

Beit. Ent.	Berlin	ISSN 0005-805X
45(1995)2	S. 337-356	24.07.1995

***Exomella* CASEY, 1914 - eine amphipazifisch disjunkte Gattung mit der Beschreibung einer neuen Art aus der Sikhote-Alin-Kette im Fernen Osten Rußlands (Coleoptera: Byrrhidae)**

(Beiträge zur Kenntnis ostpaläarktischer Insekten; 2.)

Mit 10 Figuren, 2 Karten und 1 Diagramm

ANDREAS PÜTZ¹, GERMAN S. LAFER* & LOTHAR ZERCHE^{o2}

*Institute of Biology and Pedology, Prospekt Stoletiya 159, 690022-Vladivostok, Russia

^oDeutsches Entomologisches Institut, Schicklerstraße 5, D-16225 Eberswalde

Zusammenfassung

Aus der bisher mit zwei Arten aus der westlichen Nearktis (Washington, Oregon, Idaho, British Columbia) bekannten Gattung *Exomella* CASEY, 1914, wird mit *Exomella sikhotealinensis* sp. n. von der Sikhote-Alin-Kette im Fernen Osten Rußlands die erste paläarktische Art beschrieben. Die neue Art sowie die nearktischen Arten *Exomella pleuralis* (CASEY, 1908) und *Exomella merickeli* JOHNSON, 1985 werden abgebildet und Angaben zur Ökologie, Phänologie und Zoogeographie gemacht sowie eine Bestimmungstabelle erstellt. Die Beziehungen zwischen den nearktischen und der paläarktischen Art werden diskutiert und es wird ein phylogenetisches System der Gattung vorgelegt. Als wahrscheinliche Schwestergruppe wird *Lioon simplicipes* (MANNERHEIM, 1852) in die phylogenetische Untersuchung einbezogen. Die Tribus Exomini Casey, 1912, wird revalidiert.

Das stammesgeschichtlich alte Monophylum *Exomella* ist ein Beispiel für eine Gruppe asiamerikanischen Ursprungs. Als weitere Beispiele dieser Herkunft mit rezent ähnlicher Verbreitung werden die Catopocerinae (Coleoptera, Leiodidae) und Vertreter der Grylloblattida und der Blattoidea genannt.

Abstract

The first Palaearctic species of *Exomella* CASEY, 1914, a genus previously known to contain only two species from the Western Nearctic region (Washington, Oregon, Idaho, British Columbia), is described

¹Anschrift des ersten Verfassers: ANDREAS PÜTZ, Brunnenring 7, D-15890 Eisenhüttenstadt

²Der Forschungsaufenthalt im Fernen Osten Rußlands wurde durch eine Reisebeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

from the Sikhote-Alin mountain range in the Russian Far East: *Exomella sikhotealinensis* sp. n. Both the new species and the Nearctic species *Exomella pleuralis* (CASEY, 1908) and *Exomella merickeli* JOHNSON, 1985, are illustrated; ecological, phenological and zoogeographical data as well as a diagnostic key are provided. The relationships between the Nearctic and the Palaearctic species are discussed, and the phylogenetic system of the genus is presented. *Lioon simplicipes* (MANNERHEIM, 1852), presumably the sister group, is included in the study. The tribe Exomini CASEY, 1912, is revalidated.

The phylogenetically old monophylum *Exomella* is an example of a group of Asiamerican origin. The Catopocerinae (Coleoptera, Leiodidae) and some members of the Grylloblattida and the Blattoidea represent similar examples of such origin and recent distribution.

Einleitung

Anlässlich zweier Besuche 1990 und 1993 im Institut für Biologie und Pädologie der Akademie der Wissenschaften Vladivostok hatte A. PÜTZ die Möglichkeit, unbearbeitetes Material der Familie Byrrhidae zu untersuchen. Dabei fand sich eine kleine Serie einer vorerst unbekanntes Gattung aus der Sikhote-Alin-Kette an, die keiner der bekannten paläarktischen Gattungen entsprach. Beim späteren Studium nearktischer Taxa durch A. PÜTZ stellte sich heraus, daß es sich bei dem vorliegenden Material um eine neue Art der Gattung *Exomella* CASEY, 1914, handelt.

Danksagung

Für die Ausleihe oder das Überlassen von Typen und Material schulden wir den folgenden Damen und Herren aufrichtig Dank: E. DE BOISE, The Natural History Museum London (BMNH); D. BOUKAL, České Budějovice; G.F. HEVEL, Smithsonian Institution Washington, D. C. (USNM); P.J. JOHNSON, South Dakota State University Brookings; S.A. KURBATOV, Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, Moscow (Russia); F.W. MERICKEL, University of Idaho, Moscow (USA) (UICM); P.P. PARILLO, Field Museum of Natural History Chicago (FMNH); A. SMETANA, Canadian National Collection Ottawa (CNCI). Durch gemeinsame Sammelreisen mit A. PÜTZ und L. ZERCHE hatte V. KUSNETZOV, Vladivostok, Anteil am Auffinden der neuen Art. Die Zeichnungen fertigte Herr H.G. RUDZINSKI, Schwanewede, wofür wir hier nochmals herzlich Dank sagen.

Katalog

Exomini CASEY, 1912: 35 [Byrrhinae].

Typusgattung: *Exoma* CASEY, 1908: 282.

= Exomellini CASEY, 1914: 378; HATCH, 1962: 295, 299; JOHNSON & RUSSEL, 1978: 159 [Byrrhinae].

Typusgattung: *Exomella* CASEY, 1914: 378 [= *Exoma* CASEY, 1908].

Exomellini [Amphicyrtinae]; EL MOURSY, 1961: 12; ARNETT, 1971: 455; PAULUS, 1972: 337.

Simplocariini; JOHNSON, 1991b: 159.

Exomella CASEY, 1914: 378; EL MOURSY, 1961: 12; HATCH, 1962: 295, 299; ARNETT, 1971: 453, 455; JOHNSON, 1985: 151; 1991a: 324.

Typusart: *Exoma pleuralis* CASEY, 1908: 282 (durch Monotypie).

= *Exoma* CASEY, 1908: 282 (nec MELICHAR, 1901: 200; 1902, 158); DALLA TORRE, 1911: 33; CASEY, 1912: 36.

pleuralis (CASEY, 1908): 282 (loc. typ. Metlacatla, British Columbia); DALLA TORRE, 1911: 33; CASEY, 1912, 37; HATCH, 1962: 299; ARNETT, 1971: 455; JOHNSON & RUSSEL, 1978: 159; JOHNSON, 1985: 155; JOHNSON, 1991a: 324, 329.

Lectotypus-Designation: JOHNSON (1991a).

merickeli JOHNSON, 1985: 151 (loc. typ. Meadow Ck., 20 mi ESE Lowell, Idaho Co., Idaho); 1991a: 329.

sikhotealinensis PÜTZ & LAFER sp. n. (loc. typ. Sikhote-Alin-Kette: Mt. Litovka)

Tribus Exomini CASEY, 1912

Exomini CASEY, 1912: 37 [Byrrhinae].

Typusgattung: *Exoma* CASEY, 1908: 282 (nec MELICHAR, 1901: 200; 1902, 158) = *Exomella* CASEY, 1914: 378.

= Exomellini CASEY, 1914: 378 [Byrrhinae].

Typusgattung: *Exomella* CASEY, 1914: 378.

Exomellini [Amphicyrtinae]; EL MOURSRY, 1961: 12.

Exomellini [Byrrhinae]; JOHNSON & RUSSEL, 1978: 159.

Simplocariini; JOHNSON, 1991b: 159.

Status der Tribus

JOHNSON (1991b) hat im Katalog der Byrrhidae Kanadas und Alaskas die Exomini [= Exomellini sensu JOHNSON et auct.] ohne jede Begründung zu den Simplocariini gestellt.

In der hier vorgelegten phylogenetischen Analyse lassen sich aber keine Synapomorphien der drei *Exomella*-Arten und von *Lioon simpliciceps* und *Lioligus nitidus* mit *Simplocaria semistriata* wahrscheinlich machen. Die Simplocariini inklusive *Exomella* sensu JOHNSON stellen deshalb mit hoher Wahrscheinlichkeit eine polyphyletische Gruppierung dar. Als solche sind sie aus dem phylogenetischen System im Sinne von HENNIG zu eliminieren. Die Tribus Exomini CASEY, 1912, wird deshalb revalidiert.

