

УДК 595.762.12(571.6)

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) СИХОТЭ-АЛИНЯ НА ПРИМЕРЕ ЭНДЕМИКОВ. 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ТАКСОНОВ

© 2019 г. Ю. Н. Сундуков*

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

*e-mail: yun-sundukov@mail.ru

Поступила в редакцию 08.06.2018 г.

После доработки 20.03.2019 г.

Принята к публикации 20.03.2019 г.

Приведены данные о таксономическом составе, распространении, экологии и филогенетических связях 35 видов и 20 подвидов Carabidae, эндемичных для Сихотэ-Алиня. Из 32 триб и 94 родов жу-желиц, отмеченных для территории Сихотэ-Алиня, лишь 7 триб и 11 родов образуют эндемиков. Бо-лее всего эндемиков в трибах Pterostichini (15 видов и 9 подвидов рода *Pterostichus* Bonelli 1810), Tre-chini (10 и 5, в том числе 6 видов *Trechus* Clairville 1806 с пятью подвидами), Carabini (6 подвидов рода *Carabus* Linnaeus 1758) и Nebriini (4 вида). Трибы Platynini, Zabrinini и Lebiini имеют в фауне Сихотэ-Алиня по 2 эндемичных вида.

Ключевые слова: Carabidae, эндемики, таксономический состав, распространение, экология, фило-генетические связи, Сихотэ-Алинь, Дальний Восток России

DOI: 10.1134/S0044513419080154

Формирование современной фауны жу-желиц (Carabidae) Сихотэ-Алиня обусловлено геологи-ческими и климатическими изменениями на про-тяжении позднего мела — кайнозоя и тесно связано с изменением рельефа и становлением раститель-ности на его территории. Одной из важнейших составляющих фауны являются эндемики, кото-рые отличают ее от любой другой фауны. В дан-ной работе предпринята попытка дать характери-стику эндемичной фауны жу-желиц Сихотэ-Али-ня и выделить основные этапы ее формирования.

Видовой эндемизм жу-желиц Сихотэ-Алиня достаточно высок. В настоящее время для этой территории указывается 474 вида и 103 подвида жу-желиц (Сундуков, 2013), из которых 35 видов и 20 подвидов — сихотэ-алинские эндемики (7.4 и 19.4% соответственно).

Объем фактического материала велик, поэто-му работа публикуется в двух сообщениях.

В первом сообщении даны систематический список эндемичных для Сихотэ-Алиня таксонов, их распространение, экологическая характери-стика и филогенетические связи, рассмотренные в объеме ближайших сестринских групп.

Во втором сообщении будут обобщены литера-турные данные по ископаемым таксонам жу-желиц, населяющим в настоящее время Сихотэ-Алинь.

В его основной части, посвященной непосред-ственно анализу эндемичных таксонов, рассмот-рены ареалы эндемиков на уровне родственных групп, выделены “центры эндемизма” и “главные рубежи” на территории Сихотэ-Алиня, дан ана-лиз особенностей высотно-биотопической при-уроченности таксонов, а также выделены основ-ные этапы формирования современной эндемич-ной фауны жу-желиц Сихотэ-Алиня.

Семейство Carabidae

Подсемейство Nebriinae

Триба Nebriini

Leistus (Leistus) janae Farkač et Plutenko 1992

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: высокогорья горы Облачная.

Местообитания. Каменистые россыпи и заросли кедрового стланика на высотах 1500–1750 м над ур. м. Жуки встречаются в камнях и трещинах скал у подземных водотоков или на бе-регах небольших горных водоемов, реже на каме-нистых россыпях на склонах.

Leistus (Leistus) sikhotealinus Sundukov 2009

Распространение. Средний Сихотэ-Алинь: высокогорья гор Глухоманка и Ко.

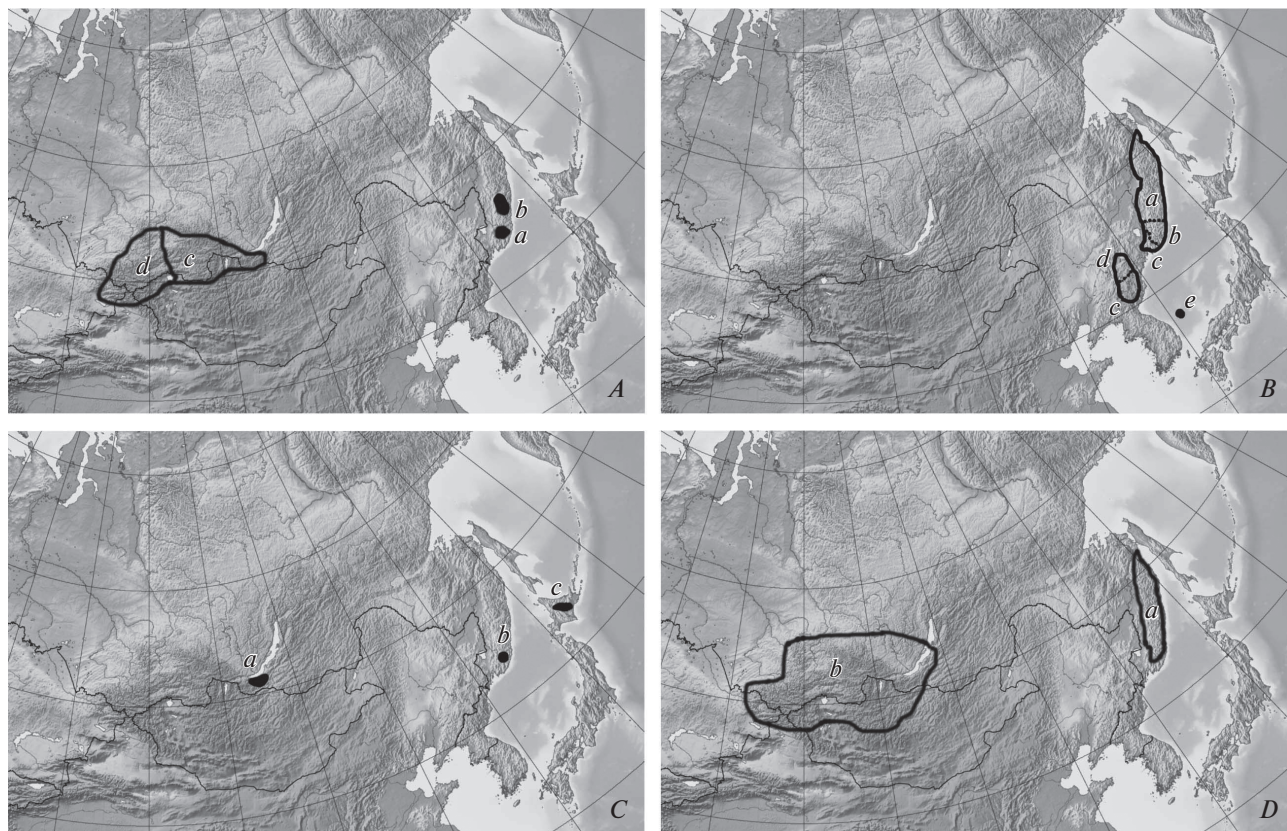


Рис. 1. Ареалы таксономических групп жуков (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: А — род *Leistus* Frölich 1799 (a — *L. janae* Farkač et Plutenko 1992, b — *L. sikhotealinus* Sundukov 2009, c — *L. frater* Reitter 1897, d — *L. kryzhanovskii* Dudko 2003), В — *Carabus* (*Aulonocarabus*) *gossare* Hauray 1879 (a — *C. g. imanensis* Lafer 1989, b — *C. g. vassurini* Lafer 1989, c — *C. g. gossare* Hauray 1879, d — *C. g. huangshuni* Kleinfeld et Reuter 2009, e — *C. g. ullungensis* Deuve et Li 2007), С — род *Masuzoa* Uéno 1960 (a — *M. baicalensis* Shilenkov et Anichtchenko 2008, b — *M. ussuriensis* Lafer 1989, c — *M. notabilis* Uéno 1960), D — видовая группа “*Trechus montanus*” (a — *T. sikhotealinus* Uéno et Lafer 1994, b — остальные виды группы).

Местообитания. Каменистые россыпи и заросли кедрового стланика на высотах 1400–1900 м над ур. м. Жуки встречаются в камнях на каменистых россыпях или у верхней границы зарослей кедрового стланика.

Филогенетические связи. Несомненно, *L. janae* и *L. sikhotealinus* — сестринские таксоны, обособившиеся в результате распада ареала предковой формы. Филогенетические связи этой пары неясны. С одной стороны, эти виды включаются в состав голарктического подрода *Leistus* Frölich 1799 (Farkač, Plutenko, 1992; Farkač, 2017) и, в этом случае, должны рассматриваться в составе видовой группы “niger”. С другой, строение эдеагуса *L. janae* сближает его с китайскими видами *L. kuceraianus* Deuve 2011 (провинция Сычуань), *L. nanshanicus* Belousov et Kabak 2000 (провинция Ганьсу), *L. farkaci* Sciaky 1994 (провинция Цинхай) или *L. sabdeicus* Deuve 2011 (провинция Сычуань), что позволяет предположить сестринские отношения сихотэ-алинских эндемиков с видами подрода *Evanoleistus* Jedlička 1965. Если

придерживаться общего мнения о принадлежности *L. janae* и *L. sikhotealinus* к группе “niger”, то причины их обособления могут быть сходны с происхождением распространенных в высокогорьях Алтая и Саян *L. frater* Reitter 1897 и *L. kryzhanovskii* Dudko 2003 (Дудко, 2003) (рис. 1А).

***Nebria* (*Eonebria*) *djakonovi* Semenov et Znojko 1928**

Распространение. Южный и средний Сихотэ-Алинь: от истоков р. Колумбе до крайнего юга, кроме хребта Ливадийский.

