

Обзор фауны жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Byrrhidae) Северной Азии

A review of pill beetle fauna (Coleoptera, Byrrhidae) of North Asia

С.Э. Чернышёв
S.E. Tshernyshev

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

Ключевые слова: Coleoptera, Byrrhidae, фауна, Северная Азия.

Key words: Coleoptera, Byrrhidae, fauna, North Asia.

Резюме. Представлен обзор фауны жуков-пилюльщиков Северной Азии, включающей 45 видов из 10 родов двух подсемейств. Показано, что практически все роды, за исключением *Lamprobyrrhulus* Ganglbauer, 1902 и подрода *Byrrhus* (*Aeneobyrrhus*) Pütz, 1998, имеют голарктическое распространение, тогда как фауна пилюльщиков Северной Америки более оригинальна и включает пять родов, распространенных только в Америке. Доля видов с голарктическим распространением (8 видов) составляет 17 %, широкораспространённых в Палеарктике — 19 % (9 видов); локальных восточно-северо-сибирских — 19 % (9), локальных в горах Южной Сибири — 29 % (14), в Приморье — 16 % (7). Показано, что вполне вероятно нахождение «американских» видов из родов *Curimopsis* Ganglbauer, 1902, *Morychus* Erichson, 1846, *Byrrhus* Linnaeus, 1758 по Северу региона.

Abstract. A review of the pill beetle fauna, including 45 species of 10 genera and two subfamilies, is presented. Eight genera and subgenera occurring in North Asia have Holarctic distributions. *Lamprobyrrhulus* Ganglbauer, 1902 and *Byrrhus* (*Aeneobyrrhus*) Pütz, 1998 are limited in their ranges by Palaearctic territory. The North American pill beetle fauna includes five genera with Nearctic distributions and is more specific. It is shown that 8 species (17 %) of the fauna are Holarctic in their ranges, 9 (20 %) are widespread in the Palaearctic, 9 (19 %) are locally distributed in eastern and northern Siberia, 14 (29 %) occur in the mountains of southern Siberia and 7 (16 %) in the Primorie. Some species of *Curimopsis* Ganglbauer, 1902, *Morychus* Erichson, 1846, and *Byrrhus* Linnaeus, 1758 currently known only from North America probably occur in northern Siberia.

Введение

Жуки пилюльщики, связанные в своём развитии с печёночными мхами, распространены практически во всех ландшафтных зонах — от арктических тундр до песчаных полупустынь, однако наибольшего таксономического разнообразия эта группа достигает всё же в таёжных и тундровых ландшафтах, как зонального, так и высотного характера формирования. Так, в аридных полупусты-

нях Тибетского нагорья, сухих степях Индии, Пакистана, стран Средней Азии распространены представители подрода *Byrrhus* (*Asiatobyrrhus*) Paulus, 1971, *Curimopsis* Ganglbauer, 1902, в сухих степях Центральной Азии — *Porcinolus* Mulsant et Rey, 1869, в тропических странах Дальнего Востока и Притихоокеанья наибольшую численность имеют *Byrrhocomus* Fabbri, 2003, *Synorychomus* Fabbri 2003, подавляющее большинство представителей трибы *Simplocariini*: *Cryosimplocaria* Paulus, 1982, *Himalayoligus* Fabbri, 2002, *Horiella* Takizava, 1983 и *Simplocaria* (*Simplocaria*) Stephens, 1829 [Jaeger, Pütz, 2006]. Поэтому назвать Byrrhidae исключительно «таёжной» или «тундровой» бореальной группой нельзя. Несмотря на это, в качестве модельного вида для характеристики уникального ландшафта северных территорий Азии — тундростепей, традиционно используется именно пилюльщик *Morychus viridis* Kuzmina et Korotiaev, 1987 [Берман, 1990, 1992, 2001], хотя и отмечалось, что в силу обилия остатков *Morychus* в отложениях в разрезах разных частей Северо-Востока Азии, трудно использовать виды этого рода в качестве индикаторных [Берман, 1990, 1992, 2001; Берман, Алфимов, 1998; Берман и др., 2002; Алфимов и др., 2003].

В азиатской части России, традиционно называемой Северной Азией и представленной в качестве субрегиона Евразии административно очерченного границами Уральского, Сибирского и Дальневосточного федерального округов, присутствует широкий спектр ландшафтов — от песчаных и каменных пустынь Убсунурского района Тувы и Кош-Агачского в Республике Алтай до арктических тундр и пустынь на севере — от Полярного Урала до Чукотки, Якутии и Камчатки. В большинстве типов этих ландшафтов пилюльщики присутствуют, включены в состав отдельных локальных, зональных, высотно-поясных фаун. Присутствие видов с определёнными экологическими

предпочтениями в изучаемых локалитетах позволяет судить об условиях, складывающихся в данном ландшафте, даёт возможность описать характер фауны. Это становится более важно в настоящее время, поскольку активно проводятся палеонтологические исследования, а в субфоссилиях отложений четвертичного периода обнаруживаются довольно много останков пилюльщиков [Киселёв, 1974, 1981; Кузьмина, 1989; Зиновьев, 2003, 2005, 2012; Кузьмина, Мэтьюз, 2012]. Конечно же, реконструируемые фауны, а на их основе — ландшафты прошлых лет, как правило, не совпадают с границами рецентных, поэтому интересно рассмотреть — каково же распространение пилюльщиков на территории и их распределение в ландшафтах в настоящее время, поскольку, имея представление о рецентных фаунах, вполне возможно рассмотреть тренды в их движении в сравнении с ископаемыми данными. Иными словами, рассмотреть генезис фауны в пределах определённого промежутка времени.

Несмотря на пристальное внимание в последнее время к группе со стороны систематиков, экологов [Берман, Мордкович, 1979; Берман, Жигульская, 1989; Берман, 1990, 1992, 2001], палеонтологов [Киселёв, 1974, 1981; Кузьмина, 1989; Berman, 1990; Зиновьев, Малозёмов, 2002; Зиновьев, 2003, 2005, 2012; Зиновьев, Нестерков, 2003; Зиновьев, Ольшванг, 2003; Kuzmina et al., 2008; Kiselev, Nazarov, 2009; Berman et al., 2011; Кузьмина, Мэтьюз, 2012], крупных региональных обзоров и сводок, практически не было сделано.

Первые сведения о распространении семейства на территории азиатской части России были приведены в крупнейшей сводке «Жуки России и Западной Европы» Г.Г. Якобсона [1905–1915], где впервые были обобщены азиатские локалитеты для видов (по губернскому делению территорий, принятому в то время). Так, в роде *Simplocaria* были даны 6 видов: *S. basalis* Sahlb., 1903 (Енисейск, Якутск, Забайкалье); *S. obscuripes* Poppius, 1904 (Якутск); *S. macularis* Reitter, 1896 (Якутск, Иркутск); *S. metallica* (Sturm, 1807) (? Сибирь); *S. elongata* Sahlb., 1903 (Енисейск); *S. nebulosa* Poppius, 1904 (Якутск). В роде *Morychus* были указаны два вида из двух подродов, собственно *Morychus aeneus* F. (причём был дан локалитет в Якутске, являющийся *terra typica* для считавшегося тогда синонимом *M. subparallelus* Motsch., 1859), и *M. (Arctobyrrhus) dovensis* (Münst., 1902) (Енисейск, Якутск, Забайкалье). *Lamprobyrrhulus nitidus* (Schaller, 1783) приводился для Томска. *Chrysobyrrhulus rutilans* (Motsch., 1845), ныне отнесённый к *Morychus*, отмечался для Алтая и Иркутска. В роде *Cytilus* Er. приводились два вида: *C. sericeus* (Forster, 1771) (Тобольск, Томск, Енисейск, Приморск. (Амур)) и *C. scutellaris* Steff., 1843 (Камчатка), ныне — младший синоним *C. sericeus*. Из *Byrrhus* L. виды: *B. fasciatus* Forster, (1771) — Енисейск, Приморск. (Командорские острова, Южноуссурийск); *B. arietinus* Steff., 1843 — Якутск; *B. pustulatus* Forster, (1771) — Томск, Ени-

сейск; *B. pilula* (L., 1758) — Оренбург, Томск, Забайкалье, Приморск. (Камчатка, Амур, Южноуссурийск); *B. subaeneus* Reitter, 1896 — Иркутск. *Porcinolus murinus* (F., 1794) отмечался в Сибири для Томска и Иркутска. В роде *Syncalypta* Steph. для территории Северной Азии были известны лишь четыре вида, один из которых — ошибочно, причём первые три сейчас относятся к роду *Curimopsis* Ganglb., последний — к *Chaetophora* Kirby et Spence: *S. cyclolepidia* Münst. (Иркут); *S. paleata* Er. (Южная Сибирь); *S. setosa* (Waltl, 1838) — Южноуссурийск (ошибочно); и *S. spinosa* (Rossi, 1794) для Томска. Несмотря на некоторую поверхностность и компилятивность (Г.Г. Якобсон не был специалистом по этой группе и черпал информацию, большей частью, из европейских каталогов и работ Dalla Torre [1911]), сводка представляет добротную информацию об основном составе северо-азиатской фауны пилюльщиков.