Name der Tribus

Der Name Exomellini CASEY, 1914, ist in die Synonymie von Exomini CASEY, 1912, zu stellen. Das Homonym *Exoma* CASEY, 1908, bleibt als Synonym zu *Exomella* CASEY, 1914, weiterhin in die Tribus eingeschlossen. Weil es kein Familiengruppentaxon gibt, das auf *Exoma* MELICHAR, 1901, basiert, ist der Ersatzname Exomellini überflüssig.

Gattung *Exomella* CASEY, 1914

Exomella CASEY, 1914: 378.

Typusart: *Exoma pleuralis* CASEY, 1908: 282 (durch Monotypie).

= *Exoma* CASEY, 1908: 282 (nec MELICHAR, 1901: 200; 1902, 158).

Beschreibung

Klein, 1,9-2,4 mm. Dunkelbraun. Oberseite dicht filzartig tomentiert; mit kurzen, halbkreisförmig nach hinten gebogenen Borsten, die auf Körnchen inserieren. Körper stark gewölbt. Epistom der Stirn stark ausgebildet. Antennen mit zwei- bis dreigliedriger Endkeule. Prosternalfortsatz länger als breit. Elytren zum Apex steil abfallend, mit 10 gewölbten Streifen und tiefen Zwischenräumen, zu den Seitenrändern kehlförmig erweitert. Seitenrand der Elytren über den Hinterschenkeln ausgeschnitten und abgesetzt. Epipleuren in der Vorderhälfte sehr breit, vom Absatz über den Hinterschienen nach hinten allmählich auslaufend. Alle Schienen zur Aufnahme der Tarsen gefurcht. Apex des Medianlobus gespalten. Parameren zum Medianlobus gebogen. Phallobasis asymmetrisch.

Bionomie

Die Arten der Gattung sind in ihren Umweltsprüchen recht ähnlich. Sie benötigen saisonal oder nahezu ganzjährig hohe Feuchtigkeit sowie Habitate mit geringen Temperaturschwankungen. Sie sind damit an ein Mikroklima angepaßt, das für die Lebensgemeinschaften der Bryophyta, ihrer Wirtspflanzen, optimal ist.

Die strengen Wintertemperaturen im Sikhote-Alin-Gebirge werden durch eine starke Schneedecke gemildert. Nach eigenen Beobachtungen ist der Lebensraum von *Exomella sikhotealinensis* außerordentlich reich an Laubmoosen und epiphytischen Flechten, die eine konstant hohe Luftfeuchte anzeigen.

Ähnlich wie im Lebensraum von *Exomella pleuralis*, den JOHNSON (1985) detailliert schildert, gibt es auch in den durch hohe Sommerniederschläge ausgezeichneten küstennahen Gebieten des Fernen Ostens Rußlands eine spätsommerliche Schönwetterperiode von etwa sechs Wochen mit deutlich verminderter Niederschlagsmenge.

Verbreitung der Gattung

Die Gattung *Exomella* ist amphipazifisch disjunkt verbreitet. Eine nearktische Art, *Exomella pleuralis*, bewohnt die Küstenwälder westlich der Kette der Cascade Mountains von Oregon bis British Columbia, die andere, *Exomella merickeli*, dagegen montane Talwälder im nördlichen zentralen Teil von Idaho (JOHNSON, 1985). Die paläarktische Art *Exomella sikhotealinensis* ist in der Sikhote-Alin-Kette endemisch.

Tabelle

- | | | |
|---|---|--|
| 1 | Durchschnittlich kleinere Art (1,8-2,3 mm). Naht der Elytren stark wulstförmig. Prosternalfortsatz breit, in der Hinterhälfte mit parallelen Seiten, Apex gerade (Fig. 5). Aedoeagus Fig. 9. Habitus Fig. 2. Küstenwälder im NW der USA (Oregon, Washington) und im SW Kanadas (British Columbia). <i>pleuralis</i> (CASEY) | |
| - | Durchschnittlich größere Arten (1,9-2,4 mm). Naht der Elytren normal. Prosternalfortsatz mit schrägen oder konkaven Seiten, Apex konvex oder konkav 2 | |
| 2 | Epipleuren der Elytren breit abgesetzt. Prosternalfortsatz mit konkaven Seiten und konkavem Apex (Fig. 4). Parameren nur schwach nach innen gebogen. Aedoeagus Fig. 7-8. Habitus Fig. 1. Ferner Osten Rußlands: Sikhote-Alin-Kette. <i>sikhotealinensis</i> sp. n. | |
| - | Epipleuren der Elytren schmal. Prosternalfortsatz mit schrägen Seiten und konvexem Apex (Fig. 6). Parameren stark nach innen gebogen. Aedoeagus Fig. 10. Habitus Fig. 3. Montane Talwälder im NW der USA: Nördliches zentrales Idaho. . . <i>merickeli</i> JOHNSON | |

Exomella sikhotealinensis PÜTZ & LAFER sp. n.

Fig. 1, 4, 7-8, Karte 1

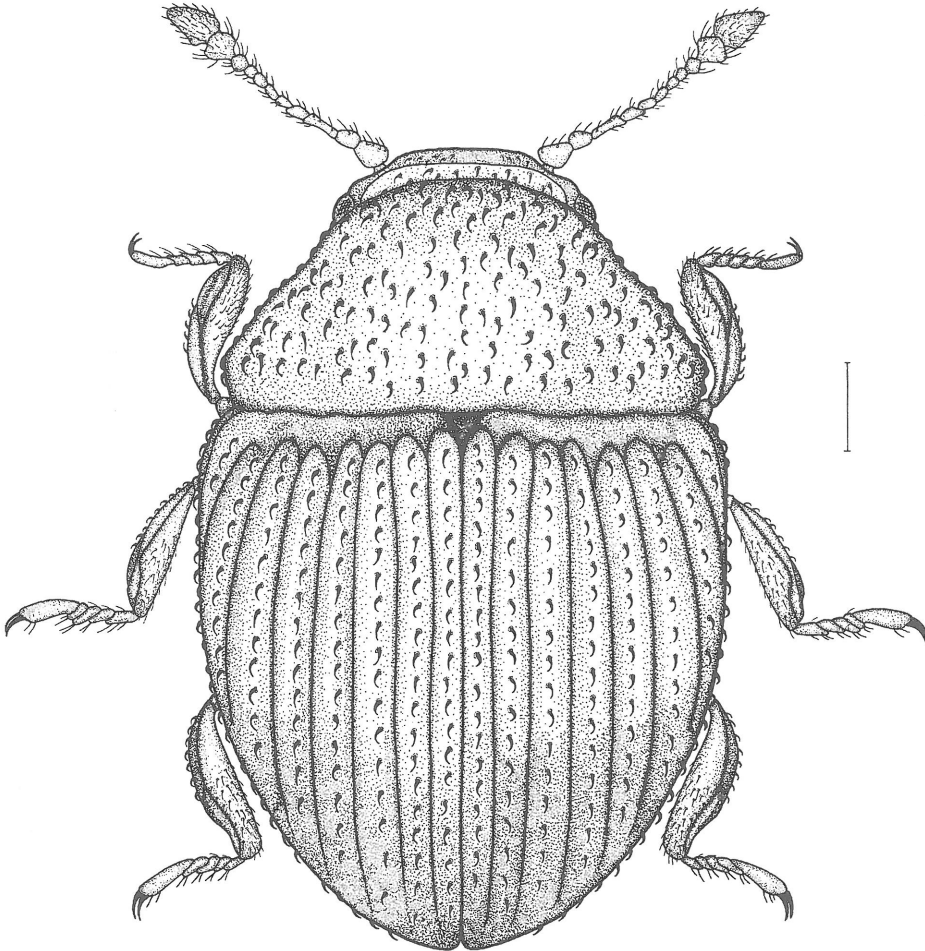
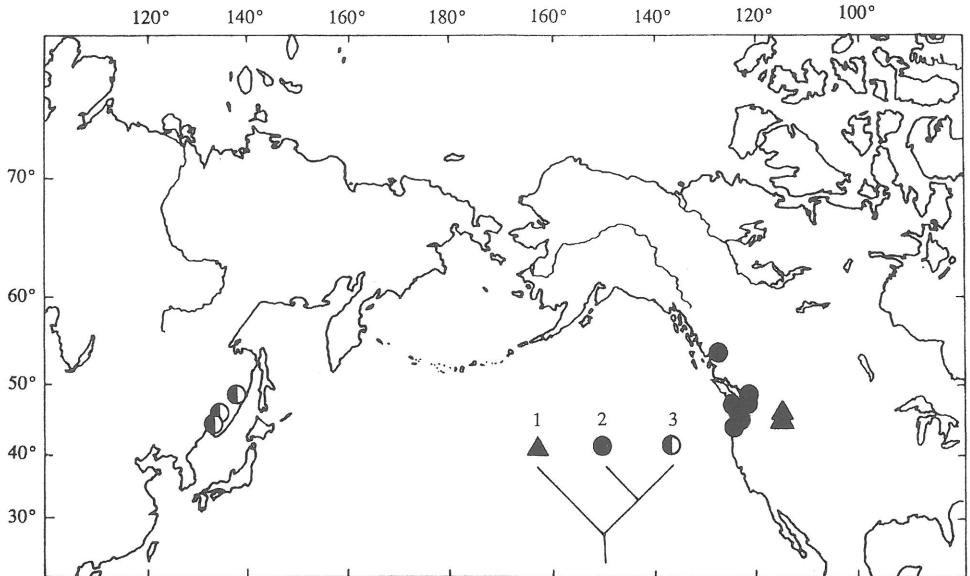