Местообитания. Влажные темнохвойные папоротниковые и моховые леса на водоразделах и истоки ручьев на высотах 1200–1600 м (так называемые “умеренные дождевые леса”); вдоль русел рек и ручьев спускается в зону неморальных лесов или поднимается в заросли кедрового стланика и каменистых россыпей. Жуки встречаются в трухлявых валежинах, под корой мертвых деревьев и в подстилке; в высокогорьях населяют каменистые россыпи на берегах водоемов; в низко-

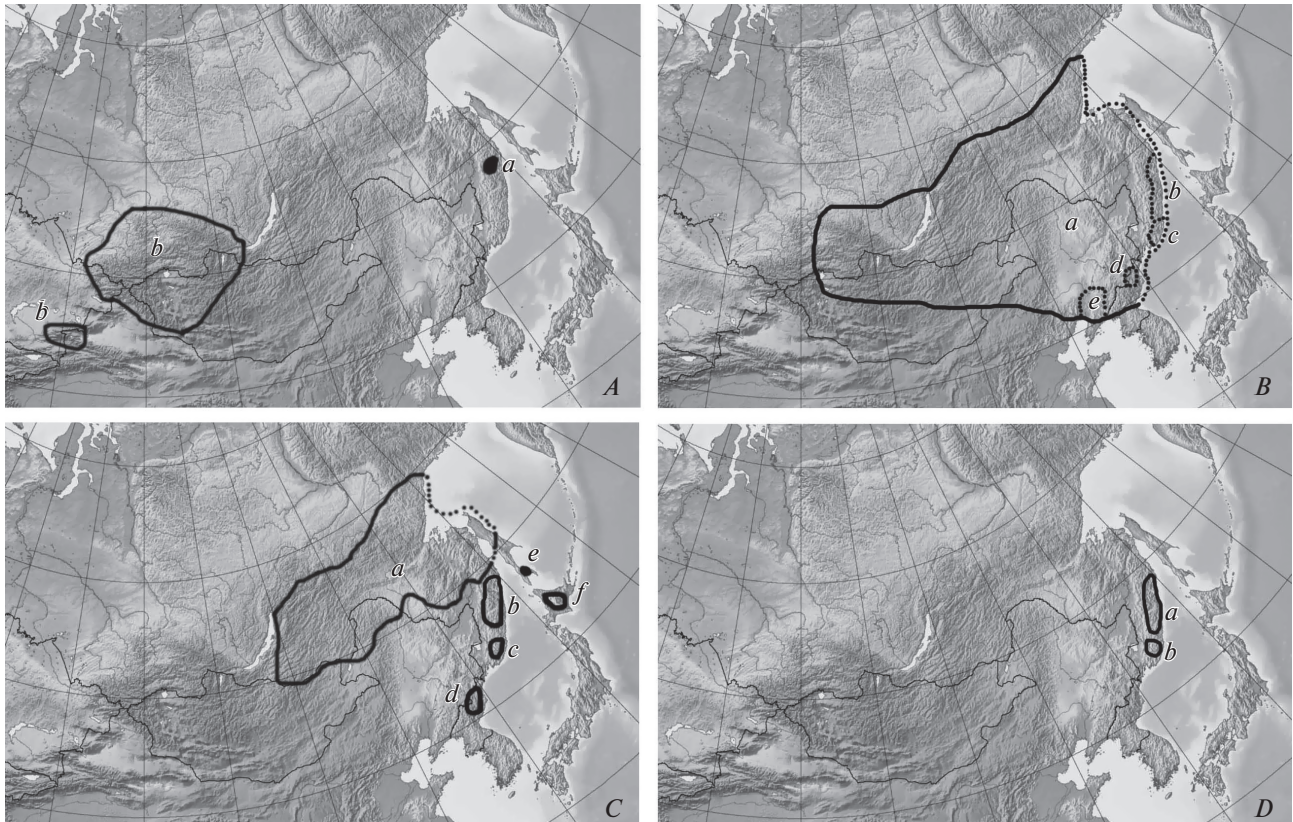


Рис. 2. Ареалы таксономических групп жуужелиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: *A* – видовая группа “*Trechus almonius*” (*a* – *T. tardokijanensis* Lafer 1989, *b* – остальные виды группы), *B* – видовая группа “*Pterostichus interruptus*” (*a* – *Pt. interruptus interruptus* (Dejean 1828), *b* – *Pt. i. dalnegorensis* Sundukov 2013, *c* – *Pt. i. lazoensis* Sundukov 2013, *d* – *Pt. i. koreanus* Li et Zhang 2015, *e* – *Pt. dandongensis* Kirschenhofer 1997), *C* – видовая группа “*Pterostichus cancellatus*” (*a* – *Pt. cancellatus* (Motschulsky 1860), *b* – *Pt. gromyko* Sundukov 2005, *c* – *Pt. galae* Farkač et Plutenko 1996, *d* – *Pt. rugosipennis* Jedlička 1932, *e* – *Pt. wellschmiedi* Kirschenhofer 1985, *f* – *Pt. subrugosus* Straneo 1955), *D* – подрод *Curtonotus* Stephens 1827 (*a* – *Amara larisa* (Sundukov 2001), *b* – *A. kataevi* (Sundukov 2001)).

горях живут вдоль русел ручьев на некотором удалении от воды.

Nebria (Eonebria) kurentzovi Lafer 1989

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: хребет Ливадийский.

Местообитания. Сходны с предыдущим видом. Наибольшей плотности достигает на водоразделах с “умеренными дождевыми лесами” и в истоках ручьев.

Филогенетические связи. Родственные связи этих видов рассматриваются здесь в объеме подрода *Eonebria* Semenov et Znojko 1928. По современным представлениям (Ledoux, Roux, 2005; Huber, 2017), *Eonebria* объединяет 72 вида и имеет дизъюнктивный ареал, распадающийся на две части: Сино-Тибетские горы и прилегающие к ним районы Китая (69 видов) и южная часть Сихотэ-Алиня и Восточно-Маньчжурские горы (3 вида: *N. kurentzovi*, *N. djakonovi* и *N. komarovi* Semenov et Znojko 1928 из Северной Кореи и Черных гор Приморского края).

Населяющие Сихотэ-Алинь виды *Eonebria* – достаточно сильно уклоняющаяся группа, характеризующаяся 2 щетинками на предпоследнем членике губных щупиков, 4 щетинками на субментуме, сильно суживающейся кзади переднеспинкой, полностью сглаженными плечами, довольно яркой металлической окраской верха тела и более крупными размерами (10.5–15.5 мм). По мнению Леду и Ру (Ledoux, Roux, 2005), наиболее близкой к *Eonebria* филетической группой является подрод *Sadonebria* Ledoux et Roux 2005, распространенный в приокеанических районах Восточной Азии (рис. 3А).

Подсемейство Carabinae

Триба Carabini

Carabus (Aulonocarabus) canaliculatus M.F. Adams 1812

Распространение. Дальний Восток; Южная Сибирь, Тыва, Северный Урал. Монголия, Северо-Восточный Китай, Северная Корея.

