

УДК 595.762(47+57)

ЖУЖЕЛИЦЫ ПОДРОДА *TUNDRAPIHLUS* РОДА *PTEROSTICHUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE)

© 2001 г. А. Е. Бринев¹, В. Г. Шиленков²

¹Московский педагогический государственный университет, Москва 129278

²Иркутский государственный университет, Иркутск 664003

Поступила в редакцию 28.03.2000 г.

Доказана принадлежность *Pterostichus kamtschaticus* Motschulsky 1860, *P. pfitzenmayeri* Poppius 1906, *P. orion* Tschitscherine 1901 к подроду *Tundraphilus* Berlov 1996. С учетом новых морфологических признаков пересмотрен диагноз подрода. Переописаны все виды *Tundraphilus*, выделены лектотипы и параплектотипы для *P. kamtschaticus* и *P. orion*, описаны два новых подвида: *P. kamtschaticus alekejevi* ssp. n. и *P. orion bureianus* ssp. n. Дан определительный ключ для всех известных видов и подвидов *Tundraphilus*. Обсуждается географическое распространение и фауногенез подрода.

В конце XIX и начале XX в. с территории Восточной Сибири и Дальнего Востока разными исследователями были описаны по единичным находкам 4 внешние очень различных вида *Pterostichus*: *P. sublaevis* J. Sahlberg 1880, *P. kamtschaticus* Motschulsky 1860, *P. pfitzenmayeri* Poppius 1906, *P. orion* Tschitscherine 1901. Они были отнесены к разным подродам: *P. sublaevis* входил в состав подрода *Petrophilus*, а *P. orion* в подрод *Lianoe*. Позднее Шиленковым (Крузановский et al., 1995) все эти виды были включены в состав подрода *Lyperogherus*. О.Э. Берлов (1996) выделил *P. sublaevis* в самостоятельный подрод *Tundraphilus* и высказал предположение, что, возможно, в этот же подрод следует поместить *P. kamtschaticus* и *P. pfitzenmayeri*. В последующей публикации списка жужелиц рода *Pterostichus* Якутии, Байкальского региона и МНР (Берлов, 1997) он приводит эти виды в составе подрода *Tundraphilus* без комментариев. И в этой, и в последующих работах Берлова (1998) диагноз подрода не был пересмотрен, хотя отличия указанных видов весьма велики.

Со времени первоописаний *P. orion*, *P. pfitzenmayeri* и *P. kamtschaticus* в сборах практически не встречались. Это было связано как с труднодоступностью районов их обитания, так и со спецификой образа жизни этих видов. *P. orion* Tschit. и, вероятно, *P. pfitzenmayeri* Poppi. представляют весьма специализированные петрофильные формы, населяющие гольцовую зону и осьпи, что затрудняет их сбор.

Однако в последнее время фауна жужелиц высокогорий Восточной Сибири активно изучалась рядом энтомологов (Д. Ломакиним, Р. Дудко, Ю. Сундуковым, В. Зинченко, авторами). В результате их многолетних исследований был собран большой и разнообразный материал, который вместе с экземплярами из коллекции ЗИНа и

ЗММ (в том числе типовыми *P. orion*, *P. pfitzenmayeri* и *P. kamtschaticus*) послужил основой для написания этой работы. Впервые описано два новых таксона и проведено переописание всех старых, составлен определительный ключ, изменен диагноз подрода на основе признаков всех известных видов.

Места хранения типов и других материалов: ЗИН – Зоологический институт РАН, С.-Петербург; МПГУ – Московский педагогический государственный университет; ИСЭЖ – Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск; ЗММ – Зоологический музей МГУ; ИГУ – Иркутский государственный университет.

Измерения проводили под бинокулярным микроскопом МБС-1 (увеличение 8 × 1) с помощью окулярмикрометра с ценой деления 0,1 мм. Измеряли длину тела (от переднего края наличника до вершины надкрылий), длину переднеспинки (вдоль срединной линии), длину надкрылий (от основания щитка до вершины), ширину переднеспинки (в самом широком месте), ширину надкрылий (в самом широком месте).

Диагноз, систематическое положение и состав подрода

В исходной публикации (Берлов, 1996) подрод был охарактеризован следующим образом: "Типовой вид *Pterostichus sublaevis* J. Sahlberg 1880. Главное внешнее отличие этого подрода – надкрылья почти усеченные на вершине, без предвершинной вырезки и без плики. Плечи округлые, без зубчиков. Третий промежуток с 1–6 нерегулярно расположенным щетинконосными порами. Переднеспинка на диске не пунктируется. Метапистерны короткие (их длина не больше их ширины). Задний вертлуг без щетинконосных

пор. Задний тазик с 2 щетинками. Среднее бедро с 5–7 щетинками вдоль заднего края. Коготковый членник лапки снизу с двумя рядами (по 2–4) коротких шипиков. Эдеагус почти симметричный, вершина простая. Эндофаллус прямой, без вооружения. Базальная часть эндофаллуса с 1 большим бугром на левой стороне. Апикальная часть эндофаллуса без латеральных бугров Поля микротрихий слабо пигментированы".

Тщательный морфологический анализ всех видов *Tundraphilus* показал, что этот диагноз нуждается в изменении. Часть признаков, таких как тенденция к частичной или полной редукции плики, прослеживается во многих, часто не родственных подродах (*Myosodus*, *Plectes*, *Paralianoe*, *Oreophilus* и т. д.) и характерна для наиболее специализированных (петрофильных или скважников) видов с сильно уплощенными или укороченными надкрыльями. Другие, например, шипики на внутренней поверхности коготкового членника, могут появляться или исчезать как в пределах подродов (*Myosodus*, *Phonias*), так и среди экземпляров одного вида (*P. microps*). Наконец, ряд признаков является общим для родственных групп (подроды *Tundraphilus*, *Lyperopherus*, *Platysma* и *Myosodus*). Остальные признаки оригинального диагноза "работают" только в комплексе и только при сравнении с отдельными подродами. Так, от подродов *Lenapterus* и *Petrophilus* виды *Tundraphilus* отличаются большим количеством хет по заднему краю среднего бедра. От *Lyperopherus* и *Platysma* – отсутствием плики, кроме того от *Platysma* и *Lenapterus* – наличием шипиков на коготковом членнике, а от последнего также отсутствием щетинки на вертлуге. Таким образом все приведенные Берловым признаки (кроме строения гениталий) встречаются среди других подродов и даже отдельных видов, а, следовательно, не могут быть использованы в качестве подродового диагноза.

Изучение хетотаксии различных представителей рода *Pterostichus* позволило нам выявить уникальный для *Tundraphilus* признак: наличие в апикальной части 2-го членника антенн множества (3–8) хет. У всех остальных изученных нами *Pterostichus* в норме имеется одна щетинка, лишь *P. (Paralianoe) microps* и некоторые виды *Oreoplatysma* обладают двумя, очень редко тремя хетами. Можно допустить, что виды с большим количеством хет найдутся среди сильно обособленных китайских и корейских подродов *Paralianoe* и *Nialoe*. Однако все изученные нами виды этих подродов (*P. audax*, *P. bellator*, *P. crotar*, *P. ixion*, *P. militaris*) имеют не более двух хет на 2-м членнике антенн. Таким образом уникальный хетом антенн, в сочетании с оригинальным и единственным для всех рассматриваемых нами таксонов строением эндофаллуса и эдеагуса, подтверждают самостоятельность подрода.

