

СОСТАВ ФАУНЫ И ИЗУЧЕННОСТЬ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ СЕМЕЙСТВА HETEROCERIDAE (COLEOPTERA) РОССИИ

А. С. Сажнев

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: sazh@list.ru

Поступила в редакцию 18.05.2023

Проведен зоогеографический анализ распространения 22 видов жуков-пилоусов (Coleoptera: Heteroceridae), известных с территории России. Виды распределены по макрорегионам России. С учетом долготной и широтной (зонально-поясной) составляющих было выделено восемь типов ареалов. Фауна Heteroceridae России имеет аллохтонный характер с отсутствием эндемизма. Основным “донором” российской фауны Heteroceridae является тетийский пустынно-степной пояс. Видовое богатство зональных фаун увеличивается с севера на юг. При продвижении с запада на восток (после Урала) наблюдается спад видового богатства Heteroceridae в Западной Сибири, и повторное его увеличение в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке с включением восточно-тетийских и стенопейских элементов.

Ключевые слова: гетероцериды, каталог, список видов, ареал, зоогеография, распространение.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-47-55

ВВЕДЕНИЕ

Жесткокрылые семейства гетероцериды, или пилоусы (Coleoptera: Heteroceridae) – альгодетритофаги-собиратели, развитие которых связано с зоной уреза различных водных объектов. Распространены гетероцериды всесветно, за исключением большинства высокогорий, ряда океанических островов, пустынь, болотных массивов, высоких арктических широт и Антарктиды. Заселяя мягкие грунты контурных биотопов, личинки и имаго Heteroceridae роют в субстрате разветвленные сети туннелей и камер, где откладывают яйца, окукливаются и иногда зимуют (в условиях умеренного климата Европейской России гибернация отмечена вдали от водоемов). Как детритофаги Heteroceridae участвуют в переработке органических веществ, включенных в детритные пищевые сети, а, следовательно, в переносе вещества и энергии в зоне перехода двух сред.

Основные тренды в выборе местообитаний для Heteroceridae можно свести к трем пунктам: 1) ресурсы, 2) нересурсные лимитирующие факторы и 3) организация носителя ниши [Sazhnev, 2020a]. В качестве ресурсов выступают кормовая база и определенная структура субстрата. Гетероцериды избегают промывных участков, где нет накопления детрита, заселяя преимущественно второй тип зоны уреза [Пржиборо, 2001 (Przhiboro, 2001)] – метровую зону умеренно пологого берега, нередко с растительными наносами, без воздействия волн. В качестве субстрата наиболее предпочтительны мелкодисперсные глинистые и песчаные типы грунта с достаточным увлажнением [Sazhnev, 2020a]. Основные нересурсные лимитирующие факторы среды, играющие роль для Heteroceridae, – температура, влаж-

ность, хищники и паразиты. У пойкилотермных животных температура среды непосредственно влияет на биохимические и физиологические реакции в организме [Poole, Berman, 2001], определяет выбор конкретных местообитаний, а также формирует границы ареала видов и популяций [Sunday et al., 2011]. В целом наибольшее видовое разнообразие гетероцерид характерно для субтропических и тропических территорий, предполагаемые центры видообразования семейства находятся в Юго-Восточной Азии (*Augyles*, *Heterocerus*) и на севере Южной Америки (*Tropicus*). Оптимальная влажность заселяемых субстратов для имаго и личинок Heteroceridae 30–70% [Kaufmann, Stansly, 1979]. Биотическим фактором, лимитирующим популяции конкретных видов Heteroceridae, является влияние хищников и паразитов [Sazhnev, 2020a]. Будучи включенными в трофические сети околводных экосистем, гетероцериды служат источником пищи для жужелиц (в особенности *Dyschirius*, *Dyschiriodes*), стафилинид (Staphylinidae) и других беспозвоночных. Heteroceridae отмечены в питании лягушек, околводных птиц [Sazhnev, 2018]. Гетероцериды летят на свет, в сумеречное время в момент дальних перелетов они могут быть съедены видами, не связанными с водно-околводными системами. Паразитические организмы и симбионты с невыясненным вектором взаимоотношений с Heteroceridae включают 13 видов: 4 – Nematoda, 6 – Acari, 1 – Gregarinida, 1 – Chalcidoidea и 1 – Ascomycota [Sazhnev, 2018].