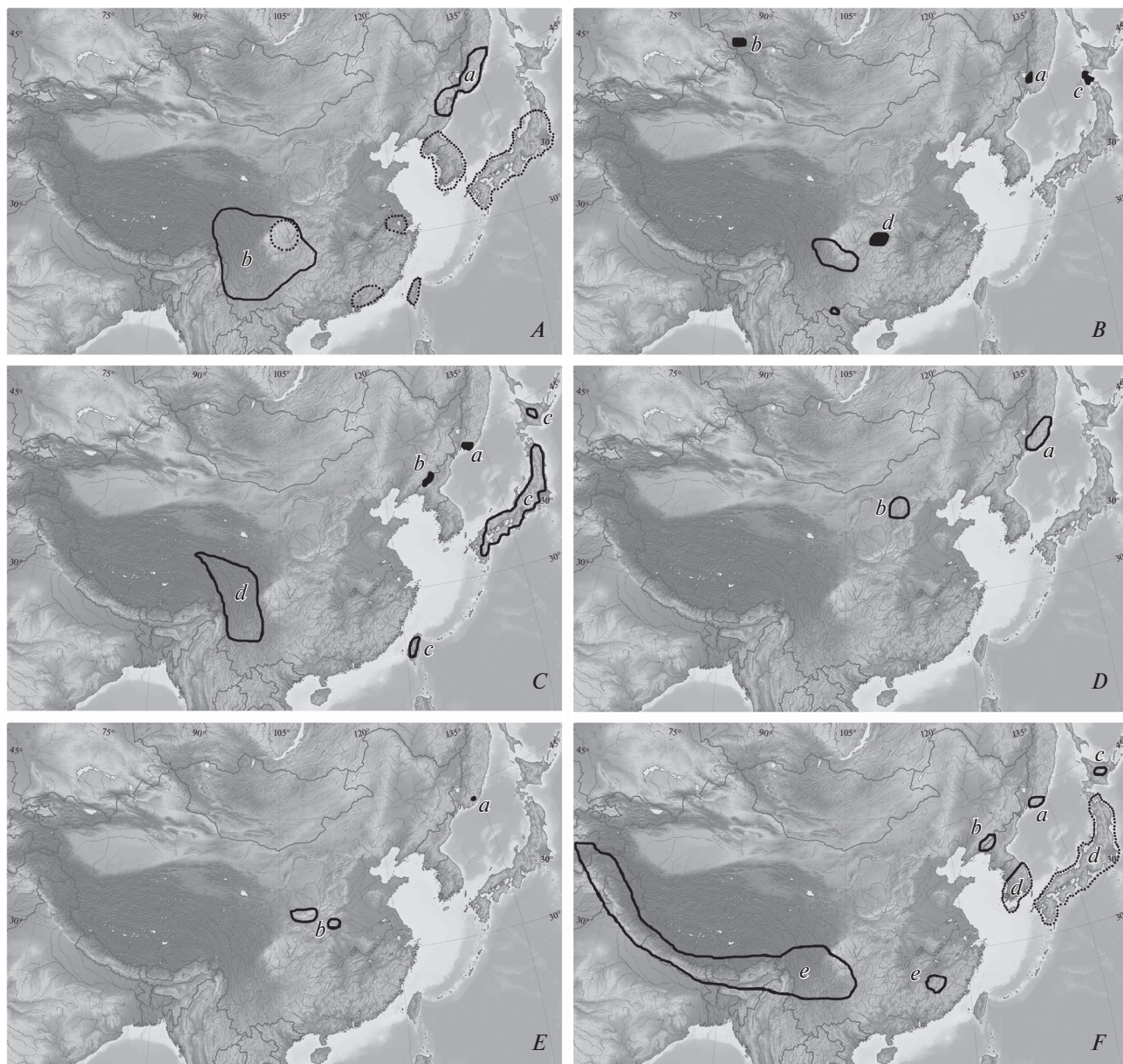


Рис. 3. Ареалы таксономических групп жуслиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: А – подрод *Eonebria* Semenov et Znojko 1928 (сплошная линия: а – *Nebria komarovi* Semenov et Znojko 1928, *N. djakonovi* Semenov et Znojko 1928 и *N. kurentzovi* Lafer 1989; б – остальные виды подрода); подрод *Sadonebria* Ledoux et Roux 2005 (пунктирная линия), В – видовая группа “*Epaphiama*” (а – *Epaphiopsis semenovi* (Jeannel 1962), б – *E. jacobsoni* Sokolov et Shilenkov 1987), с – японские виды группы, д – *E. lamellata* Uéno et Yu 1997, оконтуренные ареалы – остальные виды подрода *Epaphiama* Jeannel 1962), С – филетическая линия *Trechiana* (а – *Trechiana* (*Leptepaphiama*) *kryzhanovskii* (Lafer 1989) и *T. (L.) sichotanus* (Lafer 1989), б – *T. (L.) janoanus* Jeannel 1962, с – виды подрода *Trechiana* Jeannel 1927 Японии и Тайваня, д – остальные таксоны филетической линии *Trechiana*), D – филетическая линия *Parepaphius* (а – виды группы “*Trechus densicornis*”, б – виды группы *Parepaphius* Jeannel 1962), E – видовая группа “*Trechus sundukovi*” (а – *T. sundukovi* Moraveč et Wrase 1998, б – *T. castificus* (Moraveč et Wrase 1998) и *T. qinlingensis* (Moraveč et Wrase 1998)), F – род *Xestagonum* Habu 1978 (а – *X. nazarovi* (Lafer 1976) и *X. shokhrini* Sundukov 2013, б – *X. komarovi* (Lafer 1976) и *X. elytroplanum* Morvan 2004, с – *X. daisetsuzanum* (Nakane 1963), д – *X. xestum* (Bates 1883), е – остальные виды рода).

Рассматривается в объеме, принятом в каталоге жуслиц Палеарктики (Březina et al., 2017), за исключением ssp. *diamesus* Semenov et Znojko 1932, включаемом нами в состав *C. kurilensis* Larouge 1913 на основании строения эдеагуса. В настоящее время разделен на 20 подвидов, 6 из

которых представлены на Сихотэ-Алине, а 3 являются сихотэ-алинскими эндемиками.

C. c. careniger Chaudoir 1863

Распространение. Южный и юго-западный Сихотэ-Алинь, включая острова Путятин и Аскольд.

Местообитания. В пределах большей части ареала населяет всю лесную зону; на юго-востоке Сихотэ-Алиня, в зоне контакта с *C. s. victorianus* Obydov 1997, встречается только в долинных лесах и на побережье моря. Жуки обитают под пологом леса, предпочитая неморальные и смешанные леса, редок в темнохвойных лесах.

C. s. dacatrai Deuve 1991

Распространение. Восточный макросклон среднего Сихотэ-Алиня от р. Джигитовка до р. Кема, заходит на западный макросклон в верховья р. Колумбе.

Местообитания. Вся лесная зона от прибрежных дубняков до темнохвойных лесов до высот 1000–1200 м над ур. м. Жуки встречаются под пологом леса. Наибольшей численности достигает в смешанных и темнохвойных лесах.

C. s. victorianus Obydov 1997

Распространение. Восточный макросклон южного Сихотэ-Алиня от р. Партизанская до р. Джигитовка.

Местообитания. Обитает под пологом леса; в северной части ареала населяет всю лесную зону, предпочитая темнохвойные и смешанные леса; в южной части ареала, в зоне контакта с *C. s. careniger*, встречается исключительно в горных темнохвойных, смешанных или каменноберезовых лесах и субальпийской и альпийской зонах на высотах 700–1700 м над ур. м.

Филогенетические связи. Морфологически неоднородный и сложный для разделения на естественные таксоны подрод *Aulonocara* Reitter 1896 включает по данным разных авторов от 8 до 14 видов. В каталоге жуков Палеарктики разделен на 10 видов с 51 подвидами (Březina et al., 2017), распространенных в лесной зоне на севере Восточной Азии и в тундрах и лесотундрах Голарктики. Из состава подрода можно выделить видовую группу “*canaliculatus*”, объединяющую 4 вида с 30 подвидами. Именно эта группа будет обсуждаться нами в дальнейшем (рис. 4А).

Carabus (Aulonocara) gossare Hauray 1879

Распространение. Сихотэ-Алинь (Приморский и юг Хабаровского края). Корея, Северо-Восточный Китай (рис. 1В).

Включает 5 подвидов, 3 из которых обитают на Сихотэ-Алине.

C. g. gossare Hauray 1879

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь западнее р. Партизанская: хребет Ливадийский, хребет Воробей, Шкотовское плато, хребет Синий, о-в Аскольд. Горы Северной Кореи.

Местообитания. На Сихотэ-Алине населяет темнохвойные леса на высотах 400–1300 м над ур. м. Жуки встречаются под пологом леса.

Более обычен в зеленомошных и разнотравных березово-елово-пихтовых лесах.

C. g. imanensis Lafer 1989

Распространение. Средний и северный Сихотэ-Алинь: от р. Зеркальная до крайнего севера.

Местообитания. Темнохвойные и смешанные горные и долинные леса на высотах 300–1600 м; заходит в высокогорные ландшафты до 1800 м над ур. м. Жуки встречаются исключительно под пологом леса — в трухлявых валежинах, под корой сухих деревьев и другими укрытиями; в высокогорьях отмечаются в зарослях кустарников и кустарничков.

C. g. vasjurini Lafer 1989

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: от р. Партизанская до р. Аввакумовка, включая горы Облачная и Снежная.

Местообитания. Пояс темнохвойной тайги на высотах 600–1700 м; не редок в горных тундрах северных склонов. Жуки более обычны в зеленомошных и разнотравных березово-елово-пихтовых лесах на высотах 1000–1500 м, где встречаются в трухлявых валежинах, под корой мертвых деревьев и другими укрытиями.

Филогенетические связи. Обсуждается в объеме вида *C. gossare*, распространенного в горных темнохвойных лесах западного побережья Японского моря и разделенного на 5 подвигов: *gossare*, *imanensis*, *vasjurini*, *huangshuni* Kleinfeld et Reuter 2009 и *ullungensis* Deuve et Li 2007 (рис. 1В).

Подсемейство Trechinae

Триба Trechini

Masuzoa ussuriensis Lafer 1989

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: высокогорья горы Облачная.

Местообитания. Обычен в поясе кедрового стланика на высотах 1500–1750 м; вдоль русел рек спускается в верхний лесной пояс до высоты 800–1000 м над ур. м. Жуки ведут подземный образ жизни, встречаясь глубоко под камнями во влажных биотопах — вдоль русел подземных истоков ручьев, родников, в заросших мхами понижениях рельефа.

Филогенетические связи. По ряду морфологических, в том числе апоморфных признаков, род *Masuzoa* Uéno 1960 изолирован от других современных родов Trechini (Uéno, 1971). По мнению Уэно (Uéno, 1971), *Masuzoa* эволюционировал от одной из форм филетической линии *Eraphiopsis* или представляет собой остатки древней фауны. В роде три близких вида: *M. ussuriensis*, *M. notabilis* Uéno 1960 (горы Хидака на о-ве Хоккайдо, где жуки обитают под камнями в горных вересковых тундрах на высоте 1800–2000 м), и

