

О реликтовых жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Agyrtidae) с алтайско-восточноазиатским дизъюнктивным ареалом

Relict beetles (Coleoptera: Carabidae, Agyrtidae) with Altai — East Asian disjunctive range

Р.Ю. Дудко
R.Yu. Dudko

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: rdudko@mail.ru.
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: Алтай, эндемизм, палеоэндемики, реликты, дизъюнктивный ареал, Carabidae, Agyrtidae.

Key words: Altai, endemics, palaeoendemics, relicts, disjunctive distribution, Carabidae, Agyrtidae.

Резюме. На Западном и Северном Алтае, так же как и в некоторых других гумидных районах Южной Сибири, встречаются виды, а также роды жужелиц (Carabidae) и агиртид (Agyrtidae), в целом для Сибири нехарактерные. Впервые для Алтая приводятся *Metacolpodes buchannani* (Hope, 1831) и *Perileptus japonicus* Bates, 1873 (Carabidae). Приводится новый локалитет и впервые описан самец *Ipelates altaicus* Nikolajev, 2002 (Agyrtidae).

Разорванный видовой ареал *Notiophilus semistriatus* Say, 1823, *N. impressifrons* A. Morawitz, 1862, *Perileptus japonicus*, *Metacolpodes buchannani* и *Agonum subtruncatum* (Motschulsky, 1860) в сочетании со стенопопностью этих видов, позволяет рассматривать их в Сибири как реликтовые элементы. По-видимому, такие дизъюнкции обусловлены приуроченностью видов к районам с влажным и относительно тёплым (в том числе в зимний период) микроклиматом, в том числе — к черным лесам, которые считаются сибирскими аналогами широколиственных лесов. Особенности распространения неморальных жужелиц Голарктики согласуются с выводами о молодом возрасте подобных разрывов ареалов. Неморальные виды могли проникнуть в рефугиумы во время климатического оптимума голоцена (8–6 тыс. лет назад), а не сохранились там с плиоцена, как часто считается.

Более древние третичные реликты на Алтае известны среди жуков-жужелиц и агиртид. Роды *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates*, с основным ареалом в Юго-Восточной Азии (*Amerizus* и *Ipelates* также в Северной Америке), представлены на Алтае обособленными видами *E. jacobsoni* Sokolov et Shilenkov, 1987, *A. teles* Belousov et Dudko, 2010 и *I. altaicus*, имеющими здесь локальный ареал. Алтайские виды этих родов, которые можно называть палеоэндемиками, известны только в гумидных районах Алтая и обитают в специфических местообитаниях — каменных россыпях. Видимо из-за похолодания и осушения климата в плейстоцене, ареалы этих родов сильно сократились. Только специализированные петрофильные виды, терпимые к низким температурам, смогли перенести колебания климата этой эпохи и сохранились в алтайском рефугиуме.

Abstract. In Western and Northern Altai, as well as in some humid regions of Southern Siberia, species and genera of ground beetles (Carabidae) and carrion beetles (Agyrtidae) occur which are unusual for the Siberian fauna, such as *Metacolpodes buchannani* (Hope, 1831) and *Perileptus japonicus* Bates, 1873 (Carabidae) which are newly recorded for Siberia. A further locality and description of the male of *Ipelates altaicus* Nikolajev, 2002 are presented for the first time.

The disjunctive ranges of *Notiophilus semistriatus* Say, 1823, *N. impressifrons* A. Morawitz, 1862, *Perileptus japonicus*, *Metacolpodes buchannani* and *Agonum subtruncatum* (Motschulsky, 1860) together with stenotope features of the species allows them to be considered as relic for Siberia. Evidently, these disjunctions are caused by the species preference for humid and warm (even in winter time) habitats of «chernevye lesa» («black forests» *Pinus sibirica* Du Tour + *Abies sibirica* Ledeb.) considered as Siberian analog of broad-leaf forest. Specifics of distribution of nemoral ground beetles in Holarctic conform the conclusion about young age of such areal disjunction. Nemoral species could penetrate the refugium during Holocene climatic optimum (8–6 thousand years ago), but not survive there from Pliocene, as considered sometimes.

The ancient tertiary relics in Altai are known among ground and carrion beetles. *Eraphiopsis*, *Amerizus* and *Ipelates* mainly ranged in South-East Asia and North America (*Amerizus* and *Ipelates*) are represented in Altai by locally distributed *E. jacobsoni* Sokolov et Shilenkov, 1987, *A. teles* Belousov et Dudko, 2010 and *I. altaicus*. These species can be named «palaeoendemics», occur in stony alluvial deposits of humid regions of Altai. Probably, areals of the species strongly decreased after a cold and drying period of the climate in Pleistocene. Only petrophilous specialized species tolerant of low temperatures could survive in the Altai refugium during climate change of the Epoch.

Введение

В Южной Сибири известны различные по происхождению и возрасту группы реликтовых животных и растений. В гумидных районах Алтае-

Саянской горной системы наиболее известны так называемые неморальные реликты. Зона широколиственных лесов в Евразии имеет широкий разрыв — на всей территории Сибири, он обусловлен континентальностью климата этого региона. Элементы неморальной растительности, в том числе с участием широколиственных пород (липа, ильм, дуб), представлены в ряде мест юга Западно-Сибирской равнины, Алтае-Саянской горной системы и Забайкалья. Так, ещё в конце XIX века, были обнаружены липовые рощи в Горной Шории и в окрестностях Красноярска [Крылов, 1891; Прейн, 1895]. Кроме самой липы, в них произрастает ряд видов травянистых растений, свойственных преимущественно широколиственным лесам и считающихся неморальными реликтами. Ещё больше неморальных реликтов (62 вида) выявлено в черневых лесах Южной Сибири [Крапивкина, 2007]. Черневые леса формируются в избыточно влажных (количество осадков превышает испаряемость) и относительно тёплых (особенно в зимний период) районах и рассматриваются иногда как сибирские аналоги широколиственных лесов. В Алтае-Саянской горной системе участки черневой тайги встречаются на Западном и Северо-Восточном Алтае, в Горной Шории, на Кузнецком Алатау, Салаирском кряже, фрагментарно — на северном макросклоне Саян и на Хамар-Дабане.

Во многих группах членистоногих в Сибири также выделяют группу неморальных (или субнеморальных) видов, которые трофически или топически связаны с широколиственными лесами и их аналогами [Dubatolov, Zolotareno, 1995; Dubatolov, Kosterin, 2000; Князев, Костерин, 2003; Легалов и др., 2006; Михайлов, Атучин, 2006; Костерин и др., 2007; Марченко, 2010]. Поскольку широколиственные леса в Сибири практически отсутствуют, таких видов здесь немного. Многие из них имеют дизъюнктивные ареалы, которые можно рассматривать как реликтовые.

Исследования жесткокрылых насекомых семейства жужелиц (Carabidae) на Алтае и в сопредельных регионах выявили 5 видов, обитающих здесь более или менее изолированно от их основного ареала в Восточной Азии. Кроме того, здесь отмечены представители трёх родов из семейств Carabidae и Agyrtidae, имеющих дизъюнктивный родовой ареал с центром разнообразия в Юго-Восточной Азии и представленных на Алтае эндемичными видами. В обоих случаях в Алтае-Саянском регионе эти виды распространены в наиболее влажных гумидных районах. Ниже обсуждаются особенности распространения, биотопическая приуроченность и возраст изоляции этих видов.

При цитировании материала указано количество изученных экземпляров, в скобках — количество препаратов гениталий самцов. Изученный материал хранится в следующих коллекциях: ЗИН — Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; МПГУ — Московский педагогический государ-

ственный университет; СЗМН — Сибирский зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск; BICD — Балтийский институт колеоптерологии (Baltic Institute of Coleopterology), Даугавпилс, Латвия; cDW — коллекция Дэвида Врзае (David W. Wrase), Берлин, Германия.

Дизъюнкции видовых ареалов

Carabidae

Notiophilus semistriatus Say, 1823

Вклейка VI: 1; рис. 1–2.

Notiophilus semistriatus: Дудко и др., 2002 — Кузнецкий Алатау, Горная Шория, Западный Алтай, Прибайкалье, северо-восток России.

= *Notiophilus solodovnikovi* Barševskis, 2001: 38 — Сахалин. Синонимия установлена: Barševskis, 2006: 2.

Материал. РОССИЯ. Алтайский край: Тигирецкий хр., 12 км Ю с. Тигирек, водораздел р. Малый Тигирек и Иркутка, 1500–1950 м, 19–21.06.2000, Р.Ю. Дудко — 1(1)♂, 3♀♀ (СЗМН); Чарышский р-н, верх. р. Сентелек, г. Горький Белок, 1850–1950 м, 51°04,5' сш., 83°35' в.д., 26.06.2011, Р.Ю. Дудко — 1♀ (СЗМН); Чарышский р-н, р. Белоголосов Коргон, 1650–1700 м, 50°58' N, 83°42' E, 29.06.2011, Р.Ю. Дудко — 1♀ (СЗМН). Кемеровская обл.: Кузнецкий Алатау, г. Чемофан, Н.В. Демиденко, 13.06.1993 — 1♀, 27.06.1993 — 1♀, 14.07.1993 — 1(1)♂, 16.07.1994 — 1(1)♂, 22.07.1994 — 1(1)♂, 10.07.1995 — 1♀ (СЗМН); Горная Шория, г. Мустар (Пустар), 1300 м, 22.07.1999, Д.Е. Ефимов — 1♀ (СЗМН), там же, 1300–1500 м, 13–26.06.1999, Д.Е. Ломакин — 3(2)♂♂, 7♀♀ (СЗМН). Бурятия: Северное Прибайкалье, Верхнеангарский хр., 30 км СЗ п. Кумора, 1600–1700 м, горная тундра, 4.08.1995, А.Ю. и Р.Ю. Дудко, Д.Е. Ломакин — 1(1)♂ (СЗМН); там же, 27 км СЗ п. Кумора, 1100 м, 3.08.1995 — 1♀ (СЗМН). Коржакский авт. округ: бухта Наталии, берег моря, 61°11' с.ш., 172°10' в.д., Старокад, 25.09.1910 — 2 экз. (ЗИН). Магаданская обл.: дельта р. Малкачан, 59°51'43" с.ш., 154°11'24" в.д., 9.06.1997, Osnabrück — 1(1)♂ (cDW). Сахалин: г. Чехова, 12.08.1995, Ивановский — голотип *Notiophilus solodovnikovi*, ♂ (BICD); Охинский р-н, залив Пильтун, 8 км В ст. Поронай, А. Басарукин, 22.06–19.07.1991 — 1(1)♂, 2♀♀ (СЗМН), то же, 30.07–10.08.1991 — 1♀ (cDW).

