ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2019, том 98, № 8, с. 869–883

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 жужелиц, отмеченных для территории Сихотэ-Алиня, лишь 7 триб и 11 родов образуют эндемиков. Более всего эндемиков в трибах Pterostichini (15 видов и 9 подвидов рода *Pterostichus* Bonelli 1810), Trechini (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, Zabrini и Lebiini имеют в фауне Сихотэ-Алиня по 2 эндемичных вида.

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

DOI: 10.1134/S0044513419080154

Формирование современной фауны жужелиц (Carabidae) Сихотэ-Алиня обусловлено геологическими и климатическими изменениями на протяжении позднего мела – кайнозоя и тесно связано с изменением рельефа и становлением растительности на его территории. Одной из важнейших составляющих фауны являются эндемики, которые отличают ее от любой другой фауны. В данной работе предпринята попытка дать характеристику эндемичной фауны жужелиц Сихотэ-Алиня и выделить основные этапы ее формирования.

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

Объем фактического материала велик, поэтому работа публикуется в двух сообщениях.

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

Во втором сообщении будут обобщены литературные данные по ископаемым таксонам жужелиц, населяющим в настоящее время Сихотэ-Алинь. В его основной части, посвященной непосредственно анализу эндемичных таксонов, рассмотрены ареалы эндемиков на уровне родственных групп, выделены “центры эндемизма” и “главные рубежи” на территории Сихотэ-Алиня, дан анализ особенностей высотно-биотопической приуроченности таксонов, а также выделены основные этапы формирования современной эндемичной фауны жужелиц 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 берегах небольших горных водоемов, реже на каменистых россыпях на склонах.