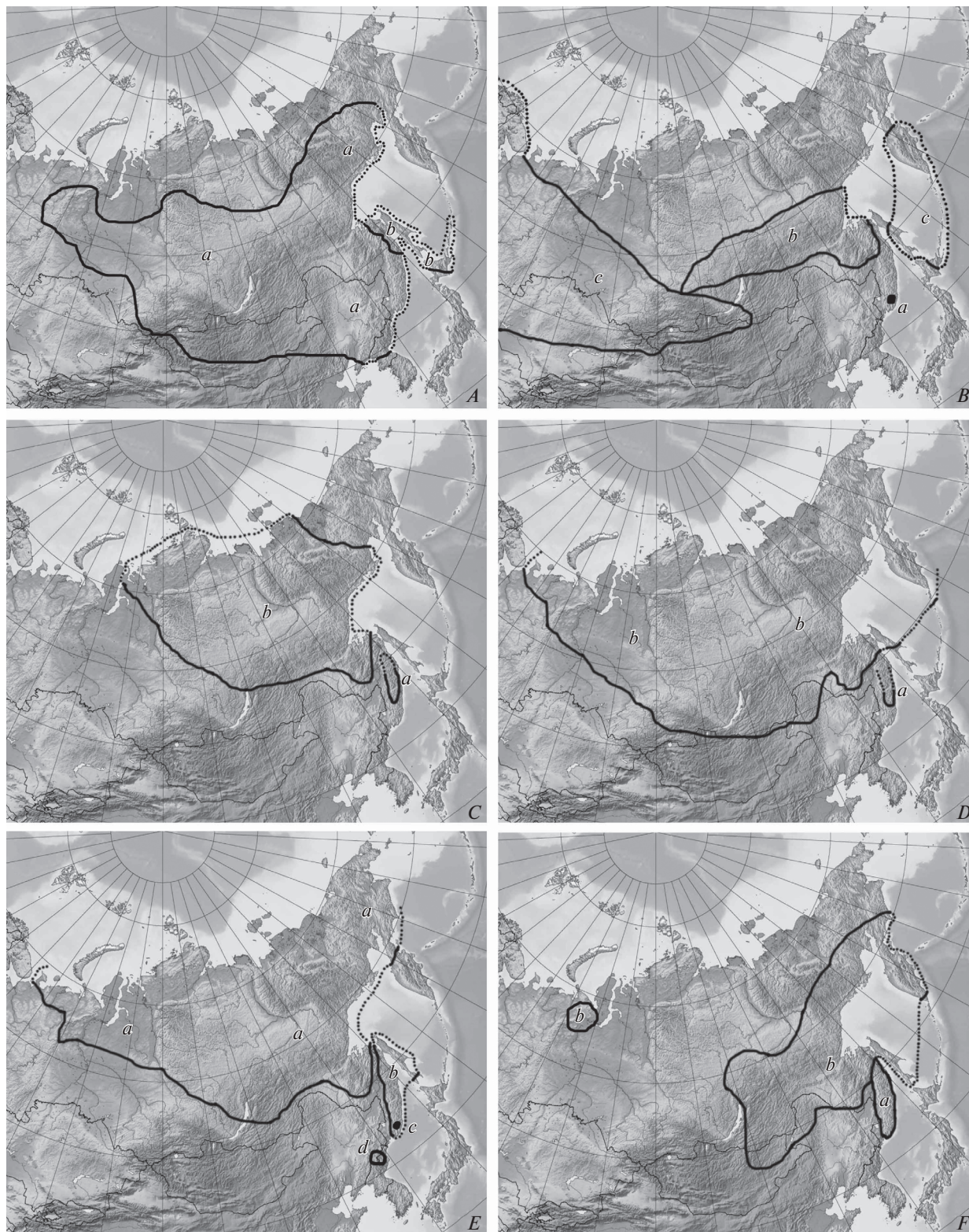


Рис. 4. Ареалы таксономических групп жуужелиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: А — видовая группа “*Carabus canaliculatus*” (а — таксоны, близкие к *C. canaliculatus* M.F. Adams 1812; б — таксоны, близкие к *C. kurilensis* Lapouge 1913), В — видовая группа “*Pterostichus diligens*” (а — *Pt. datshenkoae* Sundukov 2013, б — *Pt. kutensis* Poppius 1905, с — *Pt. diligens* (Sturm 1824)), С — видовая группа “*Pterostichus longipes*” (а — *Pt. glukhomanka* Sundukov 2013, б — *Pt. longipes* Poppius 1906), D — видовая группа “*Pterostichus ventricosus*” (а — *Pt. sporny* Sundukov 2013, б — остальные виды группы), E — видовая группа “*Pterostichus ochoticus*” (а — *Pt. ochoticus* (R.F. Sahlberg 1844), б — *Pt. kurosawai* Tanaka 1958, с — *Pt. tokmakovae* Sundukov 2013, d — *Pt. jaechi* Kirschenhofer 1997 и *Pt. coreicus* Jedlička 1962), F — видовая группа “*Pterostichus eximius*” (а — *Pt. sutschanensis* Jedlička 1962, б — *Pt. eximius* A. Morawitz 1862).

M. baicalensis Shilenkov et Anichtchenko 2008 (хребет Хамар-Дабан, где отмечен у верхней границы леса под моховыми дерновинами на каменистых россыпях и в гольцовой зоне под большими камнями, на высотах 1500–1800 м) (рис. 1С).

Eraphiopsis (Eraphiama) semenovi (Jeannel 1962)

Распространение. Юго-западный Сихотэ-Алинь: хребет Синий.

Местообитания. Пояс темнохвойных и смешанных лесов на высотах 600–1000 м над ур. м. Жуки встречаются во влажной или сырой подстилке у истоков ручьев.

Филогенетические связи. В подрод *Eraphiama* Jeannel 1962 рода *Eraphiopsis* Uéno 1953 входит 25 описанных и до 10 неописанных видов, распространенных в горах юго-западного Алтая, на юге Сихотэ-Алиня, о-ве Хоккайдо, в центральном Китае (провинции Сычуань и Хубэй) и северном Вьетнаме (Belousov, Kabak, 2016; Belousov, 2017) (рис. 3В).

По мнению Белоусова и Кабака (Belousov, Kabak, 2003, 2016), *Eraphiama* подразделяются на несколько видовых групп, различающихся внешним строением и образом жизни. Виды из центрального Китая, Японии и России представляют филогенетическую линию “semenovi”, характеризующуюся равномерно вдавленными и отчетливо пунктированными бороздками на надкрыльях, сходной структурой гениталий самцов и адаптациями к эндогейному образу жизни (маленькие глаза, депигментация покровов). Эта группа включает 8 видов: *E. semenovi*, *E. jacobsoni* Sokolov et Shilenkov 1987 (пихтовые леса юго-западного Алтая на высотах 800–1300 м), *E. lamellata* Uéno et Yu 1997 (Хубэй, Центральный Китай) и 5 видов с гор юга о-ва Хоккайдо (рис. 3В).

Trechiana (Leptepaphiama) kryzhanovskii (Lafer 1989)

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: хребет Ливадийский, горы Туманная и Воробей, Шкотовское плато.

Местообитания. Пояс темнохвойных лесов на высотах 400–1200 м над ур. м. Жуки обитают в толще щебнистой почвы на берегах горных ручьев или под поросшими мхом камнями в истоках.

Trechiana (Leptepaphiama) sichotanus (Lafer 1989)

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: хребты Партизанский и Алексеевский.

Местообитания. Пояс темнохвойных лесов на высотах 800–1600 м над ур. м. Жуки обитают в скальных пустотах, толще щебнистой почвы у воды, под заросшими мхами камнями и в гнилых валежинах в истоках ручьев; более обычен на высотах 1200–1500 м, в поясе “умеренных дождевых лесов”.

Филогенетические связи. Обсуждаются в составе рода *Trechiana* Jeannel 1927, разделенного на 2 подрода: *Trechiana* s. str. (5 видов с о-ва Тайвань и 168 из Японии, из которых лишь 6 на о-ве Хоккайдо) и *Leptepaphiama* Jeannel 1962 (3 вида – 2 на юге Сихотэ-Алиня и *T. janoanus* Jeannel 1962 в горах Северной Кореи). Помимо этого рода, филетическая линия *Trechiana* включает несколько родов в горах юга Китая, в том числе наиболее плезиоморфные *Trechiotus* Jeannel 1954 (1 вид), *Sinotrechiana* Uéno 2000 (5 видов) и *Protrechiana* Belousov et Kabak 2003 (4 вида) (рис. 3С).

Trechus (Trechus) sikhotealinus Uéno et Lafer 1994

Распространение. Весь Сихотэ-Алинь, кроме крайнего юга: от истоков р. Целинка на юге до правобережья р. Амур на севере.

Местообитания. Пояс темнохвойных горных лесов на высотах от 500 м (на севере) и 1200 м (на юге) до 1800 м над ур. м. Жуки обитают в лесной подстилке. На юге предпочитает выложенные влажные участки темнохвойного леса на водоразделах или северных склонах на высотах 1300–1600 м (зона “умеренных дождевых лесов”), на севере – на высотах 500–1600 м над ур. м. Встречается совместно с *T. kurenzovi* Lafer 1989, *T. basarukini* P. Moraveč et Wrase 1997, *T. densicornis* (Fischhuber 1977), *T. apicalis* Motschulsky 1845 и *T. tardokijanensis* Lafer 1989.

Филогенетические связи. По внешней морфологии и строению эдеагуса *T. sikhotealinus* очень близок к видовой группе “montanus” (Белоусов, Кабак, 1994), включающей 2 вида – *T. montanus* Motschulsky 1844 и *T. bakurovi* Shilenkov 1984 (рис. 1D). Ниже будет обсуждаться в составе этой видовой группы.

Trechus (Trechus) tardokijanensis Lafer 1989

Распространение. Северный Сихотэ-Алинь: хребет Тардоки-Яни.

Местообитания. Подгольцовые ельники на высотах 1400–1600 м над ур. м. Жуки собраны в лесной подстилке, совместно с *T. sikhotealinus*.

Филогенетические связи. Вооружение эндофаллуса и внешнее строение *T. tardokijanensis* сходно с видами группы “almonius” (рис. 2А), населяющими Джунгарский Алатау, горы Южной Сибири и северо-запада Монголии, север Иркутской обл. (Анищенко, 2009; Белоусов, Кабак, 1994; Moraveč, 1992).

Trechus (Trechus) densicornis (Fischhuber 1977)

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь.

Включает 3 подвида, все сихотэ-алинские эндемики.

T. d. densicornis Fischhuber 1977

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь от п-ова Муравьева-Амурского на юге до р. Зеркальная на севере.

Местообитания. Вся лесная зона от пойменных и приморских до темнохвойных и каменноберезовых лесов на высотах 900–1000 м над ур. м. В низкогорьях жуки встречаются на берегах рек и ручьев под лесным пологом, на горных водоразделах — в подстилке темнохвойных и каменноберезовых лесов, замещающая здесь высокогорные виды *Trechus*.

***T. d. khuntami* Sundukov 2013**

Распространение. Средний Сихотэ-Алинь севернее р. Зеркальная.

Местообитания. Пояс темнохвойных горных лесов на высотах 500–800 м над ур. м. Жуки обитают в лесной подстилке или на берегах горных ручьев совместно с *T. sikhotealinus*.

