

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт аридных зон ЮНЦ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Institute of Arid Zones SSC



Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 10. Вып. 1

Vol. 10. No. 1



Ростов-на-Дону
2014

**Пластинчатоусые жуки (Coleoptera: Scarabaeoidea)
Курильских островов (Сахалинская область, Россия):
таксономическая структура, фауна, экология и зоогеография**

**Lamellicorn beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) of Kuril Islands
(Sakhalin Region, Russia): taxonomical structure, fauna, ecology
and zoogeography**

**В.Г. Безбородов
V.G. Bezborodov**

Амурский филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического сада-института Дальневосточного отделения Российской академии наук, Игнатьевское шоссе, 2-й км, Благовещенск, Амурская область 675000 Россия

Amur Branch of Botanical Garden-Institute of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Ignatevskoye road, 2nd km, Blagoveshchensk, Amur Region 675000 Russia. E-mail: cichrus@yandex.ru

Ключевые слова: Coleoptera, Scarabaeoidea, Курильские острова, таксономическая структура, фауна, экология, зоогеография.

Key words: Coleoptera, Scarabaeoidea, Kuril Islands, taxonomical structure, fauna, ecology, zoogeography.

Резюме. Анализируется таксономическая структура и видовой состав Scarabaeoidea Курильских островов. На Курильском архипелаге выявлено 72 вида Scarabaeoidea из 31 рода 15 триб 13 подсемейств и 4 семейств. *Trox scaber* (Linnaeus, 1767), *Aegialia comis* (Lewis, 1895), *Aphodius languidulus* Schmidt, 1916, *A. variabilis* Waterhouse, 1875, *A. nigrotessellatus* (Motschulsky, 1866), *A. sublimbatus* (Motschulsky, 1860), *A. troitzkyi* Jacobson, 1897, *A. lapponum* Gyllenhal, 1808, *Onthophagus bivertex* Heyden, 1887, *O. olsoufieffi* Boucomont, 1924, *O. atripennis* Waterhouse, 1875, *Sericania fuscolineata* Motschulsky, 1860, *Holotrichia kiotonensis* (Brenske, 1894), *Trichius fasciatus* (Linnaeus, 1758) впервые приводятся для фауны архипелага. Выявлены новые виды для 11 островов – Кунашир (14), Итуруп (12), Шикотан (11), Полонского (1), Зеленый (4), Уруп (8), Симушир (4), Кетой (1), Онекотан (1), Парамушир (4), Шумшу (4). Приводятся данные по фенологии, трофике и пространственному распределению видов. Рассматривается хронология таксонов и зоогеографические особенности фауны пластинчатоусых жуков района исследования.

Abstract. Taxonomical structure and species composition of the Scarabaeoidea fauna of the Kuril Islands are analyzed. As a whole on the Kuril Archipelago 72 species of Scarabaeoidea from 31 genera of 15 tribes, 13 subfamilies and 4 families are revealed. *Trox scaber* (Linnaeus, 1767), *Aegialia comis* (Lewis, 1895), *Aphodius languidulus* Schmidt, 1916, *A. variabilis* Waterhouse, 1875, *A. nigrotessellatus* (Motschulsky, 1866), *A. sublimbatus* (Motschulsky, 1860), *A. troitzkyi* Jacobson, 1897, *A. lapponum* Gyllenhal, 1808, *Onthophagus bivertex* Heyden, 1887, *O. olsoufieffi* Boucomont, 1924, *O. atripennis* Waterhouse, 1875, *Sericania fuscolineata* Motschulsky, 1860, *Holotrichia kiotonensis* (Brenske, 1894), *Trichius fasciatus* (Linnaeus, 1758) are brought for the first time for reported the archipelago fauna. New species are revealed for 11 islands: Kunashir (14), Iturup (12), Shikotan (11),

Polonsky (1), Zeleny (4), Urup (8), Simushir (4), Ketoy (1), Onkotan (1), Paramushir (4), Shumshu (4). Data on trophical specialization, phenology and spatial distribution of the species are given. The chorological taxis and zoogeographical features of the lamellicorn beetles fauna of the area of the Kuril Islands are considered.

Введение

Изучение энтомофауны Курильского архипелага началось с середины XIX столетия и носило на начальном этапе спорадический характер [Hagen, 1856; Motschulsky, 1860; Sharp, 1896]. После перехода островов под японский суверенитет в 1875 году и до начала 20-х годов XX столетия научные исследования на гряде не проводились. С середины 1920-х годов начинается период активного изучения энтомофауны архипелага японскими исследователями и длится до начала 1940-х годов. В это время публикуются первые сведения о разнообразии Scarabaeoidea Курил [Miwa, 1927, 1929; Kono, 1935, 1937]. После возвращения Курильских островов под суверенитет СССР в 1945 году продолжается разностороннее изучение биоразнообразия этих территорий. Используя сборы Н.Н. Конакова из материалов комплексной Курильской экспедиции 1946 года, Медведев [1949, 1951, 1952, 1960, 1964] публикует в серии «Фауна СССР» первое обобщение таксономического разнообразия Scarabaeidae группы pleurosticti архипелага. Немногим позже выходят в свет обзоры энтомофауны Курильской гряды Куваямы [Kuwayama, 1967] и Криволицкой [1973], где также приводятся новые данные по пластинчатоусым жукам. В 1969 году издается первая работа, посвященная всему надсемейству Scarabaeoidea Курил, где приводится ряд новых видов для фауны архипелага [Медведев, Ермоленко, 1969]. Также новые таксоны пластинчатоусых и новые данные

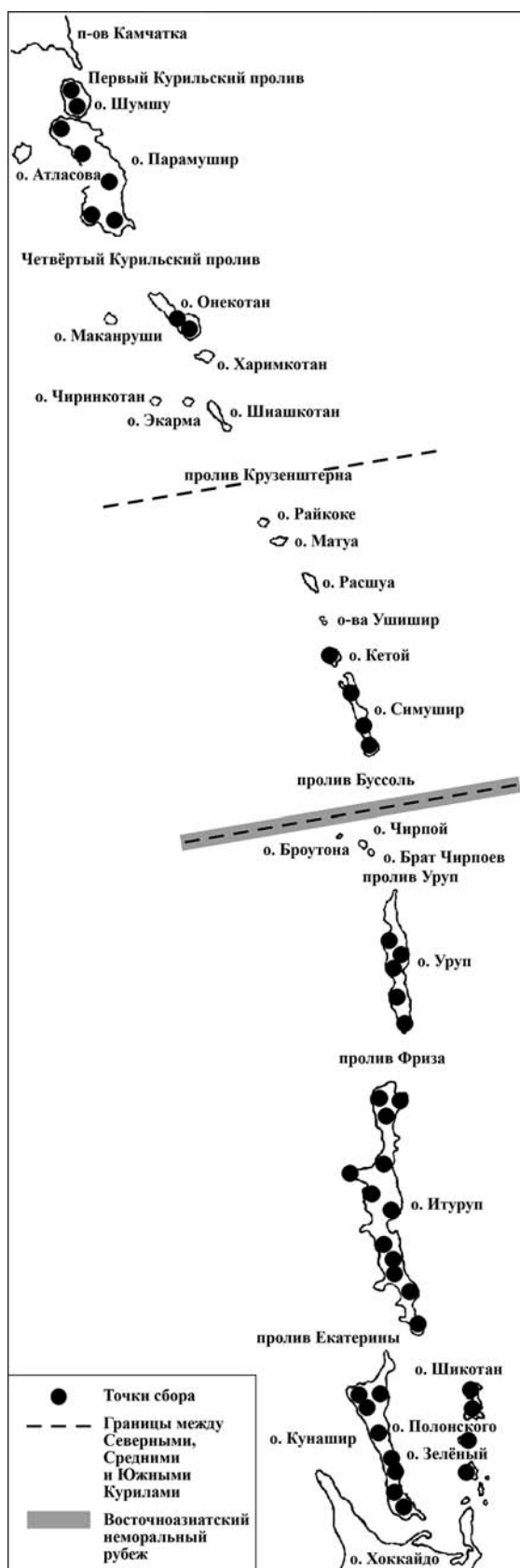


Рис. 1. Карта точек сбора Scarabaeoidea на Курильском архипелаге.
Fig. 1. Map of faunistic finds of Scarabaeoidea on the Kuril Archipelago.

о распространении приведены в «Определителе насекомых Дальнего Востока СССР (России)» [Берлов и др., 1989; Николаев, 1989; Берлов, 1996; Шабалин, 2011]. Наиболее результативные исследования по изучению биоразнообразия Курильских островов реализованы в Международном курильском проекте (МКП / IKIP) в период с 1994 по 2000 год. В материалах этого проекта опубликован аннотированный список пластинчатоусых жуков Сахалинской области, где значительно расширен видовой состав и приводятся новые сведения о распространении таксонов по островам Курильского архипелага [Шабалин, Безбородов, 2012].

Несмотря на значительное число работ по Scarabaeoidea Курильских островов, группа остается недостаточно изученной как в вопросах биоразнообразия, так и по большинству аспектов экологии: фенология, трофика, топические связи, слабо освещены вопросы хорологии и зоогеографии.

Физико-географическая характеристика района исследования. Курильский архипелаг расположен в северо-западной части Тихого океана и образует цепь между мысом Лопатка на южной оконечности Камчатского полуострова и островом Хоккайдо (Япония), изогнутую в сторону Тихого океана. Длина Курильской островной дуги около 1250 км. В состав архипелага входят 36 островов и многочисленные скалы. Общая площадь суши 15.6 тыс. км². Острова представлены двумя параллельными грядами, Большой и Малой Курильской, отделяющими Охотское море от Тихого океана. Малая Курильская гряда простирается на 120 км от Хоккайдо на северо-восток. Отдельные острова Большой Курильской гряды достигают 100–200 км длины: Итуруп, Кунашир, Парамушир, Уруп [Богатов, 2002a]. Административно Курильские острова входят в состав Сахалинской области России.

