

УДК 911.2:591.9(210)+595.785-19

**"ЗИМНИЕ" ПЯДЕНИЦЫ (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE)
ЯПОНОМОРСКОГО РЕГИОНА: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ,
ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ,
БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

Е. А. Беляев

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

На основании специализаций, обусловленных активностью имаго в прохладный сезон, выделена морфо-экологическая группа "зимних" пядениц. В нее из фауны Япономорского региона (Приамурье, Приморье, северо-восток Китая, полуостров Корея, остров Сахалин, Японские острова) включено 79 видов. Япономорские "зимние" пяденицы характеризуется очень высоким уровнем видового (87%) и родового (29%) эндемизма, а также и наличием большого количества как морфологически обособленных форм, так и групп близких видов. На основании корреляции распространения видов, видовых кладограмм и палеогеографических событий в Восточной Азии выдвинута гипотеза об автохтонном происхождении пядениц из групп и пар близких видов в результате периодических расселений и обособлений материковых и островных популяций предков в течение плейстоцена. Происхождение обособленных эндемичных таксонов, не участвовавших в материково-островном викариансе, в рамках анализа данной фауны выяснить невозможно. В целом представляется, что группа "зимних" пядениц Япономорья является историческим фаунистическим комплексом, сложившемся в условиях общности фауногенеза на всей территории региона в четвертичное время. Описано 6 новых видов и 2 новых подвида, установлено 2 новых синонима, 1 название восстановлено, пересмотрен статус 3 подвидовых названий, 2 вида приведены впервые для территории России, 4 вида - впервые для острова Сахалин.

Среди пядениц имеется фенологическая группа видов, лет имаго которых происходит только в сезоны с температурами воздуха, приближающимися к

0°C. В умеренной зоне это ранняя и средняя весна, либо средняя и поздняя осень, а в субтропической - зима. В литературе их часто называют "зимними" пяденицами - по народному названию (одинаковому как в русском, так и в европейских языках) типичного и наиболее известного представителя этой группы, опасного вредителя *Operophtera brumata* L.

Одна из наиболее ярких особенностей "зимних" пядениц состоит в короткокрылости или бескрылости самок у большинства видов. Это обуславливает их пониженную миграционную способность в сравнении с чешуекрылыми, обладающими нормально летающими самками, и, как следствие потенциально большую устойчивость их ареалов. Активность же имаго в холодный сезон ограничивает распространение рассматриваемых пядениц умеренной и полусубтропической климатическими зонами. При таком сочетании свойств в картине современного распределения видов этой группы должны были отчетливо отразиться крупные ландшафтные перемены, охватившие в антропогене Северное полушарие.

Япономорский регион (в понимании В. Н. Макаркина (1993)) обладает, по-видимому, наиболее богатой в Голарктике фауной этих чешуекрылых, насыщенной как морфологически обособленными таксонами, так и группами весьма близких форм. Поэтому биогеографический анализ япономорских "зимних" пядениц имеет особый теоретический интерес, который и определил задачи нашей работы. В них вошли:

- поиск признаков, выделяющих группу "зимних" пядениц;
- определение ее таксономического состава в Япономорском регионе;
- уточнение распространения видов;
- описание основных экологических особенностей этих чешуекрылых;
- моделирование их истории в Япономорье.

В связи с пестротой теоретических подходов, существующих в настоящее время в биогеографии, представляется необходимым изложить основные положения, послужившие теоретической основой этой работы. Вслед за Ю. А. Макеевым (1987) современные фаунистические комплексы мы рассматриваем как результат исторического развития фауны: "сходная история развития каких-либо групп животных определяет и сходный тип их распространения" (там же, с. 3). Однако, в отличие от ситуации с животными, по которым имеется богатый палеонтологический материал, остатков пядениц в геологической летописи почти неизвестно. Это исключает возможность непосредственной реконструкции их истории. Какие-либо заключения могут быть получены только на основании актуалистического анализа данных по систематике, распространению и экологии рецентных видов, соотнесенных с историей населенных ими ландшафтов.