***T. d. sinigorensis* Sundukov 2013**

Распространение. Юго-западный Сихотэ-Алинь: хребты Синий и Восточный Синий.

Местообитания. Пояс смешанных и темнохвойных лесов на высотах 600–1000 м над ур. м. Жуки обитают в лесной подстилке или на берегах горных ручьев совместно с *T. sikhotealinus* и *T. apicalis*.

***Trechus (Trechus) basarukini* P. Moraveč et Wrase 1997**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: горы бассейна верховьев р. Уссури.

Включает 2 подвида, оба эндемичны для Сихотэ-Алиня.

***T. b. basarukini* P. Moraveč et Wrase 1997**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: массив горы Сестра.

Местообитания. Темнохвойные леса на высотах 1200–1650 м; предпочитает выположенные влажные участки на водоразделах или северных склонах (“умеренные дождевые леса”); редок в альпийском поясе. Жуки обитают в лесной подстилке, изредка на каменистых россыпях. Встречается совместно с *T. sikhotealinus*, *T. apicalis* и *T. sundukovi* P. Moraveč et Wrase 1997.

***T. b. shokhrini* Sundukov 2013**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: гора Снежная.

Местообитания. Все жуки собраны на альпийском лугу у истока ручья и на каменистой россыпи на высоте 1600–1650 м, где встречались совместно с *T. sikhotealinus*.

***Trechus (Trechus) kurentzovi* Lafer 1989**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: хребты Партизанский, Алексеевский, Заповедный и Ливадийский, горы Пржевальского.

Местообитания. Темнохвойные леса на высотах 800–1600 м, чаще на выположенных влажных участках на водоразделах или северных склонах (“умеренные дождевые леса”). Жуки обитают в лесной подстилке, реже — на берегах

горных ручьев. Встречается совместно с *T. sikhotealinus* и *T. apicalis*.

Филогенетические связи. Мы рассматриваем *T. densicornis*, *T. kurentzovi* и *T. basarukini* в одной видовой группе “densicornis”. *T. densicornis* описан в роде *Epaphius* Leach 1819 (Fischhuber, 1977) и традиционно приводится в составе этого таксона (Лафер, 1989; Kryzhanovskij et al., 1995; Moraveč, Wrase, 1995; Moraveč et al., 2003; Belousov, 2017). Крупные глаза, короткие виски и наличие лишь 4–5 внутренних бороздок на каждом надкрылье сближает его с *Epaphius*, но прямолинейное основание переднеспинки и изогнутая у вершины 2-я бороздка надкрылий делает его схожим с видами *Trechus* Clairville 1806. Комплексное исследование *T. densicornis* и других видов рода на Сихотэ-Алине убедило автора, что по биотопической приуроченности, образу жизни и морфологическому строению *T. densicornis* близок к *T. kurentzovi* и *T. basarukini* и, возможно, является предковой формой для этой группы (Сундуков, 2013). Во-первых, у видов этой группы так же не развиты наружные бороздки надкрылий, 2-я бороздка едва изогнута на вершине, а мешок эндофаллуса не имеет внутреннего вооружения в виде склеритов и других структур. Во-вторых, явно просматриваются общие черты в биотопической приуроченности этих видов. *T. densicornis* населяет на юге Сихотэ-Алиня все типы лесной растительности и в горных районах, где отсутствуют *T. kurentzovi* и *T. basarukini* (хребты Заповедный, Дальний и Синий, гора Звёздочка), замещает их, подобно настоящим *Trechus*, в горных темнохвойных и каменноберезовых лесах. Можно предположить, что предковая форма *T. kurentzovi* и *T. basarukini* обособилась в результате изоляции отдельных популяций эвритопного *T. densicornis* в горных темнохвойных лесах юга Сихотэ-Алиня. В качестве дополнительного довода можно указать, что и другие сихотэ-алинские виды *Trechus* s. str. населяют подстилку темнохвойных и смешанных горных лесов, тогда как все дальневосточные виды *Epaphius* обитают в долинных влажных безлесных биотопах (лугах, болотах, поймах рек) или в пойменных лиственных лесах.

Филогенетические связи группы “densicornis” неясны. По мнению Моравица и Вразе (Moraveč, Wrase, 1997), *T. kurentzovi* и *T. basarukini* близки к видам *Parepaphius* Jeannel 1962 (= *Trechus* Clairville 1806) из гор Утайшань на северо-востоке китайской провинции Шаньси, обитающим в подстилке горных лесов на высотах 1500–3000 м над ур. м. Мы также будем придерживаться этого мнения (рис. 3D).

***Trechus (Trechus) sundukovi* P. Moraveč et Wrase 1997**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: гора Сестра в истоках р. Уссури.

Местообитания. Темнохвойные леса на высотах 1600–1650 м над ур. м. Собран в лесной подстилке, совместно с *T. basarukini*, *T. apicalis* и *T. sikhotealinus*.

Филогенетические связи. На основе имеющихся у нас данных, внешнем сходстве *T. sundukovi* с *T. densicornis*, а также с учетом особенностей морфологии, формы эдеагуса и вооружения эндофаллуса, представленного одним длинным, узким склеритом, мы сближаем *T. sundukovi* с описанными с северного макросклона хребта Циньлин (Китай: провинция Шэньси) *Eraphius castificus* Moraveč et Wrase 1998 и *E. qinlingensis* Moraveč et Wrase 1998 (Moraveč, Wrase, 1998), которые возможно следует относить к подроду *Trechus* s. str. В дальнейших рассуждениях мы будем придерживаться этой точки зрения, дополнив группу описанным с запада провинции Хубей *T. (Eraphius) qinlingensis shennongi* S. Uéno 2004 (Uéno, 2004) (рис. 3Е).

Подсемейство Harpalinae

Триба Pterostichini

***Pterostichus (Metallophilus) interruptus* (Dejean 1828)**

Распространение. Приморский край и юг Хабаровского края, Еврейская АО, Амурская обл., Забайкалье, Прибайкалье, Тыва, Восточный Саян. Монголия, Северо-Восточный Китай, Северная Корея.

Включает 4 подвида, 3 из которых представлены на Сихотэ-Алине, а 2 являются сихотэ-алинскими эндемиками.

***Pt. i. lazoensis* Sundukov 2013**

Распространение. Восточный макросклон южного Сихотэ-Алиня от р. Партизанская на юге до междуречья рек Аввакумовка и Зеркальная на севере.

Местообитания. Вся лесная зона; многочислен в горных тундрах; встречается на высотах от 0 до 1800 м над ур. м. В горных и долинных лесах жуки встречаются под пологом леса в крупнощепнистых почвах, под камнями и под корой мертвых деревьев; в пойменных лесах — в береговых обрывах, под камнями, иногда в береговых наносах и опад; в высокогорьях многочислен в каменистых россыпях у водотоков и на берегах водоемов, нередок в зоне субальпийских кустарников.

***Pt. i. dalnegorensis* Sundukov 2013**

Распространение. Восточный макросклон среднего и северного Сихотэ-Алиня от междуречья рек Аввакумовка и Зеркальная на юге до Советской Гавани на севере.

Местообитания. Сходны с предыдущим подвидом.

Филогенетические связи. По мнению Буске (Bousquet, 1999, 2017), подрод *Metallophilus* Chaudoir 1838 включает 8 североазиатских видов. Монофилия подрода спорна, но в нем можно выделить три хорошо очерченные видовые группы: “rugosus”, “interruptus” и “kamtschaticus”. В дальнейшем эндемиков Сихотэ-Алиня мы будем обсуждать в составе видовой группы “interruptus”, объединяющей два вида: *Pt. interruptus* с 4 подвидами и *Pt. dandongensis* Kirschenhofer 1997 (рис. 2В).

***Pterostichus (Phonias) datshenkoae* Sundukov 2013**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: гора Снежная в истоке р. Уссури.

Местообитания. Темнохвойные леса на высотах 1400–1500 м; по личному сообщению Г.Ш. Лафера, встречается также в верховьях р. Уссури на высотах 600–700 м над ур. м. Жуки собраны в сухой подстилке в густом пихтовом лесу у верхней границы леса.

Филогенетические связи. Неоднородный по составу подрод *Phonias* Gozis 1886 включает 31 вид, распространенные в умеренной зоне Голарктики (Bousquet, 2012, 2017). 27 из них встречается в Палеарктике. Наше дальнейшее обсуждение будет проводиться в объеме видовой группы “diligens”, включающей в Восточной Азии три вида: *Pt. diligens* (Sturm 1824), *Pt. kutensis* Porpius 1905 и *Pt. datshenkoae* (рис. 4В).

***Pterostichus (Cryobius) glukhomanka* Sundukov 2013**

Распространение. Средний и северный Сихотэ-Алинь: хребты Дальний и Тардоки-Яни, гора Ко.

Местообитания. Каменистые россыпи на высотах 1400–2000 м над ур. м.

Филогенетические связи. Петрофильные виды *Cryobius* Chaudoir 1838 в северной Азии представлены двумя видовыми группами: 5 видов группы “homalonotus” (высокогорья Алтая, Саян, Забайкалья и Монголии) и 2 вида группы “longipes” (зональные тундры и лесотундры Восточной Сибири и высокогорья восточной Якутии и материковой части Дальнего Востока). Кроме того, в нашем распоряжении имеется материал по одному неопisanному виду из каждой группы, собранный в высокогорьях северного Приамурья. По нашему мнению, *Pt. glukhomanka* морфологически близок к *Pt. longipes* Porpius 1906, являясь его сестринским видом, поэтому анализ распространения будет проведен для этих двух видов (рис. 4С).

***Pterostichus (Cryobius) spornyi* Sundukov 2013**

Распространение. Средний Сихотэ-Алинь: хребет Дальний.

Местообитания. Темнохвойные леса на высотах 600–800 м над ур. м. Жуки собраны на опушке леса в опаде.