Leistus* (*Leistus*) *sikhotealinus Sundukov 2009

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

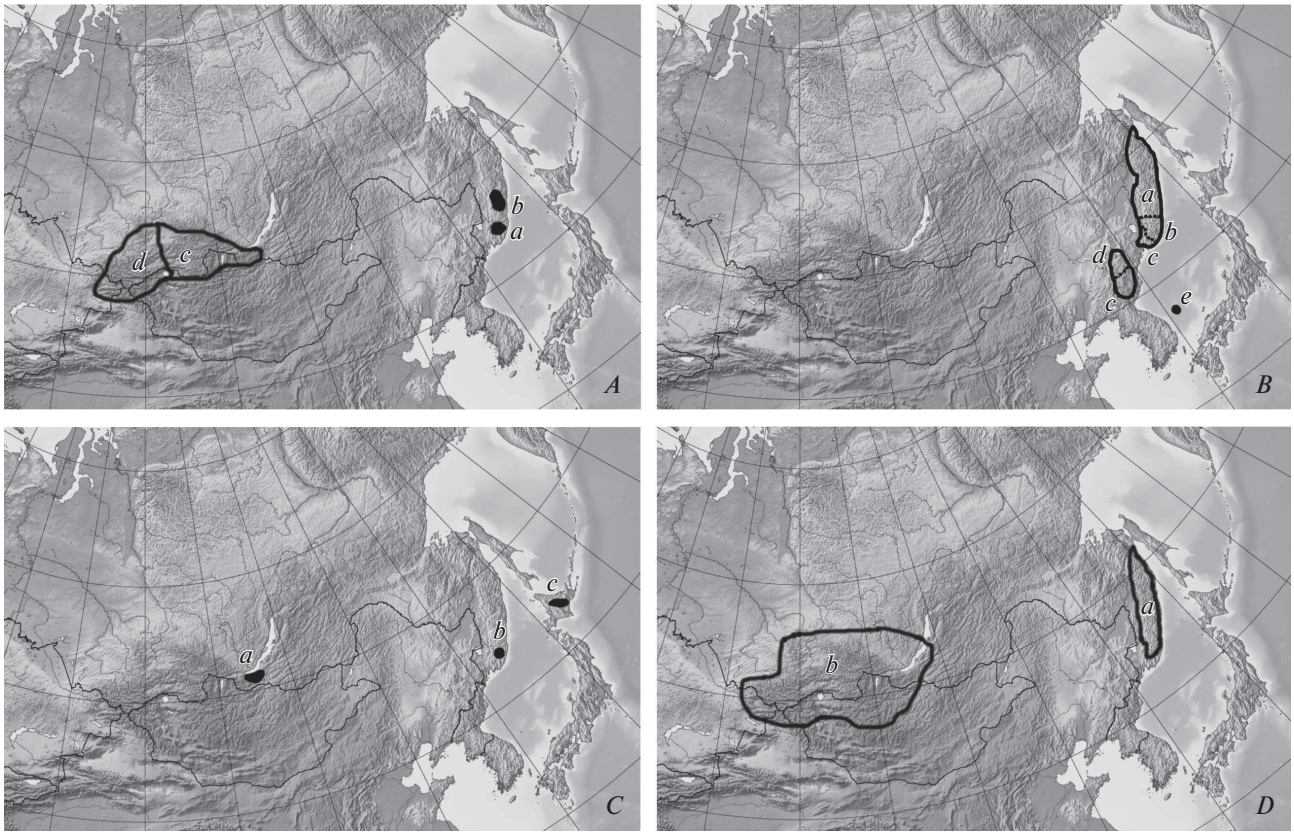

Рис. 1. Ареалы таксономических групп жужелиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: *A* – род *Leistus* Frölich 1799 (*a* – *L. janae* Farkač et Plutenko 1992, *b* – *L. sikhotealinus* Sundukov 2009, *c* – *L. frater* Reitter 1897, *d* – *L. kryzhanovskii* Dudko 2003), *B* – *Carabus* (*Aulonocarabus*) *gossarei* Haury 1879 (*a* – *C. g. imanensis* Lafer 1989, *b* – *C. g. vasjurini* Lafer 1989, *c* – *C. g. gossarei* Haury 1879, *d* – *C. g. huangshuni* Kleinfeld et Reuter 2009, *e* – *C. g. ullungensis* Deuve et Li 2007), *C* – 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. 1*A*).