Живут гетероцериды колониями, нередко один биотоп могут осваивать сразу несколько видов (синтопно обитает до 3–4). Для имаго

гетероцерид свойственна стридуляция, звук извлекается трением заднего бедра о ребристую поверхность бедренных линий первого стернита брюшка. Она, вероятно, видоспецифична и используется как для общения внутри популяции, так и для распознавания особей своего вида при совместном обитании разных представителей семейства. При высокой численности роющая деятельность гетероцерид способствует аэрации и перемешиванию суб-

страта, созданию дополнительных местообитаний и убежищ для стратобионтов и скважников других групп беспозвоночных [Sazhnev, 2018]. Норная деятельность гетероцерид способствует прорастанию семян на песчаных почвах [Bernhardt, 1995]. Таким образом, Heteroceridae могут проявлять себя первичными участниками сукцессионной серии на стадии пионерных сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основе исследования лежат данные литературных источников, результаты работы с коллекциями различных институтов, университетов и научных организаций, в частности:

ASU – Адыгейский государственный университет (Майкоп),

IBIW – Институт биологии внутренних вод РАН (Борок),

ISEA – Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск),

MSPU – Московский педагогический государственный университет (Москва),

SSU – Саратовский государственный университет им. (Саратов),

VIZR – Всероссийский НИИ защиты растений (Санкт-Петербург),

YMR – Ярославский музей-заповедник (Ярославль),

ZISP – Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург),

ZMMU – Зоологический музей Московского государственного университета (Москва).

Значительный материал по Heteroceridae из отдельных регионов России и ближнего зарубежья был получен от большого числа коллег, а также собран непосредственно автором.

Общее распространение видов Heteroceridae в Палеарктике дано согласно последнему изданию Каталога жесткокрылых Палеарктики [Mascagni, 2016], включая собственные исследования, уточняющие распространение отдельных видов на территории Северной Палеарктики [Litovkin et al., 2019; Sazhnev, 2020b].

Классификация ареалов и подразделение Палеарктики даны по А.Ф. Емельянову [Емельянов, 1974 (Emeljanov, 1974), Emeljanov, 2018] с некоторыми дополнениями [Абдурахманов и др., 2017 (Abdurakhmanov et al., 2017)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Мировая фауна гетероцерид насчитывает 367 видов, 363 из которых рецентные, а 4 – вымершие таксоны из меловых отложений Монголии и Китая, а также из бирмита Мьян-

мы. Ежегодно описываются новые таксоны. В целом система семейства и распределение видов в родах на данный момент времени выглядит следующим образом:

Семейство Heteroceridae MacLeay, 1825

Подсемейство Elythomerinae Pacheco, 1964

Род *Elythomerus* Waterhouse, 1874

Подсемейство Heterocerinae MacLeay, 1825

Род *Augyles* Schiødte, 1866

Род *Heterocerus* Fabricius, 1792

Род *Micilus* Mulsant & C. Rey, 1872

Род *Tropicus* F. Pacheco, 1964

Род *Haraia* García & E. Jiménez-Ramos, 2020*

Incertae sedis

Род †*Heterocerites* Ponomarenko, 1986

Род †*Excavotarsus* Ya. Li et al., 2020

* по мнению автора недавно описанный род *Haraia* может оказаться синонимом *Tropicus*, однако исследовать типовой материал пока не удалось.

Для территории России известно 22 вида Heteroceridae из двух родов: *Augyles* – 13 видов и *Heterocerus* – 9 видов. Возможно нахождение еще нескольких видов на приграничных территориях как в европейской части, так и в азиат-

– 367 видов

– 1 вид

– 107 видов

– 182 вида

– 2 вида

– 69 видов

– 2 вида

– 2 вида

– 2 вида

ской. Наиболее перспективными территориями в поиске новых для фауны России видов остаются граничащие с Прибалтикой регионы, вся южная граница, в особенности юг Европей-

ской части, Кавказ, юг Урала и Западной Сибири, Дальний Восток.

Представлен список видов семейства Heteroceridae России (табл. 1) с указанием региональных находок каждого вида для крупных географических выделов страны. Здесь и далее принята расширенная система двухбуквенных

обозначений географических регионов территории России, разработанная Н.Н. Юнаковым с соавторами [Yunakov et al., 2022], с изменениями (выделенный регион Поволжье (VL) включен авторами в центральные районы Европейской части России (СТ)).