По совокупности многих признаков подрода *Platysma*, *Tundraphilus*, *Paralianoe*, *Plectes*, *Myosodus* образуют единый комплекс и объединены, на наш взгляд, общим происхождением. Это утверждение основывается как на большом сходстве личинок этих подродов, так и на общих признаках хетотаксии имаго (отсутствие щетинки на вертлуге) и едином строении и конфигурации внутреннего мешка самцов (эндофаллус асимметричен и в большей или меньшей степени загнут под ламеллу). Однако в пределах этого комплекса подрод *Tundraphilus* довольно сильно обособлен, причем на данный момент затруднительно назвать наиболее близкие подрода. Внутренний мешок у видов подрода однотипен и имеет наиболее примитивное в группе строение (практически не изогнут в основании, направлен параллельно ламелле, не имеет вооружения и склеротизованных участков). Примитивность и древность подрода подтверждаются также признаками хетотаксии (большое, сильно изменчивое число хет на втором членнике антенн и по заднему краю бедра). Стабильное, минимальное, а значит оптимальное число хет (одна на втором членнике антенн у всех, кроме *Paralianoe*) – несомненно является более продвинутым признаком.

Pterostichus (Tundraphilus) sublaevis

J. Sahlberg 1880

1♀, "по р. Догдо прит. Яны Якут. О. Гериц" ЗИН; 1♂, "Lena arct. B. Poppius"; 1♀, "ур. Атыркан лев. пр. в устье Лены Чекановский 5.8.75 г.>"; 1♂, "тундра у р. Тырия (низ. Лены) Якут. г. Чекановский 6–7.8.75 г.", 1♂, "юг п-ва Ямал р. Щучья 25 км выше ф. Щучья 1981 Т.Р. Андреева", (ЗИН); 1♀, "Ямал ср. теч. р. Щучья Сопкей. 24.6.90 г. leg. K. Беляков", (МПГУ); 1♂, "Якутия Верхоянский хр. оз. Илдыркуй, 07.1988, Н. Винокуров", (ИГУ).

Тело широкое, коренастое (рис. 1). Длина самцов 11.6–12.5 мм, самок 12.7–13.2 мм. Окраска черная или темно-бурая, верх головы и переднеспинки блестящий, надкрылья – матовый. Ротовые придатки и усики темные, конечности красно-бурые. Голова сверху выпуклая, гладкая, неутолщенная. Лобные вдавления явственные, глубокие. Виски слабо выражены. Глаза normally развиты. Зубец подбородка широкий, двухвершинный, в 1.5–2 раза короче боковых лопастей. Выемка подбородка окаймлена широким валиком, который сильно выступает вперед по внутреннему краю боковых лопастей (такое строение характерно для всех видов подрода). Мандибулы короткие прямые и толстые, сверху грубо-морщинистые. Ретинакулум на правой мандибуле некрупный, заостренный. Щупики толстые. Предпоследний членник нижнегубного щупика с двумя сближенными хетами. Усики корот-

кие, сдва заходят за основание переднеспинки. Второй членник с 3–4 щетинками в апикальной части.

Переднеспинка (рис. 1, 9) поперечная (отношение длины к ширине 0.73–0.86), округлая, выпуклая, гладкая, только по срединной линии и в основных вдавлениях морщинистая, наиболее широкая у середины. Передние углы слабо выступающие, округлые, задние углы тупые, не выступающие. Основные вдавления глубокие, отделены от бокового края переднеспинки продольным валиком. Боковой край равномерно округлен, не выемчатый перед основанием, узко окаймлен и отогнут.

Надкрылья овальные, широкие (отношение длины к ширине 1.41–1.54), параллельно-сторонние. Наибольшая их ширина у середины. Микроскульптура изодиаметрическая. Диск плавно переходит в боковой край. Края уплощены и очень слабо отогнуты. Наибольшая их ширина у середины. Плечи округлые, не выступающие. Вершина надкрылий широко округлая, иногда усеченная. Плика обычно полностью редуцирована. Бороздки слабые, тонкие, неглубокие, прерывистые (рис. 1), параллельные, промежутки плоские. Умбиликальный ряд состоит из 12–16 хет. Третий промежуток с 3–6 хетами, обычно их 4–5. Аналый стернит у самцов в норме с одной, у самок с двумя парами хет.

Конечности короткие, бедра утолщены. По заднему краю среднего бедра 5–7 хет. Коготковый членник вентрально с шипиками.

Эдеагус слабо утолщенный, сильно и равномерно изогнутый (рис. 4, 4). Правая парамера относительно короткая и широкая, с круглой вершиной (рис. 4, 10). Ламелла (рис. 5, 4) короткая, широкая, без утолщения на вершине.

Внешне наиболее сходен с *P. kamtschaticus*, от которого отличается очень слабо выраженнымми бороздками надкрылий, а также их сильно уплощенным и слабо отогнутым боковым краем. От *P. pfitzenmayeri* и *P. orion* вид хорошо отличается формой и пропорциями переднеспинки (рис. 3, 5–9), наличием валика, отделяющего основные вдавления переднеспинки от бокового края, формой и скульптурой надкрылий.

Вид широко распространен по равнинным тундрям от Ямала до Чукотки (рис. 8), а также в Северной Америке (Аляска, Канада).

Pterostichus (Tundraphilus) orion Tschitschérine 1901

Тело жука стройное, уплощенное (рис. 2). Длина самцов 12.2–13.9 мм, самок – 13.0–15.0 мм. Окраска темно-красно-бурая, иногда черная. Верх головы и переднеспинки блестящий, надкрылья матовые. Нижняя часть тела, ротовые придатки и



Рис. 1. *Pterostichus (Tundraphilus) sublaevis*. Масштаб 1 мм.

конечности более светлые, красно-коричневые (у подвида *P. orion bureianus* – темные).

Голова гладкая, удлиненная, слабо утолщена в височной части. Лобные вдавления глубокие. Щечные выступы большие, широко-округлые. Верхняя губа прямоугольная, с очень нежной изодиаметрической микроскульптурой, ее передний край иногда слегка вогнутый, с шестью хетами. Глаза нормально развиты. Мандибулы с прямым режущим краем, их верх с грубой морщинистой скульптурой. Ретинакулум правой мандибулы в виде маленького бугорка, на левой он отсутствует. Шупики тонкие и длинные (рис. 3, 1), предпоследний членник нижнегубного щупика с двумя хетами. Усики длинные (рис. 3, 3), у самцов едва не достигают середины надкрылий, опущены с 4-го членика, начиная с 5-го – уплощенные. Второй членник усииков с 4–8 хетами в апикальной части.

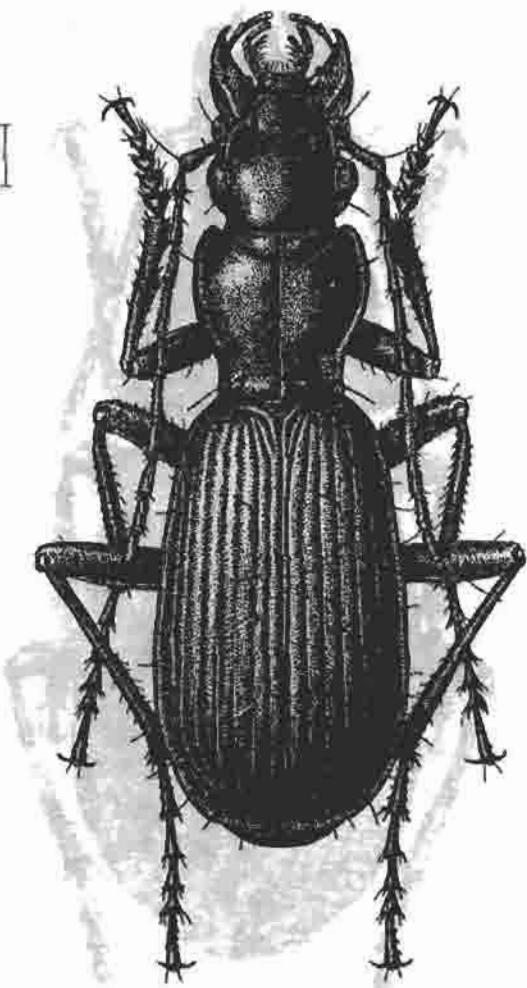


Рис. 2. *Pterostichus (Tundraphilus) orion bureanus* ssp. n.
Масштаб 1 мм.

