

Жуки пилюльщики (Coleoptera, Byrrhidae) позднего плейстоцена в местонахождениях юга Западно-Сибирской равнины

Pill beetles (Coleoptera, Byrrhidae) in Late Pleistocene deposits in the south of the West Siberia

С.Э. Чернышёв*, К.А. Цепелев*, Р.Ю. Дудко*,
Е.В. Зиновьев**, А.А. Легалов*
S.E. Tshernyshev*, K.A. Tsepelev*, R.Yu. Dudko*,
E.V. Zinovyev**, A.A. Legalov*

* Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: sch-sch@mail.ru, lirik999666@mail.ru, rdudko@mail.ru, legalov@ngs.ru.

* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

** Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: zin62@e1.ru.

** Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8th March str. 202, Ekaterinburg 620144 Russia.

Ключевые слова: Coleoptera, Byrrhidae, новые находки, каргинское время, поздний дриас, верхний плейстоцен, Западная Сибирь.

Key words: Coleoptera, Byrrhidae, new record, Younger Dryas, Late Pleistocene, West Siberia.

Резюме. Фрагменты пяти видов пяти родов жуков пилюльщиков: *Simplocaria* (*Simplocaria*) *semistriata* (Fabricius, 1794), *Morychus* (*Morychus*) *ostasiaticus* Tshernyshev, 1997, *Lamprobyrrhulus nitidus* (Schaller, 1783), *Cytilus sericeus* (Forster, 1771) и *Porcinolus murinus* (Fabricius, 1794) впервые описаны из плейстоценовых отложений южной части Западно-Сибирской равнины: позднего неоплейстоцена (поздний дриас, радиоуглеродная дата 11550±125 лет назад (СОАН-8806)), вскрытых на р. Чик (Новосибирская область, Коченёвский район, окр. с. Буньково) и позднего плейстоцена (радиоуглеродная дата 31800±350 лет (GIN-5338), на реке Тура (Тюменская область, с. Мальково, правый берег реки Туры). Присутствие в отложениях этих видов пилюльщиков позволяет предположить тундрово-степной характер ландшафтов в позднем плейстоцене на большей части территории Западной Сибири. Приведено подробное описание образцов, обсуждаются данные по Byrrhidae четвертичных отложений.

Abstract. The remains of five pill beetle species of five genera, *Simplocaria* (*Simplocaria*) *semistriata* (Fabricius, 1794), *Morychus* (*Morychus*) *ostasiaticus* Tshernyshev, 1997, *Lamprobyrrhulus nitidus* (Schaller, 1783), *Cytilus sericeus* (Forster, 1771) and *Porcinolus murinus* (Fabricius, 1794) in deposits of the Late Neo-Pleistocene (Late Dryas, ¹⁴C-dating 11,550 ± 125 yr (COAN-8806)) on the bank of Chik river near Bun'rovo vill., West Siberia, Novosibirskaya Oblast, Russia and the Late Pleistocene (¹⁴C-dating 31,800 ± 350 yr (GIN-5338)) on the right bank of Tura river near Mal'kovo vill., West Siberia, Tyumenskaya Oblast, Russia, in the south of the West Siberian Plain have been discovered for the first time. The presence of these species in Pleistocene deposits allows one to interpret the tundra-steppe appearance of the late-pleistocene landscapes

in Western Siberia. Descriptions of the deposit samples are given, and data on quaternary Byrrhidae are discussed.

Введение

Пилюльщики (Byrrhidae), как и жужелицы, долгоносики и стафилиниды, довольно часто обнаруживаются в четвертичных отложениях Северной Евразии, а в местонахождениях Северо-Восточной Сибири они составляют одну из доминирующих групп насекомых, занимая от 60 до 90 % от общего разнообразия насекомых в конкретных пробах. Видовое богатство и содержание в отложениях видов семейства Byrrhidae сильно зависит от географического положения местонахождений, возраста, конкретных условий осадконакопления. В связи с этим представляется крайне важным проведение работ по анализу распространения видов данного семейства в отложениях различных регионов.

В настоящей работе рассмотрен материал по остаткам Byrrhidae из двух местонахождений, расположенных в центральной и южной частях Западно-Сибирской равнины; помимо этого дан обзор известных данных по семейству из позднечетвертичных отложений Северного Полушария. Первая точка, упоминаемая в настоящей работе, расположена на реке Чик в окрестностях посёлка Буньково Новосибирской области. Материал собран одним из авторов настоящей работы, К.А. Цепелевым, в 2012 г. из отложений позднего плейстоцена, имеющих радиоуглеродную дату 11550±125 лет (СОАН-8806) [Цепелев и др., 2013]. В настоящей

работе она кратко обозначена как **Буньково**. Другое местонахождение расположено в окрестностях города Тюмени, на правом берегу реки Туры в черте посёлка Мальково. Энтомологический материал из этой точки ранее был описан в работе С.В. Киселёва [1973], впоследствии оттуда были проведены дополнительные сборы авторами настоящей работы. Для этого местонахождения была получена радиоуглеродная дата 31800 ± 350 (GIN-5338) лет [Zinoviev, 2011], в работе местонахождение кратко обозначается как **Мальково**.

Собранный материал хранится в коллекции Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск.

Результаты

Среди обнаруженных остатков жуков-пилюльщиков присутствуют, в основном, два типа склеритов, пригодных для определения: надкрылья и спинные тергиты груди — переднеспинки. Основанием отнесения склеритов к семейству Byrrhidae стали отчётливые детерминантные признаки. Так, переднеспинка достаточно характерной формы: сужена спереди и расширена кзади, с тонкими оттянутыми задними углами и базальным краем, точно повторяющим геометрию оснований надкрылий и щитка — для более плотного смыкания при катаlepsии. Надкрылья в вершинной части с равномерным закруглением ската и острой вершиной, характерные для сильно выпуклых жуков (пилюльщиков, листоедов), отличаются типичной пунктировкой, опушением и наличием плечевого выступа, также способствующего более плотному смыканию с переднеспинкой при оцепенении.

Изученные склериты по форме и внешнему виду отнесены к пяти таксонам. Так, надкрылья около 3,5–4 мм длиной с характерным опушением — булавовидными тонкими щетинками и буроватыми и беловатыми прилегающими уплощёнными волосками, формирующими рисунок в виде поперечных перевязей — характерны для единственного в регионе рода и вида подсемейства Byrrhinae с подобными характеристиками — *Porcinolus murinus* (F.) [Чернышёв, 2006, 2012]. К этому же виду относятся и два склерита переднеспинки — чёрные, со стёртой, почти незаметной пунктировкой. Доля остатков этого вида в пробе относительно других видов пилюльщиков значительна — обнаружено две переднеспинки и три надкрылья. Лишь одно надкрылье обнаружено у другого вида близкого рода *Cytilus sericeus* (Forst.) — чёрное, с тонкой редкой пунктировкой, лишённое опушения, оно несёт характерные для этого вида продольные чёткие бороздки. Так же в пробах оказалось одно маленькое, около 2 мм в длину, узкое и удлинённое надкрылье, типичное для *Simplocaria* Steph., а неполная продольная бороздчатость указывает на единственный вид с таким признаком, распространённый в регионе — *S. (Simplocaria) semistriata* (F.).