Fig. 1. Habitus von *Exomella sikhotealinensis* sp. n. (Maßstab 0,24 mm)

Typenmaterial

Holotypus-♂: UdSSR, Primorskij Kraj, Livadijski Chrebet bei Anisimovka, Mt. Litovka, ca. 1200 m, 24.-25.7.1990, leg. A. PÜTZ (coll. PÜTZ).

Paratypen: 1 Ex., UdSSR, Chabarovskij Kraj, Tardoki-Jani-Chrebet, Mt. Tardoki-Jani, 1350 m, 19.6.1980, leg. G. S. LAFER (IBPV); desgleichen 3 ♂♂, 3 ♀♀, 29.6.1980, leg. G. S. LAFER (coll. PÜTZ; IBPV); 4 Ex., Primorskij Kraj, Alexeyevski Chrebet, ca. 20 km E Sergejevka,



Karte 1. Verbreitung der Gattung *Exomella* CASEY: 1, *merickeli*; 2, *pleuralis*; 3, *sikhotealinensis*

Mt. Olchovaja, 29.-30.6.1990, leg. S. KURBATOV (IBPV); 1 Ex., Primorskij Kraj, Bolshoj Vorobei Chrebet, Mt. Tumannaja, 1000 m, 22.8.1991, leg. G. S. LAFER (IBPV); 4 Ex., Ussuri-country, Tigrovyi, 20.-27.7.1990, leg. D. BOUKAL (coll. PÜTZ); 8 ♂♂, 6 ♀♀, Russia, or. Primorskij Kraj, Livadijski Chrebet bei Anisimovka, Mt. Krinichnaya [= Mt. Litovka], 1000-1200 m, 8.6.1993, leg. L. ZERCHE (DEI; coll. PÜTZ).

Beschreibung

Länge: 1,9-2,4 mm; Breite: 1,25-1,42 mm.

Habitus: Klein, Seiten verrundet, Körper zum Apex leicht zugespitzt, die größte Breite an der Basis der Elytren. Elytren stark gewölbt, zum Apex steil abfallend. Pronotum ebenfalls stark konvex, seine größte Breite an der Basis. Färbung dunkel rotbraun, Beine und Fühler etwas heller rotbraun. Klauenglieder und Außenkanten der Schienen etwas angedunkelt, Klauen gelbrot. Mundteile rotbraun bis dunkelrotbraun. Oberseite des Körpers wegen der dichten Tomentierung schlecht sichtbar, aber mit sehr feinem Chagrin, das auf den Elytren etwas schwächer ist. Oberseite sonst glänzend. Unterseite stark chagriniert und matt, nur die Sternite etwas glänzender. Kopf und Pronotum mit feiner borstentragender Körnung, deren Abstände etwa dreimal so groß wie die Durchmesser. Elytren stark gefurcht, mit 10 Streifen und hoch gewölbten Zwischenräumen, die mit in Längsrichtung angeordneter borstentragender Körnung besetzt sind. Borsten der Oberseite gelblich, annähernd halbkreisförmig nach hinten gebogen.

Kopf: Recht klein, etwa halb so breit wie das Pronotum. Augen oval und schwach gewölbt. Schläfen von oben nicht sichtbar. Clypeus und Stirn miteinander verwachsen. Epistom der Stirn sehr stark aufgebogen, im Bereich der Antennenbasen leicht eingebuchtet.

Clypeus schmal und quer, sein Vorderrand geradlinig fein gerandet. Labrum breiter als der Clypeus, an der Basis geradlinig, der Vorderrand tief eingebuchtet, wie der Clypeus mit einigen

längeren, feinen, gelblichen Borsten besetzt.

Mandibeln dunkel rotbraun gefärbt. Lippentaster sehr kurz, dreigliedrig: Segment I sehr kurz und quer; Segment II zur Basis verbreitert und quer; Segment III am größten, länglich, sehr kräftig mit verrundeter Spitze, etwa doppelt so lang wie breit. Farbe rotbraun, mit einigen feinen gelblichen Borsten besetzt. Kiefertaster viergliedrig: Segment I sehr klein, länglich; Segment II länger als I, zur Basis verbreitert; Segment III stark quer, breiter als lang; Segment IV lang, etwa 2,5 mal länger als breit, zugespitzt. Wie die Lippentaster mit feinen gelben Borsten besetzt. Labium am Vorderrand fein gerandet, geradlinig, leicht glänzend. Mentum stark trapezförmig, mit aufgebogener Basis, fein chagriniert und schwach glänzend. Wangen stark glänzend, glatt.

Antennen: Elfgliedrig, Scapus stark erweitert, Pedicellus schwächer erweitert, mit abgesetzter zweigliedriger Keule, mäßig lang (ca. 1,3-fach länger als die Kopfbreite über den Augen), zurückgelegt die Hinterecken des Pronotums erreichend. Färbung rotbraun. Sehr fein und kurz gelblich behaart, glänzend, Keule etwas dichter behaart. Scapus länglich oval: 1,46 mal länger als breit. Pedicellus etwas schmaler als der Scapus, so lang wie breit. Segment III am längsten, fast dreimal so lang wie breit, leicht gebogen und kaum halb so breit wie der Pedicellus. Segmente IV bis V zylindrisch, fast gleich lang. Segmente VI bis VII von abnehmender Länge, VII fast so lang wie breit. Segment VIII sehr kurz und quer. Segment IX stark quer, 1,43 mal so breit wie lang, einen Übergang zur zweigliedrigen Keule vermittelnd. Segmente X und XI am breitesten, 2,8 mal so breit wie das Segment III. Segment X etwa 1,55 mal so breit wie lang, an der Basis breiter als das Segment IX. Segment XI länger als breit, mit parallelen Seiten und abgerundetem Apex, etwa 1,8 mal so lang wie Segment X. Antennen am Vorderrand der Augen eingelenkt.

Pronotum: Stark quer, zum Vorderrand stark verengt, Seiten mit undeutlichem Winkel im hinteren Bereich und schwacher Ausrundung im vorderen Drittel. Seitenränder scharfkantig. Basis eng an die Elytren anschließend. Hinterwinkel annähernd rechtwinklig, leicht ausgezogen und etwas abgesetzt. Vorderwinkel umgeschlagen, von dorsal nicht sichtbar. Vorderrand schwach gerandet.

Prosternum T-förmig, konkav und stark gewölbt, vorn gerandet und leicht aufgebogen. Fortsatz lang, seine Seiten konkav und gerandet, Apex konkav, Apikalecken spitzwinklig. Episternen an der Basis breit, nach vorn schmaler und zugespitzt, sonst sehr flach, Seitenränder leicht aufgebogen. Stark chagriniert, dadurch matt erscheinend. Praecoxalhöhlen hinten offen.

Scutellum: Sehr klein, spitz dreieckig. Schwach chagriniert, glänzend.

Mesosternum: Fast völlig vom Apex des Prosternalfortsatzes bedeckt und zur Aufnahme des Fortsatzes tief ausgehöhlt, Seiten stark aufgebogen. Mittelhöften weit voneinander getrennt. Hüfthöhlen hinten offen.

Metasternum: Quer, sehr flach gewölbt, viel länger als das Mesosternum, etwa so breit wie dieses. Seiten durch die breiten parallelseitigen Epipleuren der Flügeldecken begrenzt. Oberfläche deutlich chagriniert und mit borstentragender Körnung besetzt, dadurch matt und nur schwach glänzend. Hinterhöften quer, in der Mitte nicht zusammenstoßend.