Курильский архипелаг – часть вулканической Тихоокеанской дуги (Огненного кольца). Каждый остров Большой гряды – это вулкан или цепочка вулканов. На архипелаге насчитывается 160 вулканов, 40 действующих. Наиболее крупные вулканы – Алаид на острове Атласова (2339 м) и Тятя на острове Кунашир (1819 м). Почти все острова гористые, 75 вершин – 500–1300 м. Для некоторых островов характерны горячие источники, формирующие локальный микроклимат. Большие равнинные участки на островах редки. Острова сложены вулканическими горными породами неогенового и четвертичного возраста (туфы, андезитовые и базальтовые лавы). В строении южных островов участвуют туфогенные сланцы и песчаники мела и палеогена [Лупинович, 1947].

В генезисе островов Малой Курильской гряды меньшую роль играли вулканические процессы, поэтому они ниже (до 412 м) островов Большой гряды. Крупнейший остров – Шикотан.

Климат Курильского архипелага умеренный морской, характеризуется как суровый, хотя северная оконечность гряды лежит на широте Киева, а южная – на широте Сочи. Суровость климата архипелага обусловлена как низкими температурами вод Охотского моря с запада, так и влиянием холодного Курильского моря с востока. На климат южных островов оказывает смягчающее влияние затухающее

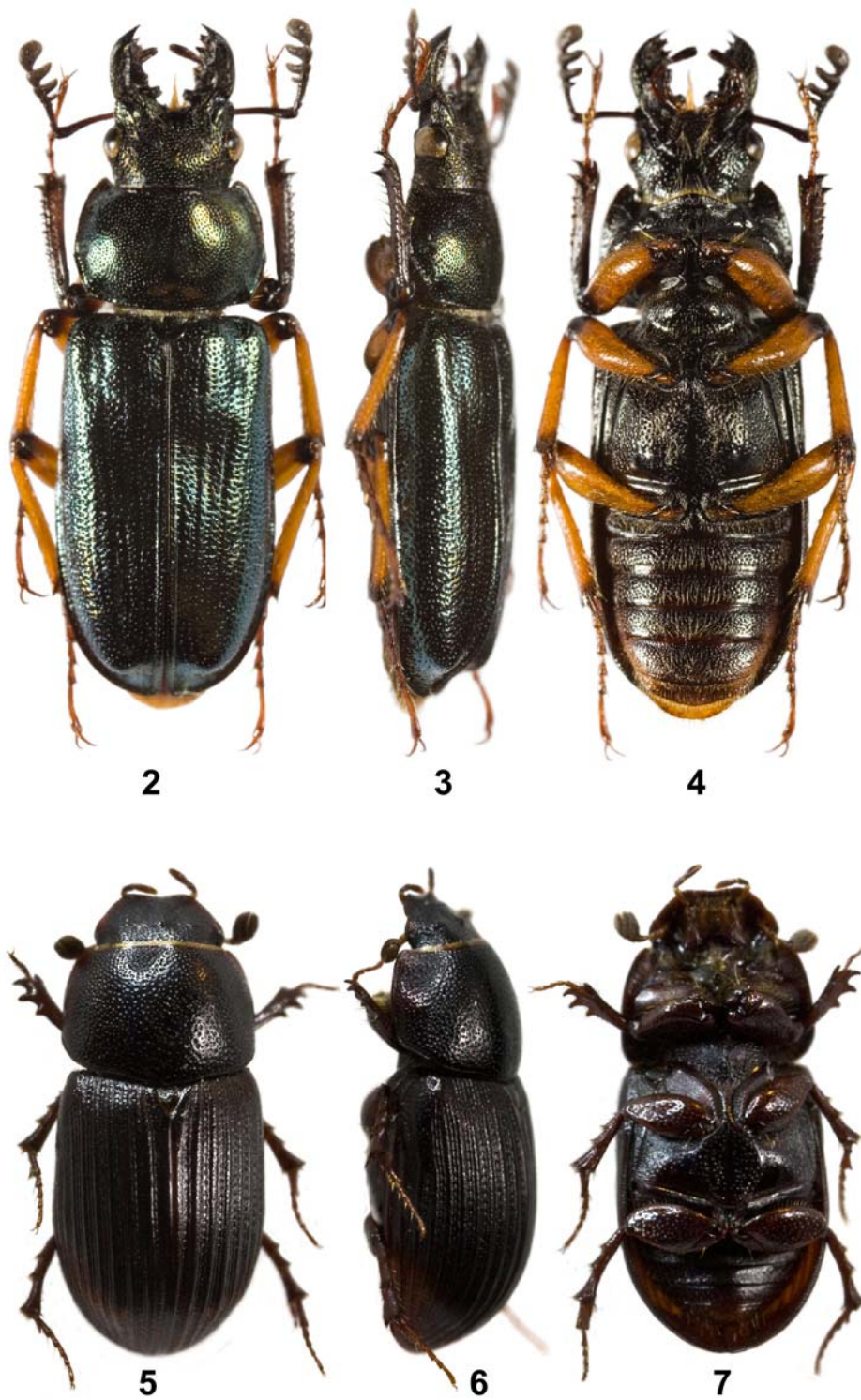


Рис. 2–7. *Platycerus delicatulus* Lewis, 1883 (2–4) и *Aphodius hasegawai* Nomura et Nakane, 1951 (5–7), общий вид.
Figs 2–7. *Platycerus delicatulus* Lewis, 1883 (2–4) and *Aphodius hasegawai* Nomura et Nakane, 1951 (5–7), habitus.

здесь теплое течение Соя. Лето прохладное, зимы холодные, снежные, длительные, воздух влажный, часты облачность и резкая смена погоды. Продолжительность солнечного сияния на Курильских островах – 1000–1500 часов в год, что на 50–80% меньше, чем на тех же широтах в континентальных районах, это вызвано частой облачностью и туманами. Наиболее пасмурные острова – Матуа, Симушир, Расшуа, Кетой, Ушишир. Число дней без солнца на северных и средних Курильских островах достигает 105–118 в год, на южных – 80–89.

Средняя температура февраля (самого холодного месяца) на южных островах –8 °С, минимум до –25 °С (влияние материка). На севере зима более мягкая, средние февральские температуры –7 °С, минимум до –16 °С. Обильны твердые осадки, иногда до 1.5 м снега в сутки.

За три летних месяца выпадает 30–40% годовой суммы осадков, равной 700–1000 мм. Средняя температура августа (самого теплого месяца) на севере +10 °С, на юге +17 °С. В сентябре усиливается действие алеутского минимума и на севере Курильского архипелага начинаются затяжные моросящие дожди. На юге на смену муссонным дождям приходит солнечная погода, нарушаемая изредка тайфунами.

В пределах Курильского архипелага отсутствует многолетняя (вечная) мерзлота. Почвы Курильских островов относятся к горно-тундровым, горно-луговым, дерновым, иловато-торфяным типам. Подзолистые почвы распространены мало. Часто почвы имеют по несколько перегнойных горизонтов, перекрытых вулканическим пеплом.

Реки на островах – короткие горные потоки. Обилие осадков определяет постоянно высокий уровень воды, достигающий максимума осенью. На островах встречаются озера разных типов – прибрежные лагунные, плотинные и кратерные [Витвицкий, 1961; Гвоздецкий, Михайлов, 1987].

Ввиду большой меридиональной протяженности архипелага растительность северной и южной частей Курильской гряды сильно контрастирует. В целом преобладают мелколиственные леса и высокотравье. С молодостью поверхности и интенсивным вулканизмом связано малое распространение эндемичных и реликтовых форм растений (менее 2%) и своеобразии почв. В составе флоры Курильских островов известно 1411 видов растений из 568 родов 150 семейств [Баркалов, 2009].

Под влиянием множества факторов высотное распределение растительности на архипелаге может отличаться на соседних островах и часто имеет нечеткую выраженность. На Кунашире и Итуруп представлен полный комплекс поясов растительности: широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, темнохвойных лесов, каменноберезняков, кедрового и ольхового стлаников (подгольцовый), горно-тундровый (гольцовый). На южных островах Большой Курильской гряды преобладают леса: Итуруп – 80%, Кунашир – 61%. На Атласова, Шумшу, Парамушир, Матуа, Расшуа, Кетой, Симушир, Уруп 50% лесопокрываемой территории. Острова Хабомаи безлесны. На Шикотане (Малая Курильская гряда) леса занимают 23% [Баркалов, 2002].

На северных островах наряду с зарослями кедрового стланика (*Pinus pumila*) и ольховника (*Duschekia maximowiczii*) распространены луга и верещатники. Выше 550–1000 м расположены горные тундры с участием камнеломки прицветниковой (*Saxifraga bracteata*) и бурой (*S. fusca*). В средней части Курильской дуги, от острова Расшуа до Итурупа, нижние части горных склонов опоясаны редкостойными сообществами из березы каменной (*Betula ermanii*) и влажными лугами. Березовые леса часто имеют подлесок из ольховника [Колесников, 1961].

На защищенных от влияния холодного течения склонах гор, а также на равнинах и холмах южных островов (Итуруп, Кунашир) произрастают хвойно-широколиственные и широколиственные леса с участием дубов курчавенького (*Quercus crispula*) и зубчатого (*Q. dentata*), кленов (*Acer mayrii* и *A. ukurunduense*), тиса остроколючного (*Taxus cuspidata*), ильмов японского (*Ulmus japonica*) и лопастного (*U. laciniata*), бархата сахалинского (*Phellodendron sachalinense*) и др. Широко представлены высокотравья с участием зонтичных и бамбучники (*Sasa kurilensis*). На высотах 400–600 м преобладают елово-пихтовые леса, сформированные елями аянской (*Picea jezoensis*) и Глена (*P. glehnii*), а также пихтой сахалинской (*Abies sachalinensis*) с примесью широколиственных элементов. На Итурупе и Шикотане также представлены редколесья из лиственницы курильской (*Larix kurilensis*). Выше темнохвойных лесов распространены заросли кедрового стланика и ольховника. На островах Малой Курильской гряды кедровый стланик замещается можжевельником Саржента (*Juniperus sargentii*), широко представлена луговая, болотная и кустарниковая растительность [Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Баркалов, 2002, 2009].