Таблица 1. Видовой состав фауны и распространение семейства Heteroceridae в России

Table 1. Species composition of heterocerid fauna and distribution of family Heteroceridae in Russia

№	Вид / Species	NT	CT	ST	CA	UR	WS	ES	NE	SE
1	<i>Augyles flavidus</i> (Rossi, 1794)	–	–	+	+	–	–	–	–	–
2	<i>A. hispidulus</i> (Kiesenwetter, 1843)	+	+	+	–	+	+	–	–	–
3	<i>A. holdhausi</i> (Mamitza, 1929)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
4	<i>A. intermedius</i> (Kiesenwetter, 1843)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	<i>A. interspidulus</i> (Charpentier, 1979)	–	–	–	–	–	+	+	–	–
6	<i>A. japonicus</i> (Kono, 1931)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
7	<i>A. maritimus</i> (Guérin-Méneville, 1844)	–	+	+	+	–	–	–	–	–
8	<i>A. marmota</i> (Kiesenwetter, 1850)	–	+	–	–	+	+	–	–	–
9	<i>A. obliterated</i> (Kiesenwetter, 1843)	–	–	+	+	–	–	–	–	–
10	<i>A. pruinosus</i> (Kiesenwetter, 1851)	–	–	–	±	–	±	–	–	–
11	<i>A. sericans</i> (Kiesenwetter, 1843)	–	+	+	+	+	–	–	–	–
12	<i>A. tokejii</i> Nomura, 1958	–	–	–	–	–	–	–	–	+
13	<i>A. turanicus</i> (Reitter, 1887)	–	–	–	+	–	–	–	–	–
14	<i>Heterocerus fenestratus</i> (Thunberg, 1784)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15	<i>H. flexuosus</i> Stephens, 1828	+	+	+	+	+	+	+	–	+
16	<i>H. fossor</i> Kiesenwetter, 1843	–	+	+	+	+	+	+	–	–
17	<i>H. fuscus</i> Kiesenwetter, 1843	+	+	+	+	+	+	+	–	–
18	<i>H. heydeni</i> Kuwert, 1890	–	+	+	+	+	–	–	–	–
19	<i>H. kaszabi</i> Charpentier, 1979	–	–	–	–	–	–	+	–	–
20	<i>H. marginatus</i> (Fabricius, 1787)	+	+	+	+	+	+	+	–	+
21	<i>H. obsoletus</i> Curtis, 1828	+	+	+	+	+	+	+	–	–
22	<i>H. parallelus</i> Gebler, 1830	–	+	+	+	+	+	+	–	–
Всего / Total:		7	13	14	15	12	11	10	2	7

Примечание. NT – север Европейской части России; CT – центральные районы Европейской части России; ST – юг Европейской части России; CA – Северный Кавказ и Предкавказье; UR – Урал; WS – Западная Сибирь; ES – Восточная Сибирь; NE – север Дальнего Востока (Чукотка, Камчатский край, Магаданская область); SE – юг Дальнего Востока.

Note. NT – North of European Russia; CT – Central territories of European Russia; ST – South of European Russia; CA – North Caucasus and Ciscaucasia; UR – Ural; WS – Western Siberia; ES – Eastern Siberia; NE – North of Russian Far East (Chukotka, Kamchatka krai and Magadan Oblast); SE – South of Russian Far East.

Фауна Heteroceridae России в целом носит аллохтонный характер. Фауногенез определен отступлением последнего голоценового ледника и вселением видов с более южных территорий, поэтому закономерным выглядит увеличение числа видов Heteroceridae в широтном направлении с севера на юг. Количество видов Heteroceridae России также уменьшается с запада на восток. Наиболее богаты видами регионы: Северный Кавказ (15 видов), юг европейской части России (14), центральные районы Европейской части России (13) и Уральский регион (в основном за счет южных его территорий, граничащих с Казахстаном – Оренбургская обл.) – 12 видов. Наряду с этим отдельные регионы имеют действительно обедненную фауну (север Западной и Восточ-

ной Сибири, Камчатка, Чукотка), а другие (Брянская обл., Орловская обл., Чечня, Ингушетия и др.) просто не изучены вовсе или очень фрагментарно.

Наиболее близкими по фаунистическому сходству географическими выделами являются Урал и Поволжье (индекс Жаккара – 0.92), общность фаун также высока для юга европейской части России с Северным Кавказом (0.87) и центральной частью Европейской России (0.80), что можно объяснить относительной близостью регионов, широкими переходными зонами и отсутствием естественных преград между ними. Наименьшее сходство фаун (0.10) наблюдается для Центральной России и севера Дальнего Востока. Несмотря на менее богатую в видовом отношении фауну Сибири, особенно

Дальнего Востока, именно на юге этого региона присутствуют восточно-тетийские элементы и комплекс стенопейских неморальных видов гетероцерид, отсутствующих в Европе, что и обуславливает низкую степень сходства.