Довольно много в отложениях остатков надкрылий и переднеспинок небольшого размера, с отчётливой пунктировкой, без продольных бороздок, часто с ярким металлическим блеском и опушением. Эти склериты относятся к родам *Lamprobyrrhulus* Ganglb. и *Morychus* Er. Так, переднеспинки с заметно оттянутым и чётким по всему боковому краю окаймлением принадлежат к роду *Morychus* Er., с менее заметным и чётким лишь в вершинной половине окаймлением — *Lamprobyrrhulus* Ganglb. Надкрылья более крупного размера, около 4 мм, с мелкой нечастой пунктировкой, характерным опушением по сторонам, заметно вытянутые с боков и с отчётливым плечевым выступом принадлежат роду *Morychus* Er. Более мелкие, около 3 мм, без опушения, с отчётливой точечностью, округлённые с боков и лишённые плечевого выступа — *Lamprobyrrhulus* Ganglb. Поскольку в Палеарктике распространён лишь один вид *Lamprobyrrhulus* — *L. nitidus* (Schall.), обнаруженные характерные остатки склеритов следует отнести именно к этому виду. Среди видов *Morychus* Er. склериты более близки к виду *M. ostasiaticus* Tshern. (подробное пояснение дано в примечании к виду ниже). Таким образом, в отложениях обнаружены остатки пяти видов пяти родов пилюльщиков: *Simplocaria (Simplocaria) semistriata* (Fabricius, 1794), *Morychus (Morychus) ostasiaticus* Tshernyshev, 1997, *Lamprobyrrhulus nitidus* (Schaller, 1783), *Cytilus sericeus* (Forster, 1771) и *Porcinolus murinus* (Fabricius, 1794). Ни один из этих видов не приводился из четвертичных отложений юга Западной Сибири, лишь остатки видов *Morychus* Er., провизорно относимые к *M. aeneus* (F.) или *M. viridis* Kuzm. et Kor., отмечались по северо-востоку России [Кузьмина, Мэтьюз, 2012].

Byrrhidae

Simplocaria Stephens, 1829

Simplocaria (Simplocaria) semistriata (Fabricius, 1794)

Рис. 1, 2.

Материал. Мальково, 2012: проба 3, кассета 9, второй ряд, No.3 — 1.

Описание остатков. 1 — сравнительно хорошо сохранившийся фрагмент правого надкрылья без вершины, с надломом в вершинной трети (рис. 2). Чёрное, с очень слабым золотисто-охристым металлическим блеском. Поверхность в густой частой неглубокой точечности, без микроскульптуры. Продольные бороздки отчётливо выражены в основной трети, пришовная бороздка целая от основания до вершины, в вершинной трети видны внешние три бороздки. На диске сохранились группы рыжеватых тонких прижатых волосков, более частых по периферии: в основании, у шва, с внешней стороны и у вершин надкрылий; длина 2,3 мм, ширина — 1,1 мм.

Распространение. Современный ареал вида — голарктический, жуки встречаются в северных тундровых ландшафтах от Европы до Дальнего Востока, Камчатки, Чукотки, заходят в высокогорные тундры гор Южной Сибири, обычны на севере США и Канады [Tshernyshev, 1997; Чернышёв, 2006, 2012; Jaeger, Pütz, 2006].

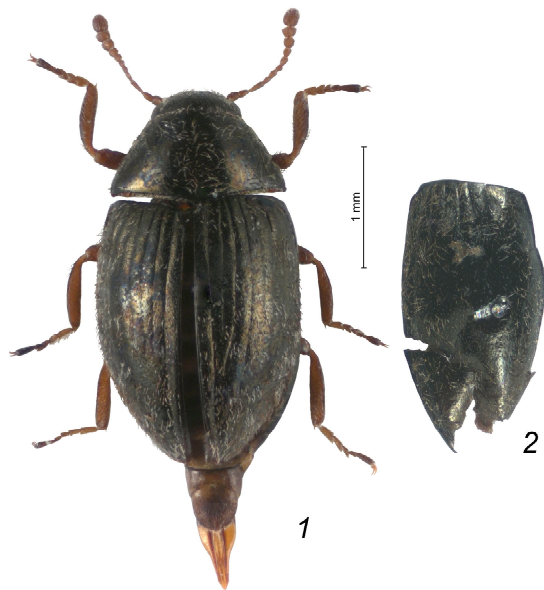


Рис. 1–2. *Simplocaria (Simplocaria) semistriata* (Fabricius, 1794), 1 — габитус самца, Таймыр; 2 — фрагмент правого надкрылья из отложения.

Figs 1–2. *Simplocaria (Simplocaria) semistriata* (Fabricius, 1794), 1 — male habitus, Taimyr Peninsula, Russia; 2 — right elytra fragment from deposit.

Morychus (Morychus) ostasiaticus
Tshernyshev, 1997

Рис. 3, 4.

Материал. Буньково: 12-1-1 (22) 1/11 сверху — верхинная часть левого надкрылья — 1; 12-1-1 (3), 1 строка сверху: 5, 7 — правое надкрылье — 2, 3; 12-1-1 (17) 1 сверху в 1 строке — переднеспинка — 4. Мальково, 2012: проба 2, кассета 1, первый ряд, No.2, надкрылье — 5; 2008: 1/1-4, третий ряд, No.3, переднеспинка — 6; 1/2-2, второй ряд, No.6, фрагмент надкрылья — 7; третий ряд, No.4, 7, фрагменты надкрылий — 8, 9; 1/1-3, первый ряд, No.5, левое надкрылье — 10; второй ряд, No.10, правое надкрылье — 11.

Описание остатков. 1 — плохо сохранившийся фрагмент надкрылья с полностью стёртыми волосками и щетинками, чёрный, с лёгким металлически-синим блеском, отчётливой густой тонкой характерной пунктировкой и слабо заметной микроскульптурой; характерен слегка оттянутый и уплощённый внешний угол и отсутствие окаймления у шва и основания; длина 1,9 мм (укорочено), ширина — 1,9 мм. 2, 3 — надкрылья чёрные с ярким зелёным металлическим блеском, по бокам с бурными короткими тонкими прилегающими волосками, пунктировка частая, мелкая, округлая, микроскульптура в промежутках сглаженная, поверхность блестящая. Размеры: 2 — длина 4,1 мм, ширина 2,1 мм (рис. 4), 3 — длина 3,2 мм, ширина 1,9 мм (вершина отсутствует). 4 — переднеспинка чёрного цвета с лёгким металлическим синевато-зелёным блеском, частой заметной точечностью и единичными сохранившимися с боков тонкими буроватыми волосками, окаймление с боков чёткое только в верхинной половине (у *Lamprobyrrhulus* — полное по всему боковому краю); длина 1,2 мм, ширина 2,2 мм. 5 — относительно хорошо сохранившееся правое надкрылье, слегка надломленное у вершины, с полностью стёртыми волосками и щетинками. Чёрное с лёгким металлически-синим блеском, отчётливой густой

тонкой характерной пунктировкой и хорошо заметной микроскульптурой; внешний угол слегка оттянут и уплощён, окаймление у шва и основания отсутствует; длина 3,9 мм, ширина — 2,0 мм. 5 — переднеспинка чёрного цвета с лёгким металлическим фиолетово-синевато-зелёным блеском, частой заметной точечностью, с несколькими сохранившимися с боков тонкими буроватыми волосками, окаймление с боков чёткое только в верхинной половине; длина 1,2 мм, ширина 2,8 мм. 7, 8, 9 — плохо сохранившиеся фрагменты правого и двух левых надкрылий с полностью стёртыми волосками и щетинками, чёрного цвета без металлического блеска. Поверхность с характерной чёткой равномерной пунктировкой и выраженной микроскульптурой между точками; у 8 образца — характерный слегка оттянутый и уплощённый внешний угол, у всех отсутствует окаймление у шва и основания; 7 образец без верхинной 1/5, 8 — без верхинной 1/3, 9 — отсутствует пришовная часть 2/3 в длину и ширину. Длина: 7 — 3,8 мм, 8 — 2,2 мм, 9 — 2,5 мм (все укорочены), ширина: 7 — 1,8 мм, 8 — 1,9 мм, 9 — 1,1 мм (укорочено). 10 — очень хорошо сохранившееся левое надкрылье, чёрное, с ярким зелёным металлическим блеском, густой равномерной точечностью и слегка стёртой микроскульптурой, так что выглядит блестящим, по периферии — у шва и бокового края — видны очень тонкие буроватые прилегающие волоски. Окаймление у шва и основания не выражено, по боковому краю — отчётливое. Внешний основной угол слегка оттянут и уплощён; длина 3,9 мм, ширина — 2,0 мм. 11 — очень плохо сохранившееся правое надкрылье, истончённое и вдавленное по длине, надломленное посередине, без волосков и щетинок. Чёрное, без металлического блеска, пунктировка равномерная, густая, тонкая, микроскульптура стёртая, поверхность блестящая; внешний угол слегка уплощён, окаймление у шва и основания отсутствует, по боковому краю — отчётливое, тонкое; длина — 4,0 мм, ширина — 2,0 мм.