КАЗАХСТАН. Восточно-Казахстанская обл.: Ивановский хр., 12 км Ю г. Лениногорск [Риддер], 2000 м, 31.05.1996, Р.Ю. Дудко, А.В. Воронцов — 11(4)♂♂, 4♀♀ (СЗМН), то же 1800–1900 м — 2♀♀ (СЗМН).

Распространение. Западный Алтай, Кузнецкий Алатау, Прибайкалье, Дальний Восток России; Северная Америка.

Местообитания. На Алтае и Кузнецком Алатау встречается, преимущественно, на высокогорных субальпийских лугах совместно с *Notiophilus jakovlevi* Tschit.

Замечания. Этот малоизвестный в Палеарктике вид ранее считался неарктическим. В коллекциях смешивался с *Notiophilus aquaticus* L. и другими видами этой группы, поэтому ниже приводится диагноз *N. semistriatus*, составленный на основании изучения азиатского материала.

N. semistriatus в Азии встречается на нескольких удалённых друг от друга территориях, которые, скорее всего, представляют остатки обширного в прошлом ареала. Изолированность некоторых фрагментов ареала (особенно в восточной части) может быть связана с недостаточной изученностью, но наличие значительных разрывов в распространении вида подтверждено целенаправленными сборами. Так, на Западном Алтае, Кузнецком Ала-

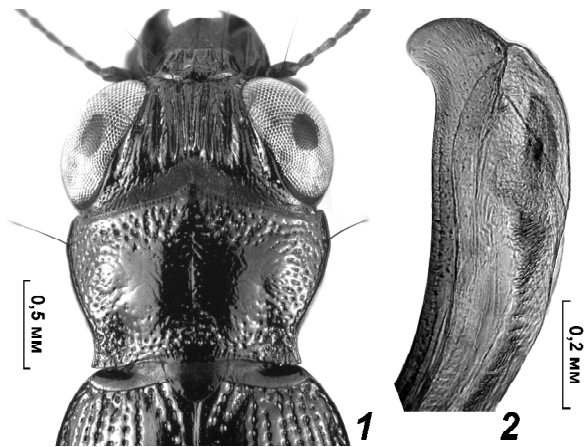


Рис. 1–2. *Notiophilus semistriatus*, Алтай, Ивановский хр.: 1 — переднеспинка, 2 — вершина эдеагуса дорсально.

Figs 1–2. *Notiophilus semistriatus*, Altai, Ivanovskij Mountain Range: 1 — pronotum, 2 — apex of aedeagus, dorsal view.

тау и в Горной Шории этот вид нередок. В подходящих местообитаниях он встречается примерно в таком же количестве, как и *N. jakovlevi*. В других же частях Алтае-Саянской горной системы, где развиты высокогорные субальпийские луга, *N. jakovlevi* по-прежнему обычен, но *N. semistriatus* отсутствует.

Диагноз. Относится к группе видов с одноцветно-тёмными надкрыльями (без жёлтых пятен), тёмными ногами (голени могут быть коричневыми); надкрылья на диске и боках гладкие, без микроскульптуры, с одной апикальной порой. К этой группе в Северной Азии относятся также следующие виды: *N. aquaticus*, *N. jakovlevi*, *N. sibiricus* Motsch., *N. borealis* Harris и *N. hyperboreus* Kryzh. От перечисленных видов *N. semistriatus* отличается следующей комбинацией признаков: надкрылья по бокам слегка выпуклые (не параллельносторонние); точечные бороздки надкрылий глубокие, достигают их вершины (вклейка VI: 1); второй промежуток надкрылий умеренно широкий, примерно равен ширине 3-го и 4-го вместе взятых; задние углы переднеспинки острые, обычно выступающие в стороны (рис. 1); щиток треугольный, его бока в базальной половине не параллельны; голени коричневатые. Крупная дискальная пора надкры-

лий, имеющаяся у всех видов *Notiophilus* Северной Азии в 4-м промежутке надкрылий, у *N. semistriatus* часто отсутствует (примерно у половины изученных экземпляров) (вклейка VI: 1), хотя бы односторонне. Для надёжного определения желательно изучение гениталий самца. Эдеагус *N. semistriatus* относительно маленький и узкий, сильно изогнут при виде сбоку, ламелла характерной формы (рис. 2)

Notiophilus impressifrons A. Morawitz, 1862

Материал. Республика Хакасия: «Абакань 31.V.1901», из коллекции Е.Г. Родда — 1♀ (СЗМН).

Распространение. Прибайкалье, Забайкалье, Юг Дальнего Востока России, Монголия, Северо-Восточный Китай, Корея, Япония.

Местообитания. На Дальнем Востоке свойствен широколиственным лесам, в подстилке.

Замечания. Впервые приводится для Алтае-Саянского региона. В современных материалах не обнаружен. В Сибири редок, в Прибайкалье известен по единичным находкам: Малый Амалат, Култук, Ильинка, Давше [Шиленков, Кабаков, 1978; Шиленков, 1979; Шиленков, Ананина, 2001].

Perileptus japonicus Bates, 1873

Рис. 3–6.

Perileptus areolatus (Creutzer, 1799): Еремеева, Ефимов, 2006 — Кузнецкая котловина. (Ошибочное определение).

Материал. РОССИЯ. Красноярский край: Саяны, хр. Крыжина, 30 км В Черемшанки, берег р. Табрат, 500–700 м, 1.07.2000, А.Ю. и Р.Ю. Дудко — 1(1)♂ (СЗМН).

КАЗАХСТАН. Восточно-Казахстанская обл.: Алтай, 25 км СВ Усть-Каменогорска, берег р. Ульба, окр. д. Топиха — 2(2)♂♂, 1♀ (СЗМН).

Распространение. Юг Дальнего Востока России (Южное Приморье), Восточный и Северо-Восточный Китай, Северная Корея, Япония, Тайвань [Лафер, 1989; Löbl, Smetana, 2003]. Впервые приводится для Алтае-Саянского региона.

Местообитания. Галечниковые берега рек в предгорьях.

Замечания. В роде *Perileptus* Schaum известно около 25 палеарктических видов, в основном из южных районов Азии. Широко распространённый в Европе *Perileptus areolatus* приводился также и для Алтае-

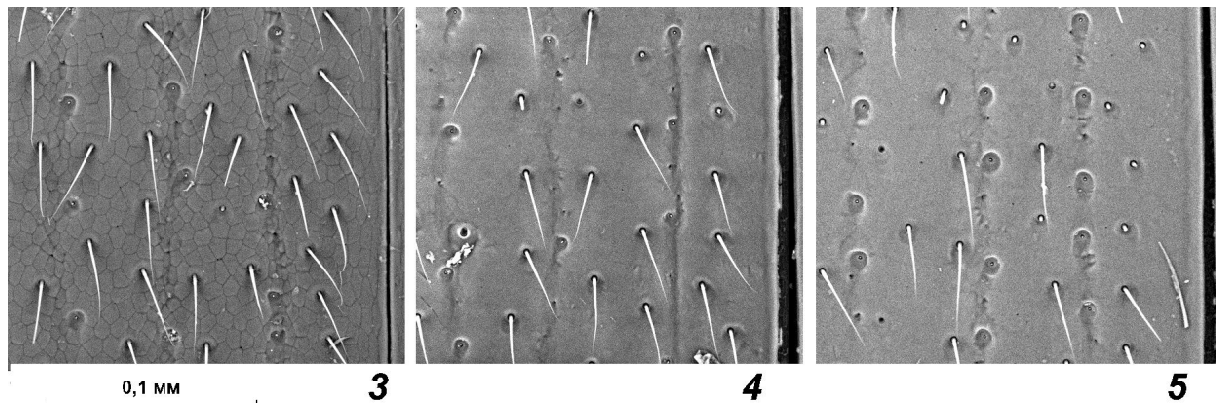


Рис. 3–5. *Perileptus* spp., микроскульптура диска надкрылий: 3 — *P. areolatus*, Краснодарский край; 4–5 — *P. japonicus*: Алтай, р. Ульба (4), Приморский край (5).

Figs 3–5. *Perileptus* spp., microsculpture of elytra: 3 — *P. areolatus*, Krasnodarskij Krai; 4–5 — *P. japonicus*: Altai, Ul'ba River (4), Primorskij Krai (5).

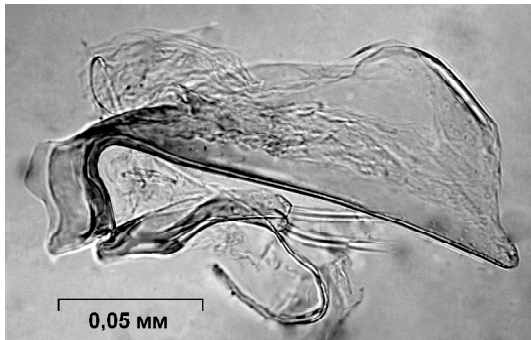


Рис. 6. *Perileptus japonicus*, эдеагус, вид слева, Алтай, р. Ульба.
Fig. 6. *Perileptus japonicus*, aedeagus, left lateral view, Altai, Ul'ba River.

Саянского региона [Kryzhanovskij et al., 1995; Еремеева, Ефимов, 2006]. Исследованные нами экземпляры алтае-саянских *Perileptus* и *P. japonicus* из Южного Приморья не имеют значимых различий (в том числе по строению эдеагуса) и являются конспецифичными (рис. 6). От *P. areolatus* они хорошо отличаются, в частности, отсутствием микроскульптуры на надкрыльях (рис. 3–5).