Уже много позднее Г. Паулюс [Paulus, 1970] описал два новых вида: *Syncalypta (Curimopsis) obenbergeri* Paulus (Чита, Забайкалье), *S. (C.) sibirica* Paulus (истоки реки Иркут). В 1987 году С.А. Кузьмина и Б.А. Коротяев описали новый вид *Morychus viridis* Kuzm et Kor., 1987 из Северо-Востока Сибири, Магаданской области [Кузьмина, Коротяев, 1987]. Вид был многочислен и хорошо отличался от близкого распространённого в регионе, как тогда считалось, *M. aeneus*, почти лишёнными опушения, с ярко-зелёным металлическим блеском надкрыльями с чёткой пунктировкой.

В 1989 году вышла замечательная глава по *Byrrhidae* в Определителе насекомых Дальнего Востока СССР, написанная Г.Ш. Лафером [1989]. Пожалуй, это была вторая после Якобсона, по Северной Азии, и первая — по Дальнему Востоку сводка по *Byrrhidae*. Здесь были описаны новые для науки виды *Simplocaria kurilensis* Lafer, 1989, *S. kamtschatsensis* Lafer, 1989, *S. maritima* Lafer, 1989, *Curimopsis ussuriensis* Lafer, 1989. Конечно, в определителе присутствуют недостатки, например, нет некоторых видов и родов (например, *Exomella sikhotealinensis* Pütz et Lafer, 1995, *Byrrhus sochondensis* Tshernyshev, 1999, *Morychus subparallelus* Motschulsky, 1859, *M. ostasiaticus* Tshernyshev, 1997), обнаруженных позднее, самостоятельность некоторых видов *Simplocaria* вызывает сомнение, есть ошибки среди некоторых приводимых видов, например, *Byrrhus ekashi* Kôno, 1934 не встречается на Дальнем Востоке, а *B. sachalinensis* Matsumura, 1911 является младшим синонимом *B. geminatus* LeConte, 1854 [Jaeger, Pütz, 2006]. Тем не менее, эта работа — первая серьёзная сводка по пилюльщикам Северной Азии, данные по распространению и определительные таблицы видов которой не потеряли актуальности и по настоящее время.

С 1990-х годов прошлого столетия фауна пилюльщиков азиатской части России подверглась активному изучению и ревизии. Так, в 1990 г. Б.А. Коротяев описал из гор Алтая *Byrrhus bermani*

Ког., 1990 — с металлически зелёными покровами и характерной ребристой поверхностью надкрылий. В этой же работе Б.А. Коротяев впервые привёл для Тувы (Мугур-Аксы) и Магаданской области (среднее течение Колымы) вид *C. cyclolepidia* Müntst. Два года спустя А. Пютц [Pütz, 1992] описал вид *C. uralensis* с Полярного Урала, который позднее был синонимизирован с видом *C. moosilauke* Johnson, 1986 описанным с горы Музилауке в Северной Америке ранее [Johnson, 1986]. В 1995 году [Pütz et al., 1995] впервые в Палеарктике в Приморье был обнаружен род *Exomella* Casey, 1914 и описан новый для науки вид — *E. sikhotealinensis* Pütz et Lafer, 1995.

В 1997 году вышли сразу две работы по сибирским пилюльщикам: в первой [Tshernyshev, Dudko, 1997] был описан второй вид бирруса с металлически блестящими покровами — *Byrrhus (Asiatobyrrhus) mordkovitshi* Tshern. et Dudko, 1997, а во второй [Tshernyshev, 1997] — впервые ревизован род *Morychus* Er. Было показано, что в азиатской части России не встречается *M. aeneus*, его здесь заменяет в степных биотопах *M. ostasiaticus* Tshern., 1997, а на севере — *M. subparallellus* Motsch., который ранее считался младшим синонимом *M. aeneus* и *Morychus viridis* Kuzm et Kor. В горах Южной Сибири обитают два вида — *M. rutilans* (Motsch., 1845) и *M. dudkorum* Tshern., 1997. Какие же виды и как распределены в ландшафтах Северо-Восточной Сибири оставалось неясным в силу нехватки оригинального материала.

А. Пютц [Pütz, 1998] по материалам из Приморья описал в 1998 году два новых вида пилюльщиков: *Byrrhus kuznetsovi* Pütz, 1998 и *B. franzi* Pütz, 1998.

В 1999 году были описаны новые для науки виды пилюльщиков: *Byrrhus sochondensis* Tshern., 1999 [Tshernyshev, Pütz, 1999] — самый маленький представитель рода, в длину не превышающий 4,8 мм; *B. (Aeneobyrrhus) subaeneus sayanicus* Tshern., 1999 с Западного Саяна и *Morychus yamalus* Tshern., 1999 с полуострова Ямал. Годом позже [Tshernyshev, Dudko, 2000] из высокогорий Алтая и Тувы был описан вид *B. altaesayanus* Tshern. et Dudko, 2000, а из Хакассии — *B. eniseyensis* Tshern. et Dudko, 2000.

В 2002 г. была ревизована фауна подсемейства Syncalyptrinae России и сопредельных стран [Чернышёв, 2002], где были указаны характерные черты строения видов родов *Curimopsis* Ganglb. и *Chaetophora* Kirby et Spence, их распространение и место в ландшафтах. Несколько позднее [Чернышёв, 2005] вышла небольшая работа по пилюльщикам Лазовского заповедника, в которой, тем не менее, впервые в Южном Приморье отмечены виды *Exomella sikhotealinensis* Pütz et Lafer, *Byrrhus sochondensis* Tshern., *Simplocaria maritima* Lafer, 1989. В 2006 году вышла первая современная сводка по фауне Вуртхиде России и сопредельных стран [Чернышёв, 2006], в которой обобщены данные по

таксономическому составу и распространению жуков пилюльщиков центральной части Палеарктики. Позднее было продолжено изучение локальных фаун пилюльщиков Сохондинского [Дубатовол и др., 2004] и Лазовского [Чернышёв, 2009] заповедников, подготовлена ревизия фауны Syncalyptrinae России [Чернышёв, 2002], а позднее — *Curimopsis* Ganglb. Северной Азии с описанием двух новых для науки видов [Чернышёв, в печати].

Таким образом, за последнее время накоплен репрезентативный коллекционный материал и аргументированный литературный массив данных, что позволяет провести анализ существующей в настоящее время в северной Азии фауны жуков пилюльщиков, основной целью которого станет представление о современном распространении видов.

Распределение видов и родов пилюльщиков на территории Северной Азии

Традиционно обширный регион Северной Азии разбивают на несколько выделов, стараясь совместить с одной стороны — административные границы краёв, областей, республик, а с другой — природную зональность, чтобы сравнивать, всё же, фауны сходных по характеру окружающей среды территорий. Поскольку пилюльщики позиционируются преимущественно как обитатели северных типов ландшафтов, и при этом распространены и в тёплых аридных районах, интересно рассмотреть их распределение на территории Северной Азии в условных пределах трёх обширных областей — Северной, Южной и Дальневосточной при следующем делении (табл. 1, рис. 1): **Южная область** (в пределах примерно от 50° до 62° с.ш.) — **юг Урала и Сибири: 1.** Западная часть: Южный Урал, Западная Сибирь, Западный Алтай; **2.** Средняя часть: Средняя Сибирь: срединная часть Красноярского края, Восточный Алтай, Тува; **3.** Восточная часть: Прибайкалье, Забайкальский край. **Северная область** (к северу от 62° с.ш.) — **север и северо-восток Сибири: 4.** Западная часть: северные районы Урала, тайга и тундра Западной Сибири, Приполярный Ямал, Гыданский п-ов; **5.** Средняя Сибирь: север Красноярского края, Якутия; **6.** Северо-Восточная Сибирь: Магаданская область, Камчатка, Чукотка, Северо-Восточная Якутия. **Дальневосточная область — Дальний Восток России: 7.** Амурская область, Сахалин; **8.** Хабаровский край; **9.** Южное Приморье. Отдельно в таблице 1 рассмотрены виды, проходящие в Северную Америку (**10**).