Переднеспинка почти квадратная, сердцевидная, сильно выемчатая перед основанием, отношение длины к ширине 0.82–0.94, ее наибольшая ширина перед серединой, передние углы выступающие, округлые, задние углы прямые или заостренные (рис. 3, 5–7), боковые края широко окаймлены и отогнуты. Скульптура слаженная, на диске иногда морщинистая. Основные вдавления глубокие.

Надкрылья удлиненно-ovalные, отношение длины к ширине 1.55–1.95, сильно уплощенные, по краю равномерно окаймлены и отогнуты. Наибольшая их ширина ближе к вершине. Плечи широко-округлые, не выступающие. Бороздки глубокие, без точек. Промежутки плоские. Микроскульптура очень нежная, изодиаметрическая. Умбиликальный ряд состоит из 10–18 хет, 3-й промежуток с 2–5 хетами, из которых передняя обычно находится у третьей бороздки, а остальные обычно приближены ко второй бороздке; 7-я бороздка с одной апикальной хетой. Аналный стернит у самцов с одной парой хет, у самок – с двумя.

Ноги длинные и стройные, по заднему краю среднего бедра расположено 6–10 хет. У самцов на передних лапках расширены три первых членика. Коготковый членик снизу с шипиками.

Эдеагус равномерно сильно изогнут (рис. 4, 1; 4, 2). Правая парамера относительно узкая, вытянутая (рис. 4, 7, 8). Ламелла короткая, широко-округлая, ложковидной формы, сильно изогнутая (рис. 5, 1, 2). Внутренний мешок (рис. 5, 7–9) слабо склеротизован, направлен в сторону ламеллы и лежит на ней правой стороной. Его вентральная часть асимметрична, вооружение отсутствует, базальные бугры покрыты микрошипиками.

От *P. pfizenmaieri* вид хорошо отличается крупными размерами, формой и пропорциями головы, вытянутой узкой переднеспинкой с сильно выемчатыми боковыми краями и глубокими основными вдавлениями (рис. 3, 5–8), длинными тонкими щупиками и усиками (рис. 3, 1–4), стройными конечностями, а также строением эдеагуса и парамер (рис. 4, 1–9; 5, 1–3).

От широко распространенного в северных сибирских тундрах *P. sublaevis* и обитающего в Якутии и на Камчатке *P. kamtschaticus*, *P. orion* отличается вытянутым уплощенным телом, длинными ротовыми придатками, усиками и конечностями, продольной, сильно суженной в основании, сердцевидной переднеспинкой, основные вдавления которой не отделены от края боковым валиком (рис. 3, 5–7, 9–11), глубокими четкими бороздками на надкрыльях и строением гениталий самца (рис. 4, 1, 2, 4–8, 10–12; 5, 1, 2, 4–6).

Pterostichus (Tundraphilus) orion orion Tschitschérine 1901

Лектотип (выделяется здесь) 1♂, "Пр. б. Уссури Никоновка 17.06.99 Суворов Г.", Паралектотип (выделяется здесь) 1♀, там же, (ЗИН). Другой материал: 1♂, там же; 1♂, "дор. от Анамкия до оз. Оконон Амур. обл. 26.06.1914 Дорогостайский"; 1♀, "Амурская обл. бас. р. Олдой р. Олонгро 1200 м. 25.7.1961 г. Кабаков", (ЗИН). 15♂♂ и 27♀♀, "Забайкалье Читинская область хр. Кодар, верховья реки Чара 50 км ЗЮЗ п. Новая Чара, $h = 2000$ –2500 м с 20 по 30.07.96 г. А.Е. Бринев и В.А. Комаров leg.", (МПГУ, ЗИН); 1♀, "Становое нагорье, Ю. часть хр. Кодар, верховья р. Чара, 50 км ЗЮЗ п. Новая Чара $h = 1700$ –2000 м. 27.07.95 г. А. и Р. Дудко, Д. Ломакин"; 1♀, "Читинская обл. Каларский р-н Удоканский хр., верховья реки Саху 20.08.1983 г. Г. Нестеров leg."; 1♀, "Сев. часть Байкальского хр. верх. р. Кунерма, 15 км. ВЮВ ст. Кунерма $h = 1300$ –1400 м 9.08.96 г. Р. Дудко Д. Ломакин", (МПГУ); 4♂♂ и 3♀♀, "Север Амурской обл. 55 км С. г. Тында южн. отроги Станового хр. $h = 1100$ –1300 м 19.06.97 г. А. Дудко, Д. Ломакин", (МПГУ).