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-

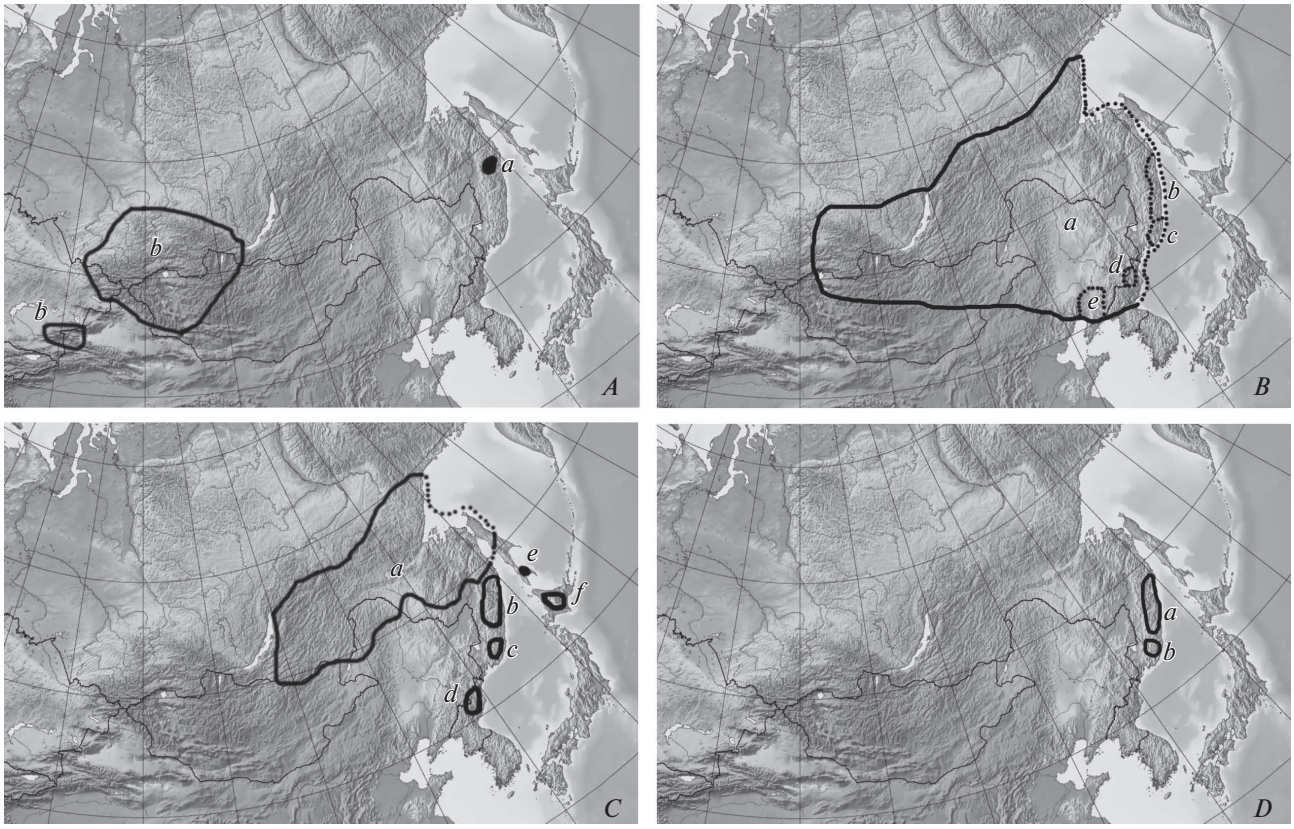

Рис. 2. Ареалы таксономических групп жужелиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: *A* – видовая группа "Trechus almonius" (*a* – *T. tardokijanensis* Lafer 1989, *b* – остальные виды группы), *B* – видовая группа "Pterostichus interruptus" (*a* – *Pt. interruptus interruptus* (Dejean 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. gromykoi* 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 larisae* (Sundukov 2001), *b* – *A. kataevi* (Sundukov 2001)).

горьях 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. 3*A*).

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.