Данное обстоятельство выдвигает особые требования к таксономической изученности анализируемой группы, так как при отсутствии прямых сведений относительный возраст возможных биогеографических событий оценивается исходя из морфологических гиатусов между таксонами. Последнее

предполагает, что степень морфологической дивергенции таксонов примерно пропорциональна давности их генетического обособления. Не имея других критериев, мы вынуждены придерживаться этого взгляда, ограничивая его условием заведомой родственной близости сравниваемых групп, сходства их экологии и циклов развития.

Уточнить таксономию, а также определить очередность возможных зоогеографических событий позволяет построение филогенетических кладограмм по В. Хеннигу (Hennig, 1966). Кроме того, при отсутствии палеонтологической летописи кладограммы остаются наименее субъективным критерием локализации центров (географических областей) происхождения таксонов (Паттерсон, 1988). В случае соответствия особенностей ветвления в видовых кладограммах различных таксонов можно предполагать общность причин наблюдающихся совпадений. Если совпадающие участки кладограмм непротиворечиво совмещаются с областями распространения аллопатрических терминальных видов, то расхождение соответствующих сестринских линий могло произойти в результате географического викаривания. Кладограммы различных таксонов по совпадающим узлам могут быть скомбинированы в общую кладограмму районов (географическую кладограмму) (Nelson, Platnick, 1981; Паттерсон, 1988). Наличие корреляции географических кладограмм с известными палеогеографическими событиями позволяет сформулировать гипотезу об области, времени происхождения и последующем расселении видов.

В качестве рабочих материалов по япономорским "зимним" пяденицам послужили личные сборы и наблюдения в южном Приморье в 1979-1995 годах, коллекции лаборатории энтомологии Биолого-почвенного института ДВО РАН, а также сведения по морфологии, биологии и распространению из следующих публикаций: Куренцов, 1939, 1951a, 1951b; Inoue, 1941, 1942, 1943, 1955, 1977, 1982, 1986, 1992; Дьяконов, 1955; Sato, Nakajima, 1975; Вийдалепп, 1976, 1977, 1978, 1979, 1986; Кашеев, 1977a; Shin, 1983; Sugi, 1987; Nakajima, 1989, 1991, 1992, 1993, 1995; Yazaki, 1991; Беляев, 1993; Vojnits, Park, Shin, 1994; Nakajima, Inomata, 1995.

В статье под парами близких видов и группами близких видов обычно понимаются вероятные сестринские пары и монофилитические (голофилитические) группы. Однако морфологические доказательства родственных связей видов опущены из-за недостатка места и иными целями работы.

В связи с недостаточной изученностью фауны "зимних" пядениц в материковой Восточной Азии трудно судить о действительном эндемизме япономорских видов. Поэтому эндемичность включенных в работу видов пока следует понимать как условную, хотя, по нашему мнению, во многих случаях она является реальной.

В результате исследования описано 6 новых видов и 2 новых подвида, установлено 2 новых синонима, 1 название восстановлено из синонимов, пересмотрен статус 3 подвидовых названий, у многих видов уточнено рас-

пространение. Все описания, обоснования таксономических изменений и новые находки видов приведены в Комментариях к табл. 1.

Пользуясь случаем, хочу выразить особую признательность В. Н. Макаркину, дискуссии и консультации с которым по биогеографии и палеобиологии послужили толчком для данного исследования. За тщательный критический просмотр рукописи и ценные замечания искренне благодарю Ю. А. Чистякова, за предоставление для исследования коллекционных экземпляров пядениц - Л. А. Львовского (Зоологический институт, Санкт-Петербург) и Г. И. Юрченко (ДальНИИЛХ, Хабаровск).

Особенности морфологии и биологии "зимних" пядениц на Дальнем Востоке

Зимняя фенологическая группа пядениц морфологически и биологически очень разнообразна. Особенно выделяются те из них, которые обладают короткокрылыми или бескрылыми самками и самцами с широкими просвечивающими крыльями, очень похожими даже у бабочек из разных подсемейств. Некоторые из этих пядениц обладают крепкими выростами на ногах или брюшке. Усиление полового диморфизма и развитие опорных структур в настоящее время рассматриваются как адаптации к условиям активности имаго во время прохладного сезона (Данилевский, 1969; Вийдалепп, 1987, 1989; Sattler, 1991). Совокупность таких адаптаций может быть названа синдромом "зимней" пяденицы.