При таком делении очевидно, что при учёте распределения видов будет сложно учесть зональность, поскольку фауна выраженной высотной поясности с горными тайгой, лесотундрой и тундрой скорее будет близка к соответствующей фауне зональных ландшафтов Северной области, и это об-

стоятельство будет учтено отдельно — при подсчёте в пределах Южной области отдельно выделены высокогорные виды, чтобы «выровнять» число «ожных» пилюльщиков относительно «северных».

Некоторую сложность в анализе фауны представляют таксономические проблемы, которые ещё сохранились в некоторых группах, несмотря на пристальное внимание к азиатской фауне пилюльщиков в последние годы, о чём было сказано выше. Так, одной из сложных групп в регионе остаётся род *Simplocaria* Steph. Ряд видов, описанных по нескольким или единственным экземплярам из Восточной и Северо-Восточной Сибири, *S. (Simplocaria) basalis* J.R. Sahlberg, 1903, *S. (S.) macularis* Reitter, 1896, *S. (S.) nebulosa* Poppius, 1904, *S. (S.) obscuripes* Poppius, 1904 и *S. (S.) kamshatensis* Lafer, 1989, вполне могут быть синонимами описанных ранее и известных из северных территорий Евразии видов *S. (S.) elongata* J.R. Sahlberg, 1903 *S. (S.)*, *metallica* (Sturm, 1807) или *S. (S.) semistriata* (Fabricius, 1794), но для валидного заключения необходимо исследование типовых экземпляров. Это

обстоятельство может снизить число узколокальных, эндемичных видов, населяющих территорию гор Южной Сибири.

Пилюльщики Южной области Северной Азии.

Территория южной области насыщена практически всеми типами азиатских ландшафтов — от пустынь до высокогорных тундр, в силу этого закономерно ожидать здесь наиболее разнообразную фауну среди всех областей Северной Азии. Действительно, здесь встречается 30 видов пилюльщиков из 45 известных в регионе, т.е. примерно 67 % от всего их видового разнообразия. Но из этого числа половина, 15 видов, являются высокогорными, населяющими ландшафты, сходные с северными зональными — высокогорные холодные степи, тайгу, лесотундру, тундру. Среди них — 11 «типичных» высокогорных видов: *Simplocaria (S.) semistriata* (F., 1794), *S. (S.) elongata* J.R. Sahlb., 1903, *Morychus (Byrrhobolus) rutilans* (Motsch., 1845), *M. (M.) dudorum* Tshern., 1997, *Arctobyrrhus dovrensis* Münt., 1902, *Byrrhus (Aeneobyrrhus) bermani* Kor., 1990, *B. (A.) mordkovitshi* Tshern. et Dudko,

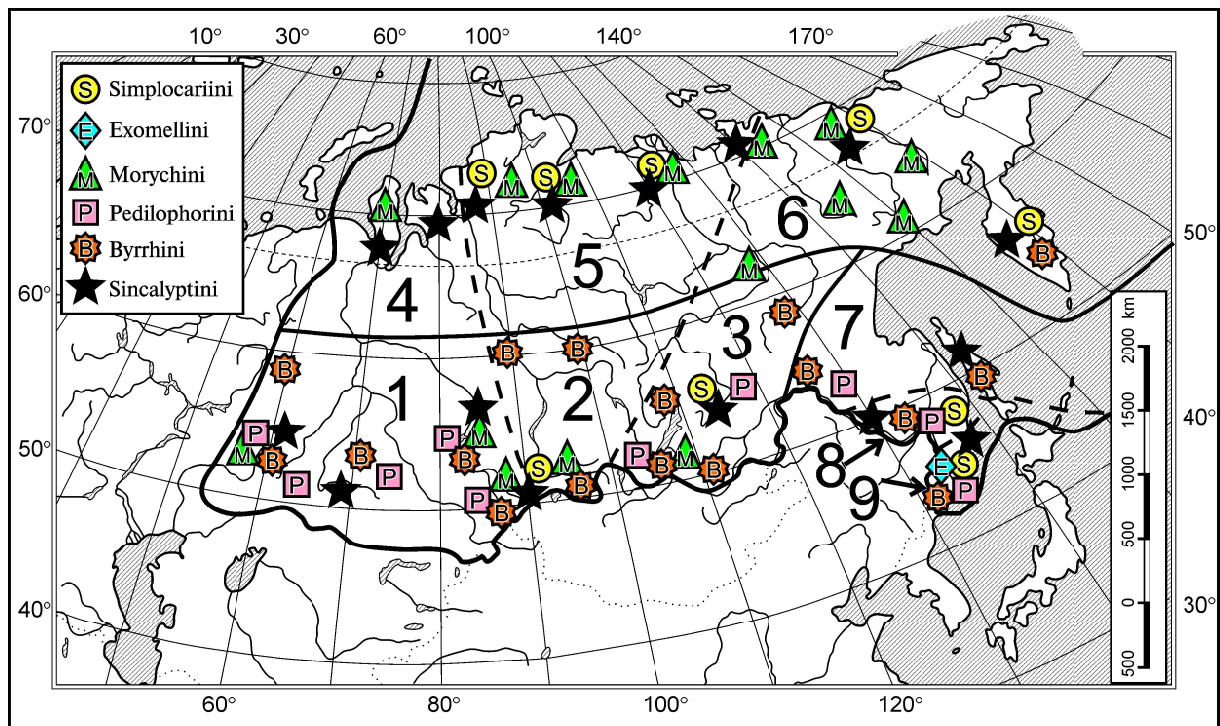


Рис. 1. Распределение жуков пилюльщиков в регионах Северной Азии: Южная область — Юг Урала и Сибири: 1 — Западная часть: Южный Урал, Западная Сибирь, Западный Алтай; 2 — Средняя часть: Средняя Сибирь: срединная часть Красноярского края, Восточный Алтай, Тува; 3 — Восточная часть: Прибайкалье, Забайкальский Край. Северная область — север и северо-восток Сибири: 4 — Западная часть: северные районы Урала, тайга и тундра Западной Сибири, Приполярный Ямал, Гыданский п-ов; 5 — Средняя Сибирь: север Красноярского края, Якутия; 6 — Северо-Восточная Сибирь: Магаданская область, Камчатка, Чукотка, СВ Якутия. Дальневосточная область — Дальний Восток России: 7 — Амурская область, Сахалин; 8 — Хабаровский край; 9 — Южное Приморье. Значки, обозначающие трибы пилюльщиков пояснены в легенде карты в верхнем левом углу.

Fig. 1. Pill beetle distribution in regions of North Asia as follows: **Southern Area, South of the Ural and Siberia:** 1 — Western part: South Urals, West Siberia, West Altai; 2 — Central part: Central Siberia: central part of Krasnoyarskii Krai, East Altai, Tuva; 3 — Eastern part: Pribaikalie, Zabaikalskii Krai. **Northern Area, North and North-East Siberia:** 4 — Western part: northern part of the Urals, taiga and tundra of West Siberia, Circumpolar Yamal, Gydanskii peninsula; 5 — Central Siberia: northern part of Krasnoyarskii Krai, Yakutia; 6 — North-East Siberia: Magadanskaya oblast, Kamchatka, Chukotka, North-East Yakutia. **Far-Eastern Area, the Far East of Russia:** 7 — Amurskaya oblast, Sakhalin; 8 — Khabarovskii Krai; 9 — Southern Primorie. Pill beetle tribes designations are given in the legend in the left corner of the map.