Elytren: Kurz, zum Apex steil abfallend. Im vorderen Drittel fast parallelseitig, zum Apex verrundet. Fast doppelt so lang wie das Pronotum. Schulterbeulen fehlen. Seitenränder mit Randkehle.

In lateraler Ansicht ist der Seitenrand in Höhe der Hinterschenkel ausgeschnitten und hier deutlich abgesetzt. Elytren am Apex spitz und verwachsen. Naht verwachsen. Jede Elytre mit zehn tiefen Streifen, die jedoch nicht bis zum Apex reichen.

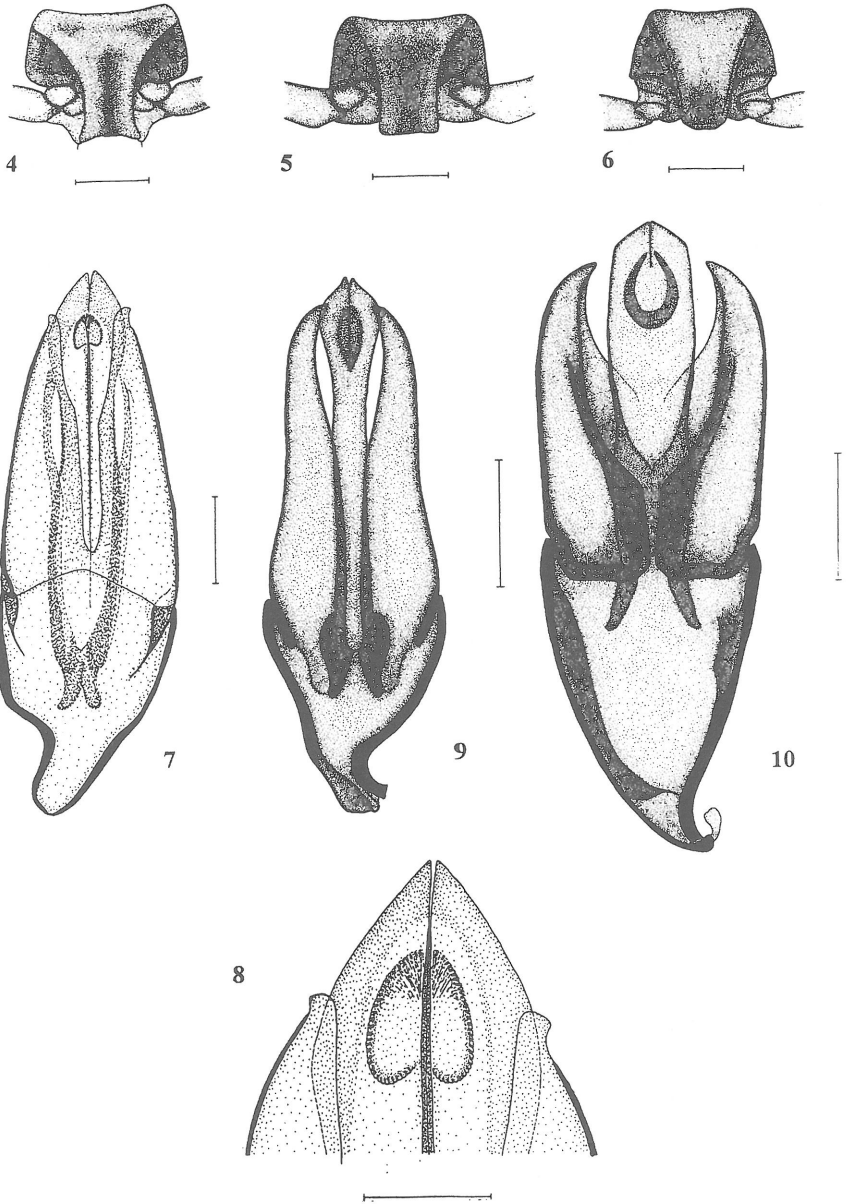


Fig. 4, 7-8. *Exomella sikhotealinensis* (Maßstab: Fig. 4, 0,25 mm; Fig. 7, 0,12 mm; Fig. 8, 0,6 mm): Fig. 4, Prosternalfortsatz; Fig. 7, Aedeagus; Fig. 8, Apex des Aedeagus. - Fig. 5, 9. *Exomella pleuralis* (Maßstab: Fig. 5, 0,25 mm; Fig. 9, 0,2 mm): Fig. 5, Prosternalfortsatz; Fig. 9, Aedeagus. - Fig. 6, 10. *Exomella merickeli* (Maßstab: Fig. 6, 0,25 mm; Fig. 10, 0,2 mm): Fig. 6, Prosternalfortsatz; Fig. 10, Aedeagus

Epipleuren bis zum Niveau der Hinterschenkel parallelseitig, danach einen Absatz zur Aufnahme der Hinterschenkel bildend, vom dritten Sternit an leicht aufgebogen, zum Apex auslaufend. Hautflügel fehlen.

Abdomen: Mit fünf zur Mitte hochgewölbten Sterniten. Oberfläche mit feinem Chagrin und einigen kleinen flachen Punkten in der Mitte, nur schwach glänzend. Erstes Sternit am längsten und am breitesten, etwa 1,5 mal länger als das zweite Sternit, aber zum größten Teil durch die Hinterhüften und hinteren Beinpaare verdeckt. Das zweite bis vierte Sternit von abnehmender Breite, aber gleichbleibender Länge. Analsternit mehr als doppelt so lang wie das vierte Sternit und etwa halb so breit wie das erste Sternit, sein Apex verrundet. Alle Sternite seitlich durch die Epipleuren begrenzt. Die Fläche mit feinen, verstreut angeordneten, kurzen, gelben Härchen besetzt.

Beine: Kurz, die Schenkelspitzen erreichen im angelegten Zustand nur die Seiten des Körpers. Schenkel und Schienen verdickt, nicht abgeflacht, leicht konvex, im Querschnitt rechteckig. Schenkel und Schienen der Vorder- und Mittelbeinpaare etwa von gleicher Länge, Hinterschenkel und Schienen etwas kürzer. Alle Schienen zur Aufnahme der Tarsen mit kurzer Furche. Tarsen bei beiden Geschlechtern fünfgliedrig. Segment I länger als breit, etwa 1,5 mal so lang wie Segment II. Segmente II und III etwa von gleicher Länge. Segment IV kürzer. Segment V am längsten, etwa so lang wie die Segmente I bis IV zusammen. Unterseite der Tarsen bis auf das Klauenglied stark behaart. Klauen einfach.

♂: Aedoeagus flach, vom triloben-byrrhoiden Typus. Phallobasis asymmetrisch, von dorsal die rechte Seite stark eingebuchtet. Die linke Seite der Phallobasis kontinuierlich zur Spitze auslaufend. Medianlobus länger als die Parameren, median gespalten, mit verkehrt herzförmigem Faltenrichter (Ostium penis). Innenkanten der Parameren im letzten Drittel leicht ausgeschnitten, sonst parallelseitig. Parameren am Apex kurz ausgeschweift.

♀: Letztes Tergit (Genitaltergit) mit flach konkav eingezogenem Apex, Behaarung lang und flächig angeordnet, mit *pleuralis* völlig identisch (siehe JOHNSON, 1985: Fig. 5). Letztes Sternit *pleuralis* sehr ähnlich (siehe JOHNSON, 1985: Fig. 4): wie bei *pleuralis* apikal im mittleren Bereich tiefer eingebuchtet und die apikale Behaarung am Hinterrand inserierend; proximaler Fortsatz etwas kürzer als bei *pleuralis*.

Differentialdiagnose

Exomella sikhotealinensis ist leicht von den beiden nearktischen Arten zu trennen. *Exomella pleuralis* unterscheidet sich durch ihre durchschnittlich geringere Körpergröße; den Bau der Antennen, deren Segmente etwas parallelseitiger und feiner gebaut sind; durch weniger stark verbreiterte Epipleuren und die schwächer wulstförmig abgesetzte Naht der Elytren. Bei *pleuralis* ist der Prosternalfortsatz breit mit parallelen Seiten und geradem Apex, während er sich bei *sikhotealinensis* durch konkave Seiten und konkaven Apex auszeichnet. Die Farbe der nach hinten gebogenen kurzen Borsten ist bei *pleuralis* auf den Elytren dunkler.