Материал и методы

В настоящей работе на основе изучения неопубликованных данных, а также материалов, вошедших в «Аннотированный список Scarabaeoidea Сахалинской области» [Шабалин, Безбородов, 2012], из личной коллекции автора, фондов Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ, Владивосток), Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ, Новосибирск), дается комплексный анализ биоразнообразия, экологии и зоогеографии пластинчатоусых жуков Курильских островов. Всего изучено более 8000 экземпляров жесткокрылых, собранных в период с 1898 по 2013 год на одиннадцати островах, составляющих 98% площади Курильского архипелага (рис. 1). Номенклатура таксонов видового ранга приводится по «Catalogue of Palaearctic Coleoptera» [2006]. Номенклатура ареалов и зоогеографических комплексов дается по Семёнову-Тян-Шанскому [1935]. Кластерный анализ фаунистического сходства Scarabaeoidea островов Курильского архипелага проведен с помощью программы PAST 1.89. (коэффициент Жаккара) [Hammer et al., 2007]. Весь материал по новым таксонам для фауны Scarabaeoidea Курильского архипелага хранится в личной коллекции автора.

Результаты и обсуждение

Видовой состав и таксономическая структура. В результате обработки материалов по Scarabaeoidea для фауны Курильского архипелага впервые выявлено 14 видов из 7 родов 6 триб 6 подсемейств и 2 семейств, ряд видов впервые приводится для отдельных островов (табл. 2). Таким образом, в настоящее время Scarabaeoidea известны с 11 островов Курильского архипелага. Для островов Уруп, Симушир и Онекотан пластинчатосые жуки приводятся впервые. Надо отметить, что Медведев и Ермоленко [Медведев, Ермоленко, 1969] приводят для Курил большую серию японского вида *Serica nigrovariata* Lewis, 1895 (13 экз. с Кунашира и 7 экз. с Шикотана). В последующих обобщающих работах по энтомофауне архипелага этот вид не упоминается [Криволицкая, 1973; Берлов и др., 1989]. Дальнейшие исследования не подтвердили обитания этого вида на Курилах. Неизвестно и место хранения материала. Возможно, это ошибка определения, и таксон был спутан с родственным *Serica karafutoensis* Nijima et Kinoshita, 1923, обычным видом на Южных Курильских островах. Исходя из этого, мы не включаем данный вид в фауну архипелага.

Таким образом, на основе анализа новых, а также ранее опубликованных материалов [Шабалин, Безбородов, 2012], на островах Курильского архипелага выявлено 72 вида Scarabaeoidea из 31 рода 15 триб 13 подсемейств и 4 семейств (табл. 1). На уровне семейств преобладают Scarabaeidae – 60 видов (83.3%), далее в порядке убывания: Lucanidae – 7 видов (9.7%), Geotrupidae – 3 вида (4.2%), Trogidae – 2 вида (2.8%). Из подсемейств в семействе Scarabaeidae наиболее богатое видами Aphodiinae – 23 вида (38.3%). Относительно всего выявленного видового состава надсемейства Scarabaeoidea на долю Aphodiinae приходится 32%.

Таблица 1. Таксономическая структура Scarabaeoidea фауны Курильских островов.

Table 1. Taxonomical structure of the Scarabaeoidea fauna of the Kuril Islands.

Семейства	Число таксонов			
	Подсемейств	Триб	Родов	Видов
Lucanidae	3	4	6	7
Geotrupidae	1	1	2	3
Trogidae	1	1	1	2
Scarabaeidae	8	9	22	60
Итого:	13	15	31	72

Ниже приведен список новых для фауны архипелага видов.

Надсемейство Scarabaeoidea Latreille, 1804

Семейство Trogidae MacLeay, 1819

Подсемейство Troginae MacLeay, 1819

Триба Trogini MacLeay, 1819

Род *Trox* Fabricius, 1775

Trox scaber (Linnaeus, 1767)

Материал. 1 экз., о. Кунашир, пос. Менделеево, 28.07.1987 (В.Л. Лисицкий, Н.С. Манько).

Распространение. Северная и Южная Америки, Северная Африка, Европа, Казахстан, Монголия, Северо-Восточный и Восточный Китай, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю. Россия: европейская часть страны, Северный Кавказ, Сибирь, Хабаровский и Приморский края, Еврейская автономная область, Амурская область, Сахалин [Медведев, 1965а; Николаев, Пунцагулам, 1984; Николаев, 1987; Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир.

Примечание. Собран на ислевшей шкуре собаки. Имаго активны в мае – сентябре.

Семейство Scarabaeidae Latreille, 1802

Подсемейство Aphodiinae Leach, 1815

Триба Aegialiini Laporte, 1840

Род *Aegialia* Latreille, 1807

Aegialia (Aegialia) comis (Lewis, 1895)

Материал. 1 экз., о. Кунашир, сев. склон вулкана Головинна, 3–12.07.1991 (Д.С. Конев).

Распространение. Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю. Россия: Приморский край, Сахалин [Берлов и др., 1989; Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012], Кунашир.

Примечание. Собран в лесной подстилке. Сапрофаг. Имаго активны в июне – августе.

Триба Aphodiini Leach, 1815

Род *Aphodius* Illiger, 1798

Aphodius (Acanthobodilus) languidulus Schmidt, 1916

Материал. 3 экз., о. Кунашир, пос. Дубовое, 14–19.07.1981 (Гриценко).

Распространение. Северо-Западный, Северо-Восточный и Восточный Китай, Тайвань, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю. Россия: Амурская область, Еврейская автономная область, Хабаровский и Приморский края, Сахалин [Берлов и др., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Безбородов, Берлов, 2005; Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир.

Примечание. Собран на помете коров. Копрофаг. Имаго активны в июне – августе.

Aphodius (Aphodaulacus) variabilis Waterhouse, 1875

Материал. 4 экз., о. Кунашир, пос. Лагунное, 5–11.09.2001 (М. Сорокин).

Распространение. Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю. Россия: Амурская область, Еврейская автономная область, Хабаровский и Приморский края, Сахалин [Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Безбородов, Берлов, 2005; Catalogue..., 2006; Безбородов, Зинченко, 2010; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир.

Примечание. Собран на помете лошадей. Копрофаг. Имаго активны в июне – октябре.

Aphodius (Chilothorax) nigrotessellatus (Motschulsky, 1866)

Материал. 1 экз., о. Кунашир, 3 км Ю г. Герасимова, 5.07.1990 (К. Яценко).

Распространение. Северо-Западный, Северо-Восточный и Восточный Китай, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю. Россия: Хабаровский и Приморский края, Сахалин [Берлов и др., 1989; Hua Li-zhong, 2002; Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012], Кунашир.

Примечание. Собран на помете медведя. Имаго активны в мае – сентябре.

Aphodius (Labarrus) sublimbatus (Motschulsky, 1860)

Материал. 2 экз., о. Шикотан, пос. Крабозаводское, 21.07.1994 (А.П. Мазура).

Распространение. Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю, Рюккю. Россия: Амурская область, Еврейская автономная область, Хабаровский и Приморский края, Сахалин [Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Безбородов, Берлов, 2005; Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2012а, б, 2013а, б], Шикотан.

Примечание. Собран на экскрементах человека. Имаго активны в июне – августе.

Aphodius (Sinodiapterna) troitzkyi Jacobson, 1897

Материал. 1 экз., о. Кунашир, пос. Менделеево, 27.08.2009 (К.Н. Рыбаков).

Распространение. Северо-Восточный и Восточный Китай, Тайвань, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Кюсю. Россия: Восточная Сибирь, Амурская область, Еврейская автономная область, Хабаровский и Приморский края, Сахалин (описан из Минусинска) [Николаев, Пунцагдулам, 1984; Берлов, 1985; Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Безбородов, Берлов, 2005; Catalogue..., 2006; Безбородов, Зинченко, 2010; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир.

Примечание. Собран на помете коров. Имаго активны в июне – августе.

Aphodius (Agoliinus) lapponum Gyllenhal, 1808

Материал. 2 экз., о. Симушир, бухта Мельникова, 5–8.09.1998 (В. Яценко); 1 экз., о. Парамушир, 2 км В г. Арсеньева, 25.08.2000 (В. Яценко); 1 экз., о. Онекотан, 1 км Ю г. Шестакова, 13–15.07.2002 (П.Г. Воробьев); 2 экз., о. Шумшу, пос. Байково, 17.08.2008 (Н. Бондаренко); 1 экз., пос. Курбатово, 2–8.08.2010 (А. Трофимов, Д. Рыбаков).

Распространение. Европа, Казахстан, Средняя Азия (горы), Монголия, Северо-Восточный и Северо-Западный Китай. Россия: европейская часть страны, Сибирь, Амурская область, Еврейская автономная область, Приморский, Хабаровский и Камчатский края, Чукотский АО, Сахалин [Медведев, 1965б; Николаев, Пунцагдулам, 1984; Николаев, 1987; Берлов, 1985; Берлов и др., 1989; Hua Li-zhong, 2002; Безбородов, Берлов,

2005; Catalogue..., 2006; Безбородов, 2009; Bezborodov, 2011], Парамушир, Шумшу, Онекотан, Симушир.

Примечание. Собран на помете медведя. Копрофаг. Имаго активны в мае – сентябре.

Подсемейство Scarabaeinae Latreille, 1802**Триба Onthophagini Burmeister, 1846****Род Onthophagus Latreille, 1802***Onthophagus (Onthophagus) bivertex* Heyden, 1887

Материал. 2♂, о. Кунашир, 2 км З пос. Менделеево, 3.07.2013, (Б.Н. Тарских).

Распространение. Северо-Восточный и Восточный Китай, Восточная Монголия, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю. Россия: Амурская область, Еврейская автономная область, Приморский и Хабаровский края, Сахалин, Монерон [Кабаков, 1979, 2006; Николаев, Пунцагдулам, 1984; Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Безбородов, Кузьмин, 2003; Catalogue..., 2006; Безбородов, Зинченко, 2010; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир.

Примечание. Собран на экскрементах человека. Копро-некрофаг. Имаго активны в мае – сентябре.