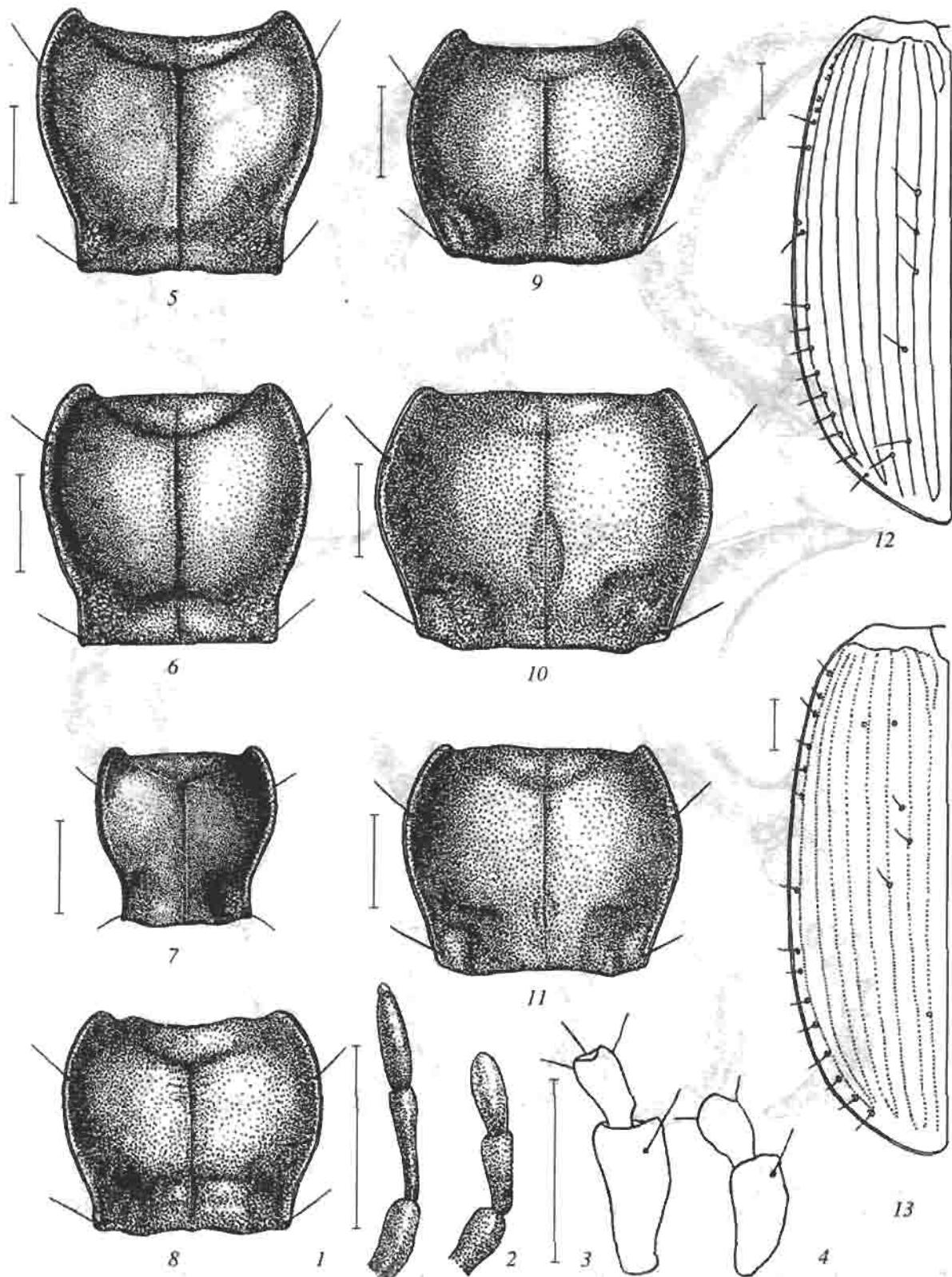


Рис. 3. Детали внешнего строения видов подрода *Tundraphilus*: 1, 2 – нижнечелюстной щупик, сверху (1 – *P. orion*, 2 – *P. pfizenmayeri*); 3, 4 – 1-й и 2-й членики усиков (3 – *P. orion*, 4 – *P. pfizenmayeri*); 5–11 – переднеспинка сверху (5 – *P. orion orion*, 6 – *P. orion orion*, xp. Кодар), 7 – *orion bureianus* ssp. n., 8 – *P. pfizenmayeri*; 9 – *P. sublaevis*, 10 – *P. kamtschaticus kamtschaticus*, 11 – *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. n.; 12, 13 – надкрылья сверху (12 – *P. kamtschaticus kamtschaticus*, 13 – *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. n.). Масштаб 1 мм.

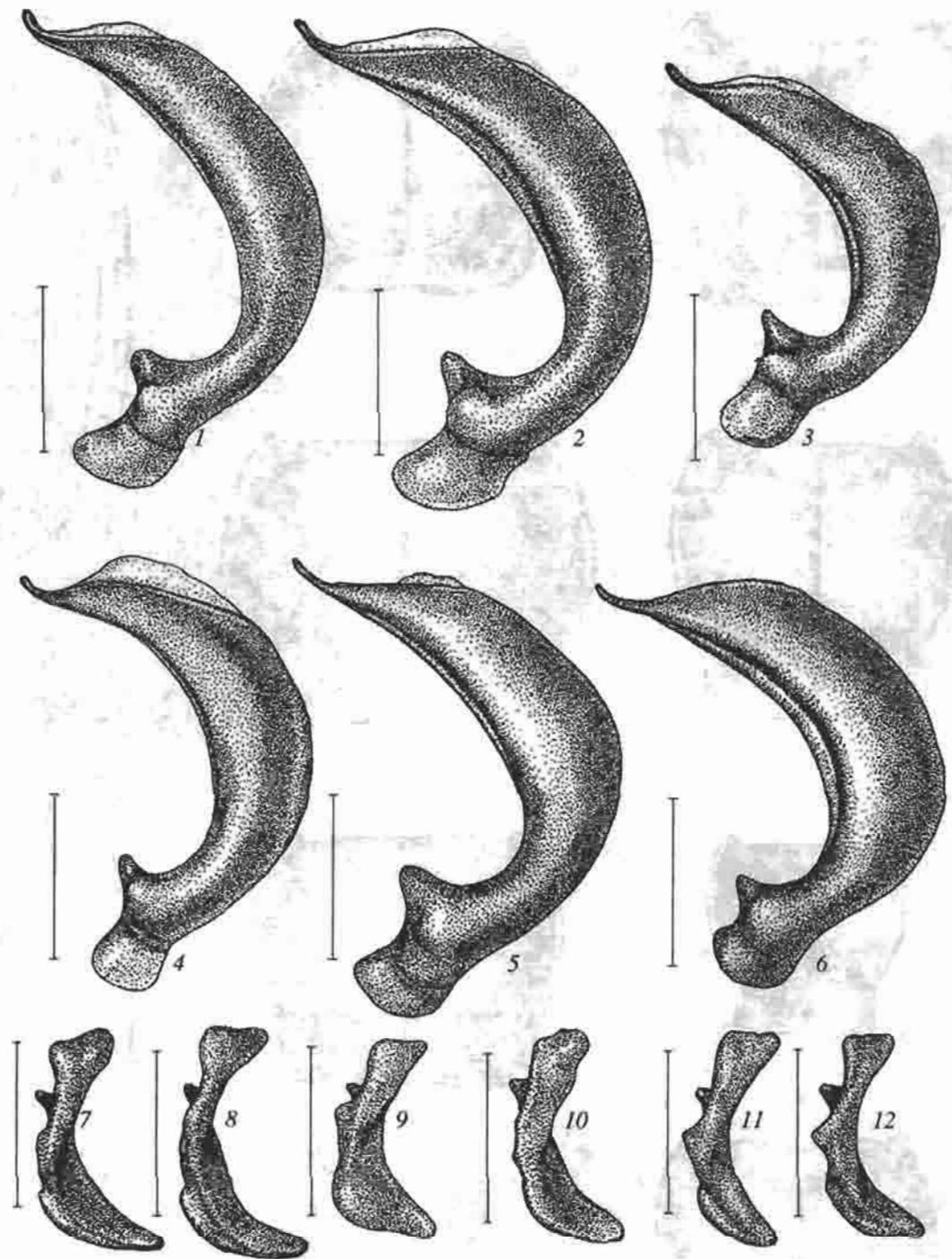


Рис. 4. Строение гениталий самцов подрода *Tundraphilus*: 1–6 – эдеагус слева (1, 2 – *P. orion*, 3 – *P. pfizenmayeri*; 4 – *P. sublaevis*, 5 – *P. kamtschaticus kamtschaticus*, 6 – *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. n.); 7–12 – правые параметры (7, 8 – *P. orion*, 9 – *P. pfizenmayeri*, 10 – *P. sublaevis*, 11 – *P. kamtschaticus kamtschaticus*, 12 – *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. n.). Масштаб 1 мм.

ИСЭЖ); 1♀, "Якутия хр. Сунтар-Хаята р. Восточная Хандыга 25.06–6.07.1990, Е. Тарасов". (ИГУ).

Жук наиболее крупный в подроде, длина самцов 13.0–13.9 мм, самок – 13.2–15.0 мм. Окраска тела красно-бурая, верх головы, переднеспинки и

надкрылий несколько темнее. Усики, ротовые придатки и конечности более светлые. Жуки с хребта Кодар отличаются в среднем несколько более темной окраской.