Таблица 1. Распределение жуков пилюльщиков в регионах Северной Азии и их наличие на территории Северной Америки

Table 1. Pill beetle distribution in regions of North Asia and their presence in a territory of North America

Название таксона	Южная область			Северная область			Дальневосточная область			Северная Америка
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Simplocariini	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Simplocaria</i> Stephens, 1829	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>S. (Simplocaria) semistriata</i> (Fabricius, 1794)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>S. (S.) macularis</i> Reitter, 1896	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. (S.) basalis</i> J.R. Sahlberg, 1903	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. (S.) nebulosa</i> Poppius, 1904	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. (S.) obscuripes</i> Poppius, 1904	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. (S.) elongata</i> J.R. Sahlberg, 1903	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>S. (S.) metallica</i> (Sturm, 1807)	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>S. (S.) kamtschatensis</i> Lafer, 1989	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>S. (S.) kurilensis</i> Lafer, 1989	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>S. (S.) maritima</i> Lafer, 1989	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Exomellini	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Exomella</i> Casey, 1914	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>E. sikhotealinensis</i> Pütz et Lafer, 1995	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Morychini	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Morychus</i> Erichson, 1846	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Morychus (Byrrhobolus) rutilans</i> (Motschulsky, 1845)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. (Morychus) aeneus</i> (Fabricius, 1775)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. (M.) dudkorum</i> Tshernyshev, 1997	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. (M.) ostasiaticus</i> Tshernyshev, 1997	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>M. (M.) yamalus</i> Tshernyshev, 1999	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>M. (M.) subparallelus</i> (Motschulsky, 1859)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>M. (M.) viridis</i> Kuzmina et Korotyaev, 1987	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Pedilophorini	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>Lamprobyrrhulus</i> Ganglbauer, 1902	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>L. nitidus</i> (Schaller, 1783)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
Byrrhini	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arctobyrrhus</i> Münster, 1902	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>A. dovrensis</i> Münster, 1902	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Byrrhus</i> Linnaeus, 1767	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Byrrhus (Aeneobyrrhus) bermani</i> Korotyaev, 1990	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (A.) mordkovitshi</i> Tshernyshev et Dudko, 1997	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (B.) altaesayanus</i> Tshernyshev et Dudko, 2000	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (B.) eniseyensis</i> Tshernyshev et Dudko, 2000	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (A.) subaeneus</i> (Reitter, 1896)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Byrrhus) arietinus</i> Steffahn, 1843	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>B. (B.) pilula</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>B. (B.) pustulatus</i> (Forster, 1771)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Название таксона	Южная область			Северная область			Дальневосточная область			Северная Америка
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Byrrhus (B.) fasciatus</i> (Forster, 1771)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>B. (B.) geminatus</i> LeConte, 1854	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+
<i>B. (B.) franzi</i> Pütz, 1998	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>B. (B.) kusnetzovi</i> Pütz, 1998	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>B. (B.) sochondensis</i> Tshernyshev, 1999	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Cytilus</i> Erichson, 1846	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>C. sericeus</i> (Forster, 1771)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>Porcinolus</i> Mulsant et Rey, 1869	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-
<i>P. murinus</i> (Fabricius, 1794)	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-
Syncalyptini	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Curimopsis</i> Ganglbauer, 1902	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. (Curimopsis) paleata</i> (Erichson, 1846)	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. (C.) monticola</i> Franz, 1967	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. (C.) moosilauke</i> Johnson, 1986	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>C. (C.) sibirica</i> (Paulus, 1970)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. (C.) obenbergeri</i> (Paulus, 1970)	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. (C.) cyclolepidia</i> (Münster, 1902)	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-
<i>C. (C.)</i> sp. 1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. (C.)</i> sp. 2	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. (C.) ussuriensis</i> Lafer, 1989	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Chaetophora</i> Kirby et Spence, 1823	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+
<i>Ch. spinosa</i> (Rossi, 1794)	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+
Всего/ без высокогорных	22/13	20/12	23/13	16	17	10	12	11	14	8
	30 / 15			23			18			

Южная область, Юг Урала и Сибири: 1 — Западная часть: Южный Урал, Западная Сибирь, Западный Алтай; 2 — Средняя часть: Средняя Сибирь: срединная часть Красноярского края, Восточный Алтай, Тува; 3 — Восточная часть: Прибайкалье, Забайкальский Край. **Северная область, север и северо-восток Сибири:** 4 — Западная часть: северные районы Урала, тайга и тундра Западной Сибири, Приполярный Ямал, Гыданский п-ов; 5 — Средняя Сибирь: север Красноярского края, Якутия; 6 — Северо-Восточная Сибирь: Магаданская область, Камчатка, Чукотка, СВ Якутия. **Дальневосточная область, Дальний Восток России:** 7 — Амурская область, Сахалин; 8 — Хабаровский край; 9 — Южное Приморье. 10 — виды, проходящие в Северную Америку.

Southern Area, South of the Ural and Siberia: 1 — Western part: South Urals, West Siberia, West Altai; 2 — Central part: Central Siberia: central part of Krasnoyarskii Krai, East Altai, Tuva; 3 — Eastern part: Pribaikalie, Zabaikalskii Krai. **Northern Area, North and North-East Siberia:** 4 — Western part: northern part of the Urals, taiga and tundra of West Siberia, Circumpolar Yamal, Gydanskii peninsula; 5 — Central Siberia: northern part of Krasnoyarskii Krai, Yakutia; 6 — North-East Siberia: Magadanskaya oblast, Kamchatka, Chukotka, North-East Yakutia. **Far-Eastern Area, the Far East of Russia:** 7 — Amurskaya oblast, Sakhalin; 8 — Khabarovskii Krai; 9 — Southern Primorie. 10 — species penetrated to the North of North America.

1997, *B. (A.) subaeneus* (Reitter, 1896), *B. (Byrrhus) eniseyensis* Tshern. et Dudko, 2000, *B. (B.) altaesayanus* Tshern. et Dudko, 2000 и *C. (C.) moosilauke* Johnson, 1986, а также четыре вида, встречающиеся как в равнинных лесах, на болотах, берегах озёр и рек, так и в высокогорьях: *Byrrhus (Byrrhus) arietinus* Steff., 1843, *B. (B.) pilula* (L., 1758), *B. (B.) pustulatus* (Forst., 1771), *B. (B.) fasciatus* (Forst., 1771).

Среди «типичных» высокогорных видов, тех, которые в пределах Южной области встречаются

исключительно в горах, восемь — *Morychus rutilans* (Motsch.), *M. (M.) dudkorum* Tshern., *Byrrhus (Aeneobyrrhus) bermani* Kor., *B. (A.) mordkovitshi* Tshern. et Dudko, *B. (B.) altaesayanus* Tshern. et Dudko, *B. (B.) eniseyensis* Tshern. et Dudko, *B. (A.) subaeneus* (Reitter) и *B. (B.) franzi* Pütz — эндемики Алтае-Саянской Горной системы, причём ближайшие родственники подрода *Aeneobyrrhus* обитают в горах Тянь-Шаня, а *Morychus rutilans* (Motsch.), относимого ранее к отдельному подроду *Byrrhobolus* — в Непале (полная синонимия *Byrrhobolus* с *Morychus*

[Johnson, 1985] вызывает сомнение: вероятно, это всё же хороший подвид). Эти виды встречаются в горных тундрах и тайге и распространены большей частью локально: *Byrrhus (Aeneobyrrhus) bermani* Kog. *B. (A.) mordkovitschi* Tshern. et Dudko, *B. (A.) subaeneus* (Reitter), *B. (B.) eniseyensis* Tshern. et Dudko — на Восточном Алтае и граничащих Саянах (причём на Восточном Саяне обитает номинативный подвид *B. (A.) subaeneus subaeneus* (Reitter), а на западном — *B. (A.) subaeneus sayanicus* Tshern., 1999). Только два вида — *Morychus rutilans* (Motsch.) и *B. (B.) altaesayanus* Tshern. et Dudko имеют более широкий ареал, и встречаются как в западной, так и в восточной частях Алтае-Саянской горной системы. Безусловно, эндемики характеризуют специфику фауны и подчеркивают её оригинальность, но в анализе движения фауны Северной Азии, как рецетной, так и недавнего прошлого, менее «важны», поскольку не отмечаются в удалённых локалитетах за пределами своего нынешнего ареала. Гораздо более интересными в этом отношении являются виды с более широким распространением, захватывающим соседние природные зоны и географические выделы. Поэтому *Simplocaria (S.) semistriata* (F.), *S. (S.) elongata* J.R. Sahlb., *Arctobyrrhus dovrensis* Münt., *C. (C.) moosilauke* Johnson, а вместе с ними не столько высокогорные, сколько таёжно-тундровые *Byrrhus (Byrrhus) arietinus* Steff., *B. (B.) pilula* (L.), *B. (B.) pustulatus* (Forst.), *B. (B.) fasciatus* (Forst.) и *C. sericeus* (Forst.), встречающиеся в пределах Южной области довольно равномерно с запада на восток, и обитающие на равнинах — в лесах разных типов (от берёзовых колков до тайги), заболоченных лугах и старых болотах (рямах), а в высокогорьях поднимаясь вверх до тайги и таёжно-тундрового криволесья, представляют хорошую группу бореальных видов в составе фауны этой области.