У дальневосточных пядениц в этот синдром входят:

- а. Признаки, связанные с усиленным проявлением полового диморфизма:
 - у самцов:
 - особая ширококрылость и тонкотелость, либо, напротив, узкокрылость и толстотелость;
 - перистоусость, либо развитие на стержне усиков пучков длинных щетинок;
 - у самок:
 - различная степень редукции крыльев - от несколько меньшей, в сравнении с самцом, длины и, особенно, ширины, обычно сочетающейся с большей заостренностью к апексу, до полной бескрылости;
 - несколько меньшие размеры тела в сравнении с самцом на начальных стадиях редукции крыльев, или, реже - увеличение размеров по сравнению с самцом;
- б. Признаки, связанные с усилением защиты от теплопотерь:
 - покрытие тела (чаще только грудного отдела) длинными густыми волосяными чешуйками;
 - приподнятость части или всех чешуек над поверхностью крыла, вследствие чего крылья выглядят бархатистыми или полупрозрачными;
 - складывание крыльев плоско над брюшком, глубоко надвигая правые и левые крылья друг на друга;
- в. Прочие морфологические признаки:
 - укороченность или отсутствие хоботка;

- наличие на брюшке шипов, ктенидий или вилообразных чешуек (помогающих, как полагают, выбираться бабочке из подмерзшего грунта при отрождении из куколки (Вийдалепш, 1989);

г. Особенности биологии:

- развитие одного поколения за год;
- инициация отрождения бабочек температурами, близкими к 0°C;
- длительная эстивация гусеницы в стадии предкуколки или куколки в летние месяцы, либо, редко, очень длительное в сравнении с близкими таксонами развитие гусеницы;
- активность имаго некоторых видов в дневное либо сумеречное время;
- афагия имаго;
- полифагия и преимущественная дендрофагия у гусениц.

Перечисленные признаки в разном наборе встречаются у многих, но не у всех представителей рассматриваемой фенологической группы. Виды, обладающие хотя бы некоторыми из них в достаточно выраженной форме, могут быть выделены в особую "зимнюю" морфо-экологическую группу. Из фауны Япономорского региона в нее можно включить 79 видов (табл. 1). Пяденицы из этого списка отличаются еще и тем, что, как правило, принадлежат хорошо обособленным родам либо группам родов, включающим только виды той же морфологической специализации. Часто этим группам родов придают высокий таксономический ранг. Так, из представленных на Дальнем Востоке подсемейств пядениц - *Archiearinae*, *Alsophilinae*, из триб - *Oreopterini*, *Aleuciini*, *Colotoini*, *Wilemanini*, *Apochimini*, *Erganiini* состоят исключительно, а *Bistonini* в основном из видов "зимней" морфо-экологической группы. Причем перечисленные таксоны включают абсолютное большинство (74 вида) этих пядениц Япономорья. Очевидно, таксоны "зимней" морфо-экологической группы имеют наиболее давние и прочные связи с характерными для них условиями активности имаго.

Характерной особенностью биологии пядениц "зимней" морфо-экологической группы является слабая экологическая дифференциация их видов. Серьезное ограничение на возможность развития узкой трофической специализации накладывает присущий им тип полового диморфизма. Нелетающие или слабо летающие самки, отрождающиеся из куколок, покоящихся в почве, не могут произвольно выбирать кормовые растения. Вероятно, поэтому пищевые связи у "зимних" пядениц обычно охватывают широкий круг растений определенной зональности - бореальной (господствующие виды хвойных, либо мелколиственные древесные породы - у *Erannis jacobsoni*, *Alsophiloides*, *Arhiearis*), неморальной лесной (различные лиственные древесные растения - у абсолютного большинства япономорских "зимних" пядениц) и лесостепной (различные деревья, кустарники и широколиственные травы - у *Nyssiodes lefuarius*).