Голова утолщена в височной части. Лобные вдавления глубокие. Вторые членики усиков с 3–5 ще-

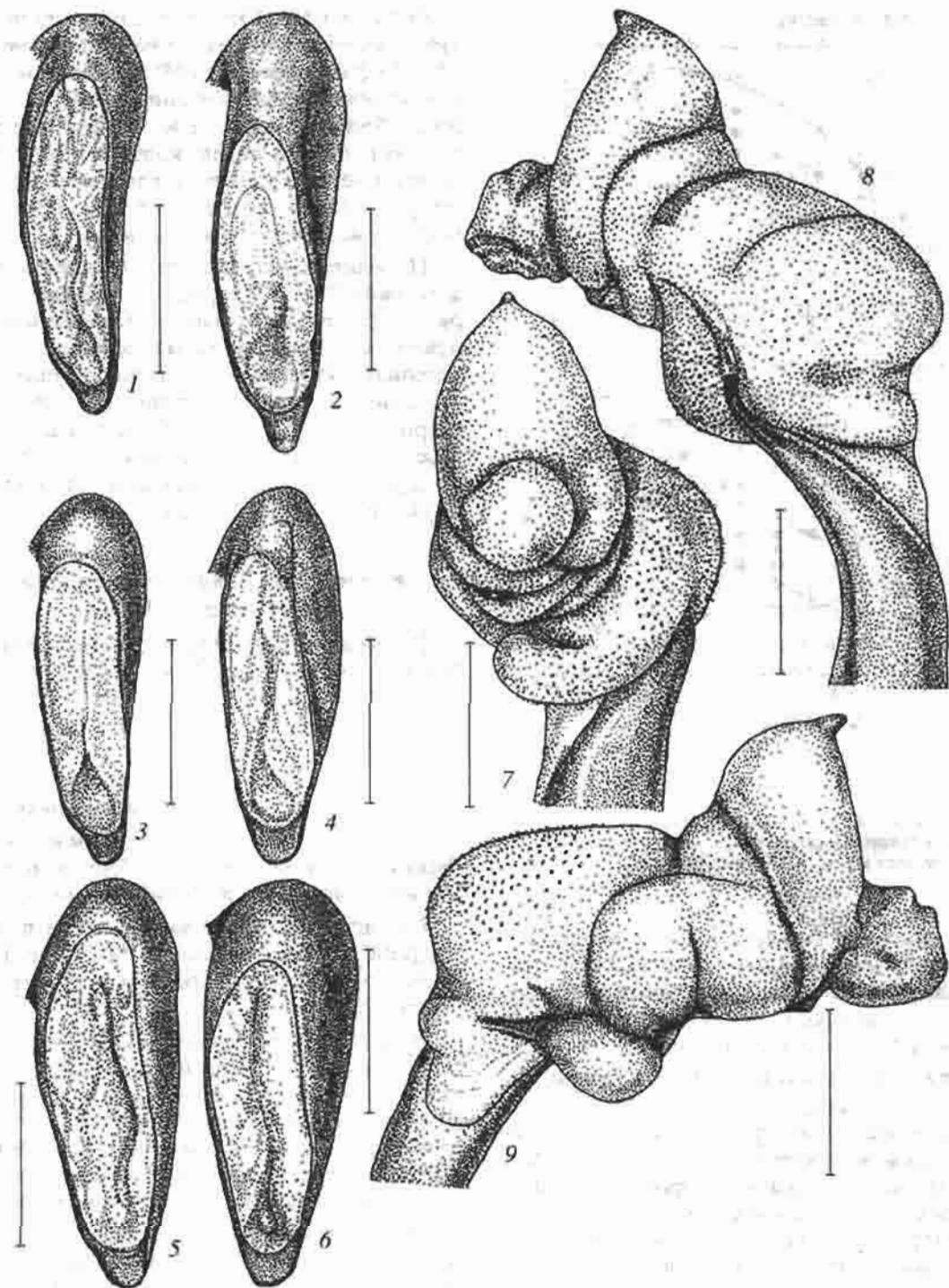
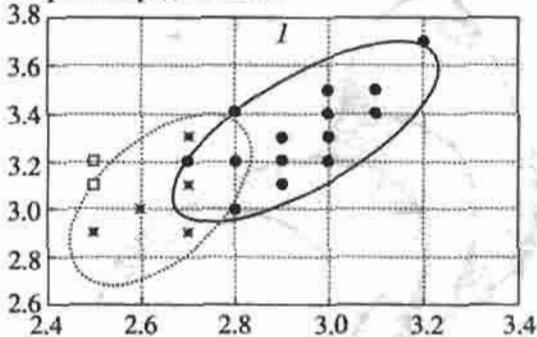


Рис. 5. Строение гениталий самцов подрода *Tundraphilus*: 1–6 – эдеагус сверху (1, 2 – *P. orion*; 3 – *P. pfitzenmayeri*, 4 – *P. sublaevis*; 5 – *P. kamtschaticus* *kamtschaticus*; 6 – *P. kamtschaticus* *alexejevi* ssp. n.); 7–9 – эндофаллус *P. orion* (7 – сзади, 8 – слева, 9 – сверху). Масштаб 1 мм.

тинками в апикальной части. Переднеспинка в верхней трети довольно широкая (рис. 3, 5, 6). Отношение длины к ширине 0.824–0.930. Задние углы прямые, не отогнутые. Конечности стройные. Надкрылья овальные, отношение длины к

ширине 1.55–1.95, их наибольшая ширина ближе к вершине. Вершина резко закруглена. Плечи не выступающие, округлые. Бороздки явственные, но неглубокие, промежутки довольно плоские.

Ширина переднеспинки



Ширина надкрылий

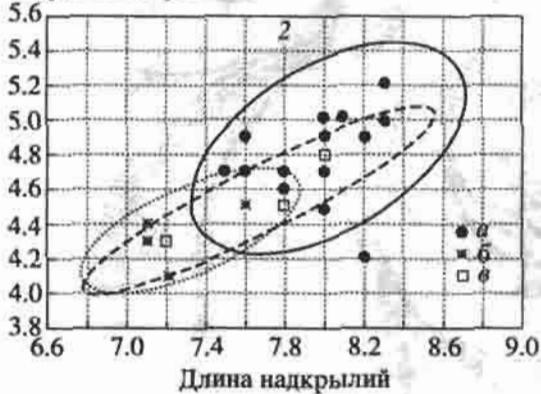


Рис. 6. Диаграмма разброса морфометрических показателей *P. orion orion* и *P. orion bureianus* ssp. n.: 1 – отношение длины к ширине переднеспинки, 2 – отношение длины к ширине надкрылий; а – *P. orion orion*, б – *P. orion bureianus* ssp. n., в – *P. pfitzenmayeri*.

Подвид населяет гольцовую зону и осыпи в высокогорьях Прибайкалья (Байкальский хребет), Забайкалья (Кодар, Удоканский и Каларский хребты), Амурской обл. (Становой хребет), Якутии (хребет Сунтар-Хаята) (рис. 8).

Географическая этикетка "Пр. б. Уссури Никоновка 17.06.99 Суворов Г. – Приморье" на типовых экземплярах нам представляется ошибочной. Сомнительной кажется находка высокогорного осыпного вида в долинном широколиственном лесу. Скорее всего экземпляры происходят с хребтов севера Амурской обл., откуда известны многочисленные сборы Г. Суворова.

Pterostichus (Tundraphilus) orion bureianus
Brinev ssp. n.

Материал. Голотип 1♂, "Хабаровский кр. сев. часть Буреинского хр. 40 км ССЗ п. Джамку $h = 1500-1800$ м гольцы 13–16.07.97 г. Д. Ломакин", (ЗИН); Паратипы: 3♂♂ и 1♀, там же, (ЗИН, МПГУ, ИСЭЖ); 2♂♂ и 1♀, "Хабаровский кр. Баджальский хр. исток р. Омот-Макит тундра $h = 1800-2100$ м 7–19.07.97 г. Ю. Сундуков", (МПГУ).