Распространение. Современный ареал этого вида простирается от Западной до Восточной Сибири и Монголии, включая соответствующие котловинные ландшафты гор Южной Сибири [Tshernyshev, 1997; Чернышёв, 2006; Jaeger, Pütz, 2006].

Замечания. Сравнительно недавно описанный вид, ранее считавшийся единым с *M. aeneus* (F., 1775), распространён в степных типах ландшафтов с мохово-лишайниковыми ассоциациями, в тундростепях, часто близ рек и озёр. Основное внешнее отличие от близкого вида — в тонких белых прилегающих волосках верха, нежно покрывающих щиток так, что он не сильно выделяется на общем фоне, тогда как у *M. aeneus* волоски чешуйковидные, утолщённые, щиток сильно заметный в виде белого пятна [Tshernyshev, 1997]. Дополнительно следует отметить более тонкую и редкую пунктировку надкрылий и переднеспинки, более «чёрную» их окраску у *M. aeneus*. Ранее в отложениях отмечались остатки *Morychus* либо без видового определения, либо с отношением к виду *M. aeneus*.

Lamprobyrrhulus Ganglbauer, 1902
Lamprobyrrhulus nitidus (Schaller, 1783)

Рис. 5, 6.

Материал. Буньково: 12-1-1 (18) 10 снизу — переднеспинка — 1; 12-1-1 (5) 4 (13) снизу — переднеспинка — 2; 12-1-1 (19) 5 (2 строка сверху) — часть переднеспинки — 3; 12-1-1 (3), 1 строка сверху: 1, 4, 6 — правое надкрылье — 4, 5, 6; 3 — левое надкрылье — 7.

Описание остатков. 1 — сильно стёртый верхний склерит переднеспинки с отчётливой частой округлой пунктировкой, чёрный, без металлического блеска, 2,5 мм шириной, 1,1 мм длиной. Хотя склерит и окрашен в чёрный без металлического блеска цвет, не несёт волосков и щетинок, но характерная округлая частая чёткая пунктировка позволяет отнести его к данному виду, поскольку в природе встречаются рецентные жуки с очень слабым металлическим блеском и почти чёрными покровами. 2 — верхний склерит переднеспинки хорошей сохранности, с ярким зелёным металлическим блеском, густой чёткой характерной пунктировкой, без волосков и чешуек; ширина 2,0 мм, длина 1,1 мм. 3 — верхний склерит переднеспинки без правого края, поверхность без опушения, с тонкой частой пунктировкой, чёрная, без металлического блеска, с отчётливым окаймлением латерально; длина 1,0 мм, ширина (не полностью) 2,0 мм. 4, 5, 6 — надкрылья, с полным отсутствием щетинок и волосков, чёрные, с тёмным сине-зелёным металлическим блеском, отчётливой пунктировкой и слабо заметной микроскульптурой, внешний угол — оття-

нутый, шовная и основная стороны без окаймления; 6 образец без вершинной 1/6; размеры, соответственно: 4 — длина 3,1 мм, ширина 1,9 мм (рис. 6), 5 — длина 3,3 мм, ширина 1,9 мм, 6 — длина 3,1 мм, ширина 1,9 мм. 7 — смятое посередине и в вершинной части тонкое надкрылье без вершинной части, внешне напоминает надкрылье неокрепшего жука, чёрное, без металлического блеска, без остатков опушения, с мелкой отчётливой пунктировкой, плохо различимой микроскульптурой, но матовой поверхностью; внешний плечевой угол слегка оттянутый, окаймления у шва и основания нет; длина 3,3 мм (вершины нет), ширина 1,9 мм.

Распространение. Широко распространённый транспалеарктический вид [Чернышёв, 2006; Jaeger, Pütz, 2006].

Замечания. Небольшие округлые жуки с металлически-зелёными покровами встречаются с ранней весны до середины лета в моховых подушках, мохово-лишайниковых ассоциациях в степных и лесостепных ландшафтах, рьямах, болотах. Ранее в отложениях не отмечался.