В равнинной части Южной области предпочитаемые пилюльчиками ландшафты — лесостепь и таёжные леса, а в предгорьях и высокогорных котловинах Алтая, степях Южного Урала, юга Омской и Новосибирской областей, Туве и Хакасии — степи разного характера формирования, но, как правило, в композиции с печёночными мхами и лишайниками. Так, наиболее обычными для лесной зоны являются *Lamprobyrrhulus nitidus* (Schaller, 1783), *C. sericeus* (Forst.) и *B. (B.) pustulatus* (Forst.), часто эти виды можно наблюдать в городских парках и ботанических садах. Для более аридных ландшафтов — степей и лесостепи характерны виды *M. (M.) ostasiaticus* Tshernyshev, 1997, *P. murinus* (Fabricius, 1794), *Curimopsis (Curimopsis) paleata* (Erichson, 1846) и *C. (C.) monticola* Franz, 1967. Все эти виды крайне редки в сборах в настоящее время, и отнести их к доминантам фауны жесткокрылых нельзя. Если *M. (M.) ostasiaticus* ещё обнаруживается в степях Новосибирской и Омской областей, то *P. murinus* встречается в степях Алтая и Монголии; *C. (C.) monticola* явно тяготеет к песчаным

почвам предгорий и локально обнаруживается от Южной Европы до Карпат, далее — на Урале, Алтае, Туве и Монголии. Этот вид — спутник горных степей и может быть хорошим индикатором этого типа ландшафтов.

В целом, фауна Южной области отличается высокой оригинальностью относительно соседних фаун — здесь встречается 9 специфичных видов, не заходящих в соседние области, что составляет 30 % от всего состава фауны области. Аридные лесостепные и степные ландшафты выделяют Южную область и определяют специфику её фауны наряду со спецификой видового состава в связи с высотной зональностью и высоким эндемизмом. Следует отметить, что довольно много общих видов с соседними Северной и Дальневосточной областями наблюдается среди лесных таёжных обитателей, есть и общие виды с Северной областью и среди тундровых, как, например, *Simplocaria (S.) semistriata* (F.), *S. (S.) elongata* J.R. Sahlb., *Arctobyrrhus dovrensis* Münt., *C. (C.) moosilauke* Johnson. Тем не менее, основной характерной чертой фауны области, всё же, следует считать именно аридный элемент, виды, населяющие соответствующие типы ландшафтов, ареал которых простирается далее на юг Центральной Азии.

Пилюльчики Северной области Северной Азии. Фауна Северной области отличается большим, по сравнению с Южной, числом видов рода *Simplocaria*, а по сравнению с Дальневосточной — видов *Morychus* и *Curimopsis*. Виды рода *Simplocaria* тяготеют к прибрежным ландшафтам с тундровым покровом, в похожих биотопах, но на заметном удалении от побережий предпочитают обитать *Curimopsis* и *Morychus*. Несмотря на то, что фауна в целом сложена широкораспространёнными видами, здесь также присутствуют эндемики, хоть их и не так много. Это три вида *Morychus*: *M. (M.) yamalus* Tshernyshev, 1999, *M. (M.) subparallelus* (Motschulsky, 1859), *M. (M.) viridis* Kuzmina et Korotyaev, 1987, и три вида *Curimopsis* — *C. (C.) sibirica* (Paulus, 1970) и два недавно обнаруженных новых для науки вида [Чернышёв, в печати].

В тундровой зоне здесь безусловные лидеры по численности виды *Simplocaria (S.) semistriata* (F.), *S. (S.) elongata* J.R. Sahlb. и *S. (S.) metallica* (Sturm). Эти виды, пожалуй, идут по всему северному побережью Северной области от Урала до Чукотки, как и вид *C. (C.) moosilauke* Johnson. Любопытно, что в западной части чаще встречаются виды *M. (M.) yamalus* Tshern. и *C. (C.) cyclolepidia* (Münt.), в Средней части — *M. (M.) yamalus* Tshern. и *M. (M.) subparallelus* (Motsch.), в Северо-восточной — *M. (M.) subparallelus* (Motsch.) и *M. (M.) viridis* Kuzm. et Kog. Последнему виду посвящено много серьёзных работ, детально изучена биология вида, показана его роль в ландшафте, в том числе индикаторная ценность в северных тундростепях [Берман, Жигульская, 1989; Берман 1990, 1992, 2001; Кузьмина, Мэтьюз, 2012]. Другие виды пилюль-

шиков изучены заметно хуже, можно только в целом предполагать их приуроченность к тундровым ландшафтам по частоте сборов на Севере.

Любопытно, что в центральной части области отмечены два обитающих только здесь вида *Curimopsis* — *C. (C.) sibirica* (Paulus, 1970) и недавно обнаруженный новый вид, а в соседней северо-восточной части наблюдается «выпадение» видов *Byrrhus* — в силу отсутствия таёжных ландшафтов.

Таким образом, в Северной области отмечено 6 эндемичных видов, что немногим меньше, чем в Южной области, но доля их от общего числа видов области не меньше 26 %, хотя оригинальность фауны относительно соседних областей ниже, поскольку имеется довольно много общих видов. Тем не менее, Северная область характеризуется обширными площадями, занятыми таёжными и тундровыми ландшафтами, а соответственно, фауна здесь представлена характерными для данных ландшафтов видами. Среди них специфичных — 8, или 35 % видового состава области. И если в Южной и Дальневосточной областях находки *Simplocaria* (*S. semistriata* (F.), *S. (S.) elongata* J.R. Sahlb. и *S. (S.) metallica* (Sturm) крайне редки, то для Северной — типичны. Среди таёжных видов здесь преимущественно встречаются *B. (Byrrhus) arietinus* Steff., *B. (B.) pilula* (L.), *B. (B.) pustulatus* (Forst.), *B. (B.) fasciatus* (Forst.) и *B. (B.) geminatus* LeConte, нередко *C. sericeus* (Forst.). Но наиболее значимыми в ландшафтных исследованиях традиционно считаются виды рода *Morychus*.

Пилюльщики Дальневосточной области Северной Азии. Площадь области значительно меньше в сравнении с соседними, что, однако, не снижает оригинальности и специфики населяющей её фауны. На долю области приходится 18 видов, или 40 % от всего видового состава семейства Северной Азии, что довольно много. Ядро фауны составляют широкораспространённые в Евразии виды, часть которых также проходит и в Северную Америку: *S. (S.) semistriata* (F.), *L. nitidus* (Schall.), *B. (Byrrhus) arietinus* Steff., *B. (B.) pilula* (L.), *B. (B.) pustulatus* (Forst.), *B. (B.) fasciatus* (Forst.), *B. (B.) geminatus* LeConte, *C. sericeus* (Forst.), *P. murinus* (F.), *C. (C.) moosilauke* Johnson, *C. (C.) cyclolepidia* (Münst.) и *Ch. spinosa* (Rossi). Подавляющее большинство из них связаны с лесами, болотистыми местами, опушками и полянами. Пожалуй, только присутствие *P. murinus* (F.), предпочитающего аридные степные биотопы, менее ожидаемое, а наличие *S. (S.) semistriata* (F.) подчёркивает «прибрежную» составляющую в фауне области.