Onthophagus (Palaeonthophagus) olsoufieffi Boucomont, 1924

Материал. 1♂, о. Кунашир, пос. Отрада, 11–17.06.1989 (А. Хоркина).

Распространение. Монголия, Северный и Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю. Россия: Юго-Восточная Сибирь, Амурская область, Еврейская автономная область, Хабаровский и Приморский края, Сахалин [Кабаков, 1979, 2006; Николаев, Пунцагдулам, 1984; Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Безбородов, Кузьмин, 2003; Catalogue..., 2006; Безбородов, Зинченко, 2010; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир.

Примечание. Копро-некрофаг. Имаго активны в мае – сентябре.

Onthophagus (Gibbonthophagus) atripennis Waterhous, 1875

Материал. 2♂, о. Кунашир, пос. Отрада, 11–17.06.1989 (А. Хоркина).

Распространение. Северо-Восточный и Восточный Китай, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю. Россия: Еврейская автономная область, Хабаровский и Приморский края, Сахалин [Кабаков, 1979, 2006; Берлов и др., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Catalogue..., 2006; Безбородов, Зинченко, 2010; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2013а, б], Кунашир.

Примечание. Копро-некрофаг. Имаго активны в июне – августе.

Подсемейство Sericinae Kirby, 1837**Триба Sericini Kirby, 1837****Род *Sericania* Motschulsky, 1860***Sericania fuscolineata* Motschulsky, 1860

Материал. 3 экз., о. Кунашир, пос. Дубовое, 14.06.1998 (Н. Хлебников); 1 экз., о. Симушир, пос. Китобойный, 21–24.07.1999 (П. Жуков); 1 экз., о. Итуруп, пос. Горячие ключи, 10–13.07.2000 (С. Савельев); 2 экз., о. Уруп, 3 км 3 г. Высокая, 9.07.2002 (Н. Хлебников).

Распространение. Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю. Россия: Восточная Сибирь, Амурская область, Еврейская автономная область, Хабаровский и Приморский края, Сахалин, Монерон [Медведев, 1952; Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Catalogue..., 2006; Безбородов, Зинченко, 2010; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2006, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир, Итуруп, Уруп, Симушир.

Примечание. Собран на свет. Филло-антофаг. Имаго активны в мае – августе.

Подсемейство Rhizotroginae Belthold, 1827**Триба Rhizotrogini Belthold, 1827****Род *Holotrichia* Hope, 1837***Holotrichia kiotonensis* (Brenske, 1894)

= *inelegans* Lewis, 1895.

Материал. 2 экз., о. Кунашир, пос. Головинно, 19.07.1993 (Г.Н. Кожушко).

Распространение. Северо-Восточный и Восточный Китай, Тайвань, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю. Россия: Амурская область, Еврейская автономная область, Хабаровский и Приморский края, Сахалин [Медведев, 1951; Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Hua Li-zhong, 2002; Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2006, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир.

Примечание. Филлофаг. Имаго активны в июне – августе.

Подсемейство Trichiinae Fleming, 1821**Триба Trichiini Fleming, 1821****Род *Trichius* Fabricius, 1775***Trichius fasciatus* (Linnaeus, 1758)

Материал. 2 экз., о. Кунашир, пос. Менделеево, 28.08.1987 (В.А. Лисицкий, Н.С. Манько); 3 экз., о. Парамушир, пос. Северо-Курильск, 12.07.1999 (С.Н. Кержнер); 1 экз., о. Шумшу, пос. Байково, 17.08.2008 (Н. Бондаренко); 2 экз., пос. Курбатова, 2–08.08.2010 (А. Трофимов).

Распространение. Европа, Закавказье, Северный Казахстан, Северо-Восточный Китай, Монголия, Корейский полуостров. Япония: Хоккайдо. Россия: европейская часть страны, Северный Кавказ, Сибирь, Магаданская и Амурская области, Камчатский, Хабаровский и Приморский края, Еврейская автономная область, Сахалин, Монерон [Медведев, 1960, 1965б; Николаев, Пунцагулам, 1984; Берлов и др., 1989; Ueno et al., 1989; Superfamilia..., 1994; Hua Li-zhong, 2002; Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012; Безбородов, 2012а, б, 2013а, б], Кунашир, Шумшу, Парамушир.

Примечание. Собран на цветах спиреи. Антофаг. Имаго активны в июне – августе.

Трофические связи. Весь спектр трофических связей Scarabaeoidea Курильских островов представлен четырьмя группами: фитофаги – 36 видов (50%), копрофаги – 29 видов (40.3%), сапрофаги – 5 видов (7%) и кератофаги – 2 вида (2.7%). Преобладающие копрофаги и фитофаги (в сумме 90.3%) подразделяются на дробные трофические группы. Большинство видов-фитофагов относится к филло-антофагам, это представители родов *Popillia* Serville, 1825, *Mimela* Kirby, 1825, *Phyllopertha* Stephens, 1830, *Anomala* Samouelle, 1819, *Exomala* Reitter, 1903, *Maladera* Mulsant, 1842, *Serica* Macleay, 1819, *Sericania* Motschulsky, 1860, *Holotrichia* Hope, 1837, *Heptophylla* Motschulsky, 1857, *Ectinohoplia* Redtenbacher, 1868, включающих 23 вида (табл. 2). Из Trichiinae *Lasiotrichius succinctus* (Pallas, 1781), *Trichius fasciatus* (Linnaeus, 1758) и *T. japonicus* Janson, 1885 – облигатные антофаги. *Gnorimus viridiopacus* Lewis, 1887 – анто-филло-лимфофаг. Cetoniinae подразделяется на две группы: анто-филлофаги – *Glycyphana fulvitemma* Motschulsky, 1860, *Gametis jucunda* (Faldermann, 1835) – и анто-лимфо-филлофаги – *Cetonia roelofsi* Harold, 1880, *Protaetia insperata* (Lewis, 1879), *P. marmorata* (Fabricius, 1793), *P. brevitarsis* (Lewis, 1879) (табл. 2).

Собственно лимфофагами является большая часть Lucanidae – *Lucanus maculifemoratus* Motschulsky, 1862, *Macrodercas recta* (Motschulsky, 1858), *M. striatipennis* Motschulsky, 1862, *Hemisodorcus rubrofemoratus* (Snellen van Vollenhoven, 1865), *Prismognathus angularis* Waterhouse, 1874 (табл. 2).

Значительная часть копрофагов сочетает питание пометом животных с некрофагией, сапрофагией и мицетофагией в разной степени (Geotrupidae, Scarabaeidae: Aphodiinae, Coprinae). Собственно копрофагами является большинство *Aphodius* – 15 видов (табл. 2). Факультативная некрофагия отмечена у представителей родов *Geotrupes* Latreille, 1796, *Phelotrupes* Jekel, 1866, *Aphodius*, *Saccobius* Thomson, 1863 и *Onthophagus* Latreille, 1802 – 15 видов (табл. 2). Мицетофагия проявляется у *Geotrupes*, *Phelotrupes*, *Saccobius*, *Onthophagus* и у некоторых *Aphodius* – 8 видов (табл. 2). Как правило, факультативные мицетофаги тяготеют к увядающим плодовым телам грибов или уже отмершим, что сближает их с сапрофагами. Факультативная сапрофагия отмечена у двух видов – *Aphodius propraetor* Balthasar, 1932 и *A. rectus* (Motschulsky, 1866). Облигатными сапрофагами, как и в большинстве районов Голарктики, выступают представители рода *Aegialia* Latreille, 1807, обитающие в отмершей растительной массе (табл. 2). Как и на севере острова Сахалин, в бореальных сообществах Северных Курильских островов (Шумшу и Парамушир) *Aegialia friebi* Balthasar, 1935 проявляет склонность к факультативной копрофагии и отмечен на помете медведя. В настоящее время не установлены трофические предпочтения двух видов Lucanidae: *Ceruchus lignarius* Lewis, 1883 и *Platycerus delicatulus* Lewis, 1883. Имаго обоих таксонов (как и личинки) значительную часть жизни проводят в разлагающихся

Таблица 2. Распределение Scarabaeoidea по островам Курильского архипелага, трофические связи, фенология активности имаго и хорология.
Table 2. Distribution of the lamellicorn beetles on the islands of the Kuril Archipelago, trophic groups, phenology and chorology.

	Виды Species	Острова Курильского архипелага Islands of the Kuril Archipelago											Экология и хорология Ecology and chorology		
		Ku	It	Sh	Pl	Zl	Ur	Sm	Kt	On	Pr	Su	TS	FN	AR
1	<i>Lucanus maculifemoratus</i> Motschulsky, 1862	•	•										F ₁	3	OA
2	<i>Macrodorcas recta</i> (Motschulsky, 1858)	•	•	•									F ₁	3	OA
3	<i>Macrodorcas striatipennis</i> Motschulsky, 1862	•	•	•									F ₁	3	OA
4	<i>Hemisodorcus rubrofemoratus</i> (Vollenhoven, 1865)	•	•	•									F ₁	3	OA
5	<i>Prismognathus angularis</i> Waterhouse, 1874	•	•	•									F ₁	3	OA
6	<i>Ceruchus lignarius</i> Lewis, 1883	•	•										SM?	3	OA
7	<i>Platycerus delicatulus</i> Lewis, 1883	•											SM?	3	OA
8	<i>Geotrupes koltzei</i> Reitter, 1892	•	•	•		!•							CNM	2	OP
9	<i>Phelotrupes auratus</i> (Motschulsky, 1858)	•	•	!•	•								CNM	2	OA
10	<i>Ph. laevistriatus</i> (Motschulsky, 1858)	•	•	•			!•	!•	•				CN	2	OA
11	! <i>Trox scaber</i> (Linnaeus, 1767)	!•											K	2	GL
12	<i>T. mandli</i> Balthasar, 1931	•											KN	2	OA
13	<i>Aegialia friebi</i> Balthasar, 1935	•	•	•			!•	!•			!•	!•	SC	2	OP
14	<i>A. kamtschatica</i> Motschulsky, 1860	•	•								•	•	S	2	OP
15	! <i>A. comis</i> (Lewis, 1895)	!•											S	3	OA
16	! <i>Aphodius languidulus</i> Schmidt, 1916	!•											C	3	OA
17	<i>A. rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	!•									C	3	GL
18	<i>A. aleutus</i> Eschscholtz, 1822										•	•	C	2	BR
19	<i>A. brevisculus</i> (Motschulsky, 1866)	•	•										C	2	OA
20	<i>A. hasegawai</i> Nomura et Nakane, 1951	•											C	2	OA
21	! <i>A. lapponum</i> Gyllenhal, 1808							!•		!•	!•	!•	C	2	TP
22	<i>A. sordidus</i> (Fabricius, 1775)	•	!•										C	2	TP
23	<i>A. uniformis</i> Waterhouse, 1875	•	•										C	2	OA