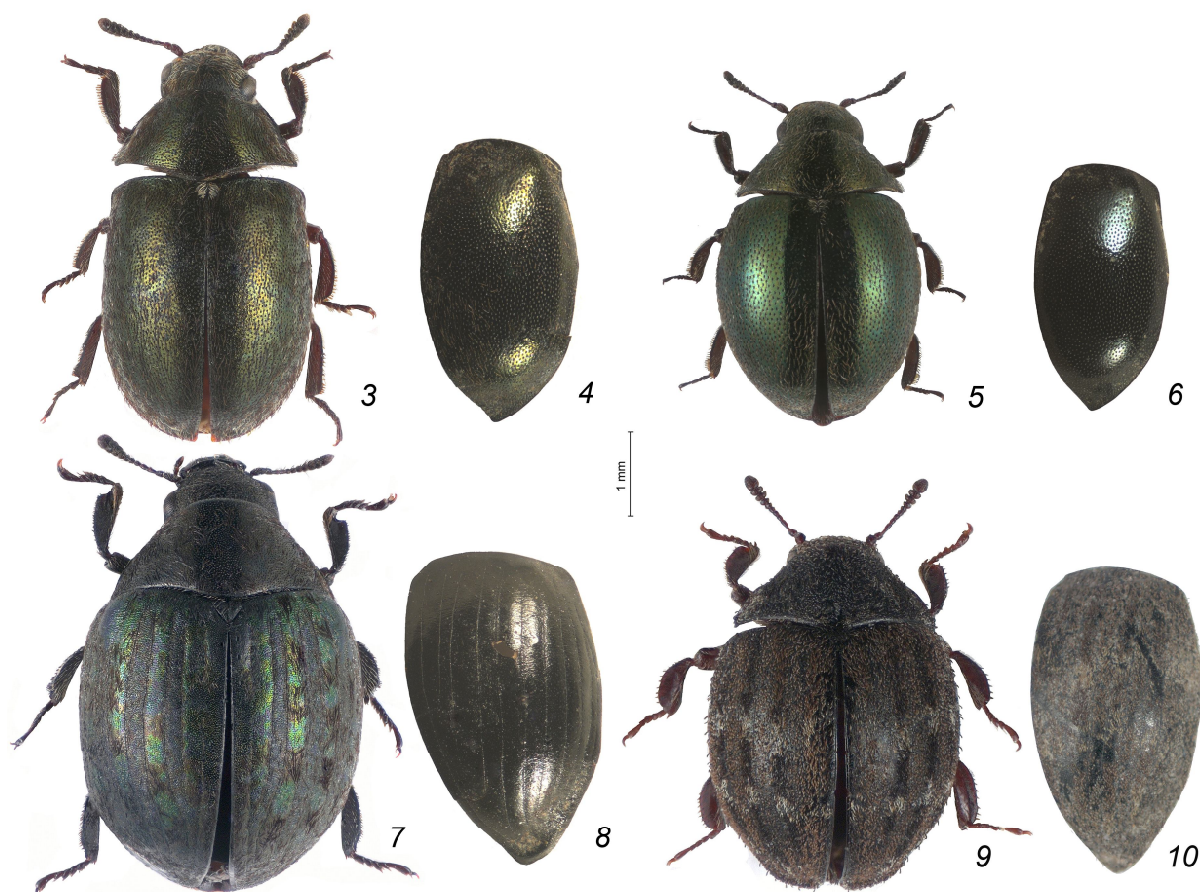


Рис. 3–10. Рецентные экземпляры жуков и фрагменты ископаемых пилюльчиков из Западной Сибири. 3, 5, 7, 9 — габитусы самцов: Кемеровская обл. (3), Новосибирская обл. (5), Республика Алтай (7), Оренбургская обл. (9); 4, 6, 8, 10 — правые надкрылья из отложений: 3, 4 — *Morychus (Morychus) ostasiaticus* Tshernyshev, 1997; 5, 6 — *Lamprobyrrhulus nitidus* (Schaller, 1783); 7, 8 — *Cytilus sericeus* (Forster, 1771); 9, 10 — *Porcinolus murinus* (Fabricius, 1794).

Figs 3–10. Recent and fragments of fossil pill beetles from West Siberia, Russia, 3, 5, 7, 9 — habiti of males from Russia: Kemerovskaya oblast (3), Nonosibirskaya oblast (5), Republic of Altai (7), Orenburgskaya oblast (9); 4, 6, 8, 10 — right elytrae from deposits: 3, 4 — *Morychus (Morychus) ostasiaticus* Tshernyshev, 1997; 5, 6 — *Lamprobyrrhulus nitidus* (Schaller, 1783); 7, 8 — *Cytilus sericeus* (Forster, 1771), 9, 10 — *Porcinolus murinus* (Fabricius, 1794).

Cytilus Erichson, 1846
Cytilus sericeus (Forster, 1771)

Рис. 7, 8.

Материал. Буньково: 12-1-1 (11) 9 сверху — правое надкрылье — 1.

Описание остатков. 1 — сильно стёртое, без волосков и чешуек правое надкрылье чёрного, без металлического блеска цвета, с отчётливыми, резкими продольными бороздками, что характерно для данного вида; длина 3,5 мм, ширина 2,0 мм (рис. 8).

Распространение. Широко распространён в Палеарктике [Чернышёв, 2006; Jaeger, Pütz, 2006].

Замечания. Жуки встречаются в лесостепной, таёжной и тундровой зонах в мохово-лишайниковых подушках, нередко в гнёздах грызунов (сусликов, сурков, мышей). Чрезвычайно варьирующ по окраске и опушению верха: от металлически-зелёного с шашечным рисунком из тёмных волосков, до бронзового и тёмно-бурого без металлического блеска и волосков. В высокогорьях обычно встречаются особи с наиболее меланизированными, лишёнными металлического блеска и опушения покровами [Чернышёв, 2006].

Porcinolus Mulsant et Rey, 1869
Porcinolus murinus (Fabricius, 1794)

Рис. 9, 10.

Материал. Буньково: 12-2-1 (1) 5 сверху — левое надкрылье — 1; 12-1-1 (18) 9 снизу — переднеспинка — 2; 12-1-1 (10) 8 сверху — правое надкрылье — 3; 12-1-1 (3) 1/2 сверху — правое надкрылье — 4; 12-1-1 (17) 1 сверху в 1 строке — переднеспинка — 5.

Описание остатков. 1 — хорошо сохранившееся левое надкрылье с отчётливо видными булавовидными щетинками по краю, со слабо сохранившимися следами двух поперечных перевязей из светлых чешуек, на диске заметна слабая пунктировка и отчётливые продольные бороздки, длина 3,5 мм, ширина — 2,0 мм. 2 — сильно стёртый верхний склерит переднеспинки с очень слабой, плохо заметной пунктировкой, чёрный, без металлического блеска, 3,0 мм шириной, 1,1 мм длиной. 3 — также хорошо сохранившееся правое надкрылье с отчётливо различимыми тонкими булавовидными щетинками, наиболее хорошо видными по периферии, посередине заметны светловатые чешуйки, формирующие слабую поперечную перевязь, и тонкие продольные бороздки; длина 3,9 мм, ширина — 2,0 мм. 4 — хорошо сохранившееся правое надкрылье, на котором, тем не менее, почти стёрты булавовидные щетинки, но отдельные видны по внешнему краю; тонкие, слабо заметные продольные бороздки, почти незаметная пунктировка, чёрная без металлического блеска окраска и буровато-беловатые прижатые чешуйки характерны именно для этого вида; длина 3,9 мм, ширина 2,0 мм (рис. 10). 5 — переднеспинка без правого края, её хорошо сохранившаяся поверхность с характерными буроватыми прилегающими щетинками, очень тонкой пунктировкой, сильно сужена спереди, с оттянутым задним левым углом и отчётливым окаймлением сбоку; длина 1,1 мм, ширина (без левого края) 2,1 мм.

Распространение. Широко распространён в степной зоне Палеарктики [Чернышёв, 2006; Jaeger, Pütz, 2006].

Замечания. Жуки нередко в мохово-лишайниковых наростах в степях, в норах сусликов и сурков, где встречаются как имаго, так и личинки.

Обзор данных по *Byrrhidae* в четвертичных отложениях

Данные по ископаемым четвертичным *Byrrhidae* нельзя назвать скудными, в отложениях обнаружен 31 вид пилюльщиков из 7 родов (табл. 1), также приводится множество не определённого материала [Киселёв, 1973, 1981, 1988; Matthews, 1975; Morgan, Morgan, 1980; Киселёв и др., 1982, 1987; Боярская и др., 1983; Назаров, 1984; Matthews et al., 1986; Бидашко, Проскурин, 1987; Бородин и др., 1994; Miller, 1995; Elias et al., 1996a, b, 1997, 2006; Зиновьев, 1997, 2003, 2004, 2005, 2008; Lemdahl, 1997, 2000; Matthews, Telka, 1997; Coore, 2000, 2006; Kuzmina, Bolshiyarov, 2002; Зиновьев, Нестерков, 2003; Панова и др., 2003; Andreev et al., 2004, 2009; Bos et al., 2004; Kenward, 2006; Marra et al., 2006; Ponel et al., 2007; Kuzmina et al., 2008; Kiselev, Nazarov, 2009; Zinovyev, 2011; Кузьмина, Мэтьюз, 2012], что при небольшом общем разнообразии семейства — весомая доля представленности семейства. Как уже отмечалось ранее [Чернышёв, 2006, 2009, 2012], фауна *Byrrhidae* до последней четверти прошлого века была довольно плохо изучена, и только с 70-х, а затем 90-х годов началось планомерное исследование региональных фаун, проводились таксономические ревизии. Были описаны новые виды, выявлены характерные признаки, отличающие близкие виды внутри «сложных», имеющих однообразный облик родов. Исследования *Byrrhidae* из позднекайнозойских отложений проводились примерно в это же время, и специалисты, изучавшие остатки, определяли их часто провизорно, относя части тела с определённой долей вероятности к наиболее известным на то время в регионе таксонам, что приводило к очевидным ошибкам. Например, так произошло с упоминанием родов *Curimus* Eg. и *Crysobyrrhulus* Reitt. [Киселёв, 1981] в отложениях Севера Сибири и Америки. Так, находка фрагмента надкрылий в местонахождении Lyndon Stream (Новая Зеландия), обозначенная как *Curimus* Eg. [Marra et al., 2006], скорее всего относится к какому-то не описанному роду. Эта ошибка возникла по причине того, что на поверхности обнаруженного образца — переднеспинке и надкрыльях присутствуют булавовидные щетинки, характерные лишь для нескольких таксонов пилюльщиков. Этот признак есть у некоторых представителей *Byrrhinae* (размеры которых более 2–3 мм) — видов средиземноморского рода *Curimus*, южноазиатского подрода *Asiatobyrrhulus* Paulus рода *Byrrhus* L. и у единственного рода пилюльщиков из всех, встречающихся на Севере Азии, — *Porcinolus*. Представители подсемейства *Syncalyptinae* также покрыты булавовидными щетинками, но их размеры менее 2–3 мм.