Agonum (Euophilus) subtruncatum (Motschulsky, 1860)

Agonum subtruncatum: Дудко, Ломакин, 1996 — Северо-Восточный Алтай; Шиленков, Анищенко, 1999 — Большемурутинский и Емельяновский районы Красноярского края; Дудко и др., 2002 — Кузнецкий Алатау, Горная Шория; Дудко, Любечанский, 2002 — Салаирский край.

Материал. Новосибирская обл.: Новосибирск, Академгородок, берег р. Зырянка, 19.09.1993, Р.Ю. Дудко — 2♀♀ (СЗМН), 24.04.1994 — 1(1)♂ (СЗМН); Искитимский р-н, окр. с. Старососедово, берег р. Бердь, 1–3.05.1997, Р.Ю. Дудко — 8(3)♂♂, 9♀♀ (СЗМН); Тоугучинский р-н, 3 км СЗ г. Пихтовый гребень, берег р. Большая Еловка, 2.09.1995, Р.Ю. Дудко — 1♀ (СЗМН); Тоугучинский р-н, окр. с. Плотниково, берег р. Иня, 11.05.2002, Р.Ю. Дудко — 1♂, 1♀ (СЗМН); Маслянинский р-н, 7 км ЮЗ г. Пихтовый гребень, берег р. Большая Еловка, 3.09.1995, Р.Ю. Дудко — 1(1)♂, 1♀ (СЗМН). Кемеровская обл.: окр. г. Междуреченск, прав. берег р. Уса, 3 км выше устья, берег ручья, 23.09.1997, Р.Ю. Дудко, И.И. Любечанский — 1♂ (СЗМН). Республика Алтай: Турочакский р-н, 10 км Ю с. Бийка, берег р. Клык, 12.06.1994, Р.Ю. и А.Ю. Дудко, Д.Е. Ломакин — 1(1)♂, 1♀ (СЗМН).

Местообитания. В Сибири встречается на берегах ручьев и мелких речек в предгорьях.

Распространение. Юго-восток Западной Сибири, Алтай, Кузнецкий Алатау, Южное Прибайкалье, Дальний Восток России (Магаданская обл., Камчатка, Сахалин, Монерон, Курильские о-ва, Хабаровский и Приморский края), Япония.

Замечания. В западной части ареала приурочен к районам с гумидным климатом, преимущественно в области распространения черневых лесов. В восточной — свойствен регионам, климат которых смягчен близостью морей, более обычен на островах (Сахалин, Монерон, Курильские).

Metacolpodes buchannani (Hope, 1831)

Вклейка VI: 2.

Metacolpodes buchannani: Шиленков, 1974 — Иркутск; Ефимов, 2000 — Междуреченск, р. Уса; Горная Шория, г. Мустаг.

Материал. Кемеровская обл.: г. Междуреченск, правый берег р. Уса, 3,5 км выше устья, 9.08.1999, Д.А. Ефимов — 1♂ (СЗМН). Республика Алтай: 7 км Ю пос. Артыбаш, берег р. Иогач, 51,72° с.ш., 87,26° в.д., Р.Ю. Дудко, 18.07.2004 — 1♀ (СЗМН).

Распространение. Юг Хабаровского и Приморский края, Корея, Япония, Юньнань, Индия, Непал, Пакистан, Индокитай, Бирма, Шри-Ланка, Филиппины [Лафер, 1992; Löbl, Smetana, 2003]. Интродуцирован в США (штат Орегон) [Bousquet, Laroche, 1993]. Изолированно отмечен в Иркутской области [Шиленков, 1974], на Кузнецком Алатау и в Горной Шории [Ефимов, 2000; Дудко и др., 2002]. Впервые приводится для Северо-Восточного Алтая.

Местообитания. Обитает в кронах деревьев и кустарников [Лафер, 1992], на юге Дальнего Востока часто прилетает на свет. На Алтае и Кузнецком Алатау обнаружен на галечниковых берегах рек.

Замечания. Включён в Красную книгу Кемеровской области [Ефимов, 2000], где рассматривается как реликт неморальных лесов. В.Г. Шиленков [2010] считает находки *Metacolpodes buchannani* в Сибири как результат интродукции или активного расселения вида. В пользу этого предположения приводится ряд аргументов. Во-первых, вид хорошо летает. Во-вторых, известен лишь по одной находке в Кемеровской области и двум экземплярам, найденным на пустыре в Иркутске. Наконец, обнаружение в Орегоне показывает, что этот вид может быть случайно интродуцирован.

На наш взгляд, предположение об активном расселении выглядит малоубедительным, в первую очередь из-за широкой дизъюнкции ареала, а реликтовый характер распространения вида в Южной Сибири вполне вероятен. В пользу этого свидетельствует топическая приуроченность вида к широколиственным и субтропическим лесам, при этом все находки вида в Сибири (Кузнецкий Алатау, Горная Шория, Северо-Восточный Алтай и Южное Прибайкалье) сделаны в регионах с очень влажным и умеренно тёплым микроклиматом. Относительно малое число находок может объясняться как редкостью вида в регионе, так и его скрытым образом жизни — в кронах деревьев и кустарников. Находки на Северо-Восточном Алтае и в Горной Шории, на значительном удалении от населённых пунктов, являются дополнительными фактами, оспаривающими интродукцию этого вида в Южной Сибири.

Дизъюнкции родовых ареалов

Agyrtidae

Ipelates Reitter, 1885: 90

Ipelates Reitter, 1885: 90. Type species *Hadrambe latissima* Reitter, 1884.

Распространение. Род *Ipelates* распространён в голарктической и ориентальной областях, но его ареал разорван на несколько изолированных фрагментов [Newton, 1997; Růžička, 2004; Schawaller, 2005; Růžička, Pütz, 2009] (рис. 10). Основное по площади и числу видов ядро приходится на Тибетско-Гималайский горный узел (Сино-Тибетские горы и Гималаи). Здесь обитает 8 из 14 известных видов рода *Ipelates*, два из них имеют более широкие ареалы, заходящие в ориентальную область (*I. sikkimensis* (Portevin, 1905) и *I. indicus* (Hlisnikovský, 1963)). Два вида имеют локальные ареалы в Средиземноморье — в Греции (*I. latissimus* (Reitter, 1884)) и Юж-

Таблица 1. Морфометрические признаки *Ipelates altaicus* (мм)
Table 1. Morphometric characters of *Ipelates altaicus* (mm)

Локалитет	Пол	ОДТ	ШГ	ШП	ШО	ШН	ДГ	ДП	ДН	ДУ	ДЗГ
Онгудай (голотип)	♀	5,14	0,92	1,62	1,27	2,70	0,86	1,00	3,35	2,92	1,67
Нижний Инегень	♀	4,55	0,86	1,53	1,29	2,34	0,77	0,89	2,92	2,44	1,44
Верх. р. Иня	♂	4,95	0,91	1,56	1,27	2,32	0,86	0,96	3,13	3,25	1,89

ной Турции (*I. ruficollis* Fairmaire, 1895). Ещё два вида — в Японии (Хонсю): *I. striatipennis* (Lewis, 1893) и *I. curtus* Portevin, 1919. Один вид (*I. latus* (Mannerheim, 1852)) широко распространён на западе Северной Америки. И один — *I. altaicus* Nikolajev, 2002 — описан с Центрального Алтая.

Описаны также два эоценовых вида рода *Ipelates* из балтийского и саксонского янтарей [Перковский, 2005, 2007].

Ipelates altaicus Nikolajev, 2002

Вклейка VI: 4–6; рис. 7–9.

Ipelates altaicus Nikolajev: Николаев, Козьминых, 2002: 29, рис. 23.

Материал. Голотип, ♀ (вклейка VI: 4): Алтай, Теректинский хр., 10 км ЮЮЗ п. Онгудай, 2000 м, 18.07.1997, В.В. Синицин (СЗМН). **Республика Алтай:** Теректинский хр., верх. р. Нижний Инегень, 1400–1800 м, 50°20' с.ш., 86°32' в.д., 16.06.2003, Р.Ю. и А.Ю. Дудко — 1♀ (СЗМН). **Алтайский край:** Чарышский р-н, водораздел рек Иня и Белоголосов Коргон, 2250 м, 50°57' с.ш., 83°39' в.д., 28.06.2011, Р.Ю. Дудко — 1♂ (СЗМН) (вклейка VI: 5).

Замечания. Был известен по одной самке с Центрального Алтая [Николаев, Козьминых, 2002]. Ниже приводится описание самца и уточняется диагноз этого вида по новому материалу.

Диагноз. Тело широкоовальное, сильно выпуклое, с сильным стекляннным блеском (вклейка VI: 4–5). Всё тело почти одноцветно коричневое, голова слегка темнее, а ноги, усики и, особенно, щупики — светлее.

Голова относительно маленькая, в 1,72–1,78 раз уже переднеспинки. Голова сверху с изодиаметрической микроскульптурой, сильно сглаженной на лбу и довольно грубой на наличнике, темени и висках. Пунктировка головы неравномерная, точки сильно различаются по размеру (от очень крупных и грубых до небольших). Наличник (особенно по бокам) покрыт небольшими торчащими щетинками. Двулопастная верхняя губа с рядом более крупных щетинок по переднему краю. Глаза небольшие, слабовыпуклые, их длина в 4,8–5,3 раза меньше шири-

ны головы. Усики тонкие и длинные, со слабой 4–5-члениковой булавой, членики 9–10 на вершине обрублены. Челюстные щупики с длинным (нерасширенным) 4-м члеником.

Переднеспинка слабовыпуклая, в 1,63–1,71 раза шире своей длины. Боковые края равномерно округлены до задних углов или едва выемчаты перед ними, тонко окаймлены и довольно широко распластаны. Передние углы округленные, сильно выдаются вперед, задние тупоугольные. Диск переднеспинки без микроскульптуры, неравномерно пунктирован точками различной величины.