С полифагией коррелирует низкая биотопическая избирательность рассматриваемых бабочек. В Приморье большинство из них заселяют все

Таксономический состав и распространение пядениц "зимней"
морфо-экологической группы Япономорского региона

Таксоны	1	2	3	4	5	6
ARCHIEARINAE						
<i>Archiearis parthenias sajana</i> (Prout)	+	+	-	-	-	-
<i>Archiearis parthenias hilara</i> (Sawamoto)	-	-	-	+	-	-
<i>Archiearis parthenias bella</i> (Inoue)	-	-	-	-	+	-
<i>Archiearis parthenias elegans</i> (Inoue)	-	-	-	-	+	-
<i>Archiearis notha suifunensis</i> (Kardakoff)	+	+	-	-	-	-
<i>Archiearis notha okanoi</i> (Inoue)	-	-	-	-	+	-
<i>Leucobrephos middendorphi ussuriensis</i> (Moltrecht)	-	+	-	-	-	-
ALSOPHILINAE						
<i>Alsophila zabolne</i> Inoue	-	+	+	-	-	-
<i>Alsophila yanagitai</i> Nakajima	-	-	-	-	+	-
<i>Alsophila foedata</i> Inoue	-	-	-	-	+	-
<i>Alsophila bulawskii</i> sp. n. ¹	-	+	+	-	-	-
<i>Alsophila vladimiri</i> Viidalepp	-	+	-	-	-	-
<i>Alsophila inouei</i> Nakajima	-	-	-	-	+	-
<i>Alsophila japonensis</i> (Warren)	-	+	-	-	+	-
<i>Alsophila murinaria</i> sp. n. ²	-	+	+	-	+	-
<i>Alsophiloides acroama</i> (Inoue)	-	-	-	-	+	-
<i>Alsophiloides kurentzovi</i> Viidalepp	-	+	-	-	-	-
<i>Inurois membranaria</i> (Christoph)	-	+	-	-	-	-
(= <i>Inurois ussuriensis</i> Viidalepp, syn. n. ³)						
<i>Inurois tenuis</i> Butler	-	-	-	-	+	-
<i>Inurois viidaleppi</i> sp. n. ⁴	-	+	+	-	-	-
<i>Inurois fumosa</i> (Inoue)	-	+	+	-	+	-
<i>Inurois punctigera</i> (Prout), nom. rev. ³	-	+	-	-	+	-
<i>Inurois fletcheri</i> Inoue ⁵	-	+	-	-	+	?
<i>Inurois nikkoensis</i> Nakajima	-	-	-	-	+	-
<i>Inurois brunneus</i> Viidalepp	-	+	-	-	-	-
<i>Inurois minutulus</i> Nakajima & Kudo	-	-	-	-	+	-
<i>Inurois kobayashii</i> Nakajima	-	-	-	-	+	-
<i>Inurois asahinai</i> Inoue	-	-	-	-	+	-
<i>Inurois kyushuensis</i> Inoue	-	-	-	-	+	-
LARENTHINAE						
<i>Operophtera japonaria</i> (Leech)	-	+	-	-	+	-
<i>Operophtera relegata</i> Prout	-	+	+	+	+	-
<i>Operophtera crispifascia</i> Inoue	-	-	-	-	+	-
<i>Operophtera nana</i> Inoue	-	-	-	-	+	-
<i>Operophtera peninsularis</i> Djakonov ⁶	+	-	-	+	-	-
<i>Operophtera elegans</i> sp. n. ⁷	-	+	-	-	-	-