Изученность фауны Heteroceridae между регионами России остается весьма разрозненной. На карте (см. рисунок) представлены визу-

альные показатели изученности отдельных субъектов Российской Федерации согласно цветовой шкале от 0 до 12, где приняты следующие деления в ряду min–max: 0 – данных нет или Heteroceridae отсутствуют (белый цвет), на территории известно обитание 1–2 видов (светло серый цвет) и т.д. 3–4, 5–6, 7–8, 9–10 и 11–12 по увеличению интенсивности цвета.



Рисунок. Степень изученности фауны Heteroceridae России по федеральным субъектам (разъяснения даны в тексте). Красная звезда – Москва; синяя линия (1) – нижняя граница сплошной вечной мерзлоты; красная линия (2) – изотерма января (-10°C).

Figure. The degree of knowledge of the Heteroceridae fauna of Russia by federal subjects (explanations are given in the text). The red star is Moscow; blue line (1) – the lower boundary of continuous permafrost; red line (2) – January isotherm (-10°C).

В условиях зональных тундр представители семейства Heteroceridae находятся на границе своего ареала и встречаются локально на защищенных морских побережьях (включая приморские луга), эстуариях и по берегам крупных рек. Последние, предположительно, служат каналами расселения, так как в большинстве своем имеют северное направление течения, их долины в историческом плане весьма древние и лишены мерзлоты. С другой стороны, условия более мягкого приморского климата Европы, находящейся в зоне влияния теплого Гольфстрима, позволяют активнее проникать некоторым видам Heteroceridae на север. Северная граница распространения семейства в Европейской части определяется берегами морей Северного Ледовитого океана и располагается на линии 68-ой параллели. Но во внутренней тундре и районах Европы и Сибири с поверхностным горизонтом вечной мерзлоты (см. рисунок) и, вероятно, выше границы средних годовых температур не более -10°C (изо-

терма взята по широте самой северной находки Heteroceridae в России), как и на арктических островах, гетероцериды, не встречаются.

Несмотря на то, что исторически фауна Европы изучена лучше азиатской, можно предположить, что новых находок с северных и центральных территорий Сибири и Дальнего Востока ожидать не приходится. Одним из лимитирующих факторов, наряду с более выраженной континентальностью, для распространения Heteroceridae в Западной Сибири служит высокая заболоченность территорий. Повышенная влажность субстрата в сочетании с низкими температурами не позволяет гетероцеридам реализовать жизненный цикл. Поэтому на большей части северных районов Западной Сибири фауна Heteroceridae обеднена и представлена 1–2 видами. Кроме того, вся Западная Сибирь, в отличие от Европы и Восточной Сибири, подвергалась покровному оледенению [Sheinkman, Plyusnin, 2014; Sheinkman, 2016]. Среди разных групп жесткокрылых

существует много видов с дизъюнкциями в Западной Сибири, которые иллюстрируют неполное восстановление первичных ареалов [Гашев и др., 2017 (Gashev et al., 2017)]. Сходная ситуация наблюдается на севере Восточной Сибири и Дальнего Востока, но связана она в большей степени с распространением многолетнемерзлых пород (в условиях Восточной Сибири гетероцериды доходят на север до широты 66.5–66.8°N).

Зоогеографический анализ расселения Heteroceridae, выделение элементарных фаун и установление направления их генезиса представляются довольно проблемными задачами. Это объясняется скорее не зональной (плакорной), а фациальной приуроченностью Heteroceridae к трансзональным, интразональным и аazonальным ландшафтам. Определяющее действие на продвижение видов в долготном и широтно-высотном аспектах в таких случаях оказывают климатические особенности природной зоны, а влияние гигротермических факторов в таких условиях сильно трансформировано. Несмотря на привязанность Heteroceridae к контурным биотомам континентальных водоемов, распространение их проходит воздушным путем, поэтому схемы зоогеографического районирования на основе

водных организмов [Старобогатов, 1970 (Starobogatov, 1970)] относительно этой группы не совсем корректны, на наш взгляд здесь целесообразно применять общие схемы районирования суши [Емельянов, 1974 (Emeljanov, 1974), Emeljanov, 2018] с учетом долготной и широтной (зонально-поясной) составляющих. Высотная составляющая нами не учитывалась, т.к. в условиях гор Heteroceridae приурочены к долинам рек и достаточно редки. Потенциал вертикального распространения Heteroceridae реализуется в разных регионах по-разному (в Непале Heteroceridae встречаются на высоте 3300 м н.у.м., на Кавказе не поднимаются выше 2000 м н.у.м., но в обоих случаях остаются в субальпийском поясе). Альпийских (в широком смысле) видов среди гетероцерид, вероятно, нет, а монтанная часть ареала присуща только для части популяций.