Описание. От номинативного подвида отличается мелкими размерами. Длина тела самцов 12.2–13.2 мм, самок – 13.0 мм. Внешне жуки выглядят очень грацильными (рис. 2; 3, 5–7; 6). Окраска более темная, тело черное или темно-буровое, конечности темно-коричневые. Голова слабо утолщена. Лобные вдавления менее глубокие. Второй членник усиков с 7–8 хетами в апикальной части (у номинативного подвида 4–5).

Переднеспинка маленькая, отношение длины к ширине 0.82–0.93 (рис. 3, 7). Задние углы острые, характерно отогнуты. Конечности, по сравнению с номинативным подвидом, еще более длинные. Надкрылья узкие, удлиненно-овальные, параллельно-сторонние, отношение длины к ширине 1.61–1.76, их наибольшая ширина ближе к середине, плечи узкие, покатые, вершина равномерно округлена. Бороздки глубокие, промежутки довольно выпуклые.

Pterostichus (Tundraphilus) pfitzenmayeri
Poppius 1906

Голотип ♂, *P. (Tundraphilus) pfitzenmayeri* Poppius 1906, "Kong-Urach Jana Thal O. Herz. 30.6.1901". (ЗИН). 1♀, там же; 1♀, "Ытык-Хая 40 в. от Якутска 26.5.1901 Герц", (ЗИН); ♂, "Восточная Якутия, 100 км СЗ Усть-Неры, р. Силяп, 30 км выше устья, горный массив Чон, 4.07.1990, В.К. Зинченко (эксп. Л. Старицкого)" (ИСЭЖ).

Длина тела 12.5–13.1 мм. Окраска от черной до буро-красной, верх черный, блестящий, конечности красные, усики и щупики более темные.

Голова в височенной части слегка вздута. Верх гладкий, лобные вдавления глубокие. Глаза нормального размера. Передний край верхней губы почти прямой.

Зубец подбородка короткий (значительно короче боковых лопастей), широкий, неявственно двувершинный. Мандибулы короткие, мощные. Щупики относительно короткие, утолщенные (рис. 3, 2). Усики не длинные (едва заходят за основание переднеспинки), их членники короткие (рис. 3, 4), начиная с 5-го слабо уплощены.

Переднеспинка (рис. 3, 8) почти квадратная, отношение длины к ширине 0.8, слабо выемчатая перед задними углами, на диске уплощенная, гладкая, скульптура присутствует только в основных вдавлениях. Боковые края нешироко окаймлены и отогнуты. Передние углы тупые, слабо выступающие, задние характерно отогнуты. Основание слегка выступает в центральной части. Срединная линия четкая, основные вдавления большие и глубокие, не отделены валиком от бокового края.

Надкрылья продолговато-овальные, отношение длины к ширине – 1.7, уплощенные, их наибольшая ширина в вершинной трети. Боковой

край узко окаймлен и слабо отогнут. Плечи округлые, невыступающие, вершина равномерно округлена. Плика сильно редуцирована либо отсутствует. Бороздки четкие, сплошные. Промежутки плоские, с нежной изодиаметрической микроскульптурой. Умбиликальный ряд состоит из 14–16 хет. Третий промежуток обычно с тремя хетами.

Аналый стернит самца с плоским, овальным, поперечно морщинистым вдавлением у заднего края и с двумя парами хет. у самок простой, с 3–4 парами хет. Ноги относительно короткие, бедра утолщены, по заднему краю среднего бедра расположено 6–7 хет. Вентральная часть коготкового членика с шипиками.

Эдеагус маленький, равномерно изогнутый (рис. 4, 3). Форма трубки типична для подрода. Ламелла плоская, слабо изогнутая, на вершине не утолщена. Правая парамера широкая и короткая (рис. 4, 9).

Экология неизвестна. Судя по географическим этикеткам вид населяет как равнинную часть Якутии (40 верст от Якутска), так и горы (хребет Сунтар-Хаята) (рис. 8).

Pterostichus (Tundraphilus) kamtschaticus Motschulsky 1860

Длина тела жука 11.9–14.5 мм, окраска черная, верх блестящий, низ тела черный или смолянобурый. Голова сверху выпуклая, гладкая, неутолщенная. Лобные вдавления явственные, но неглубокие. Виски слабо выражены. Глаза нормально развиты. Верхняя губа вогнутая, с очень нежной изодиаметрической микроскульптурой. Зубец подбородка широкий, его форма типична для подрода. Мандибулы короткие и толстые, сверху грубо-морщинистые. Шупики тонкие. Усики короткие, едва заходят за основание переднеспинки, опущены начиная с 4-го членика.

Переднеспинка (рис. 3, 10, 11) поперечная, выпуклая, гладкая, в основных вдавлениях морщинистая. Основные вдавления глубокие, отделены от бокового края переднеспинки продольным валиком. Передние углы слабо выступающие, округлые, задние углы тупые, не выступающие. Срединная линия четкая. Боковые края узко окаймлены и отогнуты.

Надкрылья овальные, широкие, параллельно-сторонние, слегка уплощенные (рис. 3, 12, 13). По краю равномерно узко окаймлены и отогнуты. Наибольшая их ширина у середины. Плечи округлые, не выступающие. Вершины надкрыльй широко округлены. Плика сильно редуцирована либо отсутствует. Бороздки глубокие, промежутки слабо выпуклые. Умбиликальный ряд состоит из 14–20 хет. Третий промежуток с 3–7 хетами,

обычно их 5. Аналый стернит у самцов с двумя парами хет., у самок – с тремя.

Ноги короткие, бедра утолщены. По заднему краю среднего бедра 4–7 хет. Коготковый членик снизу с шипиками.

Эдеагус сильно и равномерно изогнутый (рис. 4, 5, 6). Правая парамера относительно короткая и широкая, с округлой вершиной (рис. 4, 11, 12). Ламелла (рис. 5, 5, 6) короткая, широкая, без утолщения на вершине.

От *P. pfitzenmayeri* из Центральной Якутии хорошо отличается неутолщенной головой, широкой, выпуклой, не выемчатой перед основанием переднеспинкой со слабо распластанным отогнутым краем и округлыми задними углами (рис. 3, 8, 10, 11), широкими выпуклыми надкрыльями с более глубокими бороздками, а также строением гениталий самцов (рис. 4, 3, 5, 6).

От *P. sublaevis* отличается тонкими шупиками и усикиами, узко окаймленной переднеспинкой со слабо распластанным и отогнутым краем, сильнее уплощенными на диске надкрыльями с сильно отогнутым боковым краем и глубокими бороздками, двумя парами хет на анальном склерите у самцов и тремя у самок (у *P. sublaevis* соответственно 1 и 2 пары), формой эдеагуса и парамер (рис. 4, 4–6, 10–12).

Pterostichus (Tundraphilus) kamtschaticus *kamtschaticus* Motschulsky 1860

Лектотип (выделяется здесь) 1♂, "Kamtsch." (ЗММ); Паралектотип: (выделяется здесь) 1♀, с той же этикеткой (ЗММ). 1♀, "Kamtschatica" опред. этикетка "Pterostichus kamtschatica Menetr." (ЗММ); 1♀, "Kamtschatka, 1907, к. Чичерина"; 1♀, "Камчатка 11.07.1958 г. кол. Кононов"; 1♂ 1♀, "Kamtschatk." *kamtschaticus* Motsch. Tschitscherin det.; 1♂, "Kamtschatica Motsch. 1907 к. Чичерина" (ЗИН).