Надкрылья сильно выпуклые, назад совместно округленные. Каждое с девятью глубокими точечными бороздками. Промежутки надкрылий без микроскульптуры и пунктировки, нечётные с 1-го по 7-й — с небольшими, но чёткими щетинконосными порами, несущими очень короткие и тонкие щетинки. Такие же точки-поры имеются между 9-й бороздкой и боковым краем. Крылья редуцированы.

Самец заметно уже самок и имеет более длинные конечности (табл. 1). Надкрылья в длину в 1,35 раз больше ширины у самца и в 1,24–1,27 раза — у самок. Ширина надкрылий больше ширины переднеспинки у самца — в 1,48 раз, у самок — в 1,53–1,63 раз. Усики самца заметно заходят за середину надкрылий и не достигают её у самок. Длина усиков больше ширины головы у самца в 3,6 раз, у самок — в 2,8–3,2 раза. 1–3 членики передних лапок самца слабо расширены и покрыты адгезивными волосками.

Эдегус самца (рис. 7–8) удлинённый, его основание скошено на левую сторону, с кольцеобразным базальным участком и без параметер. По бокам вблизи основания имеется пара глубоких поперечных бороздок. Вершина эдегуса сильно оттянута, узко округлена, слегка изогнута в дорсальном направлении.

Распространение. Западный и Центральный Алтай (рис. 9).

Местообитания. Голотип был собран почвенными ловушками, установленными у верхней границы леса вблизи снежника на каменной россыпи. В этой же серии ловушек был пойман петрофильный вид *Nebria sajana dubatolovi* [Dudko, Shilenkov, 2001]. Экземпляр с р. Нижний Инегень собран на берегу реки в лиственничном лесу. Берега в этом месте реки крутые и представляют собой нагромождение замшелых валунов. Самец *I. altaicus* собран на водораздельном гребне, состоящем из курмунника (вклейка VI: 6). Два последних экземпляра сидели на нижней поверхности камней.

По-видимому, *I. altaicus* облигатно связан с каменными местообитаниями. Такие особенности наружной морфологии, как слабая пигментация и уменьшенный размер глаз, позволяют предположить, что этот вид обитает в глубине каменных россыпей и почти не выходит на поверхность. Возможно, из-за скрытого образа жизни этот вид редко встречается в сборах.

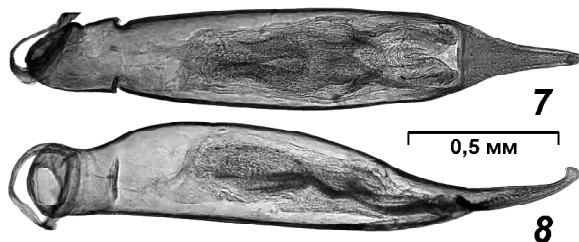


Рис. 7–8. *Ipelates altaicus*, эдегус дорсально (7) и латерально (8).

Figs 7–8. *Ipelates altaicus*, aedeagus, dorsal view (7) and lateral view (8).

Carabidae

Amerizus Chaudoir, 1868

Amerizus Chaudoir, 1868: 216. Типовой вид *Trechus spectabilis* Mannerheim, 1852.

Состав и распространение. Номинативный подрод *Amerizus* s.str. включает 4 неарктических вида, обитающих в Скалистых горах и Аппалачах, и 1 вид из Северо-Восточного Алтая [Belousov, Dudko, 2010]. В подроде *Tiruka* Andrewes, 1935 известно 25 видов из Сино-Тибетских гор и Гималаев [Löbl, Smetana, 2003; Sciaky, Toledano, 2007] (рис. 11).

Amerizus teles Belousov et Dudko, 2010

Amerizus teles Belousov et Dudko, 2010: 64, Figs 1–6.

Распространение. Описан из трёх локалитетов в северных и западных окрестностях Телецкого озера (Северо-Восточный Алтай) (рис. 9).

Замечания. *Amerizus teles* хорошо отличается от других представителей рода по сочетанию признаков: крупные размеры (5,2–5,8 мм) и светлая окраска тела, относительно крупная голова. По наличию складки в задних углах переднеспинки и, особенно, по строению гениталий самца этот вид сходен с американскими видами подрода *Amerizus* и хорошо отличается от тибетско-гималайских *Tiruka* [Belousov, Dudko, 2010].

Местообитания. Встречается в большом интервале высот (от 400 до 1900 м). В нижней части лесного пояса собран в прибрежной зоне в узкой затенённой долине ручья с замшелыми камнями. В высокогорьях встречается на россыпях камней, частично или полностью скрытых мохово-лишайниковым покровом [Belousov, Dudko, 2010: Figs 5–6].

Eraphiopsis Uéno, 1953

Eraphiopsis Uéno, 1953: 32. Типовой вид *Eraphiopsis fukukii* Uéno, 1953.

Состав и распространение (рис 12). В роде *Eraphiopsis* известно 58 видов, которые относятся к 5 под родам [Belousov, Kabak, 2003; Löbl, Smetana, 2003]. Номинативный подрод включает 7 видов из Японии (Хонсю). Ареал подрода *Pseudraphius* Uéno, 1962 дизъюнктивный: 7 видов известно из Южной и Центральной Японии и 9 — из Сино-Тибетских гор. Эндемичный тайванский подрод *Formosiellus* Uéno, 1989 включает 12 видов. Монотипический подрод *Alleparhiama* Uéno et Rawłowski, 1983 имеет локальный ареал в Центральных Гималаях. Подрод *Eraphiama* Jeannel, 1962 включает наибольшее число видов, его ареал довольно обширный, но разорванный на фрагменты: Сино-Тибетские горы (15 видов), Хоккайдо (5), Южное Приморье (1) и Западный Алтай (1).

Eraphiopsis (Eraphiama) jacobsoni

Sokolov et Shilenkov, 1987

Вклейка VI: 3.

Eraphiopsis (Eraphiama) jacobsoni: Shilenkov, Sokolov, 1987: 102, Figs 1–6.

Материал. Республика Алтай: хр. Холзун, верх. р. Банная, 1300–1600 м, 12–14.06.1999, Р.Ю. и А.Ю. Дудко — 6(6)♂♂, 7♀♀ (СЗМН, МПГУ).

Замечания. Вид описан по одному самцу с этикеткой «SW Altai, chain Kholzun, 800 m, Abies forest, under stone, 10.VII.1983, leg. I.M. Sokolov» (ЗИН), предположительно сбор сделан с казахской части хребта Холзун.

Распространение. Эндемик хр. Холзун (Западный Алтай) (рис. 9).

Местообитания. Вся серия на р. Банная собрана на небольшой россыпи камней, вблизи ручья.

Обсуждение

Дизъюнкции видовых ареалов. Все рассмотренные выше виды распространены в наиболее влажных гумидных районах Алтае-Саянской горной системы изолированно от основной части ареала в Восточной Азии, однако топическая приуроченность у них различна. *Metacolpodes buchannani* обитает преимущественно в кронах деревьев широколиственных листопадных и вечнозелёных субтропических лесов. *Notiophilus impressifrons* — в подстилке широколиственных листопадных лесов. Оба эти вида могут рассматриваться в Сибири как неморальные реликты. Очень похожее распространение имеет *Perileptus japonicus*, хотя он приурочен к галечниковым берегам рек, его основная часть ареала находится в зоне широколиственных лесов. Среди жужелиц известны также неморальные виды с основой частью ареала в Восточной Азии,ходящие на западе до Тобольска — *Pterostichus laticollis* (Motschulsky, 1844) [Бухкало и др., 2010] или до Урала — *Synuchus congruus* (A. Morawitz, 1862) [Kryzhanovskij et al., 1995]. Оба эти вида известны также с Западного или Северо-Восточного Алтая. Гораздо больше неморальных восточноазиатских видов жужелиц, распространённых на западе до Прибайкалья (например, *Carabus smaragdinus* Fischer von Waldheim, 1823, *Pristosia nitidula* (A. Morawitz, 1862), *Eotrechodes larissae* Uéno, Lafer et Sundukov, 1995), до Забайкалья или Приамурья. Таким образом, многие виды жужелиц, свойственные преимущественно широколиственным лесам Восточной Азии, в своём распространении выходят за пределы этой зоны и достигают на западе различных рубежей. В Южной Сибири они приурочены к районам с наиболее влажным и умеренно тёплым микроклиматом (юго-запад Западно-Сибирской равнины, Салаирский кряж, Западный и Северо-Восточный Алтай, Горная Шория, Кузнецкий Алатау, северный макросклон Саян, Хамар-Дабан, Юго-Восточное Забайкалье). Многие из этих видов имеют дизъюнкции ареала и могут рассматриваться как реликты.

Проблема неморальных реликтов во флоре и фауне Южной Сибири (в частности, её черневых лесов) активно обсуждается, но о времени изоляции этих видов нет единой точки зрения. Чаще всего элементы неморальной флоры и фауны в этом регионе называют третичными реликтами, без конкретизации возраста образования дизъюнкции, либо же указывают плиоцен [Ermakov, 1998; Крапивкина, 2007]. Известно, что в плиоцене по всей территории Сибири всё ещё сохранялись остатки многопородных широколиственных лесов тургайской флоры [Белова, 1985], а в конце плиоцена про-

изошло сильное похолодание, когда на северо-востоке Сибири появились и горное оледенение, и зона тундры [Фрадкина, 1995]. В последующих плейстоцене и голоцене в Сибири суровые ледниковые эпохи чередовались с относительно тёплыми межледниковьями. Распространено мнение, что в Южной Сибири в ледниковые периоды сохранялись рефугиумы неморальной растительности [Крапивкина, 2007]. Другая точка зрения высказывалась Г.Э. Гроссетом [1962], который считал, что на Урал и в Сибирь виды неморальной флоры проникли из Европы после оледенения. Осторожную и в какой-то степени компромиссную точку зрения высказал А.Л. Эбель [2011]: «Признавая в большинстве случаев довольно почтенный (по меньшей мере, плиоценовый) возраст этих видов, всё же считаем, что вопрос о времени вхождения этих элементов в состав флоры АСП [Алтае-Саянской провинции] (и Южной Сибири в целом) пока остаётся открытым».