Филогенетические связи. Входит в состав видовой группы “*ventricosus*” подрода *Cryobius*, представленной на севере Голарктики 8 видами: *Pt. ventricosus* (Eschscholtz 1823) (трансголарктический аркто-бореальный), *Pt. riparius* (Dejean 1828) (западно-неарктический аркто-бореальный), *Pt. middendorffii* J. Sahlberg 1875 (транс-палеарктический аркто-бореальный), *Pt. amurensis* Poppius 1906 (горы Байкало-Становой области и северного Приамурья), *Pt. jakobsoni* Poppius 1906 (тундры п-ова Таймыр), *Pt. herzi* Poppius 1906 (горы восточной Якутии), *Pt. caribou* Ball 1962 (транснеарктический аркто-бореальный) и *Pt. spornyi* (рис. 4D).

***Pterostichus (Cryobius) tokmakovae* Sundukov 2013**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: гора Облачная в истоках р. Уссури.

Местообитания. Альпийский пояс на высотах 1800–1850 м над ур. м. Жуки встречаются под камнями и обломками скал на альпийских пустошах и низкотравных лугах.

Филогенетические связи. По особенностям микроскульптуры верха тела и строению гениталий самцов и самок, мы относим *Pt. tokmakovae* к видовой группе “*ochoticus*” в понимании Болла (Ball, 1966). На востоке Азии к этой группе относятся 4–5 видов: *Pt. ochoticus* (R.F. Sahlberg 1844) (транс-палеарктический аркто-бореальный), *Pt. kurosawai* Tanaka 1958 (Сихотэ-Алинь и Сахалин), *Pt. tokmakovae*, *Pt. jaechi* Kirschenhofer 1997 (Северо-Восточный Китай: высокогорья нагорья Чанбайшань) и, возможно, *Pt. coreicus* Jedlička 1962 (Северная Корея: Омпо) (рис. 4E).

***Pterostichus (Eosteropus) aereipennis* (Solsky 1871)**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: п-ов Муравьева-Амурского и о-в Русский. Северная Корея. Приводится для Северной Кореи по неподтвержденным данным (Bousquet, 2017; Kirschenhofer, 1997; Park, Park, 2013).

Местообитания. Неморальные широколиственные и хвойно-широколиственные леса всех высотных поясов. Жуки встречаются исключительно под пологом леса: в трухлявых валежинах, под камнями и другими укрытиями.

***Pterostichus (Eosteropus) tuberculiger* (Tschitschérine 1897)**

Распространение. Приморский край. Северо-Восточный Китай, Северная Корея. Распространение этого вида на юго-западе Приморского края (Черные горы) вплоть до границ с Китаем и КНДР, предполагает его обитание в этих странах.

Включает 2 подвида, оба представлены на Сихотэ-Алине, один эндемичен для юга этой горной страны.

***Pt. t. laferi* O. Berlov et E. Berlov 1996**

Распространение. Крайний юг Сихотэ-Алиня: от р. Артёмовка на западе до р. Черная на востоке.

Местообитания. Вся лесная зона от заболоченных пойменных лесов и приморских дубняков до темнохвойных лесов на высотах 1400–1600 м; на Партизанском хребте обычен в субальпийском поясе на высотах 1500–1600 м над ур. м. Жуки встречаются под пологом леса: в трухлявых валежинах, под камнями и другими укрытиями; в высокогорьях нередко на северных склонах с кустарничково-моховым покровом.

Филогенетические связи. Голарктический подрод *Eosteropus* Tschitschérine 1902 включает 43 вида (Bousquet, 2012, 2017), 32 из которых представлены в неморальной зоне Восточной Азии (рис. 5A). По морфологии и экологии, восточноазиатские виды образуют несколько видовых групп, таких как “*alacer*”, “*japonicus*”, “*discrepans*”, “*orientalis*”.

Эндемичные для Сихотэ-Алиня таксоны входят в группу “*alacer*” и характеризуются металлическим блеском надкрылий, развитием вторичных половых признаков на пятом–шестом стернитах брюшка у самцов и экологически связаны с зональными лесами. Возможно, дифференциация сихотэ-алинских эндемиков проходила внутри общей предковой формы, давшей начало трем близким таксонам, населяющим южный Сихотэ-Алинь (рис. 5A).

***Pterostichus (Lenapterus) galae* Farkač et Plutenko 1996**

Распространение. Высокогорья южного Сихотэ-Алиня.

Включает 2 подвида, оба эндемики Сихотэ-Алиня.

***Pt. g. galae* Farkač et Plutenko 1996**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: высокогорья в верховьях р. Уссури.

Местообитания. Альпийский и субальпийский пояса на высотах 1200–1800 м над ур. м. Жуки встречаются исключительно на каменистых россыпях или у их кромки.

***Pt. g. ghankari* Sundukov 2005**

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: высокогорья хребтов Партизанский и Алексеевский.

Местообитания. Сходны с предыдущим подвидом.

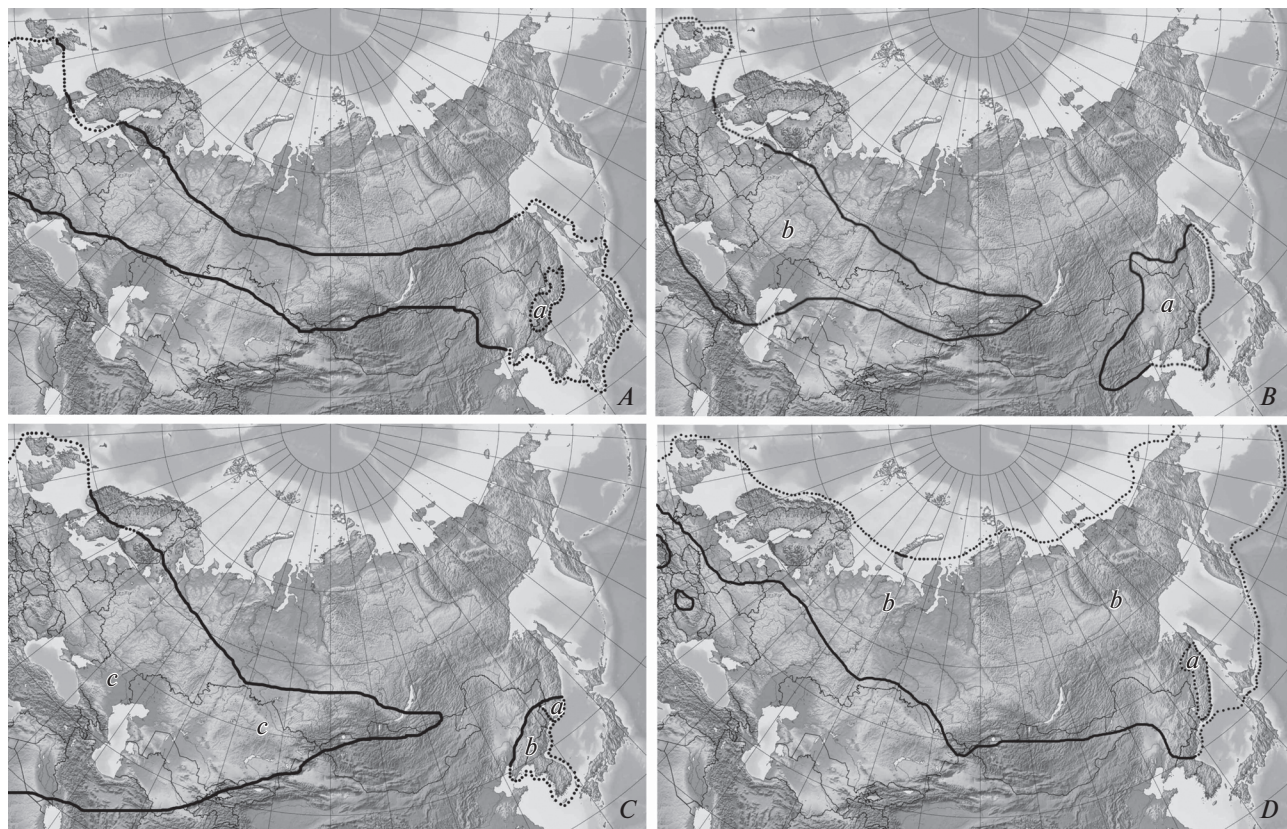


Рис. 5. Ареалы таксономических групп жужелиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: А — подрод *Eosteropus* Tschitschérine 1902 (без *Pt. discrepans* A. Morawitz 1862); а — пунктиром очерчен ареал *Pt. aereipennis* (Solsky 1871) и *Pt. tuberculiger* (Tschitschérine 1897)); В — группа подродов *Morphnosoma*—*Feroperis* (а — подрод *Feroperis* Lafer 1979, б — подрод *Morphnosoma* Lutshnik 1915), С — подрод *Cymindis* Latreille 1805 (а — *C. larisae* Sundukov 1999, б — *C. kuznetzowi* Sundukov 2001, с — западно-палеарктические виды подрода), D — видовая группа “*Cymindis vaporariorum*” (а — *C. laferi* Sundukov 1999, б — *C. vaporariorum* (Linnaeus 1758)).

Pterostichus (Lenapterus) gromyko Sundukov 2005

Распространение. Средний и северный Сихотэ-Алинь: высокогорья от хребта Дальний на юге до хребта Тардоки-Яни на севере.

Местообитания. Альпийский и субальпийский пояса на высотах 1300–2000 м над ур. м. Жуки встречаются на каменистых россыпях или у их кромки.

Филогенетические связи. Подрод *Lenapterus* O. Berlov 1996 включает 11 видов, распространенных на севере Голарктики: 7 в горах и таежных лесах Восточной Азии, 1 в бореальных лесах Северной Америки и 3 в тундрах и высокогорьях севера Голарктики. Сравнение строения переднеспинки, эдеагуса и анального стернита брюшка, позволяет выделить в подроде две филетические линии: ‘*punctatissimus*’ и ‘*costatus*’ (Сундуков, 2005). Вероятно, происхождение сихотэ-алинских эндемиков связано с дифференциацией и расселением предковой формы, сходной с *Pt. cancellatus* (Motschulsky 1860) из группы ‘*punctatissimus*’, что привело к образованию ряда таксонов в прибрежных горах Японского моря (рис. 2С).