Эндемичный для гор Южной Европы род *Crysobyrrhulus* Reitt. объединяет небольших вытянутых жуков с ярко-зелёным металлическим блеском надкрылий, почти лишённых опушения. Внеш-

Таблица 1. Жуки-пилюльщики, известные из плейстоценовых и голоценовых отложений
Table 1. Pill beetles (Byrrhidae) found in Pleistocene and Holocene deposits

Вид	Датировка	Место сбора	Источник
Byrrhinae Latreille, 1804 Simplocariini Mulsant et Rey, 1869 Simplocaria Stephens, 1829			
<i>Simplocaria</i> (<i>Simplocaria</i>) <i>arctica</i> Poppius, 1904	Средний плейстоцен-голоцен	Западная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Поздний плейстоцен, дата 110000-55000 л.н.	Большой Ляховский остров	Andreev et al., 2004
<i>S. (S.) basalis</i> Sahlberg, 1903	Средний плейстоцен-голоцен	Западная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
<i>S. (S.) elongata</i> Sahlberg, 1903 (= <i>S. remota</i> Brown, 1932)	Поздний плейстоцен-голоцен	Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Голоцен, дата 8900 л.н.	Dissection River site	Matthews et al., 1986
<i>S. (S.) cf. elongata</i> Sahlberg, 1903	Поздний плейстоцен-ранний голоцен, дата 11000-10000 л.н.	Южная Швеция: «Faunal phase 3»	Lemdahl, 1997
<i>S. (S.) metallica</i> (Sturm, 1907) (= <i>S. tessellata</i> Leconte, 1850)	Средний плейстоцен	Ледовый Обрыв	Киселёв, 1981
	Плейстоцен-голоцен	Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Поздний плейстоцен, дата 45000 л.н.	Великобритания: «Earith, Cambridgeshire»	Coore, 2000
	Средний плейстоцен, дата 357500 л.н.	США: «Two Creeks, Wisconsin»	Morgan, Morgan, 1980
	Поздний плейстоцен, дата 34800 л.н.	Беларусь: Коневич, лев. берег руч. Малый Коневич, впадает в Западную Двину	Назаров, 1984
	Поздний плейстоцен, дата 34800 л.н.	Канада: «Scarborough Bluffs, Toronto, Ontario»	Morgan, Morgan, 1980
	Поздний плейстоцен, дата 28000 л.н.	Великобритания: «Balglass»	Bos et al., 2004
	Поздний плейстоцен, дата 13500-10000 л.н.	Южная Швеция: «Faunal phase 1, 2»	Lemdahl, 1997
?	Беларусь: Гралево, доломитовый карьер, лев. бер. Зап. Двины	Назаров, 1984	
<i>S. (S.) semistriata</i> (Fabricius, 1794) (= <i>S. picipes</i> (Olivier, 1790))	Средний плейстоцен-голоцен	Западная и Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Поздний плейстоцен, дата 45000-42000 л.н.	Великобритания: «Earith, Cambridgeshire»	Coore, 2000
	¹⁴ C дата 31800±350 л.н. (ГИН 5338)	Р. Тура, с. Мальково	Ориг.
	Поздний плейстоцен, дата 30000 л.н.	Великобритания: «Sourlie, Tolsta Head»	Bos et al., 2004
	Поздний плейстоцен, дата 13500-10000 л.н.	Южная Швеция: «Faunal phase 1, 2, 3»	Lemdahl, 1997
	Голоцен	Великобритания: «Wreake Valley in northern Leicestershire, Bytham River»	Coore, 2006
	Голоцен, дата 10500 л.н.	Франция: «St-Momelin (St-Omer basin, northern France)»	Ponel et al., 2007
	Поздний плейстоцен, дата 34800 л.н.	Беларусь: Коневич, лев. берег руч. Малый Коневич, впадает в Западную Двину	Назаров, 1984
Средний плейстоцен, дата 357500 л.н.	Беларусь: Михалиново, г. Лиозно, Витебская обл.	Назаров, 1984	
<i>S. (S.) ?semistriata</i> (Fabricius, 1794)	Голоцен, дата 11000 л.н.	Дания: "Viborg Søndersø"	Kenward, 2006
Morychini El Moursy, 1961 Morychus Erichson, 1847			
<i>Morychus</i> (<i>Morychus</i>) <i>cf. aeneus</i> (Fabricius, 1775)	Неоген	Западная Берингия: Ары-Мас	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Сингильские отложения, миндель-рисское междуниковье, низы среднего плейстоцена, дата 300000-250000 л.н.	Р. Волга, Астраханская область, п. Никольское	Бидашко, Проскурин, 1987
	Поздний плейстоцен, дата 60000-40000 л.н.	Р. Тура, п. Мальково	Киселёв, 1973
<i>M. (M.) aeneolus</i> (LeConte, 1863)	Поздний плейстоцен, дата 12300 л.н.	Западная Берингия: «Cape Deceit, Deering, Alaska»	Morgan, Morgan, 1980