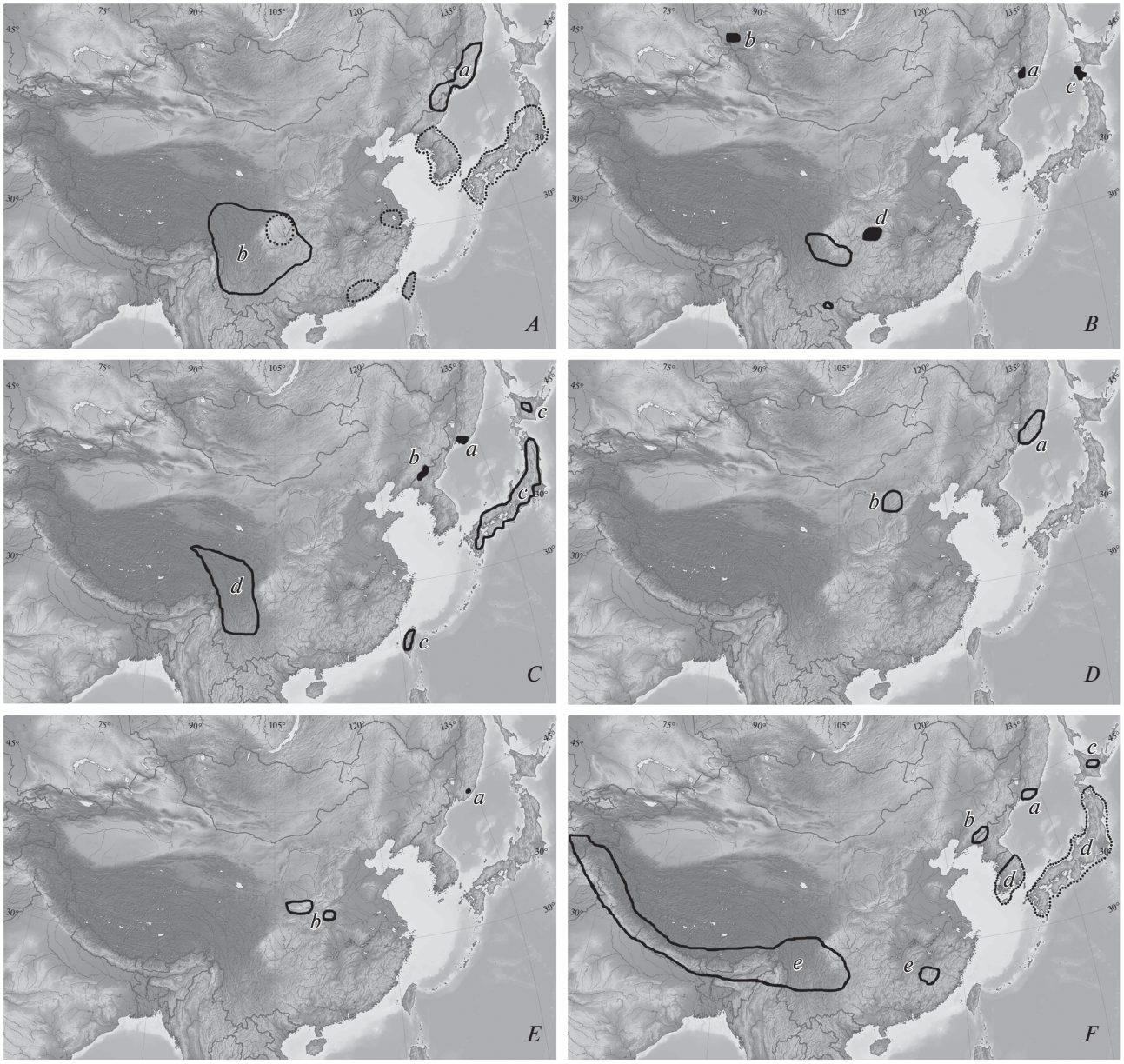

Рис. 3. Ареалы таксономических групп жужелиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: *A* – подрод *Eonebria* Semenov et Znojko 1928 (сплошная линия: *a* – *Nebria komarovi* Semenov et Znojko 1928, *N. djakonovi* Semenov et Znojko 1928 и *N. kurentzovi* Lafer 1989; *b* – остальные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

Рассматривается в объеме, принятом в каталоге жужелиц Палеарктики (Březina et al., 2017), за исключением ssp. *diamesus* Semenov et Znojko 1932, включаемом нами в состав *C. kurilensis* Lapouge 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 Путятина и Аскольд.

Местообитания. В пределах большей части ареала населяет всю лесную зону; на юго-востоке Сихотэ-Алиня, в зоне контакта с *C. c. 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. c. 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. c. 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. c. 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 *Aulonocarabus* Reitter 1896 включает по данным разных авторов от 8 до 14 видов. В каталоге жужелиц Палеарктики разделен на 10 видов с 51 подвидом (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. 4*A*).

Carabus* (*Aulonocarabus*) *gossarei Haury 1879

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

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

C. g. gossarei Haury 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. gossarei*, распространенного в горных темнохвойных лесах западного побережья Японского моря и разделенного на 5 подвидов: *gossarei*, *imanensis*, *vasjurini*, *huangshuni* Kleinfeld et Reuter 2009 и *ullungensis* Deuve et Li 2007 (рис. 1*B*).

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 *Epaphiopsis* 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