Pterostichus (Feroperis) alexandrovi Lafer 1979

Распространение. Крайний юг Сихотэ-Алиня: о-в Аскольд.

Местообитания. Широколиственные леса. Жуки обитают под пологом леса.

Pterostichus (Feroperis) arsenjevi Lafer 1979

Распространение. Западный макросклон Сихотэ-Алиня между реками Большая Уссурка и Бикин.

Местообитания. Широколиственные и смешанные леса. Жуки обитают под пологом леса.

Pterostichus (Feroperis) glaferi O. Berlov et E. Berlov 1996

Распространение. Восточный макросклон среднего Сихотэ-Алиня между реками Зеркальная и Самарга.

Местообитания. Вся лесная зона; заходит в высокогорья до высоты 1500 м над ур. м. Жуки обитают под пологом леса; в высокогорьях собраны на каменистых россыпях.

***Pterostichus (Feroperis) kurentzovi* Lafer 1979**

Распространение. Юго-восточный Сихотэ-Алинь.

Включает 2 подвида, оба — сихотэ-алинские эндемики.

***Pt. k. kurentzovi* Lafer 1979**

Распространение. Восточный макросклон южного Сихотэ-Алиня между реками Партизанская и Милоградовка.

Местообитания. Вся лесная зона; обычен в альпийском поясе до высоты 1600 м над ур. м. Жуки обитают под пологом леса; в высокогорьях встречается на субальпийских лугах, в поясе кустарниковых зарослей и мохово-кустарничковых тундр.

***Pt. k. labzuki* Lafer 1979**

Распространение. Восточный макросклон южного Сихотэ-Алиня от р. Милоградовка и верховьев р. Уссури на юге до р. Зеркальная на севере.

Местообитания. Сходны с предыдущим подвидом.

***Pterostichus (Feroperis) petulans* Jedlička 1938**

Распространение. Восточный макросклон южного Сихотэ-Алиня между реками Артёмовка и Партизанская.

Местообитания. Вся лесная зона от приморских дубняков до темнохвойных лесов на высоте 1200 м; более обычен в кедрово-широколиственных лесах. Жуки обитают под пологом леса.

***Pterostichus (Feroperis) shingarevi* Lafer 1979**

Распространение. Юго-западный Сихотэ-Алинь.

Включает 2 подвида, оба — сихотэ-алинские эндемики.

***Pt. s. shingarevi* Lafer 1979**

Распространение. Западный макросклон юго-западного Сихотэ-Алиня: хребты Синий, Восточный Синий и их окрестности.

Местообитания. Вся лесная зона; более обычен в дубовых и широколиственных лесах; в горы поднимается до высоты 1000 м над ур. м. Жуки обитают под пологом леса.

***Pt. s. maichensis* Lafer 1979**

Распространение. Восточный макросклон юго-западного Сихотэ-Алиня от р. Раздольная до верховьев р. Партизанская.

Местообитания. Сходны с предыдущим подвидом.

***Pterostichus (Feroperis) vladivostokensis* Lafer 1979**

Распространение. Восточная часть юго-западного Сихотэ-Алиня: низкогорья между реками Раздольная и Артёмовка, п-ов Муравьева-Амурского и о-в Русский.

Местообитания. Широколиственные и хвойно-широколиственные леса. Жуки обитают под пологом леса.

Филогенетические связи. Подрод *Feroperis* Lafer 1979 объединяет 24 вида с юга Дальнего Востока России, из Кореи и Северо-Восточного Китая (Bousquet, 2017; Sun et al., 2018), на Сихотэ-Алине представлен 10 таксонами, 9 из которых эндемичны.

Мы рассматриваем западно-палеарктический подрод *Morphnosoma* Lutshnik 1915 в качестве сестринской группы подрода *Feroperis* и будем обсуждать распространение сихоте-алинских видов с учетом этого родства (рис. 5B).

***Pterostichus (Petrophilus) sutschanensis* Jedlička 1962**

Распространение. Весь Сихотэ-Алинь.

Местообитания. Вся лесная зона от побережья моря до верхней границы леса. Жуки встречаются только под пологом леса.

Филогенетические связи. *Pt. sutschanensis* входит в состав, вероятно полифилетического, подрода *Petrophilus* Chaudoir 1838, который распространен в лесах и тундрах аркто-умеренной зоны Палеарктики и включает 36 видов (Bousquet, 2017). *Pt. sutschanensis* рассматривается нами как сестринский к широко распространенному на северо-востоке Азии *Pt. eximius* A. Morawitz 1862 (рис. 4F).

Триба Platynini***Xestagonum nazarovi* (Lafer 1976)**

Распространение. Восточный макросклон южного Сихотэ-Алиня: от р. Раздольная на юге до р. Аввакумовка на севере.

Местообитания. Темнохвойные и смешанные леса на высотах 500–1700 м; по руслам рек и ручьев выходит к морскому побережью. Жуки ведут скрытный, подземный образ жизни, встречаясь на глубине 5–40 см. В горах предпочитают истоки и верхнее течение горных рек и ручьев, где обитают в щебнистых почвах и под камнями, или заросшие таежными лесами водоразделы, где встречаются в гнилых валежинах, во влажной подстилке и под различными укрытиями; вдоль рек спускаются в низкогорья, где встречаются в речных обрывах и под камнями; более обычен на высотах 800–1700 м над ур. м.

***Xestagonum shokhrini* Sundukov 2013**

Распространение. Восточный макросклон южного Сихотэ-Алиня: хребет Заповедный.

Местообитания. Кедрово-широколиственные леса на высотах 0–400 м над ур. м. Жуки ведут эндогейный образ жизни, встречаясь в камнях на глубине более 50 см.

Филогенетические связи. Восточно-азиатский род *Xestagonum* Habu 1978 включает 137 видов в горах Южного Китая, Гималаев и Гиндукуша (Schmidt, 2017). Из других регионов Восточной Азии известно лишь 6 видов: *X. xestum* (Bates 1883) (Япония: острова Хонсю, Сикоку, Кюсю; Южная Корея), *X. daisetsuzanum* (Nakane 1963) (Япония: о-в Хоккайдо), *X. komarovi* (Lafer 1976) (Северная Корея: бассейн р. Ялу на западной границе с Китаем), *X. elytroplanum* Morgan 2004 (Северо-Восточный Китай: верховья р. Ялу на границе с Северной Кореей), *X. nazarovi* и *X. shokhrini* (рис. 3F). Все эти виды ведут сходный образ жизни.

Триба Zabrinini

Amara (Curtonotus) kataevi (Sundukov 2001)

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь: высокогорья бассейна верховьев р. Уссури (рис. 2D).

Местообитания. Альпийская зона на высотах 1300–1800 м над ур. м. Жуки обитают на каменистых россыпях и в трещинах скал.

Amara (Curtonotus) larissae (Sundukov 2001)

Распространение. Высокогорья среднего и северного Сихотэ-Алиня от хребта Дальний на юге до хребта Тардоки-Яни на севере (рис. 2D).

Местообитания. Сходны с предыдущим видом.

Филогенетические связи. Эндемичные для высокогорий Сихотэ-Алиня виды подрода *Curtonotus* Stephens 1827 — сильно дивергировавшие таксоны, выделенные нами в группу “*larissae*” (Сундуков, 2001). Наиболее характерные признаки группы: густая пунктировка верхней стороны головы и переднеспинки, редукция задних крыльев, отсутствие микро скульптуры на надкрыльях у обоих полов и слабо развитый зубец на средних голеньях самца. Помимо этого, у *A. larissae* наблюдается отсутствие передних надглазничных щетинок и передних щетинок на боковом крае переднеспинки, уменьшение числа щетинок на задних бедрах до одной, а в предвершинной группе боковой серии до 4–6. Несмотря на значительные различия в хетотаксии, *A. larissae* и *A. kataevi*, вероятно, образовались в результате пространственной изоляции от общего предкового вида.

Триба Lebiini

Cymindis (Cymindis) larissae Sundukov 1999

Распространение. Южный Сихотэ-Алинь.

Местообитания. Долинные и низкогорные широколиственные и вторичные леса. Жуки встречаются на лесных опушках и в разреженных

древостоях в лесной подстилке или под камнями и другими укрытиями.

Филогенетические связи. Подрод *Cymindis* Latreille 1806 объединяет 69 видов и 54 подвида, распространенных в неморально-субтропических районах Палеарктики, большинство из которых ограничено Средиземноморьем и Средней Азией (Kabak, 2017). Мы будем рассматривать *C. larissae* в составе видовой группы “*larissae*”, включающей два близких вида — *C. larissae* и *C. kuznetzowi* Sundukov 2001 (неморальные леса Черных гор в России, плоскогорья Чайбаньшань в Китае и п-ова Корея) (рис. 5C).

Cymindis (Tarulus) laferi Sundukov 1999

Распространение. Весь Сихотэ-Алинь и правобережье Нижнего Приамурья.

Местообитания. Вся лесная зона от уровня моря до высоты 1300 м над ур. м. Жуки встречаются на почве, в подстилке, под камнями и под корой мертвых деревьев.

Филогенетические связи. Видовая группа “*vaporariorum*” в составе подрода *Tarulus* Bedel 1906 объединяет 4 вида, распространенных на севере Голарктики (рис. 5D): трансголарктический бореальный *C. vaporariorum* (Linnaeus 1758), транснеарктический бореальный *C. unicolor* Kirby 1837, *C. ehlersi* Putzeys 1872 из Кантабрийских гор в Испании и *C. laferi* (Сундуков, 2011).