В ходе анализа было выделено 8 типов ареалов Heteroceridae фауны России (табл. 2). Один вид не был включен в таблицу, это евро-сибирский *Augyles pruinosus*, отмеченный в старых источниках из равнинных районов Северного Кавказа и юга Западной Сибири, для которого требуется подтверждение его присутствия в фауне России современным материалом.

Таблица 2. Типы ареалов видов Heteroceridae фауны России

Table 2. Range types for Heteroceridae species of Russia

Типа ареала / Range types	Виды / Species
Циркуполизональный (панголарктический) внутротропический	<i>Heterocerus fenestratus</i>
Субголарктический северный	<i>Augyles intermedius</i>
Панконтинентальный эвбореально-субтропический	<i>Heterocerus marginatus</i>
Суператлантический эвбореально-субтропический	<i>Heterocerus fuscus</i>
Западнопанконтинентальный температурный (эвбореально-суббореальный)	<i>Heterocerus fossor</i>
Панатлантический эвбореально-субтропический	<i>Augyles hispidulus</i> , <i>A. maritimus</i> и <i>A. sericans</i>
Тетийский пустынно-степной	<i>Heterocerus flexuosus</i> , <i>H. heydeni</i> , <i>H. kaszabi</i> , <i>H. obsoletus</i> , <i>H. parallelus</i> , <i>Augyles interspidulus</i> , <i>A. marmota</i> , <i>A. obliterates</i> и <i>A. turanicus</i>
Стенопейский неморальный	<i>Augyles japonicus</i> , <i>A. holdhausi</i> и <i>A. tokejii</i>

В целом для российской фауны гетероцерид характерно преобладание широкоареальных представителей семейства, среди которых и самый обычный в Палаарктике, заходящий на север Ориентальной области, *Heterocerus fenestratus* – один из наиболее экологически пластичных видов с высоким адаптивным потенциалом. Для других широко распространенных видов Heteroceridae фауны России также есть некоторые условности, например, для в общем бореального *Augyles intermedius* возможно нахождение на черноморском побережье Северного Кавказа [Зай-

цев, 1946 (Zaitsev, 1946)], которое однако требуется подтвердить; другой вид *Heterocerus fuscus* не заходит в палеарктическую часть Африки и на юге Европы ограничивается северной территорией Гесперийской области.

Виды, для которых нами выделен тетийский пустынно-степной тип ареала, включают в себя западно-тетийские (Северная Африка и Южная Европа) и восточно-тетийские (Средняя и Малая Азия, Ближний Восток, Иран, Закавказье, Афганистан, Монголия и Южная Сибирь) комплексы. К таким пустынно-степным видам отнесены *Heterocerus heydeni* (ранее счи-

тался синонимом *Heterocerus flexuosus*), *Augyles obliteratedus*, *A. turanicus* (известный в России только из Дагестана), западно-тетийский *Augyles flavidus*, а также требующий ревизии *Augyles marmota*, известный с юга Европы, Южного Урала, юга Сибири и Монголии.

Ряд видов, например, *Heterocerus flexuosus*, *H. obsoletus* Curtis, 1828 (в меньшей степени) и *Heterocerus parallelus* (в Европе доходит до юга Чехии и Германии), которые распространены в основном в Тетийской пустынно-степной области, но вдоль морских побережий Европы, могут заходить далеко на север, встречаясь в материковой части своего европейского субареала локально (чаще по интразональным солончаковым биотопам). Такие участки ареала азиатских видов в Европе можно расценивать как “область проникновения”, которую отделяют от “области преобладания” – основной территории видового ареала [Бобринский и др., 1946 (Bobrinsky et al., 1946)] по спорадичности находок вида.

В качестве восточных элементов тетийской пустынно-степной зоны в фауне России отмечены суббореальные виды *Heterocerus kaszabi*, известный из Монголии и Забайкалья, и *Augyles interspidulus*, распространенный на юге Сибири, в северном Казахстана, Китае и Монголии.

Ранее методом построения дендрограмм сходства фаун Heteroceridae Палеарктики [Sazhnev, 2020a] (в соответствии с палеарктическими центрами фаунистического разнообразия и/или видообразования) нами была проведена попытка выделения в пределах России нескольких элементарных фаун. В итоге были определены евро-кавказская элементарная фауна, туранская в пределах северо-туранской элементарной фауны; алтай-гобийская в пре-

делах монголо-алтайской элементарной фауны и стенопейская в пределах стенопейской неморальной фауны.