Bei *merickeli* sind die Antennensegmente kürzer und schmaler. Das Epistom der Stirn ist etwas schwächer aufgebogen. Die Epipleuren der Elytren sind nur als schmale Ränder abgesetzt. Der Prosternalfortsatz hat schräge Seiten und einen abgerundeten Apex. Die Farbe der nach hinten gebogenen kurzen Borsten ist dunkler als bei *sikhotealinensis*.

Sichere Unterschiede gibt es auch im Bau der ♂ Genitalien (Fig. 7-10).

Bionomie

Phänologie: Alle Exemplare wurden im Zeitraum vom 8. Juni bis 22. August gesammelt und

sind vollständig ausgefärbt.

Autökologie: *Exomella sikhotealinensis* wurde überwiegend in der montanen bis subalpinen Zone der feuchten Nadelwaldtaiga der Sikhote-Alin-Kette gefunden. Dieses Gebiet zeichnet sich besonders durch sehr hohe Niederschlagsmengen bis zu 2000 mm mit einem Sommermaximum und Temperaturextremen von -40°C bis $+30^{\circ}\text{C}$ aus. Die neue Art ist wie alle Vertreter der Byrrhidae bryophag und wurde immer im Zusammenhang mit Moos gefunden. Lediglich ein Exemplar vom Mt. Tardoki-Jani wurde von LAFER auf einem Schneefleck gesammelt, wohin es vermutlich durch Schmelzwasser aus dem Moos getrieben wurde. BOUKAL (i. l.) und PÜTZ siebten die Art am Mt. Litovka aus dem Moos rotfauler Fichten. KURBATOV (i. l.) sammelte eine kleine Serie am Mt. Olchovaja unter einer dünnen Mooschicht verrotteter Baumstapel. Die größte Serie sammelte ZERCHE am Mt. Litovka beim Sieben von Moospolstern und von Bodenstreu.

Verbreitung

Exomella sikhotealinensis ist in der Sikhote-Alin-Kette endemisch. Sie wurde bisher nur im südlichen und nördlichen Gebirgstiel nachgewiesen, kann aber auch für den klimatisch nicht anders gearteten mittleren Teil erwartet werden. Ihr Areal ist diskontinuierlich, sie kommt nur in höheren montanen bis subalpinen Lagen vor.

Derivatio nominis: Die neue Art ist nach ihrem locus typicus, der Sikhote-Alin-Kette, benannt.

Untersuchtes Material: 12 ♂♂, 9 ♀♀, 10 Exemplare.

Exomella pleuralis (CASEY, 1908)

Fig. 2, 5, 9, Karte 1

Redeskription: JOHNSON, 1978: 159.

Ergänzungen zur Redeskription

Borsten der Oberseite auf Körnchen inserierend. Epistom der Stirn kräftig ausgebildet. Endkeule der Antenne zweigliedrig mit angedeutetem dritten Glied. Elytren mit 10 tiefen Streifen und wulstförmiger Naht, ohne Schulterbeulen. Naht verwachsen. Prosternalfortsatz breit, mit parallelen Seiten und geradem Apex. Medianlobus apikal gespalten. Ostium penis länglich oval.

Bionomie: JOHNSON, 1985: 155.

Verbreitung

Exomella pleuralis bewohnt die pazifischen Küstenregenwälder westlich der Kette der Cascade Mountains in Oregon, Washington und British Columbia (JOHNSON, 1985).

Revidiertes Material

2 ♂♂, 2 ♀♀, B. C. Metlakatla, Rev. H. KEENE (CNCI), det. PÜTZ 1994; 1 ♀, B. C. Metlakatla, 1915, J.H. KEENE (BMNH), det. PÜTZ 1994; B. C. Metlakatla, Rev. KEENE Collector (USNM), det. PÜTZ 1994; 4 Ex., B. C. Metlakatla, J.H. KEEN (sic) (WICKHAM Col-

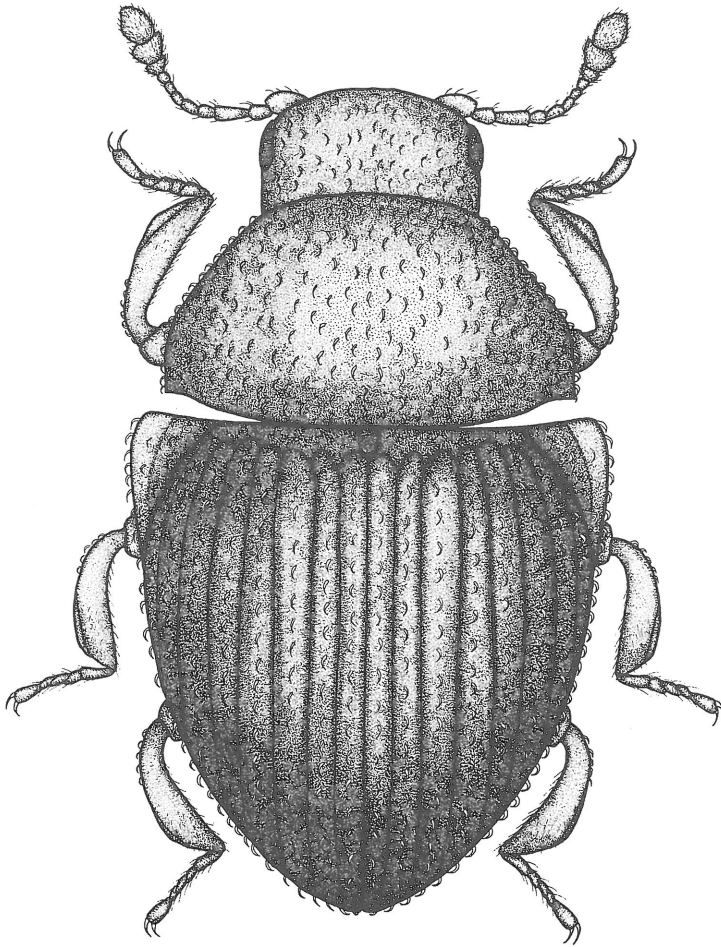


Fig. 2. Habitus von *Exomella pleuralis* (CASEY) (Maßstab 0,5 mm)

lection 1933) (USNM), det. EL MOURSY; 3 ♀♀, Oregon, Lane Co. Heceta Head St. Park, 14 November 1976, P.J. JOHNSON coll. (FMNH); 1 ♂, 1 ♀, Oregon, Lane Co. Heceta Head St. Park, 16 May 1985, P.J. JOHNSON, ex mosses on basalt boulder (coll. PÜTZ).

Anzahl der untersuchten Exemplare: 3 ♂♂, 7 ♀♀, 4 Exemplare.

Exomella merickeli JOHNSON, 1985

Fig. 3, 6, 10, Karte 1

Beschreibung: JOHNSON, 1985: 151.

Ergänzung zur Beschreibung

Borsten der Oberseite auf Körnchen inserierend. Epistom der Stirn kräftig ausgebildet. Endkeule der Antennen zweigliedrig mit angedeutetem dritten Glied. Elytren mit 10 tiefen Streifen und wulstförmiger Naht, ohne Schulterbeulen. Naht verwachsen. Prosternalfortsatz mit schrägen