Фауна Дальневосточной области имеет общие черты с фаунами других областей, в первую очередь, за счёт широкораспространённых лесных видов с одной стороны, с другой стороны, есть сходство и среди специфичных таксонов. Так, Северная фауна характеризуется обилием *Simplocaria*, Дальневосточная фауна так же богата видами этого рода. Безусловно, это объясняется «при-

брежным» характером областей, ведь именно на побережье встречаются виды этого рода. Правда, в Дальневосточной области, особенно к югу, они сменяются другими, теплолюбивыми видами рода: *S. (S.) kurilensis* Lafer, 1989 и *S. (S.) maritima* Lafer, 1989. Упомянутый выше вид *P. murinus* (F.) является специфическим для фауны Южной области, и его нахождение в Дальневосточной области не только подчёркивает «южный» аспект фауны, но и говорит о близких контактах между видами этих областей. Более любопытным фактом стала общность фаун этих двух областей относительно двух эндемиков, ареал которых захватывает части обеих областей. Это виды *C. (C.) obenbergeri* (Paulus, 1970) и *B. (B.) sochondensis* Tshernyshev, 1999. Первый был описан из окрестностей Байкала, позднее собран в районе Больших Котов на Байкале, в Забайкальском и Хабаровском краях, прилегающих районах Монголии, и на Сихоте-Алине [Чернышёв, 2002]. Вторым видом, *B. (B.) sochondensis* Tshern., впервые был обнаружен в высокогорной тайге и тундре Сохондинского заповедника [Tshernyshev, Pütz, 1999], и сравнительно недавно — в сборах в Сихоте-Алинском и Лазовском заповедниках, расположенных в Приморском крае [Чернышёв, 2005, 2009]. По сравнению с Забайкальем, на Дальнем Востоке вид отмечен в нескольких удалённых локалитетах, причём на более низких высотах (1200–1400 м н.у.м.) — в горной тундре, кедрово-широколиственных лесах, где встречался на полянах в долинных лесах у рек. В Южной области вид отмечался только однажды, и только в высокогорьях Сохондинского заповедника. Здесь он был отловлен в ловушки, стоявшие на границе тайги и высокогорной тундры. Таким образом, сходство фаун Южной и Дальневосточной областей наблюдаются не только на «южных» видах, но и таёжно-тундровых.

Несмотря на небольшую площадь, Дальневосточную область населяют 5 эндемиков: *S. (S.) kurilensis* Lafer, 1989, *S. (S.) maritima* Lafer, 1989, *E. sikhotealinensis* Pütz et Lafer, 1995, *B. (B.) kusnetzovi* Pütz, 1998 и *C. (C.) ussuriensis* Lafer, 1989, что составляет примерно 28 % от общего видового состава пилюльщиков области. Специфические для области виды составляют 39 % видового состава.

Итак, фауна пилюльщиков условно выделенных Южной, Северной и Дальневосточной областей неравномерна, специфична и отличается оригинальностью видового состава. Специфичные виды, характерные для фаун областей, и не входящие в соседние, составляют от 30 % (в Южной), до 35 % (в Северной) и 39 % (в Дальневосточной) от всего состава фаун областей. Высока доля эндемиков. В Южной области их 8, или 27 % от видового состава области, в Северной — 6, или 26 %, в Дальневосточной — 5, или 28 %. Южную область выделяют аридные лесостепные и степные ландшафты, которые определяют специфику её фауны (*Porcinolus* и *Morychus*) наряду со спецификой видового

состава в связи с высотной зональностью, Северная область характеризуется обширными площадями, занятыми таёжными и тундровыми ландшафтами, а соответственно, фауна здесь представлена характерными для данных ландшафтов видами родов *Simplocaria*, *Curimopsis* и *Morychus*. Как Северную, так и Дальневосточную области характеризуют «прибрежные» элементы — виды рода *Simplocaria*, но только в Дальневосточной области отмечена триба *Ehomelini*, отсутствующая в других регионах Евразии. Многообразие и специфика ландшафтов, формирующихся на сравнительно небольших высотах при большой влажности, определяет специфику фауны этой области и высокий эндемизм её состава.

Специфика фауны пилюльщиков Северной Азии

Уровень эндемизма. Несмотря на сравнительно невысокое видовое разнообразие, фауна Северной Азии богата узколокальными видами, ареалы которых ограничены данной территорией. Они составляют 60 % всего видового состава, 27 видов из 45. Любопытно, что эндемики практически в равной мере представлены во всех условно выделенных областях и составляют около трети видов в каждой области, подчёркивая оригинальность каждой из них. Уместно привести полный список видов пилюльщиков эндемиков Северной Азии: *Simplocaria* (*S.*) *macularis* Reitter, *S.* (*Simplocaria*) *basalis* J.R. Sahlb., *S.* (*S.*) *nebulosa* Popp., *S.* (*S.*) *obscuripes* Popp., *S.* (*S.*) *kamtshatensis* Lafer, *S.* (*S.*) *kurilensis* Lafer, *S.* (*S.*) *maritima* Lafer, *E. sikhotealinensis* Pütz et Lafer, *Morychus* (*Byrrhobolus*) *rutilans* (Motsch.), *M.* (*M.*) *dudkorum* Tshern., *M.* (*M.*) *ostasiaticus* Tshern., *M.* (*M.*) *yamalus* Tshern., *M.* (*M.*) *subparallelus* (Motsch.), *M.* (*M.*) *viridis* Kuzm. et Kor., *Byrrhus* (*Aeneobyrrhus*) *bermani* Kor., *B.* (*A.*) *mordkovitshi* Tshern. et Dudko, *B.* (*B.*) *altaesayanus* Tshern. et Dudko, *B.* (*B.*) *eniseyensis* Tshern. et Dudko, *B.* (*A.*) *subaeneus* (Reitt.), *B.* (*B.*) *franzi* Pütz, *B.* (*B.*) *kusnetzovi* Pütz, *B.* (*B.*) *sochondensis* Tshern., *Curimopsis* (*C.*) *sibirica* (Paulus), *C.* (*C.*) *obenbergeri* (Paulus), *C.* (*C.*) sp. 1, *C.* (*C.*) sp. 2, *C.* (*C.*) *ussuriensis* Lafer. Даже несмотря на возможную синонимичность ряда таксонов при дальнейших таксономических ревизиях, всё равно эндемики будут составлять почти половину всего видового состава региона. Одна из черт эндемизма пилюльщиков Северной Азии — видовой уровень, таксоны родового и выше уровней распространены широко, большей частью представлены и в Северной Америке.

Как видно из обсуждения выше, выделить какую-либо область Северной Азии как более «эндемичную» нельзя, хотя местные эндемики безусловно определяют характер локальных фаун. Так, эндемики Северной области, такие как *M.* (*M.*) *yamalus* Tshern., *M.* (*M.*) *subparallelus* (Motsch.), *M.* (*M.*) *viridis* Kuzm. et Kor., новые виды *Curimopsis*

определяют её холодный криофитный характер, а, например *Simplocaria* (*S.*) *macularis* Reitt., *S.* (*S.*) *basalis* J.R. Sahlb., *S.* (*S.*) *nebulosa* Popp., *S.* (*S.*) *obscuripes* Popp., *S.* (*S.*) *kamtshatensis* Lafer — наоборот, холодный «прибрежный»; ряд видов эндемиков Южной области, как, например, *Morychus* (*Byrrhobolus*) *rutilans* (Motsch.), *Byrrhus* (*Aeneobyrrhus*) *bermani* Kor., *B.* (*A.*) *mordkovitshi* Tshern. et Dudko, *B.* (*B.*) *altaesayanus* Tshern. et Dudko, *B.* (*B.*) *eniseyensis* Tshern. et Dudko, *B.* (*A.*) *subaeneus* (Reitt.) — специфику высокогорий, входящих в её состав, а *Morychus* (*M.*) *dudkorum* Tshern., *M.* (*M.*) *ostasiaticus* Tshern., *Curimopsis* (*C.*) *sibirica* (Paulus) и *C.* (*C.*) *obenbergeri* (Paulus) — «аридную» составляющую. В Дальневосточной области *B.* (*B.*) *kusnetzovi* Pütz, *B.* (*B.*) *sochondensis* Tshern., *C.* (*C.*) *ussuriensis* Lafer и *E. sikhotealinensis* Pütz et Lafer подчёркивают специфику фауны влажных долинных лесов, а *S.* (*S.*) *kurilensis* Lafer, *S.* (*S.*) *maritima* Lafer — её «прибрежный» характер.