24	! <i>A. variabilis</i> Waterhouse, 1875	!•																	C	3	OA
25	<i>A. indagator</i> Mannerheim, 1849	•	!•																CN	2	OP
26	<i>A. propraetor</i> Balthasar, 1932	•	•	!•					!•										CNSM	2	OA
27	<i>A. quadratus</i> Reiche, 1850	•	•																C	2	OA
28	! <i>A. nigrotessellatus</i> (Motschulsky, 1866)	!•																	CN	2	OA
29	<i>A. pusillus</i> (Herbst, 1789)	•	•																C	2	TP
30	! <i>A. sublimatus</i> (Motschulsky, 1860)			!•															C	2	OA
31	<i>A. rectus</i> (Motschulsky, 1866)	•	•	•					!•										CNSM	2	OP
32	<i>A. pratensis</i> Nomura et Nakane, 1951	•	!•																C	2	OA
33	! <i>A. troitzkyi</i> Jacobson, 1897	!•																	C	2	OP
34	<i>A. hibernalis</i> (Nakane et Tsukamoto, 1956)	•		!•															C	2	OP
35	<i>A. brachysomus</i> Solsky, 1874	•	•	!•															CN	3	OP
36	<i>Caccobius brevis</i> Waterhouse, 1875	•	!•																CNM	2	OA
37	<i>C. jessoensis</i> Harold, 1867	•	•																CN	3	OA
38	! <i>Onthophagus</i> <i>bivertex</i> Heyden, 1887	!•																	CN	2	OA
39	<i>O. gibbulus</i> (Pallas, 1781)	•	•	•															CNM	2	TP
40	! <i>O. atripennis</i> Waterhouse, 1875	!•																	CNM	3	OA
41	! <i>O. olsoufieffi</i> Boucomont, 1924	!•																	CNM	2	OP
42	<i>Popillia japonica</i> Newmann, 1838	•	•	•															F ₂₃	2	OA
43	<i>Mimela flavilabris</i> (Waterhouse, 1875)	•	!•																F ₂₃	2	OA
44	<i>M. testaceipes</i> (Motschulsky, 1861)	•	!•																F ₂₃	2	OA
45	<i>Phyllopertha</i> <i>intermixta</i> (Arrow, 1913)	•																	F ₂₃	2	OA
46	<i>Anomala lucens</i> Ballion, 1871	•	•	!•															F ₂₃	2	OA
47	<i>A. rufocuprea</i> Motschulsky, 1861	•	•	•															F ₂₃	3	OA
48	<i>A. cuprea</i> (Hope, 1839)	•	!•																F ₂₃	2	OA
49	<i>A. viridana</i> (Kolbe, 1886)	•																	F ₂₃	2	OA
50	<i>Exomala</i> <i>conspurcata</i> (Harold, 1878)	•	!•																F ₂₃	1	OA
51	<i>Maladera castanea</i> (Arrow, 1913)	!•		•															F ₂₃	1	OA
52	<i>M. orientalis</i> (Motschulsky, 1858)	•	!•	!•															F ₂₃	1	OA

53	<i>M. renardi</i> (Ballion, 1871)	•	!•	!•									F ₂₃	2	OA
54	<i>Serica karafutoensis</i> Nijjima et Kinoshita, 1923	•	•	•			!•		!•				F ₂₃	1	OA
55	! <i>Sericania fuscolineata</i> Motschulsky, 1860	!•	!•				!•	!•					F ₂₃	2	OP
56	<i>S. sachalinensis</i> Matsumura, 1911	•	•	•		!•							F ₂₃	2	OA
57	<i>Heptophylla picea</i> Motschulsky, 1858	•	•	•									F ₂₃	1	OA
58	<i>Holotrichia diomphalia</i> (Bates, 1888)	•	!•	!•									F ₂₃	2	OP
59	! <i>H. kiotonensis</i> Brenske, 1894	!•											F ₂₃	1	OA
60	<i>H. parallela</i> (Motschulsky, 1854)	•											F ₂₃	1	OA
61	<i>H. picea</i> Waterhouse, 1875	•											F ₂₃	1	OA
62	<i>Ectinohoplia rufipes</i> (Motschulsky, 1860)	•	•	•									F ₂₃	3	OP
63	<i>Gnorimus viridiopacus</i> (Lewis, 1887)	•											F ₁₂₃	1	OA
64	<i>Lasiotrichius succinctus</i> (Pallas, 1781)	!•		•									F ₂	3	OP
65	! <i>Trichius fasciatus</i> (Linnaeus, 1758)	!•								•	•		F ₂	2	TP
66	<i>T. japonicus</i> Janson, 1885	•	•										F ₂	3	OA
67	<i>Cetonia roelofsi</i> Harold, 1880	•	•										F ₁₂₃	3	OA
68	<i>Glycyphana fulvistemma</i> Motschulsky, 1860	•		!•		!•	!•						F ₂₃	2	OP
69	<i>Gametis jucunda</i> (Faldermann, 1835)	•	•	•	!•	!•	!•						F ₂₃	3	OA
70	<i>Protaetia insperata</i> (Lewis, 1879)	•											F ₁₂₃	3	OA
71	<i>P. marmorata</i> (Fabricius, 1793)	•	•	•									F ₁₂₃	2	TP
72	<i>P. brevitarsis</i> (Lewis, 1879)	•	•	•									F ₁₂₃	2	OA
	Vcero / In total	69	45	31	2	4	8	4	2	1	5	5			

стволах лиственных деревьев, пораженных гнилями, и, вероятно, являются сапро-мицетофагами или афагами.

Отдельную трофическую группу формируют представители Trogidae (2 вида рода *Trox*) выступающие кератофагами. Для *Trox mandli* Balthasar, 1931 отмечена факультативная некрофагия.

Фенология активности имаго. Большая

меридиональная протяженность Курильского архипелага и, как следствие, значительные климатические отличия разных групп островов оказывают существенное влияние на сроки активности имаго Scarabaeoidea района исследования. На Южных Курильских островах, где сосредоточено большинство видов группы и преобладает более теплый муссонный климат (в летний период), сроки лёта большинства

видов затягиваются в сравнении с материком (и даже Сахалином) и смещаются во вторую половину теплого периода с пиком численности в августе. На севере архипелага лёт большинства отмеченных здесь видов сдвигается вперед на две-три декады в сравнении с южными островами.

На основе анализа активности имаго по декадам и месяцам на Южных и Центральных Курильских островах можно выделить 3 фенологические группы:

Группа 1. Весенне-летняя. Включает виды, лёт имаго которых приходится на май – август или апрель – август. Это представители родов *Exomala*, *Maladera*, *Serica*, *Heptophylla*, *Holotrichia*, *Gnorimus* Serville, 1825. Всего 9 видов из 6 родов – 12.5% (табл. 2).

Группа 2. Весенне-летне-осенняя. В группу входят виды с лётим имаго в мае – сентябре, в отдельных случаях в апреле – октябре (с третьей по первую декаду). Это представители родов *Geotrupes*, *Phelotrupes*, *Trox*, *Aegialia*, *Aphodius*, *Caccobius*, *Onthophagus*, *Popillia*, *Mimela*, *Phyllopertha*, *Anomala*, *Maladera*, *Sericania*, *Holotrichia*, *Trichius* Fabricius, 1775, *Glycyphana* Burmeister, 1860, *Protaetia* Burmeister, 1842. Всего 42 вида из 17 родов – 58.3% (табл. 2).

Группа 3. Летне-осенняя. Включает виды, лёт имаго которых приходится на июль – сентябрь (до второй декады). Это представители родов *Lucanus* Scopoli, 1763, *Macrodercas* Motschulsky, 1860, *Hemisodorcus* Thomson, 1862, *Prismognathus* Motschulsky, 1860, *Ceruchus* MacLeay, 1819, *Platycerus* Geoffroy, 1762, *Aegialia*, *Aphodius*, *Caccobius*, *Onthophagus*, *Anomala*, *Ectinohoplia*, *Lasiotrichius* Reitter, 1898, *Trichius*, *Cetonia* Fabricius, 1775, *Gametis* Burmeister, 1842, *Protaetia*. Всего 21 вид из 17 родов – 29.2% (табл. 2).

Пространственное распределение и стациальные связи. Различия в широтном положении, общей площади и особенностях рельефа Курильских островов обусловили своеобразие флоры и растительного покрова территорий, что, как следствие, влияет на неравномерное распределение Scarabaeoidea как по архипелагу, так и на каждом острове в частности. Отчетливо прослеживается связь видов с определенными биотопами.

Наибольшим разнообразием эколого-географических условий и в целом более теплым климатом, а также значительными размерами, характеризуются два южных острова Большой Курильской гряды – Кунашир и Итуруп, где и сосредоточено основное ядро биоразнообразия Scarabaeoidea всего архипелага (97.2%). Во многом это связано с преобладанием растительных сообществ с доминированием или участием восточноазиатских неморальных видов, выступающих основной средой обитания пластинчатоусых жуков, являющихся в целом южной по происхождению группой.

В данном сообщении номенклатура и описание растительных сообществ (биотопов) приводится по работам Баркалова [2002, 2009].