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

Вид	Датировка	Место сбора	Источник
<i>Morychus (M.)</i> <i>cf. aeneolus</i> (LeConte, 1863)	Плейстоцен-голоцен	Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
<i>M. (M.) viridis</i> Kuzmina et Korotyayev, 1987	Плейстоцен-голоцен	Западная и Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Поздний плейстоцен, дата 110000-55000 л.н.	Большой Ляховский остров	Andreev et al., 2004
	Поздний плейстоцен, дата 22000-10000 л.н.	Аганский увал, точки № 1290/2, 1097/9, 1287/1	Бородин и др., 1994
	¹⁴ С даты 27400±335 л.н. (СОАН 4534) и 24820±750 л.н. (СОАН 4535)	Р. Тавда, Нижняя Тавда	Zinovyev, 2011
	¹⁴ С дата 21815±225 л.н. (СОАН 6837)	Р. Кульеган	Zinovyev, 2011
<i>M. (M.) ostasiaticus</i> Tshernyshev, 1997	¹⁴ С дата 31800±350 л.н. (ГИН 5338)	Р. Тура, окр. с. Мальково	Ориг.
	¹⁴ С дата 11550±125 л.н. (СОАН 8806)	Р. Чик, окр. с. Буньково	Ориг.
<i>M. (M.) cf. viridis</i> Kuzmina et Korotyayev, 1987	¹⁴ С дата 26500±550 л.н. (СОАН 4538)	Р. Иртыш, Скородум	Зиновьев, 2003
	Голоцен, дата 9600 л.н.	Р. Обь, окр. п. Луговское	Зиновьев, 2008
	Поздний плейстоцен, дата 33000 л.н.	Р. Иртыш, п.Казаковка	Зиновьев, 2003
<i>M. (Byrrhobolus)</i> <i>rutilans</i> (Motschulsky, 1860)	Ранний плейстоцен-голоцен	Западная Берингия: Милькера, Айон, Приморский, Алёшкина заимка, Дуванный Яр	Боярская и др., 1983
	Средний плейстоцен-голоцен	Западная Берингия: Ледовый Обрыв, Дыгдал, Энтрыкайский Яр, Поварня Серкина	Киселёв, 1981
	Голоцен, дата 10000-9000 л.н.	Западная Берингия: р. Юрибей, ручей Киргилях	Киселёв, Друк, Кривоулицкий, 1981
	Поздний плейстоцен, дата 24600 л.н.	Западная Берингия: «Eva Creek sample 3-3C»	Matthews, Telka, 1997
	Поздний плейстоцен-голоцен, дата 23000-2500 л.н.	Западная Берингия: р. Омолон	Киселёв и др., 1987
	Поздний плейстоцен, дата 110000-55000 л.н.	Р. Обь, п. Хашгорт	Киселёв, 1988
	Поздний плейстоцен, дата 110000-55000 л.н.	Р. Енисей	Киселёв, 1988
	Поздний плейстоцен, дата 110000-55000 л.н.	Полуостров Гыдан	Киселёв, 1988
<i>Byrrhini</i> Latreille, 1804 <i>Byrrhus</i> Linnaeus, 1767			
<i>Byrrhus (Byrrhus)</i> <i>cyclophorus</i> Kirby, 1837	Поздний плейстоцен-голоцен	Восточная Берингия: «Dominion Creek, Lucky Lady, Old Crow, Paradise, Quarz Creek»	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Сингильские отложения, миндель-рисское межледниковье, низы среднего плейстоцена, дата 300000-250000 л.н.	Р. Волга, Астраханская область, п. Никольское	Бидашко, Проскурин, 1987
<i>B. (B.) eximius</i> LeConte, 1850	Средний плейстоцен-голоцен	Восточная Берингия: «Hollis Mine, Lucky Lady, Old Crow»	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
<i>B. (B.) fasciatus</i> (Forster, 1771)	Средний плейстоцен	Восточная Берингия: «Old Crow»	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Поздний плейстоцен-голоцен	Западная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Плейстоцен	Р. Надым	Киселёв, 1988
	Поздний плейстоцен-ранний голоцен, дата 11000-10000 л.н.	Южная Швеция: «Faunal phase 3»	Lemdahl, 1997
<i>B. (B.) kirbyi</i> LeConte, 1854	Средний плейстоцен	Восточная Берингия: «Gold Run»	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
<i>B. (B.) pilula</i> (Linnaeus, 1758)	Ранний плейстоцен	Западная Берингия: Медвежьи Острова	Кузьмина, Мэтьюз, 2012

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

Вид	Датировка	Место сбора	Источник
<i>Byrrhus (B.) pilula</i> (Linnaeus, 1758)	Ранний голоцен	Южная Швеция: «Faunal phase 4»	Lemdahl, 1997
	Голоцен	Элегантский перекал, прав. бер. р. Глубокий Сабун	Зиновьев, Нестерков, 2003
<i>Lamprobyrrhulus</i> Ganglbauer, 1902			
<i>Lamprobyrrhulus nitidus</i> (Schaller, 1783)	¹⁴ C дата 11550 ± 125 л.н. (СОАН 8806)	Р. Чик, окр. с. Буньково	Ориг.
<i>Cytilus</i> Erichson, 1847			
<i>Cytilus sericeus</i> (Forster, 1771) (= <i>C. auricomus</i> (Duftschmid, 1825))	Средний плейстоцен-голоцен	Западная Берингия: Алазея, Усть-Нера, Чукочья	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Поздний плейстоцен, дата 45000 л.н.	Великобритания: «Earith, Cambridgeshire»	Coore, 2000
	Поздний плейстоцен, дата 12200-11000 л.н.	Южная Швеция: «Faunal phase 2»	Lemdahl, 1997
	Голоцен	Швейцария: «Swiss Alps: Hérémeuse»	Lemdahl, 2000
	¹⁴ C дата 11550±125 л.н. (СОАН 8806)	Р. Чик, окр. с. Буньково	Ориг.
	Голоцен, дата 10500 л.н.	Франция: «St-Momelin (St-Omer basin, northern France)»	Ponel et al., 2007
	Голоцен, дата 9200 л.н.	Полярный Урал, оз. Перевальное	Панова и др., 2003
<i>Cytilus aff. sericeus</i> (Forster, 1771)	Поздний плейстоцен, дата 150000-100000 л.н.	м/н Смоленский брод, прав. бер. Зап. Двины, окр. д. Смоляне	Назаров, 1984
<i>C. alternatus</i> (Say, 1825) (= <i>C. mimicus</i> Casey, 1912)	Ранний плейстоцен-голоцен	Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
<i>Porcinolus</i> Mulsant et Rey, 1869			
<i>Porcinolus murinus</i> (Fabricius, 1794)	¹⁴ C дата 26500±550 л.н. (СОАН 4538)	Р. Иртыш, м/н Скородум	Zinovyev, 2011
	¹⁴ C дата 41900±800 л.н. (ГИН-5337)	Р. Тавда, п. Андрушино	Zinovyev, 2011
	Поздний плейстоцен, дата 420000 л.н.	Великобритания: «Earith, Cambridgeshire»	Coore, 2000
	¹⁴ C дата 11550±125 л.н. (СОАН 8806)	Р. Чик, окр. с. Буньково	Ориг.
<i>P. undatus</i> (Melsheimer 1844)	Голоцен, дата 10500 л.н.	Канада: «Eighteen Mile River, Kincardine, Ontario»	Morgan, Morgan, 1980
	Голоцен, дата 9600 л.н.	США: «Seibold, North Dakota»	Morgan, Morgan, 1980
<i>Syncalyptrinae</i> Mulsant et Rey, 1869 <i>Syncalyptrini</i> Mulsant et Rey, 1869 <i>Chaetophora</i> Kirby et Spence, 1817 (= <i>Syncalyptra</i> Dillwyn, 1829)			
<i>Ch. spinosa</i> (Rossi, 1794)	Поздний плейстоцен, дата 22000-10000 л.н.	Аганский увал -1082/1	Зиновьев, 1997
	¹⁴ C дата 21815±225 л.н. (СОАН 6837)	Р. Кульеган, точка 2247	Zinovyev, 2011
<i>Curimopsis</i> Ganglbauer, 1902			
<i>Curimopsis (Curimopsis) albonotata</i> (LeConte, 1861)	Поздний плейстоцен-голоцен	Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
<i>C. (C.) cyclolepidia</i> (Munster, 1902)	Поздний плейстоцен-голоцен	Западная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
	Поздний плейстоцен, дата 450000 л.н.	Великобритания: «Earith, Cambridgeshire»	Coore, 2000
	Поздний плейстоцен, дата 30000 л.н.	Великобритания: «Sourlie, Tolsta Head»	Bos et al., 2004
	Поздний плейстоцен, дата 110000-55000 л.н.	Большой Ляховский остров	Andreev et al., 2004
<i>C. (C.) echinata</i> (Linnaeus, 1750)	Поздний плейстоцен-голоцен	Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
<i>C. (C.) moosilauke</i> Johnson, 1986	Ранний-поздний плейстоцен	Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012
<i>C. (C.) setulosa</i> (Mannerheim, 1852)	Средний-поздний плейстоцен	Восточная Берингия	Кузьмина, Мэтьюз, 2012

не с ними очень схож сибирский вид *Morychus* (*Byrrhobolus*) *rutilans* (Motsch.) — из всех видов рода он наиболее крупный, сильно блестящий и почти не покрыт волосками. Безусловно, если говорить о фауне Северной Азии, пусть даже ископаемой, следует сравнивать остатки в первую очередь именно с этим видом, а не только с представителями *Cryso-byrrhulus*. Распространён *M. (B.) rutilans* исключительно в высокогорьях Южной Сибири и прежде не был найден за пределами этого географического выдела. Отдельные части жуков этого вида можно спутать с видами *M. viridis* Kuzm. et Kog., *M. subparallelus* (Mots.) или *M. aeneolus* (LeConte), с которыми в первую очередь и следовало вести сравнение. Поэтому упоминание в отложениях именно этого вида вызывает глубокое сомнение.