Таксоны	1	2	3	4	5	6
<i>Operophtera rectipostmediana</i> Inoue	-	+	-	-	+	-
<i>Operophtera variabilis</i> Nakajima	-	-	-	-	+	-
<i>Operophtera brunnea brunnea</i> Nakajima ⁸	-	-	-	+	+	-
<i>Operophtera brunnea pallida</i> sp. n. ⁹	-	+	+	-	-	-
<i>Epirrita autumnata tunkunata</i> (Bang-Haas)	+	+	-	-	-	-
<i>Epirrita autumnata autumnata</i> (Bryk)	-	-	-	+	+	-
<i>Epirrita viridipurpurescens</i> (Prout)	-	-	-	-	+	-
<i>Nothoporia mediolineata</i> (Prout)	-	-	-	-	+	-
ENNOMINAE						
<i>Bapta buraetica</i> (Staudinger)	+	+	-	-	-	-
<i>Wilemania nitobei</i> (Nitobe)	-	+	+	-	+	+
<i>Pachyligia dolosa</i> Butler	-	-	+	-	+	-
<i>Planociampa modesta</i> (Butler)	-	-	+	-	+	-
<i>Planociampa antipala</i> Prout	-	+	-	-	+	+
<i>Apochima juglansiararia</i> (Graeser)	-	+	+	-	+	-
<i>Apochima excavata</i> (Dyar) ¹⁰	-	-	+	-	+	?
<i>Apochima praecutaria</i> (Inoue)	-	-	-	-	+	+
<i>Colotois pennaria ussuriensis</i> Bang-Haas	-	+	+	-	+	-
<i>Apocolotois arnoldiaria</i> (Oberthür)	-	+	+	-	-	-
<i>Biston strataria hasegawai</i> Inoue	-	-	-	-	+	-
<i>Biston robustus robustus</i> Butler	-	-	-	-	+	-
<i>Biston robustus laeta</i> Moltrecht, stat. n. ¹¹	-	+	+	-	-	-
(= <i>Biston robustum coreibia</i> Wehrli, syn. n. ¹¹)						
<i>Biston marginata</i> Shiraki	-	-	-	-	+	+
<i>Biston exoticus</i> Inoue	-	-	-	-	+	+
<i>Biston takeuchii</i> Matsumura	-	-	-	-	+	-
<i>Megabiston plumosaria</i> (Leech) ¹²	-	+	-	-	+	-
<i>Lycia hirtaria sibiricus</i> Djakonov	+	+	-	-	-	-
<i>Lycia hirtaria parallelaria</i> Inoue	-	-	-	+	+	-
<i>Lycia pomonarius nigricans</i> ssp. n. ¹³	+	+	-	-	-	-
<i>Nysiodes lefuarius</i> (Erschoff) ¹⁴	-	+	-	+	+	+
<i>Sebastosema bubonaria</i> Warren	-	-	-	-	+	-
<i>Protalcis concinnata</i> (Wileman)	-	+	-	-	+	-
<i>Larerannis nakajimai</i> Inoue	-	-	-	-	+	-
<i>Larerannis orthogrammaria</i> (Wehrli)	-	+	+	-	+	-
<i>Larerannis miracula</i> (Prout)	-	-	-	-	+	-
<i>Larerannis filipjevi</i> Wehrli ¹⁵	-	+	-	-	+	?
<i>Pterotocera ussurica</i> Djakonov	-	+	-	-	-	-
<i>Pterotocera insignilinearia</i> Beljaev	-	+	-	-	-	-
<i>Phigalia sinousaria</i> Leech	-	+	-	-	+	-
<i>Phigalia verecundaria</i> (Leech)	-	+	-	-	+	-
<i>Phigalia djakonovi</i> Moltrecht	-	+	-	-	+	-
<i>Phigalia viridularia</i> sp. n. ¹⁶	-	+	+	-	-	-

Таксоны	1	2	3	4	5	6
<i>Agriopsis dira</i> (Butler)	-	+	+	-	+	+
<i>Pachyerannis obliquaria</i> (Motschulsky)	-	+	+	-	+	-
<i>Phigaliohybernia fulvifula</i> Inoue	-	-	-	-	+	-
<i>Phigaliohybernia latifasciaria</i> sp. n. ¹⁷	-	+	+	-	-	-
<i>Erannis golda</i> Djakonov	-	+	+	+	+	-
<i>Erannis jacobsoni sichotenaria</i> Kurentsov, stat. n. ¹⁸	-	+	-	-	-	-
<i>Erannis jacobsoni gigantea</i> Inoue, stat. n. ¹⁸	-	-	-	-	+	-
<i>Pseuderannis lomozeria</i> (Prout) ¹⁹	-	+	+	+	+	-
<i>Pseuderannis amplipennis</i> (Inoue)	-	-	-	-	+	-
<i>Cryptochorina amphidasyaria</i> (Oberthür)	-	+	-	-	+	-
<i>Acrodontis fumosa</i> (Prout)	-	-	+	-	+	-
<i>Acrodontis kotshubeji</i> Sheljuzhko	-	+	-	-	+	-

Примечание: 1 - Восточная Сибирь, север Дальнего Востока; 2 - Северо-Восточный Китай, Приамурье, Приморье; 3 - п-ов Корея; 4 - о. Сахалин; 5 - Японские острова (Хоккайдо, Хонсю, Кюсю, Сикоку); 6 - Восточный Китай, острова Рюкю, о. Тайвань.