В целом, высокий уровень эндемизма подчёркивает специфику фауны пилюльщиков Северной Азии и определяет её структуру.

Широкораспространённые виды. Общий анализ распространения видов, обитающих в Северной Азии, даёт следующую картину: доля видов с гомарктическим распространением (8 видов) составляет 17 %, широкораспространённых в Палеарктике — 19 % (9 видов); локальных восточно-северо-сибирских 19 % (9), локальных в горах Южной Сибири 29 % (14), в Приморье — 16 % (7). Таким образом, 36 % фауны составляют широкораспространённые на континенте виды: *Simplocaria* (*S.*) *semistriata* (F.), *S.* (*S.*) *elongata* J.R. Sahlb., *S.* (*S.*) *metallica* (Sturm), *Lamprobyrrhulus nitidus* (Schaller, 1783), *Arctobyrrhus dovrensis* Münster, 1902, *Byrrhus* (*B.*) *pilula* (L.), *B.* (*B.*) *fasciatus* (Forst.), *B.* (*B.*) *geminatus* LeConte, *B.* (*Byrrhus*) *arietinus* Steff., *B.* (*B.*) *pustulatus* (Forst.), *Cytilus sericeus* (Forst.), *Curimopsis* (*C.*) *moosilauke* Johnson, *C.* (*C.*) *paleata* (Erichson, 1846), *C.* (*C.*) *cyclolepidia* (Münst.), *Porcinolus murinus* (F.) и *Chaetophora spinosa* (Rossi). Часть видов, например из родов *Byrrhus*, *Cytilus*, *Lamprobyrrhulus* тяготеют к лесным и таёжным ландшафтам, поэтому занимают практически весь лесной пояс Евразии, заходя в горные лесотундры, равнинные рьямы и заболоченные низины. Другая часть видов, например, *Simplocaria*, большая часть *Curimopsis*, тяготеют к тундровым влажным ландшафтам и встречаются по северу на побережье или в высокогорьях по берегам рек и ручьёв.

Сравнение фауны пилюльщиков Северной Азии и Севера Америки. Как уже было сказано, таксоны пилюльщиков родового уровня и выше имеют широкое распространение и в подавляющем большинстве представлены в фауне Северной Америки. Пожалуй, только два — род *Lamprobyrrhulus* Ganglbauer, 1902 и подрод *Byrrhus* (*Aeneobyrrhus*) Pütz, 1998 ограничены в своем распространении Палеарктикой, причём первый встречается в зоне

лесов от Южной Европы до Японии и Китая, а второй — в высокогорьях Сибири и Средней Азии. Все остальные роды и подроды, трибы и подсемейства отмечены для Американского континента. С другой стороны, в Северной Америке обитают шесть родов, не встречающихся в Евразии: *Amphicyrta* Erichson, *Eusomalia* Wickham, *Listemus* Casey, *Lioligus* Casey, *Lioon* Casey и *Sierraclava* Johnson. Следует отметить, что прежде ещё один род, *Exomella* Casey, также считался «американским», сравнительно недавно он был обнаружен на Дальнем Востоке России [Pütz et al., 1995]. Таким образом, на родовом уровне оригинальность фауны выше в Северной Америке, по сравнению с Северной Азией. К тому же, по данным проекта «*Byrrhus*», выполненным в университете Южной Дакоты, США под руководством Северина-МакДэниэла (Severin-McDaniel, <http://www.sdstate.edu/ps/Severin-McDaniel/project-byrrhus/>), в рамках которого была изучена фауна неарктической Северной Америки, 27 видов северо-американских пилюльщиков из 35 — эндемики, остальные имеют голарктическое распространение, что также подчёркивает высокий эндемизм фауны *Byrrhidae*.

Среди пилюльщиков Северной Азии 8 видов общих с Северной Америкой. Это: *Simplocaria* (*S.*) *semistriata* (F.), *S.* (*S.*) *elongata* J.R. Sahlb., *S.* (*S.*) *metallica* (Sturm), *Byrrhus* (*B.*) *pilula* (L.), *B.* (*B.*) *fasciatus* (Forst.), *B.* (*B.*) *geminatus* LeConte, *Curimopsis* (*C.*) *moosilauke* Johnson и *Chaetophora spinosa* (Rossi). Эти виды составляют 18 % от общего числа в Северной Азии и 23 % — Северной Америки. Таким образом, между фаунами пилюльщиков двух северных частей континентов наблюдается заметная общность (около 20 %) и прослеживаются общие черты в структуре: высокий уровень эндемизма соседствует с комплексом очень широко распространённых видов. При меньшем видовом разнообразии (35 против 45) фауна пилюльщиков Северной Америки более оригинальна (77 % эндемиков против 60 % в Северной Азии).

Говоря о пилюльщиках Северной Америки нельзя не упомянуть некоторые таксономические проблемы, решение которых может несколько изменить картину видового состава. В первую очередь, это относится к видам рода *Morychus*, поскольку современное отнесение всех североамериканских представителей этого рода только к двум видам — *Morychus aeneolus* (LeConte, 1863) и *Morychus oblongus* (LeConte, 1857) крайне сомнительно. А в Северной Азии вполне ожидаемо нахождение некоторых «американских» видов из родов *Curimopsis* Ganglbauer, 1902, *Morychus* Erichson, 1846, *Byrrhus* Linnaeus, 1758 по Северу региона при дальнейшем тщательном изучении фауны.

Благодарности

Я рад выразить благодарность моему коллеге, соавтору по *Byrrhidae*, Р.Ю. Дудко за прекрасные сборы

пилюльщиков в разных частях мира, помощь в подготовке иллюстраций и за ценные беседы и обсуждения разных аспектов жизни пилюльщиков, в результате которых складывалось более чёткое представление о группе.

Литература

- Алфимов А.В., Берман Д.И., Шер А.В. 2003. Тундростепные группировки насекомых и реконструкция климата позднего плейстоцена низовий Колымы // Зоологический журнал. Т.82. No.2. С.281–300.
- Берман Д.И. 1990. Современные местообитания жука-пилюльщика *Morychus viridis* (Coleoptera, Byrrhidae) и реконструкция природной среды плейстоцена Северо-Востока СССР // Доклады АН СССР. Т.310. Вып.4. С.1021–1023.
- Берман Д.И. 1992. Экология жука-пилюльщика *Morychus viridis* (Coleoptera, Byrrhidae) и реконструкция плейстоценовых ландшафтов на Северо-Востоке СССР // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып.1–2. Владивосток: ДВО РАН. С.30–63.
- Берман Д.И. 2001. Тундростепи плейстоцена Берингии и современные насекомые // Природа. No.11 С.22–33.
- Берман Д.И., Алфимов А.В. 1998. Реконструкция климатов позднего плейстоцена азиатской и центральной Берингии по энтомологическим данным // Вестник ДВО РАН. No.1. С.27–34.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Коротяев Б.А. 2002. Ксерофильные членистоногие в тундростепях урочища Утесики (Чукотка) // Зоологический журнал. Т.81. No.4. С.444–450.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 1989. Об отличиях жуков-пилюльщиков *Morychus aeneus* F. и *M.viridis* Kuzm. et Korot. (Coleoptera, Byrrhidae) и описание их личинок // Энтомологическое обозрение. Т.LXVIII. No.3. С.612–618.
- Берман Д.И., Мордкович В.Г. 1979. Энтомологические особенности приполярных степей Якутии // Бюллетень МОИП. Отделение биологии. Т.84. Вып.1. С.39–45.
- Дубатов В.В., Дудко Р.Ю., Мордкович В.Г., Корсун О.В., Чернышёв С.Э., Логунов Д.В., Марусик Ю.М., Леголов А.А., Василенко С.В., Гришина Л.Г., Золотаренко Г.С., Баркалов А.В., Петрова В.П., Устюжанин П.Я., Гордеев С.Ю., Зинченко В.К., Пономаренко М.Г., Любечанский И.И., Винокуров Н.Н., Костерин О.Э., Маликова Е.И., Львовский А.Л., Максименко Е.А., Малков Е.Э., Стрельцов А.Н., Рудых С.Г., Милько Д.А. 2004. Биоразнообразие Сохондинского заповедника. Членистоногие. Новосибирск–Чита: СЦДГ. 431 с.
- Зиновьев Е.В. 2003. Обзор местонахождений четвертичных насекомых Урала и Зауралья // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Уральский Университет. С.86–97.
- Зиновьев Е.В. 2005. Материалы к характеристике раннеголоценовых энтомокомплексов Среднего Приобья // Евразийский энтомологический журнал. Т.4. Вып.4. С.283–292.
- Зиновьев Е.В. 2012. Энтомологическая характеристика отложенных казанцевского (земского) межледниковья позднего плейстоцена, вскрытых в местонахождении Карымкарский сор (Нижнее Приобье) // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Вып.5. С.401–409.
- Зиновьев Е.В., Малозёмов А.Ю. 2002. Жесткокрылые окрестностей горы Неройки (Приполярный Урал) // Сибирский экологический журнал. Т.9. Вып.6. С.703–710.
- Зиновьев Е.В., Нестерков А.В. 2003. Новые данные к изучению четвертичных насекомых территории Заповедно-Природного парка «Сибирские Увалы» // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов. Сборник научных трудов ЗПП «Сибирские Увалы». Вып.2. Нижневартовск: Приобье. С.66–82.
- Зиновьев Е.В., Ольшванг В.Н. 2003. Жуки севера Западно-Сибирской равнины, Приполярного и Полярного Урала // Биологические ресурсы Полярного Урала. Научный вестник. Вып.3(II). Салехард. С.37–60.
- Киселёв С.В. 1974. К изучению плейстоценовых жесткокрылых Колымской низменности // Бюллетень МОИП. Отделение геологии. Вып.5. С.149.