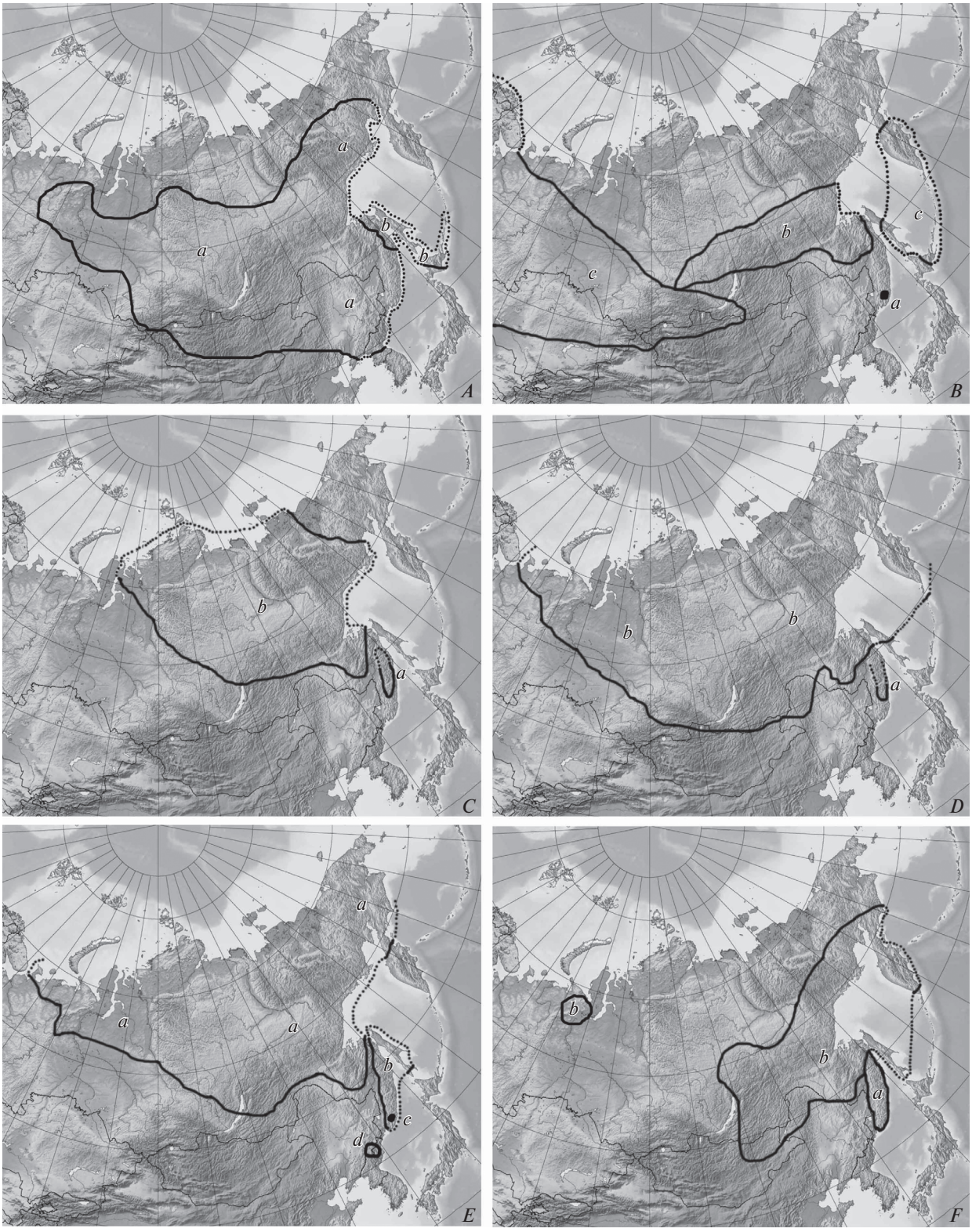

Рис. 4. Ареалы таксономических групп жужелиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: *A* – видовая группа "Carabus canaliculatus" (*a* – таксоны, близкие к *C. canaliculatus* M.F. Adams 1812; *b* – таксоны, близкие к *C. kurilensis* Lapouge 1913), *B* – видовая группа "Pterostichus diligens" (*a* – *Pt. datshenkoae* Sundukov 2013, *b* – *Pt. kutensis* Poppius 1905, *c* – *Pt. diligens* (Sturm 1824)), *C* – видовая группа "Pterostichus longipes" (*a* – *Pt. glukhomanka* Sundukov 2013, *b* – *Pt. longipes* Poppius 1906), *D* – видовая группа "Pterostichus ventricosus" (*a* – *Pt. spornyi* Sundukov 2013, *b* – остальные виды группы), *E* – видовая группа "Pterostichus ochoticus" (*a* – *Pt. ochoticus* (R.F. Sahlberg 1844), *b* – *Pt. kurosawai* Tanaka 1958, *c* – *Pt. tokmakovae* Sundukov 2013, *d* – *Pt. jaechi* Kirschenhofer 1997 и *Pt. coreicus* Jedlička 1962), *F* – видовая группа "Pterostichus eximius" (*a* – *Pt. sutschanensis* Jedlička 1962, *b* – *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. 1*C*).