Наиболее специфичные для Heteroceridae фаунистические центры в Палеарктике находятся в вечнозеленых субтропических областях Ортрийской (33 эндемичных и субэндемичных вида) и Гесперийской (Средиземноморско-Макаронезийской) (10 эндемиков) областей. На третьем месте по проценту эндемизма (18.5%) среди Heteroceridae Палеарктики представлена Сетийская пустынная область [Sazhnev, 2020a]. Таким образом, основным “донором” для фауны Heteroceridae России служит Тетийский пустынно-степной пояс [Абдурахманов и др., 2017 (Abdurakhmanov et al., 2017)], объединяющий гесперийскую и сетийскую фауны. Гипотетически древние очаги формирования фауны гетероцерид современной аридной зоны Палеарктики находились на берегах морей-потомков Тетиса и, вероятно, имели островной тип фауногенеза (как супралиторальная группа), формировались по мере редукции Тетиса, аридизации региона и усиления процессов орогенеза, что отразилось на приуроченности некоторых видов к солончакам и галинным водным объектам (по аналогии с другими группами жесткокрылых [Катаев, 2011 (Kataev, 2011); Абдурахманов и др., 2016 (Abdurakhmanov et al., 2016)]), а также распространении их в пограничных районах своего ареала (“область проникновения”) исключительно по морским побережьям, что может объяснять наблюдаемые в ареале некоторых групп (род *Micilus*, некоторые *Heterocerus*, *Augyles*) дизъюнкции, которые, вероятно, носят экологический, а не географический характер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно заключить, что на территории России как в широтном, так и в долготном аспектах состав и структура фауны Heteroceridae имеют свои особенности: 1) фауна Heteroceridae России носит аллохтонный характер с отсутствием эндемизма; 2) при продвижении с севера на юг с возрастанием доли видов рода *Augyles* увеличивается видовое богатство зональных фаун, достигающее максимальных значений на Северном Кавказе и юго-востоке Европейской части, включая южный

Урал; 2) юг Европейской части и Кавказ выступают в роли транзитных переходных зон (мостов), через которые осуществлялся и осуществляется обмен между элементарными фаунами; 3) при продвижении с запада на восток (после Урала) наблюдается спад видового богатства (без включения азиатских видов) Heteroceridae в Западной Сибири и повторное появление в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке восточно-тетийских и стенопейских элементов, соответственно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен всем коллегам за переданный материал и возможность работы с фондовыми зоологическими коллекциями различных институтов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ №121051100109-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Иванушенко Ю.Ю., Даудова М.Г. Географические связи жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Тетийской пустынно-степной области Палеарктики с историческим обзором // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11. № 3. С. 35–89. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89.
- Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Теймуров А.А., Даудова М.Г., Магомедова М.З., Гасангаджиева А.Г., Гаджиев А.А., Иванушенко Ю.Ю., Клычева С.М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 1. Наземная фауна II // Юг России: экология, развитие. 2017. Вып. 12. № 2. С. 9–45. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45.
- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. География животных. 1946. М.: Советская Наука. 453 с.