По мнению В.В. Дубатолова и О.Э. Костерина [Dubatolov, Kosterin, 2000], возраст изоляции неморальных видов в сибирских рефугиумах считается со времени климатического оптимума голоцена, т.е. примерно от 8 до 6 тысяч лет (речь здесь идёт только о видовых ареалах, т.е. о тех случаях, когда в Сибири отмечены те же виды, что и в основной части ареала). При этом расселение неморальных видов (по крайней мере, в отряде чешуекрылых) в Сибири проходило преимущественно в западном направлении, т.е. из восточноазиатского центра. Эта точка зрения была обоснована как палинологическими данными, так и анализом распространения различных таксонов чешуекрылых, связанных с широколиственными лесами.

На основании анализа палинологических данных показано, что во время климатических оптимумов четвертичного периода как минимум два раза устанавливался единый пояс широколиственных лесов в Евразии: в плейстоцене (казанцевский период) и голоцене (атлантический и суббореальный периоды), когда создавались все условия для широкого транспалеарктического распространения неморальных видов чешуекрылых, а также для их миграций в широтном направлении. Напротив, реальных доказательств наличия рефугиумов широколиственной флоры и фауны в Сибири во время последних, самых сильных, оледенений плейстоцена до сих пор не существует. В это время широколиственные леса существовали в районе Крыма – Кавказа, Приаралья – Балхаша и гор Тянь-Шаня на западе и в Северном Китае, Корее, и Южной Японии — на востоке Палеарктики, но отнюдь не на Алтае или в Забайкалье [Dubatolov, Kosterin, 2000].

Большая часть неморальных элементов в рефугиумах Южной Сибири, в частности, все отмеченные на Алтае неморальные виды жуличиц, представлены теми же видами, что и в основной части ареала. В некоторых случаях их считают отдельными подвидами (например, бабочки *Limenitis*

helmanni Led., *L. sydyi* L. — Nymphalidae, *Acrionicta major* (Bremer) — Noctuidae) или близкими видами (например, липа сибирская *Tilia sibirica* Bayer, 1862 и липа Нашёкина *T. nasczokinii* Stepanov, 1993). Известно, что скорость видообразования в разных группах существенно отличается и зависит от внешних условий, тем не менее, степень дивергенции таксонов может использоваться для фауногенетических построений. В частности, считается, что у высших чешуекрылых, как не очень древней группы, формирование основного современного видового состава происходило в плейстоцене, а конфигурация современных видовых ареалов отражает лишь самые последние геологические события, относящиеся к голоцену и верхнему плейстоцену [Dubatolov, Kosterin, 2000; Дубатолов, 2004]. С этим хорошо согласуются факты о распространении неморальных видов в Северной Америке и Евразии. Известно много примеров, когда по разные стороны от Тихого океана обитают разные, хорошо обособленные, виды из монофилетических групп, но не известно ни одного примера неморальных голарктических видов. По-видимому, возможность для обмена неморальными видами Евразии и Северной Америки существовала в миоцене и первой половине плиоцена, когда был общеголарктический пояс широколиственных лесов тургайского типа. Этого времени у чешуекрылых было достаточно для формирования хорошо обособленных видов. Аналогичное распространение наблюдается и у голарктических групп жуличиц. Все трансголарктические виды свойственны тундровой зоне, и не известно примеров неморальных видов (за исключением интродуцированных) общих между Евразией и Северной Америкой.

На наш взгляд, точка зрения о молодом возрасте (со времени климатического оптимума голоцена) дизъюнкций неморальных видов в Южной Сибири наиболее обоснована и согласуется с данными о распространении неморальных видов жуличиц.

Распространение *Agonum subtruncatum*, также как и некоторых неморальных видов, разорвано между юго-востоком Западной Сибири и Дальним Востоком России, но на севере этот вид достигает Магаданской области. Ещё более холодовыносливый голарктический *Notiophilus semistriatus* в Азии распространён до севера Корякского автономного округа. На востоке Азии оба вида известны только в относительной близости от морей и более обычны на островах. В западной части ареала — из гумидных районов Алтае-Саянской горной системы. По-видимому, эти виды свойственны регионам с влажным климатом, терпимы к короткому и прохладному лету, но не выносят холодной и малоснежной зимы. Разрывы их ареалов могут быть связаны с ледниковыми периодами конца плейстоцена.

Дизъюнкции родовых ареалов. *Eraphiopsis jacobsoni*, *Amerizus teles* и *Ipelates altaicus* хотя и не являются родственными видами (относятся к разным трибам и/или семействам), имеют значитель-

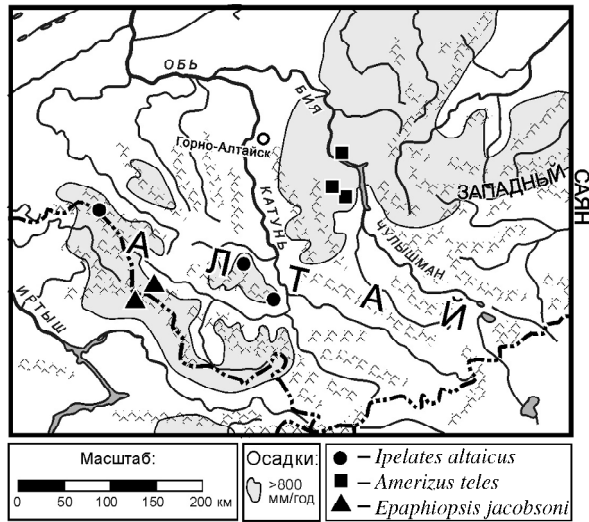


Рис. 9. Распространение *Ipelates altaicus*, *Amerizus teles* и *Eraphiopsis jacobsoni*.

Fig. 9. Distribution of *Ipelates altaicus*, *Amerizus teles* and *Eraphiopsis jacobsoni*.

ное сходство в распространении и топической приуроченности.

Роды *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates* имеют дизъюнктивный ареал: все три рода обитают в Юго-Восточной Азии (преимущественно в Сино-Тибетских горах и в Гималаях) и представлены здесь наибольшим числом видов (рис. 10–12); *Amerizus* и *Ipelates* также довольно широко распространены в Северной Америке, но число обитающих здесь видов невелико — 4 и 1 соответственно; *Eraphiopsis*

и *Ipelates* кроме того известны из Японии, а также имеют виды с очень локальными ареалами на юге Дальнего Востока России (*Eraphiopsis*) и в Средиземноморье (*Ipelates*); наконец, известно по одному виду из всех трёх родов — локальных эндемиков Алтая. Эти алтайские виды морфологически значительно обособлены от прочих представителей соответствующих родов и образуют, так сказать, монотипические видовые группы.

Eraphiopsis jacobsoni, *Amerizus teles* и *Ipelates altaicus* распространены в гумидных районах Алтая (рис. 9) и являются стенотопными видами — специализированными обитателями каменных россыпей. Природные условия в глубине каменных россыпей очень своеобразны. Во-первых, внутренние поверхности камней никогда не прогреваются, а воздушная прослойка между камнями служит термоизоляцией, обеспечивая довольно постоянную, низкую температуру. Во-вторых, здесь достаточно влажно. Даже при отсутствии осадков, влага поступает из воздуха, конденсируясь на поверхностях камней, а воздух в полостях часто имеет стопроцентную влажность. В-третьих, в глубине россыпи всегда темно. Алтайские виды *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates* имеют ряд морфологических адаптаций к гипогейному (подземному) образу жизни в глубине россыпей: удлинённые конечности (особенно усики), хорошо развитые щетинки, уплощённое тело и/или подвижно сочленённые переднеспинка и надкрылья, отсутствие крыльев, малый размер глаз, бледная окраска покровов (вклейка VI: 3–5) [Belousov, Dudko, 2010: fig. 4].

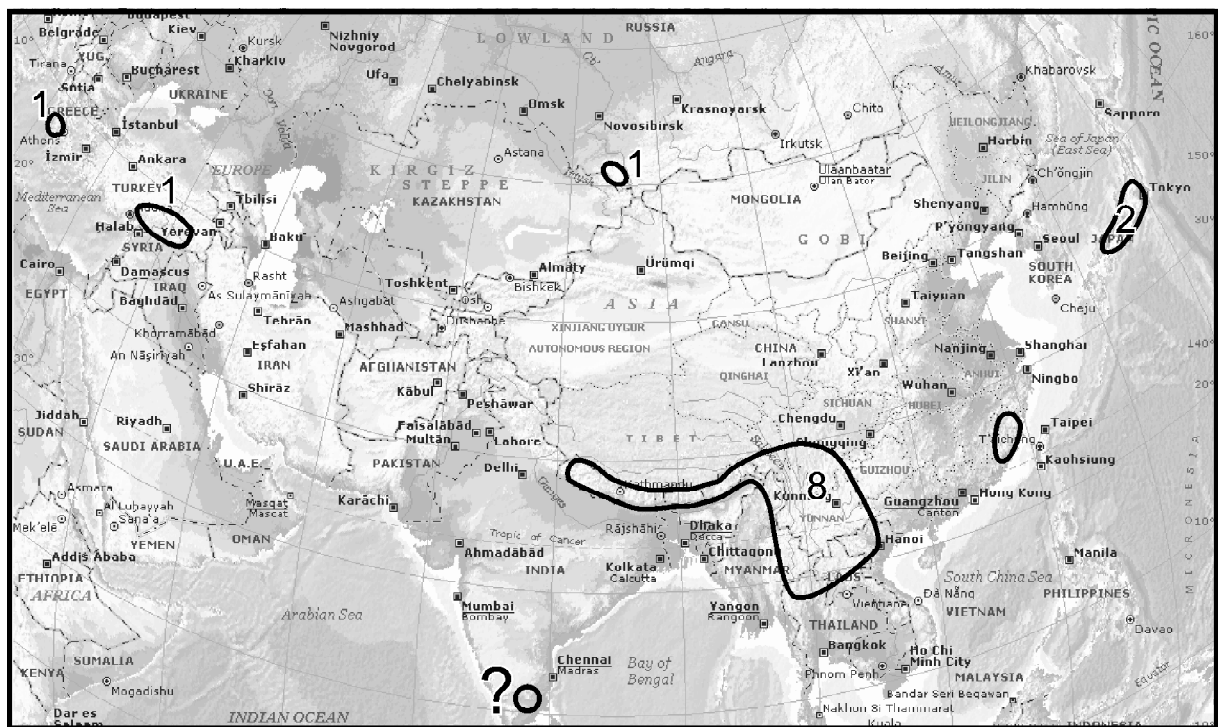


Рис. 10. Распространение рода и число видов *Ipelates* в Евразии.