Epaphiopsis* (*Epaphiama*) *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 *Epaphiama* Jeannel 1962 рода *Epaphiopsis* 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. 3*B*).

По мнению Белоусова и Кабака (Belousov, Kabak, 2003, 2016), *Epaphiama* 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. 3*B*).

Trechiama* (*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.

Trechiama* (*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 *Trechiama* Jeannel 1927, разделенного на 2 подрода: *Trechiama* 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 *Trechiama* включает несколько родов в горах юга Китая, в том числе наиболее плезиоморфные *Trechiotes* Jeannel 1954 (1 вид), *Sinotrechiama* Uéno 2000 (5 видов) и *Protrechiama* Belousov et Kabak 2003 (4 вида) (рис. 3*C*).

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 выположенные 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. 1*D*). 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. 2*A*), 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, замещая 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. sinegorensis 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. 3*D*).

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) *Epaphius 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.* (*Epaphius*) *qinlingensis shennongi* S. Uéno 2004 (Uéno, 2004) (рис. 3*E*).

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 крупнощебнистых почвах, под камнями и под корой мертвых деревьев; в пойменных лесах – в береговых обрывах, под камнями, иногда в береговых наносах и опаде; 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. 2*B*).

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* Poppius 1905 и *Pt. datshenkoae* (рис. 4*B*).

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 неописанному виду из каждой группы, собранный в высокогорьях северного Приамурья. По нашему мнению, *Pt. glukhomanka* морфологически близок к *Pt. longipes* Poppius 1906, являясь его сестринским видом, поэтому анализ распространения будет проведен для этих двух видов (рис. 4*C*).

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 (транспалеарктический 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. 4*D*).

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) (транспалеарктический 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. 4*E*).

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 нередки 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. 5*A*). 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. 5*A*).

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.

