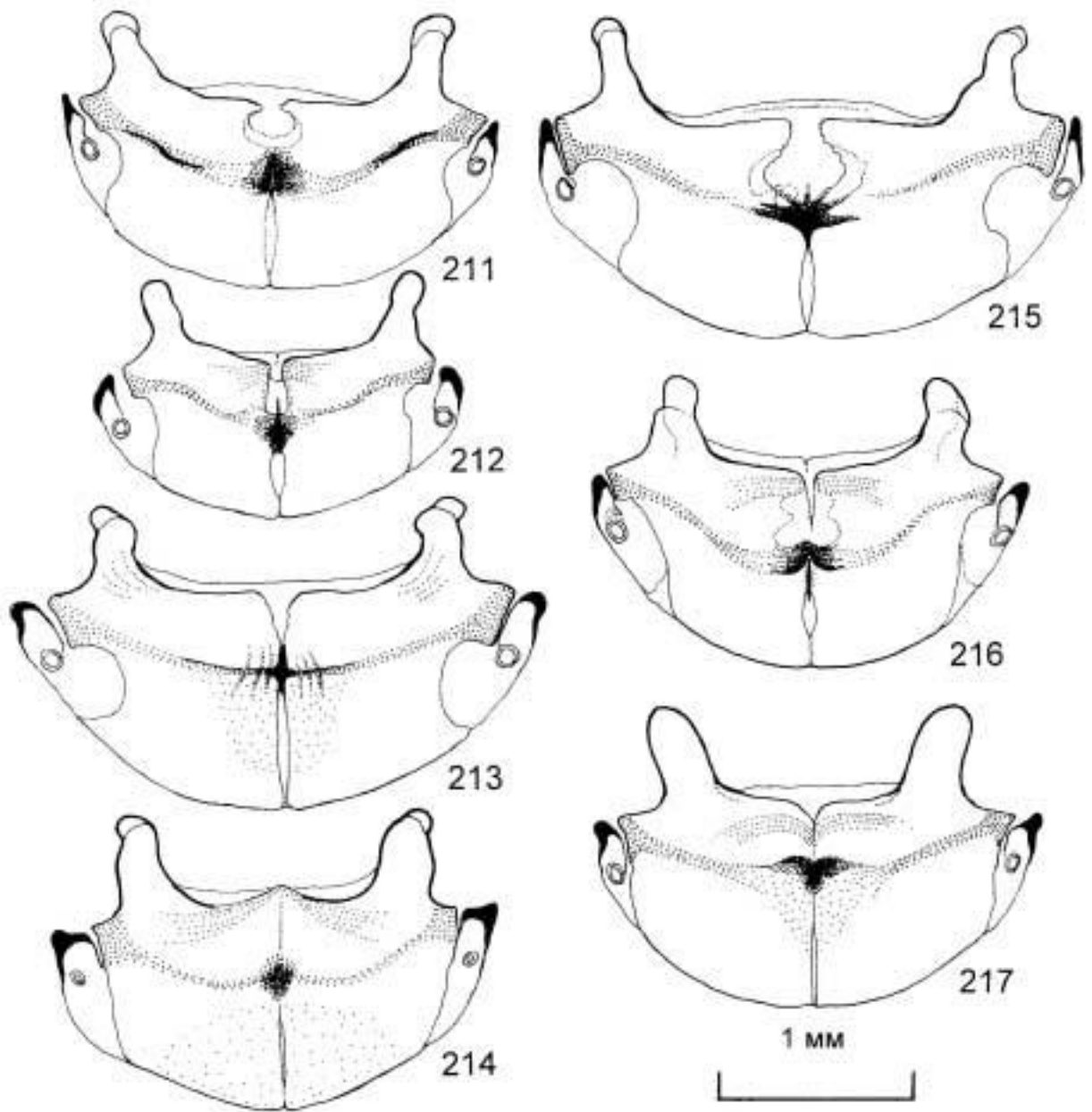


Рис. 211-217. Восьмой тергит ♀ *Deltomerus*.

211 – *D. kryzhanovskii* Zamot.; 212 – *D. sterbai* (Ramb.); 213 – *D. depressus* Fiori; 214 – *D. corax* Peyer.; 215 – *D. paradoxus* Apf.; 216 – *D. redoni* Ant.; 217 – *D. punctatissimus* (Fairm.).

Figs 211-217. ♀ tergite 8 of *Deltomerus*.

211 – *D. kryzhanovskii* Zamot.; 212 – *D. sterbai* (Ramb.); 213 – *D. depressus* Fiori; 214 – *D. corax* Peyer.; 215 – *D. paradoxus* Apf.; 216 – *D. redoni* Ant.; 217 – *D. punctatissimus* (Fairm.).