Fig. 10. Distribution and species number of the genus *Ipelates* in Eurasia.

Специализированные петрофильные, а тем более — гипогейные жуелицы, как правило, имеют слабые расселительные способности. Считается, что они формируются автохтонно от плезеотипических подстилочных или напочвенных предше-

ственников. Такой адаптивный переход от одного местообитания к другому, по-видимому, имеет однонаправленный характер, а таксоны, по мере приближения к апотипическому специализированному состоянию теряют мобильность, эволюцион-

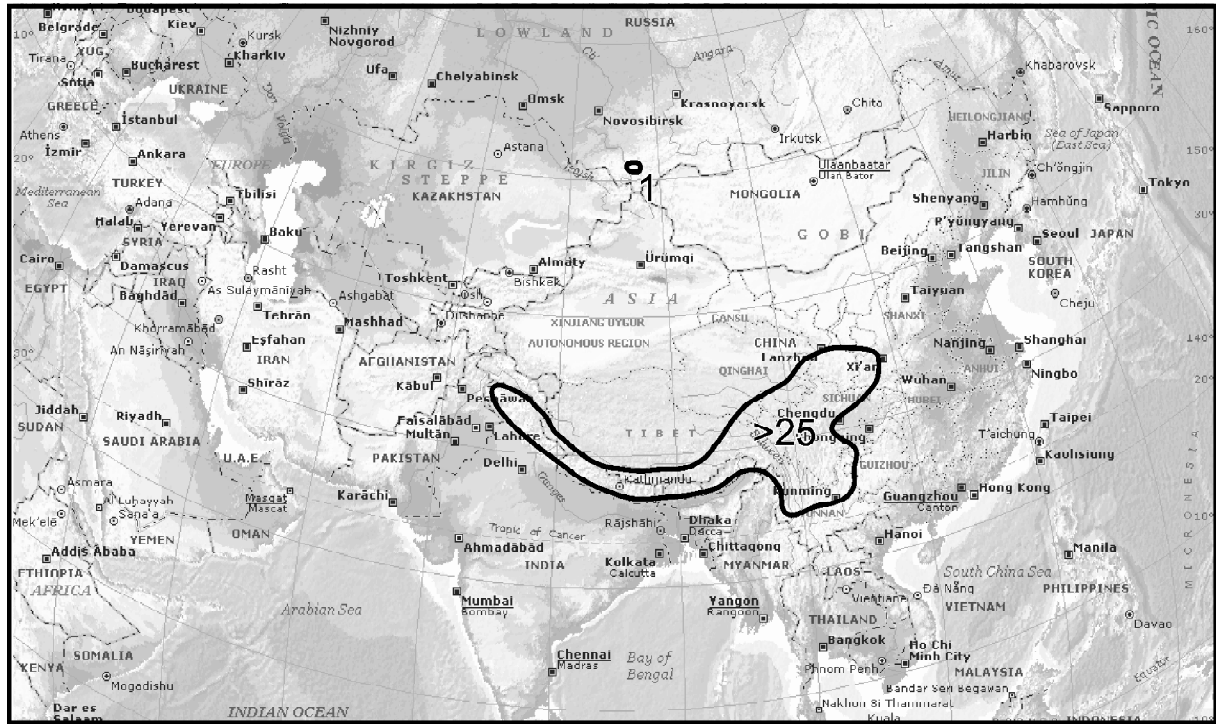


Рис. 11. Распространение рода и число видов *Amerizus* в Азии.
Fig. 11. Distribution and species number of the genus *Amerizus* in Asia.

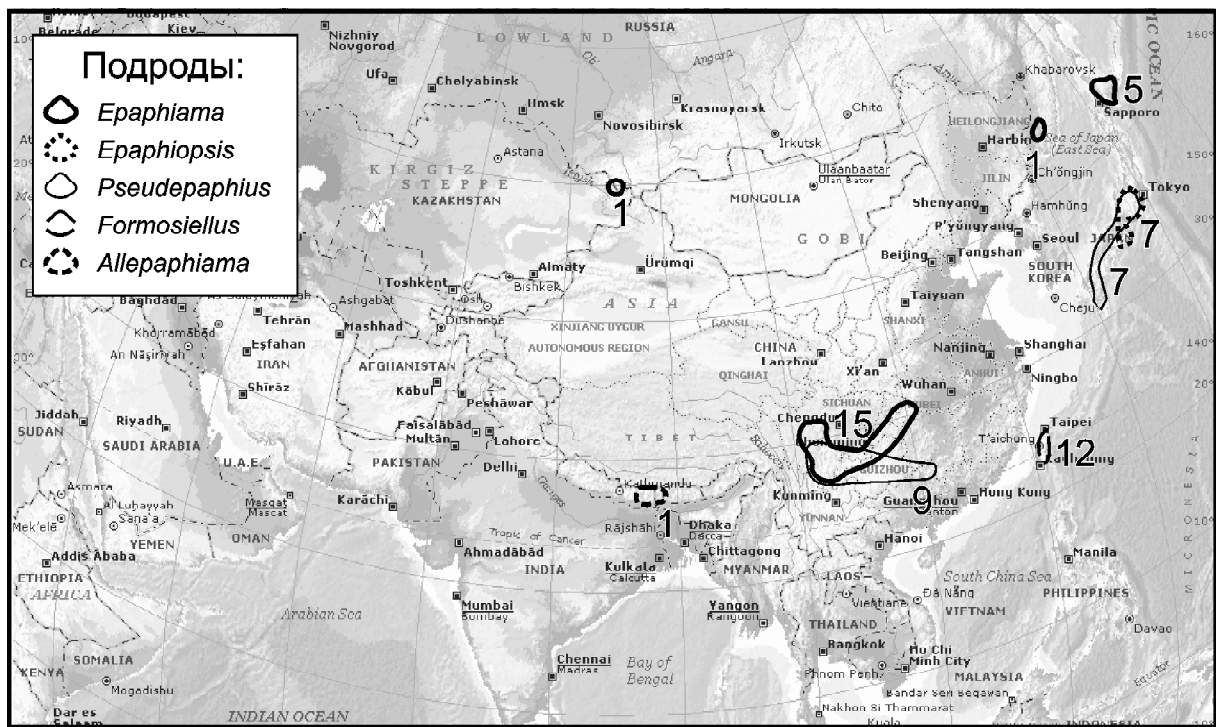


Рис. 12. Распространение рода и число видов *Epaphiopsis*.
Fig. 12. Distribution and species number of the genus *Epaphiopsis*.

ный потенциал и демонстрируют реликтовые типы пространственного распределения [Erwin, 1981; Белоусов, 2008].

Перечисленные выше факты о распространении *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates*, а также об образе жизни их алтайских видов убедительно свидетельствуют, что эти виды являются относительно древними реликтами и могут рассматриваться как палеоэндемики Алтая. Вероятно, в прошлом эти роды были широко распространены, но в силу каких-либо причин их основной ареал сократился, и только некоторые специализированные виды смогли сохраниться в рефугиумах. Представляют интерес вопросы о путях и времени проникновения этих родов в Южную Сибирь, а также о причинах и времени образования дизъюнкций.

Центр видового и таксономического разнообразия *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates* расположен в горах Юго-Восточной Азии, т.е. здесь найдено максимальное число видов и видовых групп, а у *Eraphiopsis* — и подродов. Кроме того, именно в Юго-Восточной Азии эти роды представлены максимальным числом экологических групп: здесь встречаются не только виды, с более или менее выраженными криптофильными чертами, но и малоспециализированные формы. Исходя из этого можно предположить юго-восточноазиатское происхождение родов *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates*.

Связь между фаунами гор Алтая и Юго-Восточной Азии могла осуществляться по двум основным направлениям: юго-западному (через Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памир и Гималайско-Тибетский горный узел) и восточному (через горы Южной Сибири). При подходящих климатических условиях предки алтайских видов *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates* могли проникнуть на Алтай по одному из этих путей. Первый из них кажется маловероятным. Во-первых, влаголюбивым видам пришлось бы преодолевать засушливые районы Центральной Азии, которые, вероятно, с самого начала своего наземного генезиса отличались аридными условиями [Крыжановский, 1965]. В пользу такого предположения говорит отсутствие в фауне этого региона многих мезо- и гигрофильных групп, в том числе и на родовом уровне. Во-вторых, в горах Центральной Азии не обнаружено ни одного представителя рассматриваемых таксонов, хотя там и встречаются некоторые рецентные мезо- и гигрофильные виды бореального происхождения. Однако ещё более убедительными в этом отношении являются данные по распространению представителей родов *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates* на территории Юго-Восточной Азии (рис. 10–12) [Дудко, Белоусов, 2006; Belousov, Dudko, 2010]. Таким образом, восточный путь расселения рассматриваемых групп представляется более вероятным.

Относительно близкое родство алтайского вида *Amerizus* (*Amerizus*) *teles* с американскими представителями подрода *Amerizus*, а не с тибетско-гималайскими *Tiruka*, во-первых, ещё раз подтверждает

восточный путь проникновения рода на Алтай, а во-вторых, позволяет предположить этапы расселения этой группы. Считается, что основной обмен между лесными фаунами Восточной Азии и Северной Америки проходил через Берингийский мост в миоцене – плиоцене. Вероятно, к этому времени уже произошло разделение между *Amerizus* и *Tiruka*, а предковая форма *Amerizus teles* проникла на Алтай.