- Киселёв С.В. 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука. 116 с.
- Коротяев Б.А. 1990. Материалы по фауне жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Byrrhidae) сопредельных с Монголией территорий Сибири // Насекомые Монголии. Т.11. С.129–131.
- Кузьмина С.А. 1989. Позднекайнозойские насекомые бассейна р. Алазеи (Колымская низменность) // Бюллетень МОИП. Отделение геологии. Т.64. Вып.4. С.42–55.
- Кузьмина С.А., Коротяев Б.А. 1987. Новый вид жуков-пилюльщиков рода *Morychus* Er. (Coleoptera, Byrrhidae) с Северо-Востока СССР // Энтомологическое обозрение. Т.66. No.2. С.342–344.
- Кузьмина С.А. Мэтьюз Д.В. 2012. Позднекайнозойские насекомые Берингии // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Прил.1. С.61–99.
- Лафер Г.Ш. 1989. 38. Сем. Byrrhidae — Пилюльщики, приуртайки // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.3. Ч.1. Ленинград: Наука. С.454–463.
- Чернышёв С.Э. 2002. Обзор жуков пилюльщиков (Coleoptera: Byrrhidae) фауны России и сопредельных стран. Подсемейство Syncalyptinae // Евразийский энтомологический журнал. Т.1. Вып.1. С.71–82.
- Чернышёв С.Э. 2005. К фауне жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Byrrhidae) Дальнего Востока России // Научные исследования природного комплекса Лазовского заповедника. Владивосток: Русский Остров. С.151–155.
- Чернышёв С.Э. 2006. Обзор фауны жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Byrrhidae) России и сопредельных территорий. Таксономический состав // Труды Русского энтомологического общества. Т.77. Санкт-Петербург. С.287–293.
- Чернышёв С.Э. 2009. Семейство Byrrhidae — Пилюльщики (С.137–138), Семейство Dasytidae — Дазитиды (С.150), семейство Malachiidae — Малашки (С.150–151), семейство Meloidae — Майковые, или нарывники (С.168) // Стороженко С.Ю., Сундуков Ю.Н., Лелей А.С., Сидоренко В.С., Прощалькин М.Ю., Кулянская А.Н. (ред.): Насекомые Лазовского заповедника. Владивосток: Дальнаука. 464 с. + цв. вкл. 16 с.
- Чернышёв С.Э. Обзор видов жуков-пилюльщиков рода *Curimopsis* Ganglbauer 1902 (Coleoptera, Byrrhidae) Северной Азии // Зоологический журнал. Т.91. (в печати).
- Якобсон Г.Г. 1905–1915. Жуки России и Западной Европы. Санкт-Петербург: А.Ф. Девриен. С.832–838.
- Berman D.I. 1990. The phenomenon of mass beetle genus *Morychus* from pleistocene deposits in northeastern Asia // Current research in the Pleistocene. Vol.7. P.101–103.
- Berman D., Alfimov A., Kuzmina S. 2011. Invertebrates of the relict steppe ecosystems of Beringia, and the reconstruction of Pleistocene landscapes // Quaternary Science Reviews. Vol.30. Nos 17–18. P.2200–2219.
- Dalla Torre K.W. 1911. Von. Nosodendridae, Byrrhidae, Dermestidae // Junk W., Schenkling S. (Eds.): Coleopterorum Catalogue. Bd.14. Ht.33. Berlin. S.3–38.
- Jaeger O., Pütz A. 2006. Family Byrrhidae Latreille, 1804 // Löbl I., Smetana A. (Eds.): Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol.3. Stenstrup: Apollo Books. С.421–432.
- Johnson P.J. 1985. *Morychus* Erichson, a senior synonym of *Byrrhobolus* Fiori (Coleoptera: Byrrhidae) // Coleopterists Bulletin. Vol.39. No.3. P.197–199.
- Johnson P.J. 1986. A new species and a key to the Nearctic species of *Curimopsis* Ganglbauer (Coleoptera: Byrrhidae) // The Coleopterists Bulletin. Vol.40. No.1. P.37–43. Figs 1–9.
- Kiselev S.V., Nazarov V.I. 2009. Late Cenozoic Insects of Northern Eurasia // Paleontological Journal Supplement. Vol.43. No.7. P.1–128.
- Kuzmina S., Elias S., Matheus P., Storer J. E, Sher A. 2008. Paleoenvironmental reconstruction of the Last Glacial Maximum, inferred from insect fossils from a buried soil at Tempest Lake, Seward Peninsula, Alaska // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. No.267. P.245–255.
- Paulus H.F. 1970. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 238. Byrrhidae, Coleoptera // Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici. Pars Zoologica. T.62. S.249–256.
- Pütz A. 1992. *Curimopsis uralensis* n. sp. — eine neue Art der Gattung *Curimopsis* Ganglbauer, 1902 aus dem Polarnyi Uralgebirge (Coleoptera, Syncalyptidae) // Entomologische Nachrichten und Berichte. Bd.36. No.4. S.240–242.
- Pütz A. 1998. Zwei neue Arten der Gattung *Byrrhus* Linne aus der Verwandtschaft von *Byrrhus* (s. str.) *reitteri* Fiori aus Sibirien und dem Fernen Osten von Ru?land (Coleoptera: Byrrhidae, Byrrhinae) // Koleopterologische Rundschau. Bd.68. S.205–210.
- Pütz A., Lafer G.S., Zerche L. 1995. *Exomella* Casey, 1914 — eine amphipazifisch disjunkte Gattung mit der Beschreibung einer neuen Art aus der Sikhote-Alin-Kette im Fernen Osten Russlands (Coleoptera: Byrrhidae) // Beiträge zur Entomologie. Bd.45. No.2. S.337–356.
- Tshernyshev S.E. 1997. Towards the Knowledge of the Genus *Morychus* Er. (Coleoptera, Byrrhidae) in Russia // Entomologica basiliensia. Vol.20. P.115–132. Figs 1–13.
- Tshernyshev S.E., Dudko R.Yu. 1997. A new Species of the Pill Beetles (Coleoptera, Byrrhidae) from Siberian Altai Mountains // Entomologica Basiliensia. Vol.20. P.133–142. Figs 1–35.
- Tshernyshev S.E., Dudko R.Yu. 2000. Contributions to the knowledge of the pill beetles (Coleoptera: Byrrhidae) of Russia // Russian Entomological Journal. Vol.9. No.3. P.249–254. 14 figs.
- Tshernyshev S.E., Pütz A. 1999. New data on the fauna of pill beetles (Coleoptera, Byrrhidae) of Russia // Russian Entomological Journal. Vol.8. No.1. P.15–22. 26 figs.

Поступила в редакцию 15.08.2012