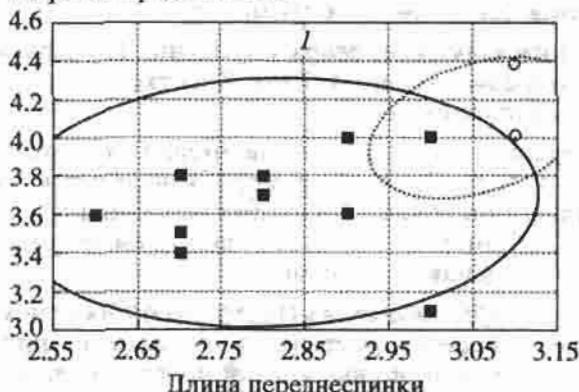
Крупный, коренастый, длина тела 12.7–14.5 мм. Переднеспинка крупная (рис. 3, 10), отношение длины к ширине 0.70–0.75. Конечности и ротовые придатки темные. Надкрылья параллельно-сторонние, вытянутые (отношение длины к ширине 1.42–1.60). Бороздки точечные, промежутки не выпуклые (рис. 3, 12). Умбиликальный ряд состоит из 17–20 хет. Трубка эдеагуса слабо утолщена (рис. 4, 5).

Вероятно, подвид населяет зону лиственичных и смешанных лесов п-ва Камчатка. Современные сборы этого таксона отсутствуют (рис. 8).

Pterostichus (Tundraphilus) kamtschaticus alexejevi Brinev ssp. n.

Материал. Голотип 1♂, "С-В Якутия Среднеколымск, лиственичник старый, пойма. 17.06.1991

Ширина переднеспинки



Ширина надкрыльй



Рис. 7. Диаграмма разброса морфометрических показателей *P. kamtschaticus kamtschaticus* и *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. n.: 1 – отношение длины к ширине переднеспинки, 2 – отношение длины к ширине надкрыльй; а – *P. kamtschaticus kamtschaticus*, б – *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. n.

г. Алексеев" (ЗИН). Паратипы: 58 ♂♂ и 103 ♀♀, там же 18.06–10.08.1991 г. Алексеев, (ЗИН, МПГУ, ИГУ).

Описание. От описанного В.И. Мочульским с Камчатки номинативного *P. kamtschaticus* Motsch. новый подвид хорошо отличается мелкими размерами (длина тела 11.9–13.7 мм) (рис. 7), маленькой переднеспинкой (отношение длины к ширине 0.71–0.96) (рис. 3, 11), красно-бурой окраской конечностей, короткими и широкими надкрыльями (отношение длины к ширине 1.46–1.53) (рис. 3, 13) с глубокими бороздками без точек и с выпуклыми промежутками, меньшим числом хет в умбиликальном ряду (14–18) (у *P. kamtschaticus kamtschaticus* 17–20 хет), а также обычно более утолщенной трубкой эдеагуса (рис. 4, 6).

Распространение и экология. Подвид населяет пойменные лиственничные и смешанные леса Центральной Якутии. Назван именем С.К. Алексеева, собравшего типовую серию (рис. 8).

Определительный ключ видов подрода *Tundraphilus*

1(4) Переднеспинка относительно маленькая, почти квадратная, сердцевидная, на диске уплощена, основные вдавления плавно переходят в боковой край (рис. 3, 5–8). Надкрылья удлиненно-ovalные, на диске сильно уплощены..... 2

2(3) Крупный (13.0–15.0 мм). Усики длинные, достигают передней трети длины надкрыльев. Переднеспинка с широко распластанным и отогнутым боковым краем (рис. 3, 5–7). Членики щу-

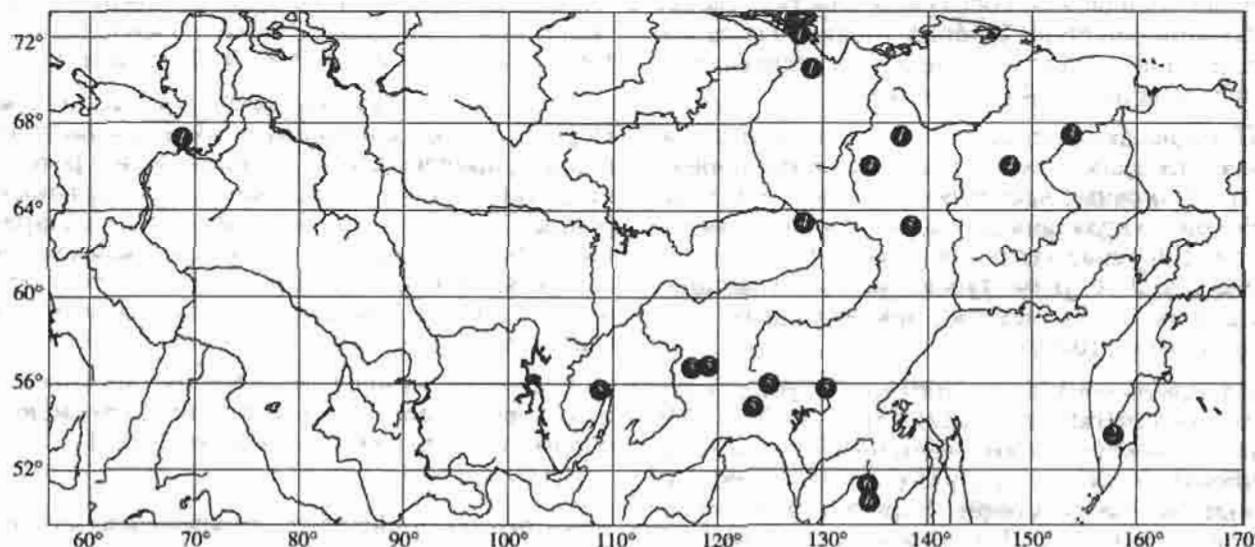


Рис. 8. Распространение жужелиц подрода *Tundraphilus*: 1 – *P. sublaevis*; 2 – *P. kamtschaticus kamtschaticus*; 3 – *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. n.; 4 – *P. pfitznermayeri*; 5 – *P. orion orion*; 6 – *P. orion bureianus* ssp. n.

ников вытянутые, тонкие (рис. 3, 1). В апикальной части 2-го членика антенн 4–8 хет. Конечности длинные и тонкие, бедра не утолщены. Края надкрылий широко окаймлены и отогнуты. Эдеагус крупный, стройный (рис. 4, 1, 2), правая парамера узкая, вытянутая (рис. 4, 7, 8)..... *P. orion*

а(б) Задние углы переднеспинки прямые, не отогнутые (рис. 3, 5, 6). В апикальной части 2-го членика антенн 4–6 хет. Надкрылья шире, бороздки менее глубокие, промежутки плоские..... *P. orion orion*

б(а) Задние углы переднеспинки острые, характерно отогнутые (рис. 3, 7). В апикальной части 2-го членика антенн 7–8 хет. Надкрылья уже, бороздки глубокие, промежутки более выпуклые..... *P. orion bureianus* ssp. p.