основные типы лиственных лесов, так что в одном местообитании обычно можно собрать почти все виды, симпатричные на данной территории. Выраженные экологические предпочтения известны только для *Erannis jacobsoni*, населяющего древостой с господством хвойных, и *Nyssiodes lefuarius*, живущего на редианах и полянах в широколиственных лесах.

Различий между видами "зимних" пядениц по приуроченности к высотным поясам в Приморье не известно. Но в центральной и южной частях Японии ряд видов отмечен только в горных районах (*Inurois nikkoensis*, *Operophtera nana*, *Larerrannis orthogrammaria*, *L. filipjevi*, *Phigalia djakonovi*, *Erannis jacobsoni*, и др.) (Nakajima, 1989, 1992, 1993). Не исключено, что высотная приуроченность таких видов определяется не столько климатическими особенностями вегетативного сезона, большую часть которого эти чешуекрылые проводят в диапаузе, сколько разницей в продолжительности и интенсивности действия низких температур в период активности имаго. Условия зимы в долинных и низкогорных районах на юге Японии могут быть слишком теплыми для инициации отрождения из куколок более холодолюбивых видов.

Наиболее отчетливые биологические различия "зимних" пядениц наблюдаются по срокам активности имаго.

В Приморье общие сроки лета "зимних" пядениц осенью охватывают период с середины сентября (примерно от первых существенных понижений ночных температур) до середины ноября (до устойчивого установления отрицательных ночных температур). Большая часть видов вылетает в начале - середине октября, обычно после первых напочвенных заморозков. Появле-

ние же *Alsophila* и *Pterotocera* наблюдается уже после серьезных заморозков во второй половине этого месяца. Весной первыми отрождаются *Inurois* - во второй половине марта, одновременно с началом подтаивания почвы. Остальные виды вылетают в течение апреля. Большинство весенних "зимних" пядениц в южном Приморье заканчивают лет в начале или середине мая, и только несколько видов можно встретить до конца мая-начала июня. В целом наблюдается довольно строгая сегрегация по срокам активности имаго, при этом наиболее поздние виды вылетают уже после окончания лета наиболее ранних (табл. 2).

На Японских островах на севере и в горах также наблюдается два периода лета "зимних" пядениц. При этом в горах Центрального Хонсю вылет общеяпономорских видов осенью происходит почти на месяц позже, чем в Приморье, а весной - почти в те же самые сроки. Очевидно, это отражает еще более сильную, чем в Приморье, температурную "асимметрию" сезонов в Японии, определяемую муссонным характером климата. На юге Японии в долинах и низкогорье "зимние" пяденицы имеют один период лета, приходящийся на зимние месяцы. Так, большинство общих с Приморьем альсофилий, а также *Operophtera rectipostmediana*, *O. relegata*, *Agriopsis dira*, *Erannis golda*, *Phigalia sinousaria* в этих условиях летают одновременно декабре, январе и феврале. В отличие от Приморья, в Японии некоторые виды летают и осенью и весной, с перерывом на наиболее холодный период зимы. Это известно для *Inurois punctigera* и *I. asahinai* (Nakajima, 1993).

Историко-биогеографический анализ "зимних" пядениц Япономорского региона

Современная картина распространения животных в значительной степени сложилась в результате резких смен климатических условий, происшедших в течение всего антропогена. В течение этого периода насчитывают пять наиболее крупных общепланетарных похолоданий климата (ледниковый, стадиялов), сменявшихся теплыми межледниковьями (межстадиялами) (Величко, 1973; Цейтлин, 1979; Лазуков и др., 1981; Зубаков, 1986). Климатические смены имели циклический характер и были сопоставимы по интенсивности и продолжительности. Начавшись на фоне природной зональности, имевшей много общего с современной, они вызывали периодические широкие колебания ее границ, сопровождавшиеся крупными биоценоотическим перестройкам по всей Палеарктике. Развитие ледниковых щитов приводило к глубоким регрессиям уровня Мирового океана (Гильше, 1974), обнажавшим шельфовые зоны материков и открывавшим новые возможности для расселения биоты.