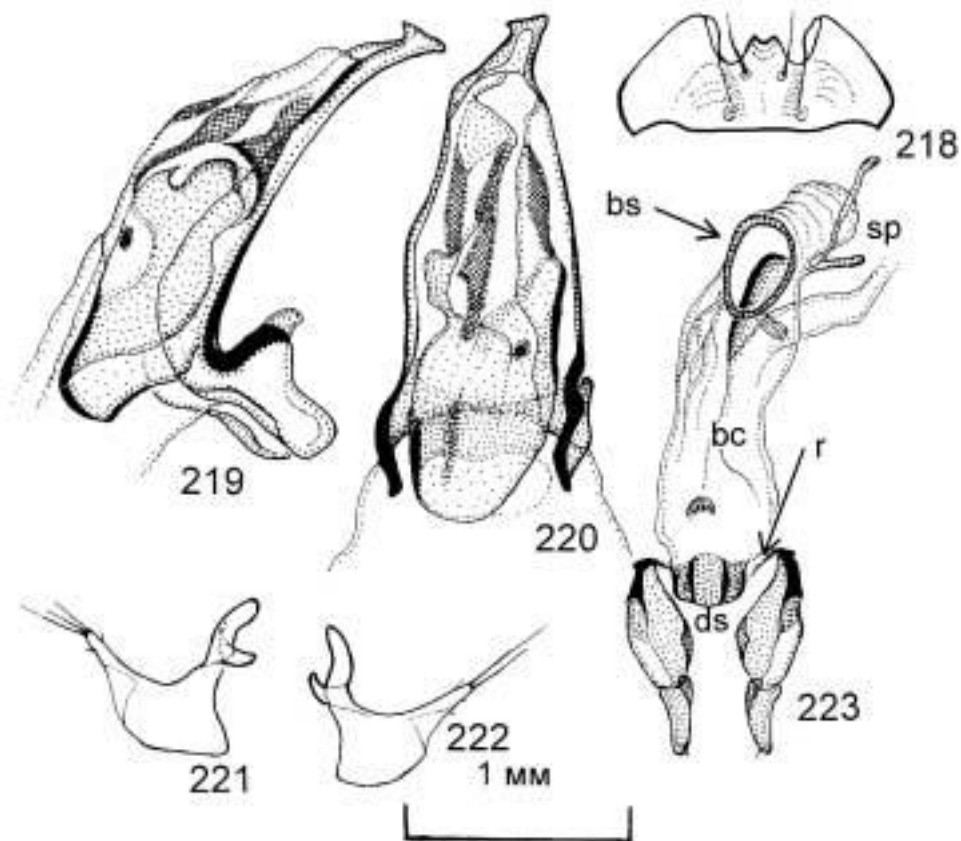


Рис. 218-223. *Parapenetretus kabaki* Zamot., **sp. n.**, детали строения.

218 – подбородок; 219 – пенис, вид слева сбоку; 220 – то же, вид сверху; 221 – левая парамера, вид слева сбоку; 222 – правая парамера, вид справа сбоку; 223 – половой тракт самки. bc – совокупительная сумка; bs – бурсальный склерит; ds – дистальная склеротизация; r – гонококсальный рамус; sp – семяприемник.

Figs 218-223. *Parapenetretus kabaki* Zamot., **sp. n.**, details.

218 – mentum; 219 – penis, left lateral view; 220 – idem, dorsal view; 221 – left paramere, left lateral view; 222 – right paramere, right lateral view; 223 – female reproductive tract. bc – bursa copulatrix; bs – bursal sclerite; ds – distal sclerotization; r – gonocoxal ramus; sp – spermatheca.