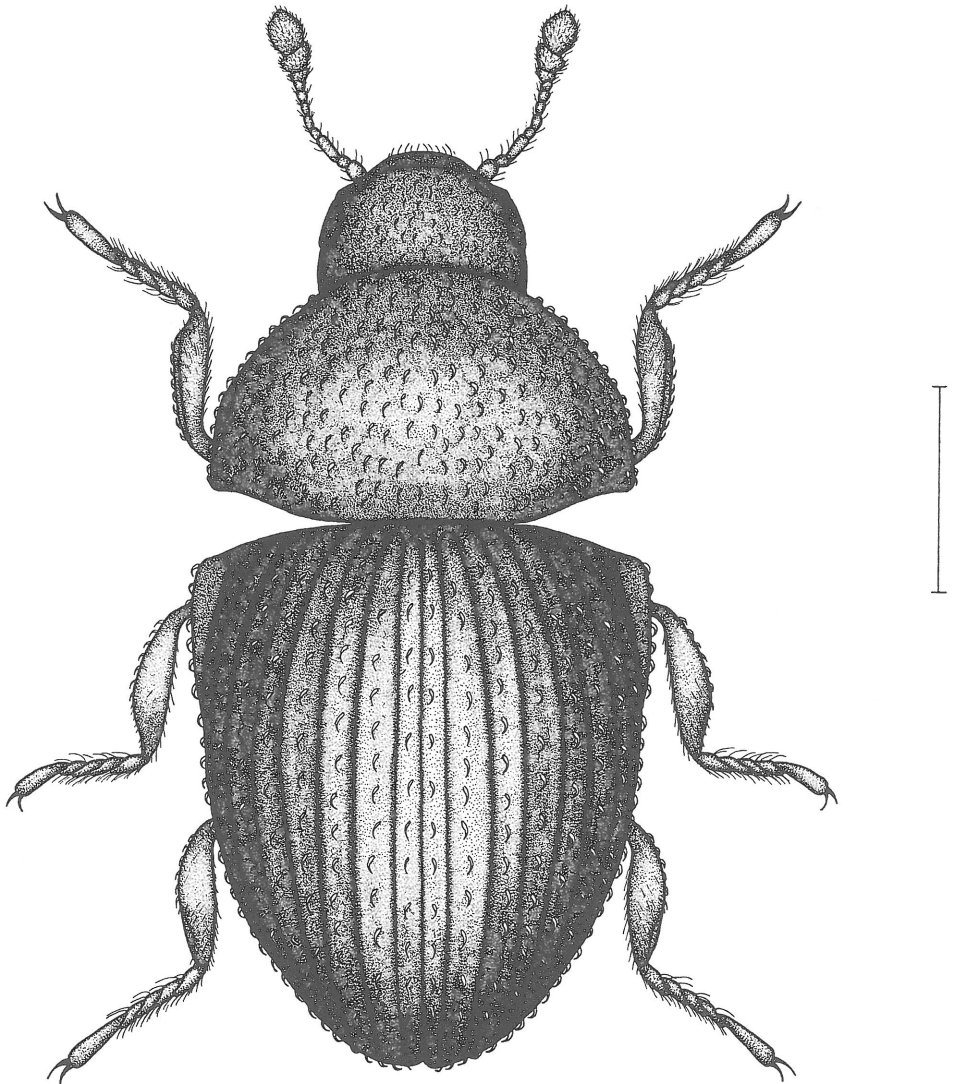


Fig. 3. Habitus von *Exomella merickeli* JOHNSON (Maßstab 0,5 mm)

Seiten und konvexem Apex. Medianlobus apikal schwach gespalten. Ostium penis verkehrt eiförmig. Im Gegensatz zur Fig. 6 von JOHNSON (1985) haben die untersuchten Paratypen ebenfalls die für *Exomella* typische asymmetrische Phallobasis.

Verbreitung

Exomella merickeli verfügt über ein kleines Areal. Sie lebt in montanen Talwäldern im nördlichen zentralen Teil von Idaho (JOHNSON, 1985).

Revidiertes Material

4 Paratypen: 1 ♂, 1 ♀, Meadow Ck. 20 mi ESE Lowell, IDA, Idaho Co., 17. May 1983, cedar-leaf litter Ber. funnel, F.W. MERICKEL collector / Paratype *Exomella merickeli* n. sp. P. JOHNSON, 1984 [gelbes Etikett] (UICM); 1 ♂, 1 ♀, Idaho Co. Meadow Creak Camp, 22 mi ESE Lowell, 1.9.1984, moss on rocks and boulders, P.J. and C.C. JOHNSON / Paratype *Exomella merickeli* JOHNSON [gelbes Etikett] (coll. PÜTZ).

Anzahl der untersuchten Exemplare: 2 ♂♂, 2 ♀♀.

Phylogenie

Die Gattung *Exomella* ist nach den Ergebnissen der phylogenetischen Analyse ein gut begründetes Monophylum. Die meisten der ausgewiesenen Autapomorphien haben als Neu- beziehungsweise Sonderbildungen einen erheblichen konstitutiven Wert (2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 15, 21, 24, 31), so daß die Wahrscheinlichkeit der Monophylie sehr hoch ist. Die Monophylie von *Exomella* wird zusätzlich durch die rezente Arealstruktur, aber auch durch deren wahrscheinlichen historischen Ursprung aus der kreidezeitlichen asiamerikanischen Landmasse untermauert. Alle zur Verfügung stehenden Indizien machen ein hohes stammesgeschichtliches Alter wahrscheinlich. Dafür spricht auch, daß die Monophylie der Gattung durch eine vergleichsweise hohe Zahl an Autapotypien ungewöhnlich gut begründet ist, die Synapotypien mit der Schwesterart dagegen deutlich weniger zahlreich und weniger gewichtig sind; nur wenige Synapomorphien (18, 20, 25) mit *Lioon* sind konstitutiv höherwertig einzuschätzen. Innerhalb von *Exomella* weist die Schwestergruppenbeziehung zwischen *pleuralis* und *sikhotealinensis* (Synapotypien 9, 13, 22, 29, 32, 37, 38, 39, 41) einen hohen Wahrscheinlichkeitswert auf.

Die Schwestergruppenbeziehung von *Lioligus* mit dem wahrscheinlichen Monophylum *Lioon* + *Exomella* ist dagegen nur schwach begründet.

Die Gattung *Simplocaria* (Typusart: *Simplocaria semistriata*) steht mit dem wahrscheinlichen Monophylum *Lioligus* + [*Lioon* + *Exomella*] in keinem direkten Verwandtschaftsverhältnis.

Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft (siehe Seite 350)