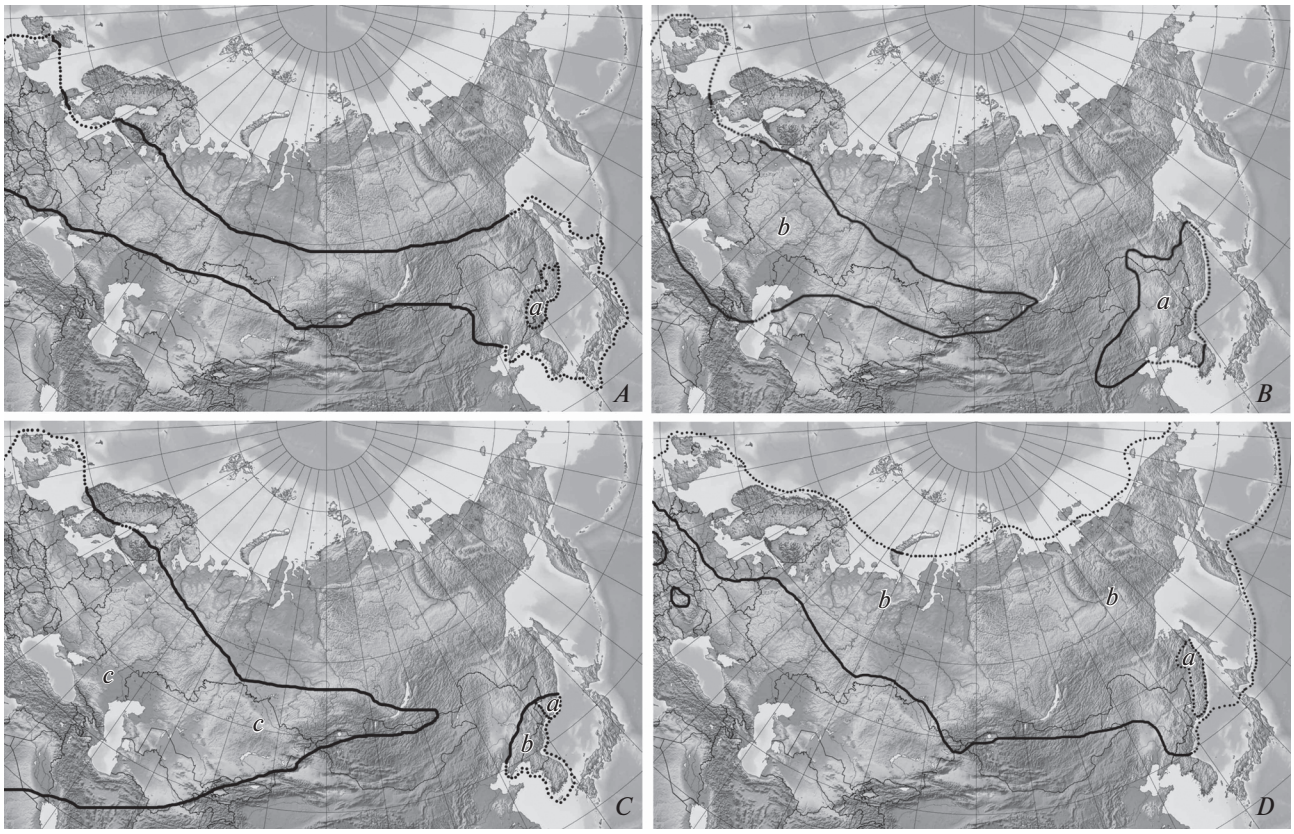

Рис. 5. Ареалы таксономических групп жужелиц (Carabidae), в состав которых входят эндемики Сихотэ-Алиня: *A* – подрод *Eosteropus* Tschitschérine 1902 (без *Pt. discrepans* A. Morawitz 1862); *a* – пунктиром очерчен ареал *Pt. aereipennis* (Solsky 1871) и *Pt. tuberculiger* (Tschitschérine 1897)); *B*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

Pterostichus* (*Lenapterus*) *gromykoi 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. 2*C*).

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 собран 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. 5*B*).

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 арктоумеренной 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. 4*F*).

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. Восточноазиатский 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* Morvan 2004 (Северо-Восточный Китай: верховья р. Ялу на границе с Северной Кореей), *X. nazarovi* и *X. shokhrini* (рис. 3*F*). Все эти виды ведут сходный образ жизни.

Триба Zabrini

Amara* (*Curtonotus*) *kataevi (Sundukov 2001)

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

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

Amara* (*Curtonotus*) *larisae (Sundukov 2001)

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

Местообитания. Сходны с предыдущим видом.

Филогенетические связи. Эндемичные для высокогорий Сихотэ-Алиня виды подрода *Curtonotus* Stephens 1827 – сильно дивергировавшие таксоны, выделенные нами в группу "larisae" (Сундуков, 2001). Наиболее характерные признаки группы: густая пунктировка верхней стороны головы и переднеспинки, редукция задних крыльев, отсутствие микроскульптуры на надкрыльях у обоих полов и слабо развитый зубец на средних голенях самца. Помимо этого, у *A. larisae* 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. larisae* и *A. kataevi*, вероятно, образовались в результате пространственной изоляции от общего предкового вида.

Триба Lebiini

Cymindis* (*Cymindis*) *larisae 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. larisae* в составе видовой группы "larisae", включающей два близких вида – *C. larisae* и *C. kuznetzowi* Sundukov 2001 (неморальные леса Черных гор в России, плоскогорья Чайбаньшань в Китае и п-ова Корея) (рис. 5*C*).

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. 5*D*): 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 подвидов, ареалы которых не выходят за пределы этой горной страны.

Интересно, что из 32 триб и 94 родов жужелиц, 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 подвидов), Trechini (10 и 5), Carabini (6 подвидов) и Nebriini (4 вида). Трибы Platynini, Zabrini 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 подвидов, на долю *Trechus* Clairville 1806 – 6 видов с 5 подвидами, а на долю *Carabus* Linnaeus 1758 – 6 подвидов. 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 // Евразиатский 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*) *hiekei* 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) // Fabreries. 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, Moskow: 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 nordwestlichen Mongolei (Coleoptera, Carabidae, Trechlnae) (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 Yûbari 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, Trechinae) 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, Zabrini 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