Наиболее разнообразно Scarabaeoidea представлены в широколиственных лесах Кунашира и Итурупа на высотах до 250 м, сформированных *Quercus crispula*, *Q. dentata*, *Acer mayrii*, *A. tschonoskii*,

Ulmus laciniata и др. Данные формации тяготеют к охотоморскому побережью островов. Для широколиственных лесов острова Кунашир отмечен 61 вид Scarabaeoidea, для острова Итуруп – 42 вида. Оригинальность фауны пластинчатоусых жуков этих фитоценозов на Кунашире формируют *Lucanus maculifemoratus*, *Macrodercas recta*, *M. striatipennis*, *Hemisodorcus rubrofemoratus*, *Ceruchus lignarius*, *Platycerus delicatulus*, *Aegialia comis*, *Aphodius hasegawai*, *A. variabilis*, *A. nigrotessellatus*, *Caccobius jessoensis*, *Onthophagus atripennis*, *Phyllopertha intermixta*, *Cetonia roelofsi*; на Итурупе – *Lucanus maculifemoratus*, *Macrodercas recta*, *M. striatipennis*, *Hemisodorcus rubrofemoratus*, *Ceruchus lignarius*, *Caccobius jessoensis*, *Cetonia roelofsi*. Близки по видовому составу Scarabaeoidea, но значительно обеднены более широко распространенные на островах Кунашир, Итуруп и Шикотан хвойно-широколиственные леса, сформированные *Abies sachalinensis*, *Picea jezoensis*, *P. glehnii* со значительным участием неморальных элементов: *Taxus cuspidata*, *Ulmus laciniata*, *Kalorpanax vietnamense* и др. В данных биотопах Кунашира выявлено 45 видов Scarabaeoidea, Итурупа – 33, Шикотана – 25. Оригинальность фауны группы на всех трех островах формируют *Hemisodorcus rubrofemoratus*, *Prismognathus angularis*, *Aphodius brachysomus*, *A. propraetor*, *Heptophylla picea*, *Ectinohoplia rufipes*, *Protaetia marmorata*, *P. brevitarsis*.

Фоновыми лесными сообществами на Средних и Южных Курилах являются каменноберезовые леса из *Betula ermanii*, иногда с участием *B. platyphylla*, распространенные от береговых морских террас до высот 800–900 м. Как правило, эти леса редкостойные с участием других древесных видов: *Sorbus commixta*, *Acer mayrii*, *A. ukurunduense* и подлеском из *Sasa kurilensis*. Фауна Scarabaeoidea этих сообществ наиболее бедная из всех лесных стадий с участием неморальных элементов во флоре. Для данных сообществ на Кунашире установлено 19 видов, Итурупе – 17, Шикотане – 12, Урупе – 7, Симушире – 3, Кетое – 2. Специфических видов для этих сообществ не отмечено. Также на большей части Курильского архипелага к фоновым ландшафтными сообществам относятся заросли кедрового стланика *Pinus pumila* и ольхового стланика *Duschekia fruticosa* и *D. maximowiczii*, распространенных на южных островах от 600 до 1600 м и от 100 до 150 м на северных. На острове Шикотан кедровый стланик замещается можжевельником *Juniperus sargentii*. Фауна Scarabaeoidea данных сообществ на северных островах Шумшу и Парамушир исключительно бедна и представлена *Aphodius aleutus* и *A. lapponum*. На Онекотане и Симушире отмечен только *Aphodius lapponum*. На южных островах Кунашир, Итуруп и Шикотан стланиковую фауну формируют *Aegialia friebii* и *Aphodius rectus*. Эти же виды характерны и для горно-тундровых сообществ.

На южных и средних Курильских островах широко представлены бамбучники – кустарниковые сообщества, сформированные *Sasa kurilensis* и *S. senanensis*. Фауна Scarabaeoidea бамбучников зависит от связи кустарниковых сообществ с большинством

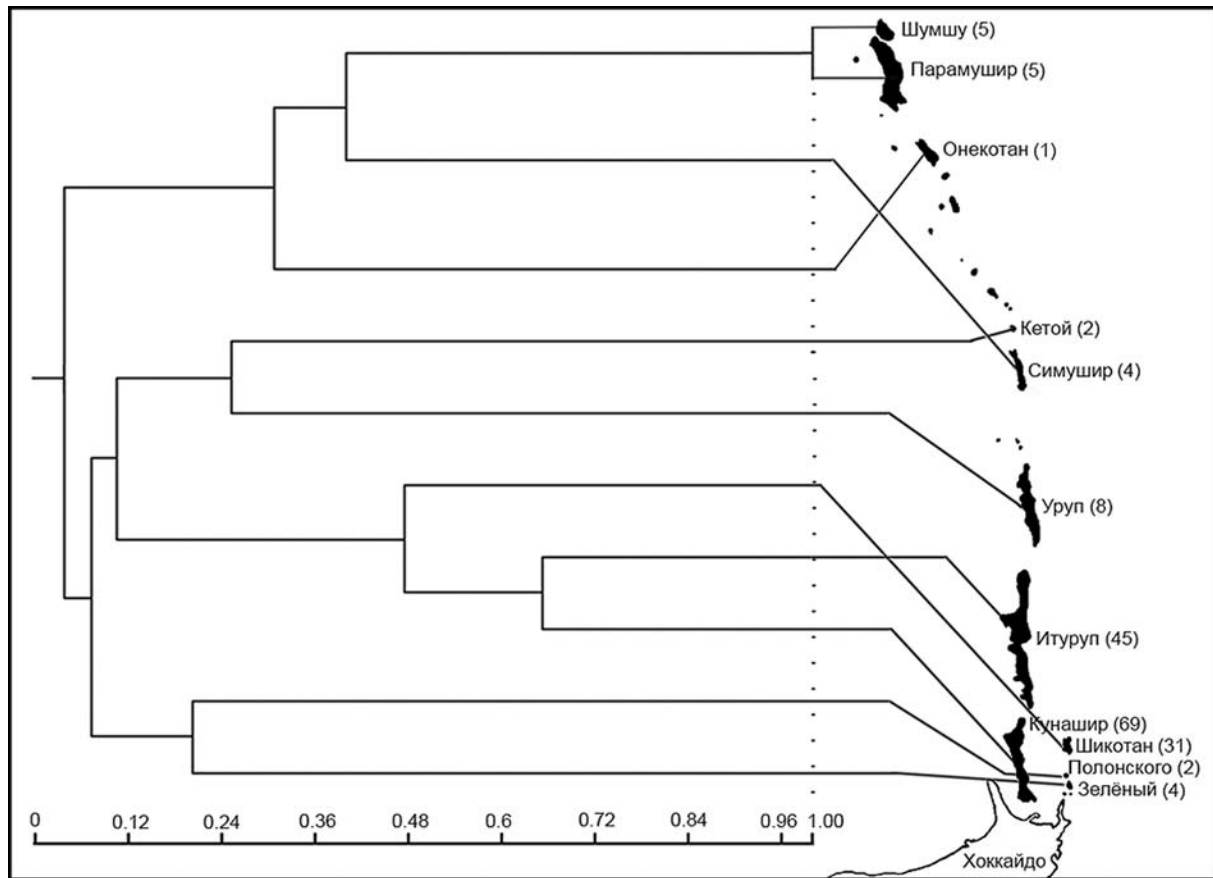


Рис. 8. Дендрограмма сходства фаун Scarabaeoidea одиннадцати островов Курильского архипелага (коэффициент Жаккара, PAST).
 Fig. 8. Dendrogram of the Scarabaeoidea fauna similarity of eleven islands of the Kuril archipelago (Jaccard, PAST).

вышеперечисленных лесных фитоценозов и стремительно обедняется по мере возрастания доминирования злаков рода *Sasa*. Видовой состав пластинчатоусых жуков данных сообществ в целом очень беден даже на южных островах и еще более обедняется по мере продвижения на север: Кунашир – 11 видов, Итуруп – 7, Шикотан – 5, Полонского – 2, Зелёный – 1, Уруп – 2, Симушир – 1, Кетой – 1. Надо отметить, что большинство видов Scarabaeoidea проникает в бамбучники из пограничных фитоценозов. Специфичные виды не выделяются.

В пределах всего Курильского архипелага распространены разнотравные луга, приуроченные к хорошо дренированным участкам равнинных и слабонаклонных форм рельефа. На Северных и Средних Курилах луга сформированы *Iris setosa*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Carex koraginisensis*, *Poa macrocalyx* и др. В этих сообществах отмечена значительная часть видов антофильных пластинчатоусых жуков местной фауны, привлекаемых цветущими растениями, а также копрофаги: Уруп – 5 видов, Симушир – 2, Кетой – 1, Парамушир – 2, Шумшу – 2. Специфичные виды не отмечены. На южных островах луговые сообщества отличаются заметным флористическим богатством и сформированы *Sanguisorba tenuifolia*, *Nemerocallis esculenta*, *Ligularia hodgsonii*, *Lilium pensylvanicum*, *Hypericum erectum*, *Carex scabrinervia* и др. Фауна лугов

южных островов значительно богаче видами за счет более разнообразных антофилов и филофагов, а также копрофагов: Кунашир – 31 вид, Итуруп – 19, Шикотан – 13, Полонского – 2, Зелёный – 4. Специфичные виды отмечены только на Кунашире: *Phyllopertha intermixta*, *Anomala viridana*.

Подобно лугам на Курилах, широко распространены высокотравные сообщества, достигающие высоты растений 2–3 м. Эти станции, как правило, формируются в распадках, устьях рек и ручьев. По поймам водотоков высокотравье поднимается до 400–500 м, а иногда и до 1200 м. На северных и средних Курильских островах высокотравье образуют *Filipendula camtschatica*, *Heracleum lanatum*, *Senecio cannabifolium* и *Aconitum maximum*. Фауна Scarabaeoidea этих формаций формируется за счет активно летающих антофилов и филофагов, общих с соседними фитоценозами. Так, на Парамушире и Шумшу на зонтичных и других цветущих видах отмечен *Trichius fasciatus*, на Урупе – *Serica karafutoensis* и *Sericania fuscolineata*. На южных Курильских островах высокотравье сформировано *Petasites amplus*, *Reynoutria sachalinensis*, *Aconogonon savatieri* и *Cacalia robusta*. Как и на северных островах, фауна Scarabaeoidea высокотравья южных островов формируется за счет соседних биотопов, но значительно богаче по видовому составу: Кунашир – 21 вид, Итуруп – 18, Шикотан – 13, Полонского – 1,

Зеленый – 2. Специфичные виды для высокотравья не отмечены.