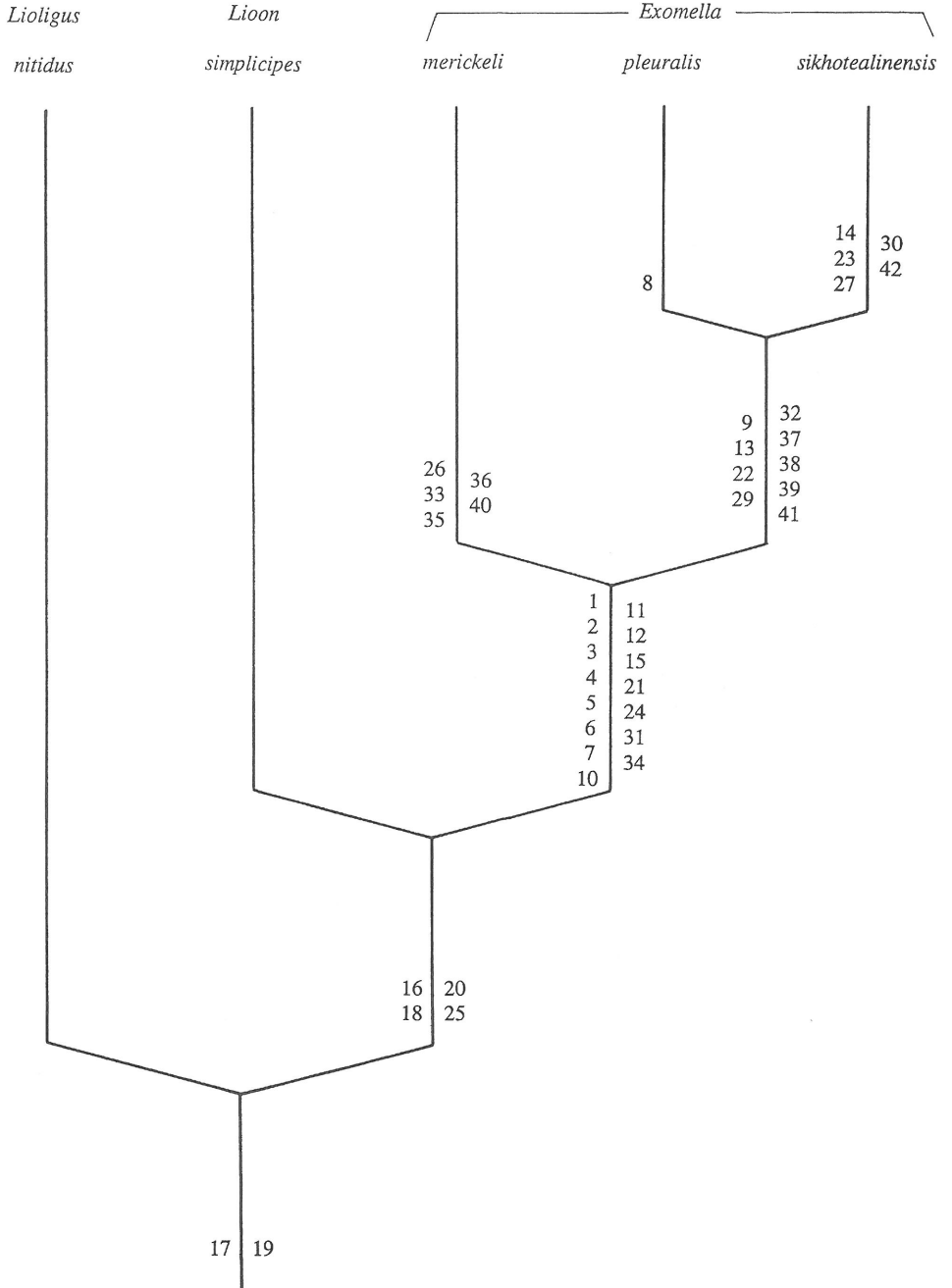


Tabelle der verwendeten Merkmale

	Plesiotype Alternative	Apotype Alternative
1	Körper größer	Körper sehr klein
2	Absturz der Elytren weniger steil	Absturz der Elytren sehr steil
3	Borsten der Oberseite einfach inserierend	Borsten der Oberseite auf Körnchen inserierend
4	Borsten der Oberseite gerade bis schwach gebogen	Borsten der Oberseite annähernd halbkreisförmig nach hinten gebogen (Fig. 1-3)
5	Elytren nicht oder schwächer gefurcht	Elytren stark gefurcht (Fig. 1-3)
6	Elytren nicht oder etwa nur bis zur Hälfte gestreift	Elytren mit tiefen Streifen, die fast den Apex erreichen (Fig. 1-3)
7	Elytren ohne gewölbte Zwischenräume	Elytren mit gewölbten Zwischenräumen (Fig. 1-3)
8	Naht der Elytren einfach	Naht der Elytren wulstförmig
9	Wölbung der Zwischenräume der Elytren schwächer	Wölbung der Zwischenräume der Elytren stärker
10	Epistom der Stirn schwach ausgebildet	Epistom der Stirn stark ausgebildet (Fig. 1)
11	Antennen ohne klar abgesetzte Endkeule	Antennen mit undeutlich dreigliedriger bis zweigliedriger, klar abgesetzter Endkeule (Fig. 1-3)
12	Prosternalfortsatz kürzer	Prosternalfortsatz länger
13	Apex des Prosternalfortsatzes gerundet (konvex) (Fig. 6)	Apex des Prosternalfortsatzes gerade oder konkav (Fig. 4-5)
14	Apex des Prosternalfortsatzes gerade (Fig. 5)	Apex des Prosternalfortsatzes konkav (Fig. 4)
15	Seitenrand der Elytren über den Hinterschenkeln ohne Ausschnitt oder Absatz	Seitenrand der Elytren über den Hinterschenkeln ausgeschnitten und abgesetzt
16	Schulterbeule vorhanden	Schulterbeule fehlend (Reduktion)
17	Naht nicht verwachsen	Naht verwachsen
18	Epipleuren schmal	Epipleuren breit
19	Seitenrandkehle der Elytren fehlend	Seitenrandkehle der Elytren vorhanden
20	Seitenrandkehle der Elytren schwach ausgebildet	Seitenrandkehle der Elytren etwas stärker bis sehr stark ausgebildet

21	Seitenrandkehle der Elytren etwas stärker ausgebildet	Seitenrandkehle der Elytren stark bis sehr stark ausgebildet
22	Seitenrandkehle der Elytren stark ausgebildet	Seitenrandkehle der Elytren sehr stark ausgebildet
23	Seitenrandkehle der Elytren, insbesondere im vorderen Bereich, sehr stark ausgebildet	Seitenrandkehle der Elytren, insbesondere im vorderen Bereich, am stärksten ausgebildet
24	Vorderschienen mit einer Furche zur Aufnahme der Tarsen	Alle Schienen mit einer Furche zur Aufnahme der Tarsen (Fig. 1-3)
25	Schienen nicht verdickt	Schienen stark verdickt
26	Schienen stark verdickt	Schienen weniger stark verdickt (Reduktion)
27	Schienen stark verdickt	Schienen sehr stark verdickt (Fig. 1)
28	Alle Schenkel weniger kräftig ausgebildet	Zumindest die Vorderschenkel verdickt
29	Nur die Vorderschenkel oder Vorder- und Mittelschenkel verdickt	Alle Schenkel stark bis sehr stark verdickt
30	Schenkel stark verdickt	Schenkel am stärksten verdickt
31	Apex des Medianlobus einfach	Apex des Medianlobus in der Mitte mit Spalt (Fig. 7-10)
32	Medianlobus annähernd parallel, zum Apex gerundet verengt (Fig. 10)	Medianlobus vor dem Apikalteil verjüngt, letzterer fast löffelförmig abgesetzt (Fig. 7, 9)
33	Aedaoagus schwach gekrümmt	Aedoeagus stark gekrümmt, bei Ansicht von dorsal nicht vollständig sichtbar
34	Parameren gerade oder schwach nach außen gebogen	Parameren schwach bis stark zum Medianlobus gebogen (Fig. 7, 9-10)
35	Parameren schwächer gebogen oder nur im Apikalbereich zum Medianlobus gebogen (Fig. 7, 9)	Parameren stärker und in voller Länge zum Medianlobus gebogen (Fig. 10)
36	Paramerenspitze stumpf (Fig. 7-9)	Paramerenspitze scharf (Fig. 10)
37	Apex des letzten ♀ Tergits (Genitaltergit) gerundet	Apex des letzten ♀ Tergits (Genitaltergit) flach konkav
38	Behaarung des letzten ♀ Tergits flächig angeordnet	Behaarung des letzten ♀ Tergits in einer apikalen Reihe angeordnet
39	Apex des letzten ♀ Sternits (Genitalsternit) mit flacher Einbuchtung	Apex des letzten ♀ Sternits (Genitalsternit) mit tiefer Einbuchtung

- 40 Behaarung des letzten ♀ Sternits flächig angeordnet Behaarung des letzten ♀ Sternits am Hinterrand angeordnet
- 41 Areal in küstenfernen Gebirgsregionen (Karte 1) Areal in küstennahen Regionen (Karte 1)
- 42 Feuchtigkeitsansprüche weniger extrem Feuchtigkeitsansprüche extrem

Merkmalsmatrix

	Merkmale																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	
<i>Exomella merickeli</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	L	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Exomella pleuralis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Exomella sikhotealinensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Lioon simplicipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	L	0	0	0	0	L	0	1	1	1	1	1	0	
<i>Lioligus nitidus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	L	0	0	0	0	L	0	0	1	0	1	0	L	
<i>Simplocaria semistriata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	L	0	0	1	0	L	0	0	0	0	0	0	L	

	Merkmale																					
	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4
	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	
<i>Exomella merickeli</i>	0	L	1	1	1	L	1	0	L	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Exomella pleuralis</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	
<i>Exomella sikhotealinensis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	
<i>Lioon simplicipes</i>	L	L	0	1	0	0	1	0	L	0	1	0	0	L	0	N	N	N	N	1	0	
<i>Lioligus nitidus</i>	L	L	0	0	L	L	0	0	L	0	0	0	0	L	0	N	N	N	N	1	0	
<i>Simplocaria semistriata</i>	L	L	0	0	L	L	1	0	L	0	0	0	0	L	0	N	N	N	N	L	0	

0 = plesiotype Alternative; 1 = apotype Alternative; L = logisch unmöglich; N = nicht bekannt

Zoogeographie

Bei den drei Arten der Gattung *Exomella* handelt es sich um flugunfähige stationäre Arten, die zu einer nennenswerten rezenten Ausbreitung nicht fähig sind. Eigene Beobachtungen an *Exomella sikhotealinensis* belegen, daß diese Art sich ausgesprochen träge verhält. Ihr Bewegungsradius muß als äußerst gering eingeschätzt werden.

Die *Exomella*-Arten verkörpern Reliktendemiten mit einem für solche Arten typischen sehr kleinen Areal, das - zumindest bei *sikhotealinensis* - zusätzlich noch diskontinuierlich ist.

Sowohl die phylogenetische Analyse als auch die rezente Arealstruktur belegen ein hohes stammesgeschichtliches Alter der Gattung. Diese Aussage wird nicht nur durch die Reliktareale sondern auch durch zwei Arealdisjunktionen gestützt. Das Monophylum aus den Schwesterarten *pleuralis* (westliche Nearktis) und *sikhotealinensis* (östliche Paläarktis) ist amphipazifisch vikariant verbreitet. Dieses Schwesterartenpaar steht sich vom Arealtyp her und wahrscheinlich auch bezüglich seiner Umweltansprüche näher als die beiden nearktischen Arten *pleuralis* und *merickeli*, obwohl die Areale der letztgenannten räumlich viel weniger weit getrennt sind.