Обсуждая формирование алтайского рефугиума *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates* можно отметить, что в плиоцене, когда климат был тёплым и влажным, эти роды ещё могли быть широко распространены в Сибири. На Алтае в это время, скорее всего, предковые формы *Eraphiopsis jacobsoni*, *Amerizus teles* и *Ipelates altaicus* уже приобрели гипогейные черты и адаптировались к обитанию в каменных россыпях. Вероятно, из-за похолодания и осушения климата в конце плиоцена и, особенно, в плейстоцене ареалы этих родов сильно сократились. Специализированные петрофильные виды, терпимые к низким температурам, смогли перенести колебания климата этой эпохи, и сохранились в алтайском рефугиуме.

Случаи дизъюнктивных родовых ареалов, подобные описанным выше, по-видимому, довольно редки. Небольшой род *Masuzoa* Uéno включает два вида из Японии и Южного Приморья и один вид, *M. baicalensis* Shilenkov et Anichtchenko, недавно описанный с Хамар-Дабана [Шиленков, Анищенко, 2008]. Все виды рода *Masuzoa* имеют гипогейные черты и обитают в каменных местообитаниях. Похожее распространение имеет семейство Grylloblattidae из реликтового отряда тараканосверчков. Известно три изолированных фрагмента ареала семейства: на западе Северной Америки, в Восточной Азии и на западе Алтае-Саянского региона (преимущественно на Алтае) [Стороженко, 1998]. На Алтае и Западном Саяне известно три близких вида, которые образуют отдельный род *Grylloblattella* Storozhenko [Стороженко, Олигер, 1984; Storozhenko, 1996; Bai et al., 2010]. Родственные связи восточноазиатских тараканосверчков изучались также молекулярными методами [Schoville, Kim, 2011]. Время расхождения американского рода *Grylloblatta* Walker и дальневосточных видов *Grylloblattina* Bey-Bienko оценивают, в среднем, в 18–26 миллионов лет, что соответствует олигоцену – миоцену, и не противоречит нашей оценке, исходя из представлений об азиатско-американском обмене в миоцене – плиоцене.

Заключение

На Западном и Северном Алтае, так же как и в некоторых других гумидных районах Южной Сибири, встречаются виды, а также роды журилиц, в целом для Сибири нехарактерные. Разорванный ареал в сочетании со стенопотностью видов позволяет рассматривать их как реликтовые элементы.

Так называемые «неморальные реликты» хорошо известны в изучаемом регионе и среди других групп животных и растений. Эти виды свойственны широколиственным лесам, а на Алтае характерны для черневой тайги. Среди алтайских реликтов выделяется группа с разорванным видовым ареалом между юго-востоком Западной Сибири и Дальним Востоком. Подобные ареалы показаны и у жужелиц, причём не только из неморального комплекса. По-видимому, такие дизъюнкции обусловлены приуроченностью видов не столько к черневым лесам, сколько к районам с влажным и относительно тёплым (в том числе в зимний период) микроклиматом. Данные по распространению неморальных видов жужелиц голарктики согласуются с выводами В.В. Дубатолова и О.Э. Костерина [Dubatolov, Kosterin, 2000] о молодом возрасте разрывов видовых ареалов. Неморальные виды могли проникнуть в рефугиумы во время климатического оптимума голоцена (8–6 тыс. лет назад), а не сохранились там с плейстоцена (2,6 млн. лет), как часто датируют подобных реликтов.

Более древние третичные реликты на Алтае известны среди жуков-жужелиц и агиртид (Coleoptera: Carabidae, Agyrtidae). Роды *Eraphiopsis*, *Amerizus* и *Ipelates*, с основным ареалом в Юго-Восточной Азии (некоторые также в Северной Америке), представлены на Алтае обособленными видами, имеющими здесь локальный ареал. Алтайские виды этих родов, которые можно называть палеоэндемиками, известны только в гумидных районах Алтая и обитают в специфических местообитаниях — каменных россыпях. Ареалы этих родов сильно сократились, по-видимому, из-за похолодания и осушения климата в конце плейстоцена — плейстоцене. Специализированные петрофильные виды, терпимые к низким температурам, смогли перенести колебания климата этой эпохи, и сохранились в алтайском рефугиуме.

Благодарности

Автор благодарен друзьям и коллегам: Д.Е. Ломакину (Тюмень), С.Б. Иванову (Бийск), Д.А. Ефимову (Кемерово), Д. Вразе (D.W. Wrase, Берлин, Германия), собравшим и предоставившим на обработку материал; Ю.Е. Михайлову (Екатеринбург), А.Ю. Дудко (Тюмень), А.В. Воронцову и И.И. Любечанскому (Новосибирск) — за участие и помощь в экспедициях; кураторам музейных коллекций Б.М. Катаеву (ЗИН) и А. Барщевскому (A. Barševskis, VICD) за предоставленную возможность изучения музейных экспонатов, а также И.А. Белоусову (Санкт-Петербург), В.В. Дубатолову и А.А. Легалову (Новосибирск) за советы и рекомендации при написании статьи.

Литература

Белова В.А. 1985. Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. 158 с.
Белоусов И.А. 2008. Жуки-жужелицы родового комплекса *Nannotrechus* (Coleoptera, Carabidae, Trechini) Крыма и Кавказа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург. 18 с.

Бухало С.П., Алемасова Н.В., Сергеева Е.В. 2010. Фауна и зоогеографическая характеристика жужелиц (Coleoptera, Carabidae) центральной части южной тайги Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.4. С.616–624.
Гроссет Г.Э. 1962. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. Т.67. Вып.3. С.94–109.
Дубатолов В.В. 2004. Основные пути формирования и становления таксономического разнообразия медведиц (Lepidoptera, Arctiidae, Arctiinae) Палеарктики и сопредельных территорий // Евразийский энтомологический журнал. Т.3. Вып.1. С.11–24.
Дудко Р.Ю., Белоусов И.А. 2006. Алтайско-восточноазиатские дизъюнкции родовых ареалов у насекомых, связанных с каменными местообитаниями // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 20–24 сентября 2006. С.63–65.
Дудко Р.Ю., Ефимов Д.А., Ломакин Д.Е. 2002. Структура и своеобразие фауны жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Кузнецкого Алатау и Горной Шории // Зоологический журнал. Т.81. No.6. С.664–677.
Дудко Р.Ю., Ломакин Д.Е. 1996. Вертикально-поясное распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Восточного Алтая // Сибирский экологический журнал. Т.3. No.2. С.187–194.
Дудко Р.Ю., Любечанский И.И. 2002. Фауна и зоогеографическая характеристика жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области // Евразийский энтомологический журнал. Т.1. Вып.1. С.30–45.
Еремеева Н.И., Ефимов Д.А. 2006. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) естественных и урбанизированных территорий Кузнецкой котловины. Новосибирск: Наука. 107 с.
Ефимов Д.А. 2000. Бегун Бьюкенена — *Metacolpodes buchanani* (Hore, 1831) // Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Кемерово. С.155–156.
Князев С.А., Костерин О.Э. 2003. Новые находки неморальных видов дневных чешуекрылых *Apatura iris* (L., 1758) и *Maniola jurtina* (L., 1758) в Западной Сибири и их возможное зоогеографическое значение // Евразийский энтомологический журнал. Т.2. Вып.3. С.193–194.
Костерин О.Э., Князев С.А., Потейко А.А., Пономарёв К.Б., Кошелева Т.Ф., Теплоухов В.Ю. 2007. Новые находки дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) в Омской и Томской областях // Евразийский энтомологический журнал. Т.6. Вып.4. С.473–482.
Крапивкина Э.Д. 2007. Неморальные реликты во флоре черневой тайги Горной Шории. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск: ТГУ. 40 с.
Крыжановский О.Л. 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.—Л.: «Наука». 430 с.
Крылов П.Н. 1891. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Известия Императорского Томского университета. Томск. Вып.1. С.1–40.
Лафер Г.Ш. 1989. 4. Сем. Carabidae — Жужелицы // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.III. Жесткокрылые, или жуки. Ч.1. Л.: Наука. С.71–222.
Лафер Г.Ш. 1992. 4. Сем. Carabidae — Жужелицы // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.III. Жесткокрылые, или жуки. Ч.2. СПб.: Наука. С.602–621.
Легалов А.А., Легалова С.Е., Шевнин Е.Ю. 2006. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea), связанные с широколиственными деревьями в Западной Сибири // Энтомологические исследования в Северной Азии. Новосибирск. С.98–99.
Марченко И.И. 2010. Почвообитающие гамазовые клещи (Acari, Mesostigmata) Северо-Восточного Алтая: таксономические, ареалогические и структурные изменения сообществ на высотном градиенте // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.4. С.741–756.