В этом сообщении приведены данные о таксономическом составе, распространении, экологии и филогенетических связях сихотэ-алинских эндемиков семейства Carabidae. Всего с Сихотэ-Алиня известно 35 видов и 20 подвида, ареалы которых не выходят за пределы этой горной страны.

Интересно, что из 32 триб и 94 родов жуужелиц, отмеченных для территории Сихотэ-Алиня, лишь 7 триб и 11 родов образуют эндемиков. На уровне триб больше всего эндемиков в Pterostichini (15 видов и 9 подвида), Trechini (10 и 5), Carabini (6 подвида) и Nebriini (4 вида). Трибы Platynini, Zabrinini и Lebiini имеют в фауне Сихотэ-Алиня по 2 эндемичных вида.

Из 11 родов, образующих сихотэ-алинских эндемиков, на долю *Pterostichus* Bonelli 1810 приходится 15 видов и 9 подвида, на долю *Trechus* Clairville 1806 — 6 видов с 5 подвидами, а на долю *Carabus* Linnaeus 1758 — 6 подвида. На долю прочих 8 родов приходится 14 эндемичных видов: в 6 родах в фауне Сихотэ-Алиня известно по два эндемичных вида, а в 2 родах — по одному.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анищенко А.В., 2009. Новый вид *Trechus tchibiloevi* sp. n. (Coleoptera: Carabidae) из Восточной Сибири // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 5. № 1. С. 51–52.

- Белоусов И.А., Кабак И.И., 1994. К познанию жужелиц рода *Trechus* Clairv. (Coleoptera, Carabidae) Саяно-Алтайской горной системы // *Selevinia*. № 3. С. 10–22.
- Дудко Р.Ю., 2003. Новый вид рода *Leistus* Frölich (Coleoptera, Carabidae, Nebriini) с высокогорий Алтая и Западного Саяна // *Евразийский энтомологический журнал*. Т. 2. Вып. 1. С. 49–58.
- Лафер Г.Ш., 1989. 4. Семейство Carabidae – Жужелицы // Лер П.А. (ред.): *Определитель насекомых Дальнего Востока СССР*. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Ленинград: Наука. С. 71–222.
- Сундуков Ю.Н., 2001. Два новых вида рода *Curtonotus* Stephens (Coleoptera, Carabidae) с юга Дальнего Востока России // *Энтомологическое обозрение*. Т. 80. Вып. 2. С. 436–442.
- Сундуков Ю.Н., 2005. Обзор видов подрода *Lenapterus* (Coleoptera, Carabidae, *Pterostichus*), с описанием новых вида и подвида с юга Сихотэ-Алиня // *Зоологический журнал*. Т. 84. № 7. С. 803–825.
- Сундуков Ю.Н., 2011. Обзор рода *Cymindis* Latreille, 1806 (Coleoptera, Carabidae, Lebiini) Восточной Азии // *Амурский зоологический журнал*. Т. 3. № 4. С. 315–344.
- Сундуков Ю.Н., 2013. Аннотированный каталог жужелиц (Coleoptera: Caraboidea) Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальнаука. 271 с.
- Ball G.E., 1966. A revision of the North American species of the subgenus *Cryobius* Chaudoir (*Pterostichus*, Carabidae, Coleoptera) // *Opuscula Entomologica Supplementum*. № 28. P. 1–166.
- Belousov I.A., 2017. Tribe Trechini Bonelli 1810 // Löbl I., Löbl D. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition. Leiden – Boston: Brill. P. 357–455.
- Belousov I.A., Kabak I.I., 2003. New species of the genus *Epaphiopsis* Uéno, 1953 from China (Coleoptera, Carabidae) // *Tethys Entomological Research VIII*. P. 87–124.
- Belousov I.A., Kabak I.I., 2016. *Epaphiopsis* (*Epaphiama*) *hieki* n. sp., the first member of the genus from Vietnam (Coleoptera, Carabidae, Trechini) // *Entomologische Blätter und Coleoptera*. Bd. 112. Hf. 1. S. 63–66.
- Bousquet Y., 1999. Supraspecific classification of the Nearctic Pterostichini (Coleoptera: Carabidae) // *Faberies. Supplément* 9. P. 1–292.
- Bousquet Y., 2012. *Catalogue of Geadephaga* (Coleoptera, Adephaga) of America, north of Mexico // *ZooKeys*. № 245. P. 1–1722.
- Bousquet Y., 2017. Tribe Pterostichini Bonelli 1810 // Löbl I., Löbl D. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition. Volume 1. Leiden – Boston: Brill. P. 675–755.
- Březina B., Huber C., Marggi W., 2017. Subtribe Carabina Latreille, 1802 // Löbl I., Löbl D. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition. Leiden – Boston: Brill. P. 70–207.
- Farkač J., 2017. Genus *Leistus* Frölich, 1799 // Löbl I., Löbl D. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition. Leiden – Boston: Brill. P. 33–41.
- Farkač J., Plutenko A., 1992. New *Leistus* s. str. from Eastern Asia (Coleoptera, Carabidae) // *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacae*. V. 56. P. 161–162.
- Fischhuber M., 1977. Die Arten der Gattung *Epaphius* Stephens mit Beschreibung einer neuen Species (Col., Carabidae) // *Koleopterologische Rundschau*. Bd. 53. S. 3–7.
- Huber C., 2017. Tribe Nebriini Laporte, 1834 // Löbl I., Löbl D. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition. Leiden – Boston: Brill. P. 31–33, 41–60.
- Kabak I., 2017. Tribe Lebiini Bonelli 1810 // Löbl I., Löbl D. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition. Leiden – Boston: Brill. P. 579–625.
- Kirschenhofer E., 1997. Beitrag zur Faunistik und Taxonomie der Carabidae (Coleoptera) Koreas // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*. V. 89. P. 103–122.
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G., 1995. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia, Moscow: Pensoft Publishers. 271 p.
- Ledoux G., Roux P., 2005. *Nebria*. Saint-Just-la-Pendue: Chirat. 976 p.
- Moraveč P., 1992. *Trechus mongolicus* n. sp. aus der nord-westlichen Mongolei (Coleoptera, Carabidae, Trechini) (Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen biologischen Expeditionen seit 1962, Nr. 192) // *Acta Coleopterologica*. V. 8. № 2. P. 97–102.
- Moraveč P., Uéno S.-I., Belousov I.A., 2003. Tribe Trechini Bonelli 1810 // Löbl I., Smetana A. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Stenstrup: Apollo Books. P. 288–346.
- Moraveč P., Wrase D.W., 1995. Beitrag zur Systematik und Fauna der Trechodini und Trechini des Russischen Fernen Ostens mit der Beschreibung von zwei neuen Arten (Col., Carabidae) // *Linzer Biologische Beiträge*. Bd. 27. S. 367–395.
- Moraveč P., Wrase D.W., 1997. Zweiter Beitrag zur Systematik und Fauna der Trechodini und Trechini des Russischen Fernen Ostens mit der Beschreibung von zwei neuen *Trechus*-Arten (Coleoptera, Carabidae) // *Linzer Biologische Beiträge*. Bd. 29. S. 1057–1067.
- Moraveč P., Wrase D.W., 1998. Neue Trechini aus der chinesischen Provinz Shaanxi (Coleoptera, Carabidae) // *Linzer Biologische Beiträge*. Bd. 30. S. 207–231.
- Park J.K., Park J., 2013. Arthropoda: Insecta: Coleoptera: Carabidae: Pterostichinae. Ground beetle // *Insect Fauna of Korea*. V. 12. № 13. P. 1–98.
- Schmidt J., 2017. Tribe Platynini Bonelli 1810 // Löbl I., Löbl D. (eds): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Revised and Updated Edition. Leiden – Boston: Brill. P. 642–675.
- Sun X., Shi H., Sang W., Axmacher J.C., 2018. Two new species of *Feroperis* Lafer (Carabidae, *Pterostichus*) from China, with a key to all known Chinese species in this subgenus // *ZooKeys*. № 799. P. 95–114.
- Uéno Sh.-I., 1971. The Trechine beetles of the Hidaka and the Yūbari Mountain Ranges in Hokkaido, Northern Japan // *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*. V. 4. P. 5–28.
- Uéno Sh.-I., 2004. Two new humicolous Trechines (Coleoptera, Trechini) from Shennongjia, Western Hubei // *Elytra*. V. 32. № 2. P. 277–286.

THE MAIN STAGES IN THE FORMATION OF THE GROUND BEETLE FAUNA (COLEOPTERA, CARABIDAE) OF THE SIKHOTE-ALIN', ENDEMICS TAKEN AS AN EXAMPLE. 1. CHARACTERISTICS OF TAXA

Yu. N. Sundukov*

*Federal Scientific Center of East Asian Terrestrial Biodiversity, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok 690022, Russia*

**e-mail: yun-sundukov@mail.ru*

Data on the taxonomic composition, distribution, ecology and phylogenetic relationships of 35 species and 20 subspecies of Carabidae endemic to the Sikhote-Alin' Mountains are given. Of the 32 tribes and 94 genera of ground beetles recorded from the Sikhote-Alin', only 7 tribes and 11 genera contain endemics. Most endemics are in the tribes Pterostichini (15 species and 9 subspecies), Trechini (10 and 5), Carabini (6 subspecies) and Nebriini (4 species). The tribes Platynini, Zabryini and Lebiini have 2 endemic species each in the Sikhote-Alin' fauna. Of the 11 genera forming the Sikhote-Alin' endemics, *Pterostichus* Bonelli 1810 encompasses 15 species and 9 subspecies, vs. *Trechus* Clairville 1806 with 6 species and 5 subspecies, and *Carabus* Linnaeus 1758 with 6 subspecies. The remaining 8 genera include 14 endemic species: 6 of them in the Sikhote-Alin' have two endemic species each, while two genera are with one endemic species each.

Keywords: Carabidae, endemics, taxonomic composition, distribution, ecology, phylogenetic relationships, Sikhote-Alin, Russian Far East