В отложениях Северной Азии, в отличие от Восточной Берингии, подавляющее большинство остатков *Morychus* Eg. отнесены к виду *M. viridis* Kuzm. et Kog., в основном по причине полностью лишённых опушения надкрылий и переднеспинок. К сожалению, иных внешних признаков покровов, отличающих этот вид от близкого и довольно широко распространённого на севере *M. subparallelus* Motsch. пока не удалось установить. Большая часть остатков жуков в отложениях подвергается сильному воздействию как химическому, так и физическому, вследствие чего поверхность стирается, лишается опушения, а часто и металлической окраски. Поэтому, такое обилие в отложениях *M. viridis* Kuzm. et Kog. и отсутствие другого вида вызывает определённые сомнения.

В американских местонахождениях отмечены все виды *Simplocaria* Stephens, встречающиеся на Севере России. Приводимые для Северной Азии виды *S. (S.) arctica* Poppius и *S. (S.) basalis* Sahlberg вполне могут оказаться синонимами видов *S. (S.) elongata* Sahlberg, и *S. (S.) semistriata* (Fabricius), поскольку различия между ними укладываются в спектр вариабельности признаков. Так, продольные борозды надкрылий у *S. (S.) semistriata* могут продолжаться за середину, а могут быть чётко видны лишь у основания, как у *S. (S.) basalis* Sahlberg. Возможно, ревизия этого рода внесёт ясность в таксономический состав пилюльщиков Северной Азии в будущем [Чернышёв, 2012].

Триба *Byrrhini*, объединяющая наиболее характерных и часто встречающихся пилюльщиков, в отложениях представлена тремя родами: *Byrrhus* Linnaeus, *Cytilus* Erichson и *Porcinolus* Mulsant et Rey. Представители номинативного рода встречаются чаще в местообитаниях, где присутствует хоть какая-то деревянистая растительность, поэтому их довольно мало в крайних северных местонахождениях. Для Северной Азии *B. (B.) fasciatus* (Forster) и *B. (B.) pilula* (Linnaeus) вполне ожидаемы, хотя ближе к тайге к ним обязательно присоединяются *B. (B.) pustulatus* (Forster, 1771) и *B. (B.) arietinus* Steffahn, 1843. Для Севера Америки тройка *B. (B.)*

cyclophorus Kirby, *B. (B.) eximius* LeConte и *B. (B.) kirbyi* LeConte, 1854 вполне характерна и в настоящее время.

Виды *C. sericeus* (Forster) (= *C. auricomus* (Duftschmid, 1825) и *C. alternatus* (Say) (= *C. mimicus* Casey, 1912) чрезвычайно схожие экологически и морфологически, встречаются на разных континентах. *C. sericeus* (Forster) — транспалеарктический вид, обитающий в таёжных и влажных лесах с мохово-лишайниковыми ассоциациями в пологе, доходит довольно высоко в горы (до 2500 м н.у.м.), проходит в зональные лесотундры и тундро-степи. Это довольно обычный в настоящее время вид, как и американский *C. alternatus* (Say).

Как и у предыдущего рода, виды *Porcinolus murinus* (Fabricius) и *P. undatus* (Melsheimer) — «континентальные братья». В отличие от бореального *Cytilus*, *Porcinolus murinus* (F.) широко распространён в степной зоне Евразии, доходит до Якутии и встречается на остепнённых склонах гор Южной Сибири. Самки и личинки этого вида часто встречаются в норах степных грызунов — сусликов и сурков.

Среди *Syncalyptinae* в отложениях отмечены представители обоих родов, распространённых как в Северной Азии, так и в Восточной Берингии — *Chaetophora* Kirby et Spence и *Curimopsis* Ganglbauer. Они заметно отличаются размерами: *Chaetophora* чуть больше миллиметра, *Curimopsis* заметно больше 2 мм. Единственный вид, распространённый широко в Неарктике, *Ch. spinosa* (Rossi, 1794), пожалуй, имеется в виду под названием *Syncalypta* sp. (это родовое название — младший синоним *Chaetophora*).

Разнообразие *Curimopsis* Ganglb., наоборот, довольно велико, и остатки могут относиться к нескольким видам. При детальном изучении хорошо сохранившихся надкрылий вполне можно определить видовую принадлежность по форме и окраске булавовидных щетинок и чешуек верха [Чернышёв, 2013]. Так, у часто упоминаемого *Curimopsis* (*C.*) *cyclolepidia* (Munster) щетинки верха окрашены по-разному: коричневые и утолщённые посередине и светлые по бокам, чешуйки округлые, а у другого, широко распространённого на Севере вида, *C. (C.) moosilauke* Johnson щетинки равномерные, слегка утолщённые, тонкие, буроватые по всему диску, чешуйки маленькие, треугольные. Часто упоминаемый признак первого вида — выступающие плечи — на палеоматериале сложно дифференцируется. Вполне вероятно, массовая численность *C. (C.) cyclolepidia* (Munster), отмеченная в отложениях, может относиться к другому, более часто встречающемуся виду — *C. (C.) moosilauke* Johnson.

Следует отметить, что присутствие в позднелейстоценовых отложениях центральной и южной частей Западной Сибири остатков обнаруженных видов пилюльщиков может свидетельствовать о наличии в то время достаточного количества мохово-лишайниковых ассоциаций в господствующих

ландшафтах, что обуславливает их тундрово-степной характер.

Благодарности

Авторы благодарят Л.А. Орлову (институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева, г. Новосибирск) за проведение радиоуглеродного анализа для отложенных местонахождения Буньково.