- Гашев С.Н., Алешина О.А., Зубань И.А., Лупинос М.Ю., Мардонова Л.Б., Митропольский М.Г., Селюков А.Г., Сорокина Н.В., Столбов В.А., Шаповалов С.И. Фаунистические тренды голоцена на территории Западной Сибири и их причины // Геофизические процессы и биосфера. 2017. Т. 16. № 1. С. 55–74. DOI: 10.21455/GPB2017.1-4.
- Емельянов А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомологическое обозрение. 1974. Т. 53. Вып. 3. С. 497–522.
- Зайцев Ф.А. Распространение в Закавказье видов сем. Пилоусов (Coleoptera, Heteroceridae) // Труды Института зоологии Академии Наук Грузинской ССР. 1946. Вып. 6. С. 213–220.
- Катаев Б.М. Жужелицы рода *Harpalus* (Coleoptera, Carabidae) мировой фауны: систематика, зоогеография, филогения: Автореферат диссертации на соискание степени доктора биологических наук. СПб. 2011. 23 с.
- Пржиборо А.А. Экология и роль бентосных двукрылых (Insecta: Diptera) в прибрежных сообществах малых озер Северо-Запада России. Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук. СПб. 2001. 25 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. 1970. Л.: Наука. 369 с.
- Bernhardt K. Seed burial by soil burrowing beetles // Nordic Journal of Botany. 1995. Vol. 15. P. 257–260.
- Emeljanov A.F. Sectorial Attribution of the Range Types Proposed by K.B. Gorodkov for the Northern Palaearctic // Entomological Review. 2018. Т. 98. P. 21–32. DOI: 10.1134/S0013873818010049.
- Kaufmann T., Stansly P. 1979. Bionomics of *Neoheterocerus pallidus* Say (Coleoptera: Heteroceridae) in Oklahoma // Journal of the Kansas Entomological Society. Vol. 52. P. 565–577.
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S., Ciampor F. Jr. Validation of *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890 based on morphology and DNA barcoding, with notes on the problems of classification of the Heteroceridae (Coleoptera). Zootaxa, 2019. Т. 4614. Vol. 1. P. 160–172. DOI: 10.11646/zootaxa.4614.1.7.
- Mascagni A. Heteroceridae MacLeay, 1825 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Revised and Updated Edition. Leiden and Boston: Brill. 2016. P. 610–616.
- Poole G.C., Berman C.H. An ecological perspective on in-stream temperature: natural heat dynamics and mechanisms of human caused degradation // Environmental Management. 2001. Vol. 27. P. 787–802.
- Sazhnev A.S. Beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in extreme environments // Ecosystem Transformation. 2020. Vol. 3. № 2. P. 22–31. DOI: 10.23859/estr-200323a.
- Sazhnev A.S. On the position of Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in food webs in riparian communities // Ecosystem transformation. 2018. Т. 1. № 1. P. 49–56. DOI: 10.23859/estr-180121-en.
- Sazhnev A.S. Variegated mud-loving beetles (Heteroceridae) of the Russia and abject countries: Additions and corrections to the Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 3 (2016). Zootaxa. 2020. Т. 4810. Vol. 2. P. 368–374.
- Sheinkman V.S. Quaternary glaciation in North-Western Siberia – New evidence and interpretation // Quaternary International. 2016. Vol. 420. P. 15–23. DOI: 10.1016/j.quaint.2015.11.147.
- Sheinkman V.S., Plyusnin V.M. Glaciation of Western Siberia in the Siberian system of natural ice // Geography and Natural Resources. 2014. Vol. 35. P. 213–221. DOI: 10.1134/S1875372814030032.
- Sunday J., Bates A.E., Dulvy N. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms // Proceedings of the Royal Society. Series B. 2011. Vol. 278. P. 1823–1830.
- Yunakov N.N., Dedyukhin S.V., Filimonov R.V. Towards the survey of Entiminae weevils (Curculionidae) of Russia species occurring in the Volga and Ural Regions // Russian Entomological Journal. 2012. Vol. 21. № 1. P. 57–72.