Das Areal von *merickeli*, des Adelphotaxons von *pleuralis* + *sikhotealinensis*, in weniger stark pazifisch beeinflussten meerferneren Gebirgen in Idaho ist trotz der viel geringeren Entfernung zum Areal von *pleuralis* ebenfalls vikariant zu den Arealen der beiden anderen Arten in den stark pazifisch beeinflussten küstennahen Regionen.



Karte 2. Landverteilung in der späten Kreide (EA, Euramerika; MKS Mittelkontinentale See; T, Turgaistraße; nach NOONAN aus COX)

Die Gattung *Exomella* hat zweifellos ihren Ursprung in der großen Landmasse Asiamerika, die in der Kreidezeit neben der Landmasse Euramerika während eines Zeitraumes von ca. 27-21 Millionen Jahren bestanden hat (NOONAN, 1986). Asiamerika und Euramerika bildeten sich danach vor etwa 97,5-91 Millionen Jahren. Die Landmasse Asiamerika umfaßte die westlichen Teile des heutigen Nordamerika und weite Teile Asiens. Beide waren durch eine nördliche Landbrücke zwischen Alaska und Ostasien verbunden, die den Bereich der heutigen Beringstraße mit umfaßte. Diese einheitliche Landmasse wurde im Westen durch die Turgai-Straße [etwa im Bereich des heutigen östlichen Europas und Westasiens westlich und östlich des Urals] und im Osten durch die den nordamerikanischen Kontinent von Nord nach Süd trennende Mittelkontinentale See [Mid-Continental Seaway; östlich der heutigen Rocky Mountains] begrenzt.

Das Klima war zu dieser Zeit viel wärmer als heute. Nach NOONAN (1986) erlauben die klimatischen Daten und die fossilen Verbreitungen der Wirbeltiere und der Pflanzen den Schluß, daß Euramerika und Asiamerika jeweils auch unterschiedliche Insektenfaunen besaßen; und Pflanzenfossilien lassen erkennen, daß der wechselseitige Austausch über das Bering-Gebiet vom Miozän (23,7-5,3 Mill. Jahre) an immer mehr zurückging.

Im Falle der Schwesterarten *Exomella pleuralis* und *Exomella sikhotealinensis* kann man annehmen, das Areal der gemeinsamen Stammart wurde aufgespalten als die ursprüngliche Landverbindung zwischen Asien und Amerika durch den Ozean und die Entwicklung des arktischen Klimas unterbrochen wurde.

Die Herausbildung der rezenten Reliktareale war dann eine Folge der regressiven Wirkungen der Glazialia. Die *Exomella*-Arten wurden in Ausbreitungszentren des Arboreals [Ussurisches Sekundärzentrum des Mandschurischen Zentrums; Oregonisches Zentrum (LATTIN, 1967)] abgedrängt, ohne sich postglazial wieder ausbreiten zu können. Sie dokumentieren deshalb diese Zentren.

Während eine Prüfung der biogeographischen Literatur durch NOONAN (1986) 20 Verbreitungsbilder erbrachte, die euramerikanische Vorfahren wahrscheinlich machen, fand er nur fünf Gruppen, die asiamerikanischen Ursprungs zu sein scheinen. Die Gattung *Exomella* muß hier unbedingt hinzugefügt werden.

Mit den augenlosen und flugunfähigen Catopocerinae (Coleoptera, Liodidae) kann eine weitere amphipazifische Gruppe genannt werden, die ihren Ursprung in der kreidezeitlichen Landmasse Asiamerika haben muß: Die Subfamilie ist in der westlichen Nearktis durch mehrere Arten der Gattung *Catopocerus* MOTSCHULSKY, 1869, vertreten. Aus der östlichen Paläarktis wurde *Perkovskius ussuriensis* LAFER, 1989, beschrieben, der in diese Subfamilie gehört. In der Gattung *Perkovskius* existieren aber im Primorskiy Krai mindestens drei Arten (ZERCHE & PÜTZ, unpubliziert).

KURENZOV (1965) bringt mehrere Beispiele für faunistische Beziehungen zwischen der Amur-Fauna und der amerikanischen Fauna, wobei besonders die Verbreitung von *Grylloblatta* (*Grylloblattida*) [westliche Nearktis] sowie *Grylloblattina* [Sikhote-Alin-Gebirge] und *Galloisiana* [Japan] der Verbreitung von *Exomella* nahekommen.

Die Verbreitung der Gattung *Cryptocercus* (Blattoidea) entspricht wahrscheinlich ebenfalls diesem Verbreitungstyp (KURENZOV, 1965).

Hier scheint der Hinweis angebracht, daß in der Gipfelregion des Berges Litovka die Reliktarten *Cryptocercus relictus* BEY-BIENKO, *Galloisiana kurentzovi* PRAVDIN & STOROZHENKO und *Exomella sikhotealinensis* PÜTZ & LAFER sp. n. gemeinsam vorkommen. Die geologische

Vergangenheit des Sikhote-Alin-Gebirges, die durch das Fehlen von Katastrophen wie Eisvorstöße oder starke Transgression oder Regression des Ozeans ausgezeichnet ist, ermöglichte das Überleben solcher Relikte einer früheren alten Fauna.

Literatur

- ARNETT, R.H. 1971: The beetles of the United States (A manual for identification). 3 ed. - Amer. Entom. Inst., Michigan: 1112 S.
- CASEY, T.L. 1908: A new genus of Byrrhidae. - Can. Ent., Ottawa 40: 281-282.
- CASEY, T.L. 1912: Descriptive catalogue of the American Byrrhidae. - Memoires on the Coleoptera. 3. - Lancaster, Pennsylvania: 1-69.
- CASEY, T.L. 1914: Miscellaneous notes and new species. Addendum. - Memoirs on the Coleoptera. 5. - Lancaster, Pennsylvania: 355-378.
- EL MOURSRY, A.A. 1961: A tentative classification of and a key to the North American genera of the family Byrrhidae (new sense) and family Syncalypidae (new status). - Coleopt. Bull., Gainesville 32: 159-160.
- HATCH, M.H. 1962: The beetles of the Pacific Northwest. Part III. Pselaphidae and Diversicornia I. - Univ. Wash. Press, Seattle: 503 S.
- JOHNSON, P.J. & RUSSEL, L.K. 1978: Notes on the rediscovery, habitat, and classification of *Exomella pleuralis* (CASEY) (Coleoptera, Byrrhidae). - Coleopt. Bull., Gainesville 32: 159-160.
- JOHNSON, P.J. 1985: A new species of *Exomella* from Idaho, with notes on the biology of *Exomella pleuralis* (CASEY) (Coleoptera, Byrrhidae). - Coleopt. Bull., Gainesville 39: 151-157.
- JOHNSON, P.J. 1991a: Taxonomic notes, new records, and a key to the adults of North American Byrrhidae (Coleoptera). - Proc. Entomol. Soc. Wash., Washington D. C. 93 (2): 322-332.
- JOHNSON, P.J. 1991b: Family Byrrhidae. pill beetles. - In: BOUSQUET, Y. (Hrsg.): Checklist of beetles of Canada and Alaska. - Research Branch Agriculture Canada, Ottawa. Publication 1861/E: 158-160.
- KURENZOV, A.I. 1965: Zoogeografiya Priamur'ya [Zoogeographie des Amurgebiets]. - Moskva, Leningrad, Nauka: 155 S. (russisch).
- LAFER, G.S. 1989: 17. Sem. Catopidae - Malye Padal'nye Shuki. - In: LERA, P.A. (Hrsg.): Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR v shesti tomakh. Tom III. Shestkokrylye, ili shuki. Tshast 1. - Leningrad, Nauka: 310-318 (russisch).
- LATTIN, G. de 1967: Grundriß der Zoogeographie. - Jena, Gustav Fischer: 602 S., 12 Taf.
- NOONAN, G.R. 1986: Distribution of insects in the Northern Hemisphere: Continental drift and epicontinental seas. - Bull. Entomol. Soc. Am., College Park 32 (2): 80-84.
- PAULUS, H.F. 1972: Der Stand unserer Kenntnis über die Familie Byrrhidae (Col.). - Folia Ent. Hung., Budapest 25 (21): 335-348.