Литература

- Бидашко Ф.Г., Проскурин К.П. 1987. Реконструкция природной среды Нижней Волги в сингильское время (средний плейстоцен) по энтомологическим и карпологиическим данным // Палеонтологический журнал. Вып.4. С.69–75.
- Бородин А.В., Зиновьев Е.В., Быкова Г.В., Корона О.М. 1994. Материалы к характеристике наземных экосистем бассейна реки Аган, Аганского и Сибирских увалов в позднечетвертичное время. Деп. в ВИНТИ 11.01.1994. №.83-В94. 198 с.
- Боярская Т.Д., Киселёв С.В., Кузьмина С.А. 1983. Особенности климата Западной Чукотки в позднем плейстоцене – голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М. С.151–154.
- Зиновьев Е.В. 1997. История фаунистических комплексов таёжной зоны Западно-Сибирской равнины в четвертичное время. Автореф. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 16 с.
- Зиновьев Е.В. 2003. Характеристика позднекаргинских энтомокомплексов Нижнего Прииртышья на примере местонахождений Скородум-95 и Казаковка-95 // Евразийский энтомологический журнал. Т.2. Вып.2. С.83–93.
- Зиновьев Е.В. 2004. Характеристика природных условий позднеледниковья верховьев реки Аган (Среднее Приобье) на основе энтомологических данных // Биологические ресурсы и природопользование. Вып.7. Сургут: Дефис. С.90–102.
- Зиновьев Е.В. 2005. Материалы к характеристике раннеголоценовых энтомокомплексов Среднего Приобья // Евразийский энтомологический журнал. Т.4. Вып.4. С.283–292.
- Зиновьев Е.В. 2008. Первые данные по фауне насекомых позднечетвертичного местонахождения Луговское (Среднее Приобье) // Фауны и флоры Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург–Челябинск: ООО ЦИКР «Рифей». С.199–211.
- 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.
- Киселёв С.В. 1973. Позднекайнозойские жесткокрылые Зауралья // Палеонтологический журнал. Вып.4. С.70–73.
- Киселёв С.В. 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука. 116 с.
- Киселёв С.В. 1988. Плейстоценовые и голоценовые жесткокрылые Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР. С.97–118.
- Киселёв С.В., Друк А.Я., Криволицкий Д.А. 1982. О фауне жуков и панцирных клещей из захоронений мамонтов // Юрибейский мамонт. М.: Наука. С.44–53.
- Киселёв С.В., Колесников С.Ф., Рыбакова Н.О. 1987. О климате вегетационного периода при формировании отложений «ледового» комплекса на р. Омолон // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. Т.62. Вып.1. С.113–119.
- Кузьмина С.А., Мэттьюс Д.В. 2012. Позднекайнозойские насекомые Берингии // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Прил.1. С.59–97.
- Назаров В.И. 1984. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным // Труды Палеонтологического института. Т.205. М.: Наука. 95 с.
- Панова Н.К., Янковская В., Корона О.М., Зиновьев Е.В. 2003. О динамике растительности и экологических условий на Полярном Урале в голоцене // Экология. Вып.4. С.248–260.
- 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 // Стороженко С.Ю., Сундуков Ю.Н., Лелей А.С., Сидоренко В.С., Прошалькин М.Ю., Купянская А.Н. (ред.): Насекомые Лазовского заповедника. Владивосток: Дальнаука. С.137–138.
- Чернышёв С.Э. 2012. Обзор фауны жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Byrrhidae) Северной Азии // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Вып.5. С.437–447.
- Чернышёв С.Э. 2013. Обзор видов жуков-пилюльщиков рода *Curimopsis* Ganglbauer 1902 (Coleoptera, Byrrhidae) Северной Азии // Зоологический журнал. Т.92. No.5. С.534–544.
- Цепелев К.А., Зиновьев Е.В., Дудко Р.Ю., Чернышёв С.Э., Легалов А.А. 2013. Жуки-мертвоеды (Coleoptera, Silphidae) позднего дриаса на реке Чик (верхний плейстоцен Сибири) // Евразийский энтомологический журнал. Т.12. Вып.1. С.27–34.
- Andreev A.A., Grosse G., Schurrmeister L., Kuzmina S.A., Novenko E.Yu., Bobrov A.A., Tarasov P.E., Ilyashuk P.A., Kuznetsova T.V., Krbetschek M., Meyer H., Kunitsky V. 2004. Late Saalian and Eemian palaeoenvironmental history of the Bol'shoy Lyakhovsky island, Laptev Sea, Arctic Siberia // Boreas. Vol.33. P.319–346.
- Andreev A., Grosse G., Schirrmeister L., Kuznetsova T.V., Kuzmina S.A., Bobrov A.A., Meyer H., Derevyagin A.Yu., Kienast F., Bryantseva A., Kunitsky V.V., Tarasov P.E., Novenko E.Yu. 2009. Weichselian and Holocene palaeoenvironmental history of the Bol'shoy Lyakhovsky Island, New Siberian Archipelago, Arctic Siberia // Boreas. Vol.38. No.1. P.72–110.
- Bos J.A., Dickson J.H., Coope G.R., Jardine W.G. 2004. Flora, fauna and climate of Scotland during the Weichselian Middle Pleniglacial — palynological, macrofossil and coleopteran investigations // Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology. Vol.204. P.65–100.
- Coope G.R. 2000. Middle Devensian (Weichselian) coleopteran assemblages from Earith, Cambridgeshire (UK) and their bearing on the interpretation of 'Full glacial' floras and faunas // Journal of Quaternary Science. Vol.15. No.8. P.779–788.
- Coope G.R. 2006. Insect faunas associated with Palaeolithic industries from five sites of pre-Anglian age in central England // Quaternary Science Reviews. Vol.25. 1738–1754.
- Elias S.A., Kuzmina S., Kiselev S. 2006. Late Tertiary origins of the Arctic beetle fauna // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol.241. Nos 3–4. P.373–392.
- Elias S.A., Short S.K., Birks H.H. 1997. Late Wisconsin environments of the Bering Land Bridge // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol.136. P.293–308.
- Elias S.A., Short S.K., Nelson C.H., Birks H.H. 1996a. Life and times of the Bering Land Bridge // Nature. No.382. P.60–63.
- Elias S.A., Short S.K., Waythomas Ch.F. 1996b. Late Quaternary Environments, Denali National Park and Preserve, Alaska // Arctic. Vol.49. No.3. P.292–305.
- 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.
- Kenward H. K. 2006. The visibility of past trees and woodland: testing the value of insect remains // Journal of Archaeological Science. Vol.33. P.1368–1380.
- Kiselev S.V., Nazarov V.I. 2009. Late Cenozoic Insects of Northern Eurasia // Paleontological Journal. Vol.43. No.7. P.723–850.
- Kuzmina S., Bolshiyarov D. 2002. Forest insect spectra in Late Holocene deposits of the Lena Delta terrace, north of the actual tree line // Polarforschung. Vol.70. P.101–105.
- 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*. Vol.267. P.245–255.
- Lemdahl G. 1997. Early Weichselian Insect Faunas from Northern Sweden: Climatic and Environmental Implications. // *Arctic and Alpine Research*. Vol.29. P.63–74.
- Lemdahl G. 2000. Late-glacial and early Holocene insect assemblages from sites at different altitudes in the Swiss Alps — implications on climate and environment // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol.159. P.293–312.
- Marra M.J., Shulmeister J., Smith E.G.C. 2006. Reconstructing temperature during the Last Glacial Maximum from Lyndon Stream, South Island, New Zealand using beetle fossils and maximum likelihood envelopes // *Quaternary Science Reviews*. Vol.25. P.1841–1849.
- Matthews J.V.Jr. 1975. Insects and plant macrofossils from two quaternary exposures in the Old Crow Porcupine region, Yukon territory, Canada // *Arctic and Alpine Research*. Vol.7. No.3. P.249–259.
- Matthews J.V.Jr., Mott R.J., Vincent J.-S. 1986. Preglacial and interglacial Environments of Banks Island: pollen and macrofossils from Duck Hawk Bluffs and related sites // *Géographie physique et Quaternaire*. Vol.40. P.279–298.
- Matthews J.V.Jr., Telka A. 1997. Insect Fossils from the Yukon // Danks H.V., Downes J.A. (Eds): *Insects of the Yukon*. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). Ottawa. 1034 p.
- Miller R.F. 1995. Late-glacial Coleoptera and the paleoclimate at Hirtles, Nova Scotia // *Atlantic Geology*. Vol.31. P.95–101.
- Morgan A.V., Morgan A. 1980. Faunal assemblages and distributional shifts of Coleoptera during the Late Pleistocene in Canada and the northern United States // *Canadian Entomologist*. No.112. P.1105–1128.
- Ponel P., Gandouin E., Coope G.R., Andrieu-Ponel V., Guiter F., Van Vliet-Lanoe B., Franquet E., Brocandel M., Brulhet J. 2007. Insect evidence for environmental and climate changes from Younger Dryas to Sub-Boreal in a river floodplain at St-Momelin (St-Omer basin, northern France), Coleoptera and Trichoptera // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol.245. P.483–504.
- 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.
- Zinovyev E.V. 2011. Sub-fossil beetle assemblages associated with the «mammoth fauna» in the Late Pleistocene localities of the Ural Mountains and West Siberia // *ZooKeys*. Vol.100. P.149–169.

Поступила в редакцию 31.08.2012