Хорология и зоогеографические особенности фауны. Неоднократные изменения палеогеографической обстановки в переходной зоне от материка к Тихому океану в результате активности тектонических процессов, эвстатического колебания уровня Мирового океана непосредственно затрагивали территорию современного расположения Курильских островов [Баркалов, 2009]. В результате регрессии моря в среднем и позднем миоцене, позднем плиоцене, а также в позднем плейстоцене периодически возникали мосты суши, которые связывали отдельные острова между собой в крупные блоки, разделенные сравнительно узкими проливами. При этом северные острова соединялись с Камчатским полуостровом, а южные – с островом Хоккайдо, что способствовало проникновению видов на Курилы с двух направлений. Наоборот, при трансгрессиях происходило затопление низменных участков, и очертания островов приближались к их современному облику. Все эти процессы оказывали прямое воздействие на генезис биоты Курильского архипелага, начавшей свое формирование более 1 млн лет назад, с приходом плейстоценовой эпохи ледников [Богатов, 2002а, б; Баркалов, 2009].

Ареалы Scarabaeoidea Курильского архипелага подразделяются на пять типов: голарктический, транспалеарктический, восточнопалеарктический, берингийский и восточноазиатский (табл. 2). С большим отрывом преобладают таксоны с восточноазиатским (палеархеоарктическим, или стенопейским) ареалом – 49 видов (68%). Одиннадцать видов и один подвид данной группы являются эндемиками Японского архипелага и островов Сахалинской области России (22.4% от всех восточноазиатских видов): *Prismognathus angularis*, *Ceruchus lignarius*, *Platycerus delicatulus*, *Aphodius hasegawai*, *Popillia japonica*, *Mimela flavilabris*, *Phyllopertha intermixta*, *Serica karafutoensis*, *Sericania sachalinensis*, *Gnorimus viridiopacus*, *Trichius japonicus* и *Lucanus maculifemoratus maculifemoratus*. *Platycerus delicatulus* и *Aphodius hasegawai* недавно впервые отмечены для фауны России [Шабалин, Безбородов, 2012] (Color plate 2: рис. 2–7). *Popillia japonica*, или японский хрущ, благодаря человеку значительно расширил свой ареал с начала XX века, проникнув в Южную Азию и Северную Америку [Никритин, 1969, 1971; Шабалин, Безбородов, 2012].

Менее богаты видами группы с восточнопалеарктическим типом ареала – 14 видов (19.4%) и транспалеарктическим – 6 видов (8.4%). Два вида (2.8%) имеют голарктический и один (1.4%) – берингийский ареал (табл. 2). Голарктические виды *Trox scaber* и *Aphodius rufipes* проникают в неотропическую область [Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012]. *Aphodius aleutus*, имея берингийский ареал, распространен на крайнем северо-востоке Азии (Северо-Восточная Якутия, Камчатский полуостров, Северные Курилы) и северо-западе Северной Америки (Аляска и Алеутские острова) [Берлов и др., 1989; Шабалин, Безбородов, 2012].

Обобщая типы ареалов Scarabaeoidea Курил, можно выделить два зоогеографических (биогеографических) комплекса, свойственных умеренной Восточной Азии: восточноазиатский – 49 видов (68%) и бореальный – 23 вида (32%).

Значительное преобладание восточноазиатских видов в фауне Курильского архипелага объясняется более мягким климатом островов в сравнении с континентом. Так, некоторые таксоны Scarabaeoidea, проникшие на Курилы и остров Сахалин с Японского архипелага, не отмечены в России в тех же широтах на востоке материка, но известны из более южных континентальных районов Восточной Азии: *Macrodercas striatipennis*, *Phelotrupes laevistriatus*, *Caccobius jessoensis*, *Aphodius brevisculus*, *A. quadratus*, *Anomala lucens* и *A. rufocuprea* [Check list..., 1994; Catalogue..., 2006; Шабалин, Безбородов, 2012]. Такая ситуация характерна только для трех южных островов Курильского архипелага – Кунашир, Итуруп, Шикотан – и отчасти для Урупа. Особым разнообразием характеризуется фауна Lucanidae, представленная семью видами из шести родов и являющаяся одной из богатейших в России (табл. 2). Большая часть восточноазиатских видов, вероятно, проникла на острова в раннем плейстоцене, при еще более теплом климате, а также в раннем голоцене, когда таяние льдов при потеплении запаздывало и уровень моря оставался пока низким. Наиболее благоприятные условия для проникновения на Курильские острова бореальных видов были в позднем плейстоцене, когда уровень моря понизился на 110–130 м и на континенте в этих широтах все еще преобладала бореальная биота. Этим объясняется наличие в фауне Курил 24 бореальных континентальных видов, два из которых отсутствуют в фауне Японии – *Aphodius aleutus* и *A. lapponum*.

Фауна Scarabaeoidea Курильского архипелага имеет два фаунистических центра, генетически связанных с сопредельными крупными массивами суши. Первый центр находится на южных Курильских островах (Кунашир, Итуруп, Шикотан и Уруп) и связан с островом Хоккайдо и Японским архипелагом в целом. Здесь сосредоточено 97.2% всей фауны Scarabaeoidea архипелага (табл. 2). Наиболее богатой фауной отличается Кунашир – 96%. Второй центр расположен на северных Курильских островах – Парамушир, Шумшу, Онекотан – и связан генетически с Камчатским полуостровом. Он формирует 7% видового состава Scarabaeoidea всего архипелага. Два вида (2.7%) из северного центра не проникают в южный. Между обоими центрами находится «переходная зона», расположенная на средних Курильских островах от острова Райкоке до острова Симушир, отличающаяся исключительной бедностью Scarabaeoidea. На отрезке дуги между островами Онекотан и Кетой (не включительно) пластинчатоусые жуки не выявлены (рис. 1). Наиболее богатой фауной Средних Курил характеризуется остров Симушир – 5.6% от фауны архипелага. Бедность видового состава Средних Курильских островов объясняется изолированностью этого района глубокowodными проливами – Буссоль и Крузенштерна, которые сохранялись в период самых

сильных регрессий моря, а также малой площадью большинства островов и скудностью ландшафтов [Клумов, 1962; Велижанин, 1970; Лелей и др., 2002].

В материалах Международного Курильского проекта (МКП / IKIP) на основе анализа обширного фактического материала по различным группам биоты архипелага практически закрыт дискуссионный вопрос о биогеографических границах первого и второго рангов, проходящих на Курилах, а именно проблема разграничения Северных, Средних и Южных Курил (рис. 1) [Barkalov, 2000; Лелей и др., 2002; Богатов, 2002а, б; Богатов и др., 2003]. Важнейшим вопросом было уточнение прохождения на Курилах границы между Восточноазиатской и Бореальной (Европейско-Сибирской) подобластями Палеарктики [Журавлёв, Сазонова, 2002]. Таким образом, подтверждено прохождение Восточноазиатского неморального рубежа по проливу Буссоль, между островами Симушир и Уруп, установленного еще Г.О. Криволицкой в 1973 году. Это подтверждается и распространением Scarabaeoidea, что наглядно показывает кластерный анализ с помощью программы PAST 1.89. [Hammer et al., 2007]. На дендрограмме фаунистического сходства пластинчатоусых жуков Курильского архипелага четко выделяется кластер северных и средних островов от Шумшу до Симушира (рис. 8). От Урупа до Кунашира формируется кластер южных островов. Немного нарушает картину сходство фаун Урупа и Кетоя, что объясняется бедностью фауны Кетоя, представленной двумя неморальными видами – *Phelotrupes laevistriatus* и *Serica karafutoensis* (табл. 2, рис. 8). На основе распространения Scarabaeoidea на Курильском архипелаге Восточноазиатский неморальный рубеж проходит по проливу Буссоль, это естественная граница первого ранга, совпадающая с границей между Южными и Средними Курилами (рис. 1). Граница между Средними и Северными Курилами по проливу Крузенштерна – это рубеж второго ранга, подразделяющий одноименные биогеографические провинции (рис. 1).

Оригинальность фауны Scarabaeoidea Курильских островов в сравнении с материковыми территориями юга Дальнего Востока России составляет 25%, относительно всей континентальной Восточной Азии – 15.3%, а в сравнении с Японским архипелагом равна всего 2.8%. Таким образом, фаунистический комплекс Scarabaeoidea Курильских островов на сегодняшнем этапе эволюции имеет практически идентичное сходство с фауной Японского архипелага и представляет собой обедненный вариант энтомофауны острова Хоккайдо.

Благодарности

Автор глубоко признателен кураторам коллекций Coleoptera учреждений РАН Г.Ш. Лаферу и С.А. Шабалину (БПИ), А.А. Легалову и В.К. Зинченко (ИСИЭЖ) за предоставленную возможность обработать материал по Scarabaeoidea, а также В.А. Лисицкому (Екатеринбург), Н.С. Манько (Курган), К.В. Кистеню (Чита), К.Н. Рыбакову (Иркутск),

В.С. Комарову (Магадан), передавшим материал для изучения. Я благодарен Б.Н. Васью (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев) за содействие в поиске редкой литературы, а также А.А. Кузьмину (Благовещенск) за изготовление фотографий жуков и И.В. Донченко (Благовещенск) за обработку иллюстраций.