- Михайлов Ю.Е., Атучин А.А. 2006. Новые находки жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Vol.5. No.3. С.239–244.
- Николаев Г.В., Козьминых В.О. 2002. Жуки-мертвоеды (Coleoptera, Agyrtidae, Silphidae) Казахстана, России и сопредельных стран: определитель. Алматы: Казак университети. 159 с.
- Перковский Е.Э. 2005. Первый эоценовый представитель рода *Ipelates* Reitter (Coleoptera, Agyrtidae) из балтийского янтаря // Вестник зоологии. Т.39. No.1. С.59–61.
- Перковский Е.Э. 2007. Новый эоценовый *Ipelates* (Coleoptera, Agyrtidae) из саксонского янтаря // Вестник зоологии. Т.41. No.4. С.365–367.
- Прейн Я.П. 1895. Предварительный отчет об исследовании липы в окрестностях Красноярска // Известия Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского географического общества. Т.XXV. Вып.4–5. Иркутск. С.95–127.
- Стороженко С.Ю. 1998. Систематика филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука. 207 с.
- Стороженко С.Ю., Олигер А.И. 1984. Новый вид гриллоблаттид (Grylloblattida) из Северо-Восточного Алтая // Энтомологическое обозрение. Т.63. Вып.4. С.729–732.
- Фрадкина А.Ф. 1995. Палинотрастиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Северо-Востока России. Новосибирск: ИГиМ. 82 с.
- Шиленков В.Г. 1974. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Юго-Западного Прибайкалья // Фауна насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд. ИГУ. С.42–76.
- Шиленков В.Г. 1979. Новые сведения по фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Южного Прибайкалья // Жуки Дальнего Востока и Восточной Сибири (новые данные по фауне и систематике). Владивосток. С.36–57.
- Шиленков В.Г. 2010. Нужно ли охранять жужелиц? // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных учёных. 4–7 октября 2010 г. Новосибирск. С.222–223.
- Шиленков В.Г., Ананина Т.Л. 2001. Материалы по фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Баргузинского заповедника // Биоразнообразие Байкальского региона. Труды биолого-почвенного ф-та ИГУ. Вып.5. Иркутск. С.26–41.
- Шиленков В.Г., Анищенко А.В. 1999. О новых находках жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в Байкальской Сибири // Биоразнообразие Байкальского региона. Труды биолого-почвенного факультета ИГУ. Вып.1. Иркутск. С.15–19.
- Шиленков В.Г., Анищенко А.В. 2008. Новый вид рода *Masuzoa* Uéno, 1960 (Coleoptera, Carabidae, Trechini) из Восточной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.1. С.16–18.
- Шиленков В.Г., Кабаков О.Н. 1978. Материалы по фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) некоторых районов Бурятии // Насекомые Восточной Сибири. Иркутск. С.52–64.
- Эбель А.Л. 2011. Флора северо-западной части Алтае-Саянской провинции: состав, структура, происхождение, антропогенная трансформация. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск: ТГУ. 39 с.
- Bai M., Jarvis K., Wang S-Y., Song K-Q., Wang Y-P., Wang Z-L., Li W-Z., Wang W., Yang X-K. 2010. A second new species of ice crawlers from China (Insecta: Grylloblattodea), with thorax evolution and the prediction of potential distribution // Plos One. Vol.5. No.9. E12850. P.1–13.
- Barševskis A. 2001. *Notiophilus solodovnikovii* sp.n. (Coleoptera: Carabidae) – new ground beetle species from Far East of Russia // Baltic Journal of Coleopterology. Vol.1. Nos 1–2. P.37–40.
- Barševskis A. 2006. About *Notiophilus solodovnikovii* Barševskis, 2001 and *Notiophilus bodemeyeri* Roubal, 1916 (Coleoptera: Carabidae) taxonomic status // Baltic Journal of Coleopterology. Vol.6. No.1. P.1–4.
- Belousov I., Dudko R. 2010. The first record of the genus *Amerizus* Chaudoir, 1868 (Coleoptera, Carabidae, Bembidiini) from Russia. *Amerizus teles* n.sp., a high altitude species from the Altai Mountains // Entomologische Blätter. Bd.106. S.63–72.
- Belousov I.A., Kabak I.I. 2003. New species of the genus *Ephaphiopsis* Uéno, 1953 from China (Coleoptera, Carabidae) // Tethys Entomological Research. Vol.VIII. P.87–124.
- Bousquet Y., Laroche A. 1993. Catalogue of the Geadephaga (Coleoptera: Trachypachidae, Rhyssodidae, Carabidae including Cicindelini) of America north of Mexico // Memoirs of the Entomol. Soc. of Canada. No.167. 397 p.
- Chaudoir M.de. 1868. Observations synonymiques sur les Carabiques de l'Amérique septentrionale et descriptions d'espèces nouvelles de ce pays // Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée. T.20. No.2. P.161–171, 211–217, 239–245, 283–301, 331–345.
- Dubatulov V.V., Kosterin O.E. 2000. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their disjunctions // Entomologica Fennica. Vol.11. P.141–166.
- Dubatulov V.V., Zolotareno G.S. 1995. New taxa of Acronictinae (Lepidoptera, Noctuidae) from the mountains of South Siberia // Actas. Moscow. T.2. Nos 1–2. P.33–36.
- Dudko R.Yu., Shilenkov V.G. 2001. A review of the Palaearctic species of the subgenus *Catonebria* Shilenkov (Coleoptera, Carabidae, Nebria). 1. *Nebria mellyi* Gebler group // Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. T.71. P.63–82.
- Ermakov N. 1998. The Altaian relict subnemoral forest belt and the vegetation of pre-Pleistocene mountainous landscapes // Phytocenologia. Vol.26. No.1. P.31–44.
- Erwin T.L. 1981. Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary syntheses illustrated by carabid beetles // Anonymous Vicariance Biogeography: A Critique. P.159–183.
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. 1995. A checklist of the ground beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia – Moscow: Pensoft Publ. 271 p.
- Löbl I., Smetana A. (ed.). 2003. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol.1. Archostemata–Myxophaga–Adephaga. Stenstrup: Apollo Books Publ. 819 p.
- Newton A.F. 1997. Review of Agyrtidae (Coleoptera), with a new genus and species from New Zealand // Annales Zoologici (Warszawa). Vol.47. Nos 1–2. P.111–156.
- Reitter E. 1885 (1884). Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. XII. Necrophaga (Platypyllidae, Leptinidae, Silphidae, Anisotomidae und Clambidae) // Verhandlungen des Naturforschenden Vereines. Bd.23. Brünn. S.3–122.
- Růžička J. 2004. Family Agyrtidae Thomson, 1859 // Löbl I., Smetana A. (Eds): Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol.2. Hydrophyloidea – Histeroidea – Staphyloidea. Stenstrup: Apollo Books. P.131–133.
- Růžička J., Pütz A. 2009. New species and new records of Agyrtidae (Coleoptera) from China, India, Myanmar, Thailand and Vietnam // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. Vol.49. No.2. P.631–650.
- Schawaller W. 2005. New species and records of Agyrtidae (Coleoptera) from the Nepal Himalayas // Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin – Deutsche Entomologische Zeitschrift. Bd.52. S.115–123.
- Schoville S.D., Kim B.W. 2011. Phylogenetic relationships and relictualism of rock-crawlers (Grylloblattodea: Grylloblattidae) in cave and mountain habitats of Korea // Annals of the Entomological Society of America. Vol.104. No.2. P.337–347.
- Sciaky R., Toledano L. 2007. *Amerizus* Chaudoir, 1868: description of six new species from China and material for a taxonomic revision (Coleoptera: Carabidae: Bembidiini) // Koleopterologische Rundschau. Bd.77. S.17–37.
- Shilenkov V.G., Sokolov I.M. 1987. Two new species of Trechini (Coleoptera, Carabidae) from SW Altai // Annales Entomologicae Fennici. Vol.53. P.102–104.
- Storozhenko S.Y. 1996. A new species of *Grylloblattella* Storozhenko, 1988 from Siberia (Grylloblattida) // Zoosystematica Rossica. Vol.4. No.2. P.320.
- Uéno S.-I. 1953. Studies on the Japanese Trechini (I) (Coleoptera, Harpalidae) // Entomological Review of Japan. Vol.6. P.30–34. Pl.7.

Вклейка V ❖ Plate V

С.Э. Чернышёв. С.341–347. Вклейка V: 1–8. Габитусы видов Malachiidae, относящихся к подсемействам Carphurinae (1) и Malachiinae (2–8), и трибам Apalochrini (2), Attalini (3), Colotini (4), Ebaeini (5), Illopini (6), Malachiini (7), Troglolini (8). 1 — *Carphuroides rosti* (Pic, 1902); 2 — *Troglocollops cinctus* (Gebler, 1847); 3 — *Attalus gracilentus* Mulant et Rey, 1867; 4 — *Colotes anax* Iablokoff-Khnzorian, 1978; 5 — *Hypebaeina milkoii* Tshernyshev, 1999; 6 — *Condylops* (s.str.) *lopatini* Wittmer, 1992; 7 — *Cordylepherus faustus* (Erichson, 1840); 8 — *Cephaloncus mordkovitschi* Tshernyshev, 1997. Масштабная линейка 1,0 мм.

S.E. Tshernyshev. P.341–347. Plate V: 1–8. Habiti of Malachiidae species of the subfamilies Carphurinae (1) and Malachiinae (2–8), and tribes Apalochrini (2), Attalini (3), Colotini (4), Ebaeini (5), Illopini (6), Malachiini (7), Troglolini (8). 1 — *Carphuroides rosti* (Pic, 1902); 2 — *Troglocollops cinctus* (Gebler, 1847); 3 — *Attalus gracilentus* Mulant et Rey, 1867; 4 — *Colotes anax* Iablokoff-Khnzorian, 1978; 5 — *Hypebaeina milkoii* Tshernyshev, 1999; 6 — *Condylops* (s.str.) *lopatini* Wittmer, 1992; 7 — *Cordylepherus faustus* (Erichson, 1840); 8 — *Cephaloncus mordkovitschi* Tshernyshev, 1997. Scale bar 1.0 mm.

Вклейка VI ❖ Plate VI

Р.Ю. Дудко. С.349–360. Вклейка VI: 1–6. Габитусы жуков (1–5) и биотоп (6). 1 — *Notiophilus semistriatus*, ♂: Алтай, Ивановский хр.; 2 — *Metacolpodes buchannani*, ♀: Алтай, р. Иогач; 3 — *Epaphiopsis jacobsoni*, ♂, р. Банная; 4–6 — *Ipelates altaicus*: голотип, ♀ (4), ♂, водораздел р. Иня и Белоголосов Коргон (5–6).

R.Yu. Dudko. P.349–360. Plate VI: 1–6. Habitus of beetles (1–5) and biotope (6). 1 — *Notiophilus semistriatus*, ♂: Altai, Ivanovskij Mt.R.; 2 — *Metacolpodes buchannani*, ♀: Altai, Iogach River; 3 — *Epaphiopsis jacobsoni*, ♂, Bannaya River; 4–5 — *Ipelates altaicus*: holotype, ♀ (4), ♂, watershed of Inya and Belogolosov Korgon Rivers (5–6).