3(2) Более мелкий (12.5–13.0 мм). Переднеспинка узко окаймлена и слабо отогнута (рис. 3, 8). Усики короткие, едва заходят за основание переднеспинки. Щупики короткие (рис. 3, 2). В апикальной части 2-го членика антенн 3–4 хеты. Конечности короткие, бедра утолщены. Эдеагус маленький и короткий (рис. 4, 3), правая парамера короче и шире (рис. 4, 9)..... *P. pfitzenmayeri*

4(1) Переднеспинка крупная, выпуклая, попечечная, с боков равномерно округлая. Основные вдавления отделены от бокового края переднеспинки валиком (рис. 3, 9–11). Надкрылья широко овальные, на диске выпуклые..... 5

5(6) Членики щупиков утолщенные. Надкрылья почти гладкие, с очень слабо пунктированными бороздками и плоскими промежутками. Боковой край надкрылий широкий, плоский, слабо отогнутый..... *P. sublaevis*

6(5) Членики щупиков более тонкие. Надкрылья с глубокими четкими бороздками, промежутки выпуклые, боковой край узкий, сильно отогнут..... *P. kamtschaticus*

а) Крупный (13.7–14.5 мм). Переднеспинка крупная (рис. 3, 10), бедра темные. Бороздки надкрылий пунктирные (рис. 3, 12). Трубка эдеагуса не сильно утолщена (рис. 4, 5)..... *P. kamtschaticus kamtschaticus*

б) Мельче (11.9–13.7 мм). Переднеспинка маленькая (рис. 3, 11), бедра светлые (красные или оранжевые). Бороздки надкрылий очень глубокие, сплошные (рис. 3, 13). Трубка эдеагуса сильнее утолщена (рис. 4, 6)..... *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. p.

Географическое распространение и фауногенез подрода

Все виды подрода *Tundraphilus* распространены в северных тундрах и горных районах Забайкалья и Дальнего Востока (рис. 8). В разных подродах *Pterostichus* часть высокогорных видов, населяющих каменистые биотопы, независимо от степени родства приобретает конвергентно сход-

ный габитус: уплощенное вытянутое тело, сердцевидная переднеспинка, длинные тонкие конечности. Среди *Tundraphilus* таким петрофильным видом является *P. orion* (рис. 2), который внешне очень похож на некоторые виды подрода *Muosodus* и отличается от них только особенностями хетотаксии и строением гениталий самцов. Ареал *P. orion* почти полностью охватывает горные системы северного Прибайкалья, Забайкалья и Дальнего Востока. Интересно, что на хребтах, подвергавшихся четвертичным оледенениям, *P. orion* найден не был (Верхнеангарский, Северо-Муйский), с горных массивов севернее хребта Сунтар-Хаята он также не отмечался. Таким образом, северная граница ареала этого вида совпадает с границей максимальной зоны четвертичного оледенения. Морфологическая специализация к жизни в осипах ограничила расселение вида вслед за отступающим ледником.

Два вида (*P. sublaevis* и *P. kamtschaticus*), морфологически мало специализированные (коренастые, выпуклые, коротконогие), обитают в тундровых и лесных северных биотопах. Первый заселил практически все северные тундры Евразии и Северной Америки, а *P. kamtschaticus* распространен только в Якутии и на Камчатке. Оба эти вида отсутствуют в горных тундрах, что необычно для жужелиц. У большинства других тундровых Сагабид (Carabus odoratus, C. truncaticollis, Curtonotus alpinus и т.д.), в том числе и из других подродов *Pterostichus* (Cryobius, Lenapterus, Petrophilus), экспансия в северные биоты сопровождалась сохранением их горной части ареала. Поэтому в данном случае не исключен вариант послеледникового (недавнего) образования *P. sublaevis* и *P. kamtschaticus* от мало специализированной предковой формы, обитавшей в горах. Горное происхождение подтверждается и отсутствием у них плики (характерно для уплощенных, нелетающих, высокогорных видов *Pterostichus*). Кроме того, в восточной части ареала подрода обитает еще один вид из этого подрода – *P. pfitzenmayeri* Poppius 1906. Он населяет как равнинные (40 верст от Якутска), так и горные (хребет Сунтар-Хаята) биотопы и сочетает в себе признаки петробионтной специализации (утолщенная в височной части голова, сердцевидная переднеспинка) и неспециализированного *P. kamtschaticus* (короткие усики и конечности, сходная форма надкрылий). Причем на хребте Сунтар-Хаята *P. pfitzenmayeri* и *P. orion* обитают симпатично, что не характерно для видов подрода. Возможно, горные массивы Восточной Якутии являются центром видеообразования подрода, откуда *P. orion* распространился по хребтам Забайкалья и Хабаровского края. *P. kamtschaticus* – по равнинам Якутии и Чукотки, а *P. sublaevis* – по всем северным тундрам Азии и Америки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выполнение данной работы стало возможным благодаря Д. Ломакину, Р. Дудко, В. Зинченко, Ю. Сундукову, В. Комарову, любезно предоставившим свои сборы на обработку. Мы также глубоко признательны Б. Катаеву за постоянное внимание и предоставленную возможность работать с коллекционными материалами ЗИНа; К. Макарову за помощь в компьютерной обработке данных, рисунок *P. sublaevis*, а также за ценные критические замечания в теоретической части работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Berlov O.E.*, 1996. Определитель подродов рода *Pterostichus Bonelli* (Coleoptera, Carabidae) Северной Сибири // Вестн. Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. № 3. С. 10–14. – 1998. Определитель подродов рода *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) Якутии, Байкальского региона и Северной Монголии // Вестн. Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. № 13. С. 36–41.
- Berlov O.E., Berlov E.Y.*, 1997. Жужелицы рода *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) Якутии, Байкальского региона и Северной Монголии // Вестн. Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. № 6. С. 38–41.
- Briniev A.E., Makarov K.B.*, 1999. Внутривидовая изменчивость и формообразование у некоторых бореомонтанных сибирских жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Междунар. конф. "Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере" Тез. докл. Сыктывкар. С. 29–31.
- Jedlicka A.*, 1962. Monographie des Tribus Pterostichini aus Ostasien (Pterostichi, Trigonotomi, Myadi) (Coleoptera, Carabidae) // Abh. Ber. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. T. 26. № 21. S. 177–346.
- 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. Penssoft. 271 p.
- Motschulsky V.*, 1860. Coleopteres de la Sibérie orientale et en particulier des rives de l'Amour // Schrenk's Reise Forsch. Amurl. St.-Petersbourg. T. 2. № 4. P. 77–257.
- Poppius B.R.*, 1906. Verzeichnis der von Herren O. Herz während der russischen Mammuth-Expedition im Jahre 1901 gesammelten Pterostichini und Amarini (Coleoptera, Carabidae) // Ежег. Зоол. муз. Имп. Акад. наук. Т. 10. С. 201–209.
- Sahlberg J.*, 1880. Bidrag till Nordvestra Sibiriens insectfauna. Coleoptera insamlade under expeditionerna till Obi och Jenessej 1876 och 1877. I. Cicindelidae, Carabidae, Hydrophilidae, Gyrinidae, Driopidae, Georysidae, Limnicyidae, Heteroceridae Staphylinidae och Micropeplidae // Kongl. Vetensk. Akad. Handl. Stockholm. T. 17. № 4. S. 1–115.

GROUND BEETLES OF SUBGENUS *TUNDRAPIHLIUS* OF *PTEROSTICHUS* GENUS (COLEOPTERA, CARABIDAE)A. E. Brinev¹, V. G. Shilenkov²*Moscow State Pedagogical University, Moscow 129278, Russia Irkutsk State University, Irkutsk 664003, Russia*

Pterostichus kamtschaticus Motschulsky 1860, *P. pfizenmayeri* Poppius 1906, and *P. orion* Tschtitscherine 1901 proved to belong to the subgenus *Tundraphilus* Berlov 1996. The diagnosis of the subgenus is revised based on new morphological characters. Lectotypes and paralectotypes of *P. kamtschaticus* Motschulsky 1860 and *P. orion* Tschtitscherine 1901 are distinguished. The new subspecies, *P. kamtschaticus alexejevi* ssp. n. and *P. orion bureianus* ssp. n. are described, all the *Tundraphilus* are redescribed. A key to identifying the *Tundraphilus* species and subspecies is given. The geographical distribution and genesis of the subgenus *Tundraphilus* are discussed.