Литература

- Баркалов В.Ю. 2002. Очерк растительности. В кн.: Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука: 35–66.
- Баркалов В.Ю. 2009. Фауна Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. 468 с.
- Безбородов В.Г. 2006. Обзор хрущей (Coleoptera, Scarabaeidae) фауны Амурской области. Подсемейства: Rutelinae, Sericinae, Rhizotroginae, Hoplinae. *Евразийский энтомологический журнал*. 5(4): 307–312.
- Безбородов В.Г. 2009. Новые находки жуков копрофагов рода *Aphodius* Illiger, 1798 (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) для Приморского края и Дальнего Востока России. *Евразийский энтомологический журнал*. 8(3): 324–325.
- Безбородов В.Г. 2012а. Аннотированный список пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeoidea) фауны Амурской области. *Амурский зоологический журнал*. 4(2): 131–153.
- Безбородов В.Г. 2012б. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Scarabaeoidea) Амурской области. Фауна, экология, оценка биоценотического и хозяйственного значения. *Вестник КрасГАУ*. 6: 83–94.
- Безбородов В.Г. 2013а. Аннотированный список пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeoidea) фауны Еврейской автономной области. *Амурский зоологический журнал*. 5(2): 125–146.
- Безбородов В.Г. 2013б. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera: Scarabaeoidea) Еврейской автономной области (Россия): фауна, экология, биоценотическое и хозяйственное значение. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 9(1): 65–74.
- Безбородов В.Г., Берлов Э.Я. 2005. К фауне навозников рода *Aphodius* Illiger, 1798 (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) Амурской области. *Евразийский энтомологический журнал*. 4(4): 323–327.
- Безбородов В.Г., Зинченко В.К. 2010. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Scarabaeoidea) Большехехирского заповедника и сопредельных территорий (Хабаровский край). *Амурский зоологический журнал*. 2(1): 41–49.
- Безбородов В.Г., Кузьмин А.А. 2003. Обзор жуков навозников (Coleoptera, Scarabaeidae) фауны Амурской области. Подсемейство Scarabaeinae. *Евразийский энтомологический журнал*. 2(4): 275–278.
- Берлов Э.Я. 1985. Определитель жуков копрофагов рода *Aphodius* Illig. (Coleoptera, Scarabaeidae) Прибайкалья. В кн.: Наземные членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Иркутский университет: 23–35.
- Берлов Э.Я. 1996. 28. Сем. Scarabaeidae – Пластинчатоусые. Дополнение 1. Подсем. Aphodiinae. В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 3. Владивосток: Дальнаука: 415.
- Берлов Э.Я., Калинин О.И., Николаев Г.В. 1989. 28. Сем. Scarabaeidae – Пластинчатоусые. В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука: 380–434.
- Богатов В.В. 2002а. Международный курильский проект. В кн.: Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука: 5–8.
- Богатов В.В. 2002б. Биогеографические проблемы Курильского архипелага. В кн.: Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука: 150–160.
- Богатов В.В., Питч Т.У., Журавлёв Ю.Н., Стороженко С.Ю., Лелей А.С., Баркалов В.Ю., Холин С.К., Прозорова Л.А. 2003. Особенности формирования наземной и пресноводной биоты Курильского архипелага. *Вестник ДВО РАН*. 3: 9–18.
- Велижанин А.Г. 1970. Пути становления фауны Курильских островов. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*. 75(4): 5–16.
- Витвицкий Г.Н. 1961. Климат. В кн.: Дальний Восток: Физико-географическая характеристика. М.: Изд-во АН СССР: 93–118.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. 1987. Физическая география СССР. Азиатская часть. М.: Мысль. 512 с.

- Журавлёв Ю.Н., Сазонова И.Ю. 2002. Формирование видового разнообразия Курильской биоты. *В кн.: Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта)*. Владивосток: Дальнаука: 144–149.
- Кабаков О.Н. 1979. Обзор пластинчатоусых жуков подсемейства Soraginae (Coleoptera, Scarabaeidae) Дальнего Востока и сопредельных территорий. *В кн.: Жуки Дальнего Востока и Восточной Сибири*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР: 58–98.
- Кабаков О.Н. 2006. Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК. 374 с.
- Клаумов С.К. 1962. Зоогеографическое районирование Курильских островов и прилегающих к ним вод. *В кн.: Материалы второго научного совещания географов Сибири и Дальнего Востока (11, секция биогеография)*. Владивосток: ДВФ СО АН СССР: 27–38.
- Колесников Б.П. 1961. Растительность. *В кн.: Дальний Восток: Физико-географическая характеристика*. М.: Изд-во АН СССР: 183–246.
- Криволуцкая Г.О. 1973. Энтомофауна Курильских островов. Основные черты и происхождение. Л.: Наука. 315 с.
- Лелей А.С., Стороженко С.Ю., Холин С.К. 2002. Насекомые (Insecta). *В кн.: Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта)*. Владивосток: Дальнаука: 98–108.
- Лупинович И.С. 1947. Труды комиссии по естественноисторическому районированию СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР: 273–306.
- Медведев С.И. 1949. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 3. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Rutelinae (хлебные жуки и близкие группы). М. – Л.: Изд-во АН СССР. 372 с.
- Медведев С.И. 1951. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 1. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Melolonthinae, часть 1 (Хрущи). М. – Л.: Изд-во АН СССР. 514 с.
- Медведев С.И. 1952. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 2. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Melolonthinae, ч. 2 (Хрущи). М. – Л.: Изд-во АН СССР. 276 с.
- Медведев С.И. 1960. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 4. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Euchirinae, Dynastinae, Glaphyrinae, Trichiinae. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 399 с.
- Медведев С.И. 1964. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 5. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Cetoniinae, Valginae. М. – Л.: Наука. 375 с.
- Медведев С.И. 1965а. 25. Сем. Trogidae – Троксы. *В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые*. М. – Л.: Наука: 165–166.
- Медведев С.И. 1965б. 26. Сем. Scarabaeidae – Пластинчатоусые. *В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые*. М. – Л.: Наука: 166–208.
- Медведев С.И., Ермоленко В.М. 1969. Материалы до фауны надродины пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Lamellicornia) Курильских островов. *В кн.: Збірник праць Зоологічного музею. № 33*. Київ: Наукова думка: 61–64.
- Николаев Г.В. 1987. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Scarabaeoidea) Казахстана и Средней Азии. Алама-Ата: Наука. 232 с.
- Николаев Г.В. 1989. 27. Сем. Lucanidae – Рогачи. *В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки*. Ч. 1. Л.: Наука: 374–380.
- Николаев Г.В., Пунцагдулам Ж. 1984. Пластинчатоусые (Coleoptera, Scarabaeoidea) Монгольской Народной Республики. *В кн.: Насекомые Монголии*. Вып. 9. Л.: Наука: 90–294.
- Никритин А.М. 1969. О дальневосточных хрущах. *В кн.: Защита растений*. № 4. М.: Наука: 48–49.
- Никритин А.М. 1971. Жуки рода *Popillia* Serv. (Coleoptera, Scarabaeidae) – вредители растений на Дальнем Востоке. *В кн.: Труды XIII Международного энтомологического конгресса*. Т. 2 (Москва, 2–9 августа 1968 г.). Л.: Наука: 369.
- Семёнов-Тян-Шанский А.П. 1935. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. *В кн.: Труды Зоологического института Академии наук СССР. Т. 2. Вып. 2–3*. Л.: Зоологический институт АН СССР: 397–410.
- Шабалин С.А. 2011. Распределение пластинчатоусых жесткокрылых (Coleoptera, Scarabaeoidea) по регионам Дальнего Востока России. *В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока России. Дополнительный том. Анализ фауны и общий указатель названий*. Владивосток: Дальнаука: 65–80.
- Шабалин С.А., Безбородов В.Г. 2012. Скарабеоидные жесткокрылые (Coleoptera, Scarabaeoidea) Сахалинской области. *В кн.: Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана (Материалы Международного курильского и Международного сахалинского проектов)*. Владивосток: Дальнаука: 247–287.
- Barkalov V.Yu. 2000. Phytogeography of the Kurile Islands. *In: Results of Recent Research on Northeast Asian Biota*. Natural History Museum and Institute Publ.: 1–14.
- Bezborodov V.G. 2011. First record of the family Scarabaeidae (Coleoptera) for the fauna of Chukotka (Russia). *Far Eastern Entomologist*. 223: 7–8.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana eds.). Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhidea. 2006. Stenstrup: Apollo Books. 690 p.
- Superfamilia Scarabaeoidea. 1994. *In: Check list of insects from Korea*. Seoul: Kon-Kuk University Press: 145–154 (in Korean).
- Hagen H. 1856. Odonaten-Fauna des russischen Reichs. *Stettiner Entomologische Zeitung*. 17(1–2): 363–381.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2007. PAST – PAleontological STatistics, version 1.89. World Wide Web electronic publication. Available at: <http://folk.uio.no/ohammer/past/> (accessed 20/03/2009).
- Hua Li-zhong. 2002. Superfamilia Scarabaeoidea. *In: List of Chinese insects*. Vol. 2. Guangzhou: Zhongshan (Sun Yat-sen) University Press: 152–188.
- Kóno H. 1935. Die Lamellicornien aus den Kurilen (Vierter Beitrag zur Kenntnis der Käferfauna der Kurilen). *Insecta Matsumurana*. 9(4): 162–165.
- Kóno H. 1937. Die Lamellicornien aus den Kurilen. II (Zehnter Beitrag zur Kenntnis der Käferfauna der Kurilen). *Insecta Matsumurana*. 12(1): 6–8.
- Kuwayama S. 1967. Insect fauna of the south Kuril island. Sapporo: Hokunoukai. 225 p. (in Japanese).
- Miwa Y. 1927. A list of Japanese Lucanidae, with the description of one new species. *Insecta Matsumurana*. 2(1): 72–76.
- Miwa Y. 1929. An addition to the list of Lucanid-species from the Japanese Empire. *Insecta Matsumurana*. 3(2–3): 72–76.
- Motschulsky V. 1860. Coléoptères des la Sibérie Orientale et en Particulier des rivières de l'Amour. *In: L. Shrenck. Reisen und Forschungen im Amur-Lande in der Jahren 1854–1856*. Bd 2. St. Petersburg: 79–257.
- Sharp D. 1896. The Rhynchophorous Coleoptera of Japan. Part IV. *In: Otiorynchidae and Sitonides, and a new genus of doubtful position from the Kurile islands. Transactions of the Entomological Society of London*. 1: 81–115.
- Ueno S., Kurosawa Y., Masataka S. 1989. Superfamilia Scarabaeoidea. *In: The Coleoptera of Japan in Color*. Vol. 2. Osaka: Tsurumi, Tsurumi-ku: 329–419 (in Japanese).