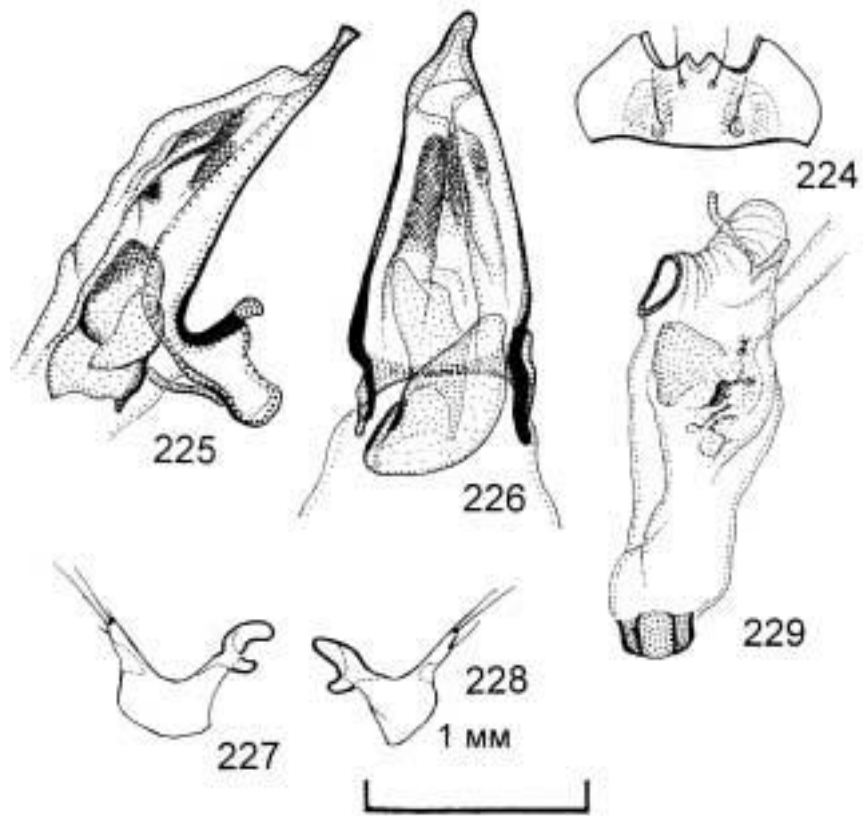


Рис. 224-229. *Parapenetretus shimianensis* Zamot., **sp. n.**, детали строения.
 224 – подбородок; 225 – пенис, вид слева сбоку; 226 – то же, вид сверху; 227 – левая парамера, вид слева
 сбоку; 228 – правая парамера, вид справа сбоку; 229 – половой тракт самки.
 Figs 224-229. *Parapenetretus shimianensis* Zamot., **sp. n.**, details.
 224 – mentum; 225 – penis, left lateral view; 226 – idem, dorsal view; 227 – left paramere, left lateral view; 228 –
 right paramere, right lateral view; 229 – female reproductive tract.

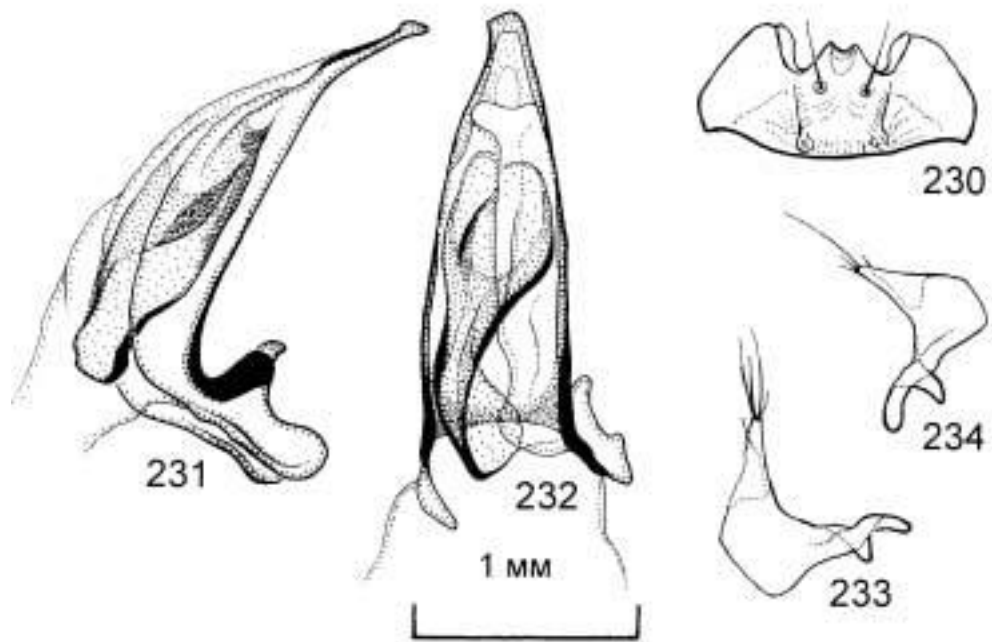


Рис. 230-234. *Chinapenetretus cangensis* Zamot., **sp. n.**, details.

230 – подбородок; 231 – пенис, вид слева сбоку; 232 – то же, вид сверху; 233 – левая парамера, вид слева сбоку; 234 – правая парамера, вид справа сбоку.

Figs 230-234. *Chinapenetretus cangensis* Zamot., **sp. n.**, details.

230 – mentum; 231 – penis, left lateral view; 232 – idem, dorsal view; 233 – left paramere, left lateral view; 234 – right paramere, right lateral view.

**Опыт разработки филогенетической системы
жужелиц подсемейства Patrobinae
(Coleoptera, Carabidae)**
электронная версия

Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 55.
Доклад на пятьдесят пятых ежегодных чтениях 5 апреля 2002 г.

Утверждено к печати
Президиумом
Русского энтомологического общества
5.04.2002

Изготовитель оригинал-макета *В.А. Кривохатский*