REFERENCES

- Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Ivanushenko Yu.Yu., Daudova M.G. Geographic relations of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of the Palaearctic Tethys desert-steppe region with the historical review. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 3, pp. 35–89. doi: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89. (In Russian).
- Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Teymurov A.A., Daudova M.G., Magomedova M.Z., Gasangadzhieva A.G., Gadzhiev A.A., Ivanushenko Yu.Yu., Klycheva S.M. Sravnitelny analiz sostava nazemnoy fauny i flory Tetiyskoy pustynno-stepnoy oblasti Palearktiki i biogeograficheskie granitsy Kavkaza. Soobshchenie 1. Nazemnaya fauna II [Comparative analysis of the composition of the terrestrial fauna and flora of the Tethys desert-steppe re-

- gion of Palearctics, biogeographic boundaries of the Caucasus. Communication 1. Terrestrial fauna II]. *South of Russia: ecology, development*, 2017 vol. 12, no. 2, p. 9–45. (In Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45.
- Bernhardt K. Seed burial by soil burrowing beetles. *Nordic Journal of Botany*, 1995, vol. 15, pp. 257–260.
- Bobrinsky N.A., Zenkevich L.A., Birshtein Ya.A. Geografiya zhivotnykh [Animal Geography]. Moscow, Sovetskaya nauka, 1946. 453 p. (In Russian).
- Emeljanov A.F. Predlozheniya po klassifikatsii i nomenclature arealov [Proposals on the classification and nomenclature of ranges]. *Entomological Review*, 1974, t. 53, vol. 3, pp. 497–522. (In Russian).
- Emeljanov A.F. Sectorial Attribution of the Range Types Proposed by K.B. Gorodkov for the Northern Palaearctic. *Entomological Review*, 2018, t. 98, pp. 21–32. doi: 10.1134/S0013873818010049.
- Gashev S.N., Alyoshina O.A., Zuban I.A., Lupinos M.Yu., Mardonov L.B., Mitropolsky M.G., Selyukov A.G., Sorokina N.V., Stolbov V.A., Shapovalov S.I. Faunisticheskie trendy golotsena na territorii Zapadnoy Sibiri i ikh prichiny [Faunistic Trends of the Holocene in the Territory of Western Siberia and Their Reasons]. *Geophysical Processes and Biosphere*, 2017, vol. 16, no. 1, pp. 55–74. doi: 10.21455/GPB2017.1-4. (In Russian).
- Kaufmann T., Stansly P. Bionomics of *Neoheterocerus pallidus* Say (Coleoptera: Heteroceridae) in Oklahoma. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 1979, vol. 52, p. 565–577.
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S., Čiampor F. Jr. T Validation of *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890 based on morphology and DNA barcoding, with notes on the problems of classification of the Heteroceridae (Coleoptera). *Zootaxa*, 2019, t. 4614, vol. 1, pp. 160–172. doi: 10.11646/zootaxa.4614.1.7.
- Mascagni A. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Revised and Updated Edition. *Heteroceridae MacLeay, 1825*. Leiden and Boston, Brill, 2016, vol. 3, pp. 610–616.
- Poole G.C., Berman C.H. An ecological perspective on in-stream temperature: natural heat dynamics and mechanisms of human caused degradation. *Environmental Management*, 2001, vol. 27, pp. 787–802.
- Przhiboro A.A. Ekologiya i rol' bentosnykh dvukrylykh (Insecta: Diptera) v pribrezhnykh soobshchestvakh malykh ozer Severo-Zapada Rossii [Ecology and role of benthic dipterans (Insecta: Diptera) in shallow water communities of small lakes in the Northwestern Russia]. *Candidate of sciences (biology) dissertation abstract*. 2001. St Petersburg, Russia, 25 p. (In Russian).
- Sazhnev A.S. Beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in extreme environments. *Ecosystem Transformation*, 2020a, vol. 3, no. 2, pp. 22–31. doi: 10.23859/estr-200323a.
- Sazhnev A.S. On the position of Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in food webs in riparian communities. *Ecosystem transformation*, 2018, vol. 1, no. 1, pp. 49–56. doi: 10.23859/estr-180121-en.
- Sazhnev A.S. Variegated mud-loving beetles (Heteroceridae) of the Russia and abject countries: Additions and corrections to the Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 3 (2016). *Zootaxa*, 2020, t. 4810, vol. 2, pp. 368–374.
- Sheinkman V.S. Quaternary glaciation in North-Western Siberia – New evidence and interpretation. *Quaternary International*, 2016, vol. 420, pp. 15–23. doi: 10.1016/j.quaint.2015.11.147.
- Sheinkman V.S., Plyusnin V.M. Glaciation of Western Siberia in the Siberian system of natural ice. *Geography and Natural Resources*, 2014, vol. 35, pp. 213–221. doi: 10.1134/S1875372814030032.
- Starobogatov, Y.I. Molluscan fauna and zoogeographic zonation of continental freshwater bodies of the world. 1970. Leningrad, Nauka, 372 p.
- Sunday J., Bates A.E., Dulvy N. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society. Series B*, 2011, vol. 278, pp. 1823–1830.
- Yunakov N.N., Dedyukhin S.V., Filimonov R.V. Towards the survey of Entiminae weevils (Curculionidae) of Russia species occurring in the Volga and Ural Regions. *Russian Entomological Journal*, 2012, vol. 21, no. 1, pp. 57–72.
- Zaitsev F.A. Rasprostranenie v Zakavkaz'e vidov sem. Pilousov (Coleoptera, Heteroceridae) [Distribution in Transcaucasia species of the variegated mud-loving beetles (Coleoptera, Heteroceridae)]. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN GruzSSR*, 1946, vol. 6, pp. 213–220. (In Russian).

FAUNA COMPOSITION AND KNOWLEDGE ABOUT THE VARIEGATED MUD-LOVING BEETLES (COLEOPTERA: HETERO CERIDAE) OF RUSSIA

A. S. Sazhnev

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Russia, e-mail: sazh@list.ru*

Revised 18.05.2023

Zoogeographical features of 22 species ranges of variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae), recorded from the territory of Russia are analyzed. All species are divided by the macroregions of Russia. Was eight types of species range is recognised, taking into account longitudinal and latitudinal characteristics. The fauna of Russia is allochthonous with the absence of endemism. The main “donor” of the Russian fauna is the Tethys desert-steppe region. The species richness of zonal faunas increases from north to south. From west to east (after the Ural), a significant decrease in the species richness of Heteroceridae is observed in Western Siberia, and its re-increase in Eastern Siberia and the Far East with the inclusion of East Tethysian and East Asian elements.

Keywords: the variegated mud-loving beetles, catalog, list of species, range, zoogeography, distribution