Япономорский регион в эту эпоху также был охвачен сильными географическими и биоценоотическими перестройками, в ходе которых закрывались и вновь открывались морские проливы, а растительность сменялась от субтропических лесов до темнохвойной тайги на юге, и от неморальных широколиственных лесов до пригляциальных тундростепей на севере (Геологи-

Таблица 2

Время лета пядениц "зимней" морфо-экологической группы в долинных и среднеторных районах Приморского края

Виды	Месяцы и декады																				
	сентябрь			октябрь			ноябрь			март			апрель			май			июнь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Apoplotis arnoldiaria</i>	o	o																			
<i>Acrodontis kotshubeji</i>	o	o		o	o																
<i>Colotois pennaria</i>	o	o		o	o	o															
<i>Epirrita autumnata</i>	o	o		o	o	o															
<i>Wilemania nitobei</i>	o	o		o	o																
<i>Erannis jacobsoni</i>	o	o		o	o	o															
<i>Erannis golda</i>	o	o		o	o	o															
<i>Megabiston plumosaria</i>				o	o																
<i>Larerranis orthogrammaria</i>				o	o	o															
<i>Pachyerannis obliquaria</i>				o	o	o															
<i>Operophtera elegans</i>				o	o	o															
<i>Operophtera relegata</i>				o	o	o															
<i>Operophtera brunnea</i>				o	o	o			o												
<i>Inurois brunneus</i>				o	o	o			o												
<i>Inurois punctigera</i>				o	o	o			o												
<i>Inurois fumosa</i>				o	o	o			o												
<i>Alsophila murinaria</i>				o	o	o			o												
<i>Pterotocera ussurica</i>				o	o	o			o												
<i>Operophtera rectipostmediana</i>				o	o	o			o												
<i>Inurois fletcheri</i>				o	o	o			o												
<i>Operophtera japonaria</i>				o	o	o			o												

ческое развитие Японских островов, 1968; Юг Дальнего Востока, 1972; Алексеев, 1978; Голубева, Караулова, 1983).

Таким образом, плейстоценовое Япономорье не отвечает условиям существования в нем центра видовой радиации или центра сохранения видов, зонально связанных с неморальной растительностью, для устойчивости которых необходима известная стабильность физико-географических условий. В связи с этим вызывает удивление обилие в местной фауне очень близких, подчас трудно различимых эндемичных видов "зимних" пядениц. Такowymi полностью составлены роды *Phigalia*, *Larerannis*, а также группы *Alsophila yanagitai* - *A. murinaria*, *Inurois fumosa* - *I. membranaria*, *Inurois punctigera* - *I. kyushuensis*, *Operophtera elegans* - *O. brunnea* (см. табл. 1), обособленные морфологическим разрывом, значительно превышающим внутрigrупповые гиатусы.

Виды из этих групп вряд ли могут иметь доплейстоценовый возраст. Иначе скорее следовало бы ожидать их дисперсное распределение по различным регионам, сложившееся в результате распада еще целостной в плиоцене зоны неморальных лесов, пересекавшей с запада на восток всю Евразию (Матюшкин, 1982). Препятствовать широкому расселению по Палеарктике могло бы их формирование на Японских островах, фауна которых, по материалам ископаемых млекопитающих, развивалась независимо от материковой с начала плиоцена (Макеев, 1987). Однако в тот период они входили в зону влажных субтропиков, которые в настоящее время почти не населены рассматриваемой группой пядениц. Кроме того, в доплейстоценовых отложениях до сих пор не известно ни одной достоверной находки рецентного вида чешуекрылых (Козлов, 1988).

Наличие перечисленных пядениц в фауне Япономорья не может быть объяснено их недавней иммиграцией из более южных районов Азии, не подвергавшихся столь сильным перестройкам, но климатические условия которых бы подходили для этой морфо-экологической группы. Следовательно, наиболее вероятно их автохтонное происхождение в плейстоцене.

Предполагаемое возникновение множества близкородственных видов в сравнительно небольшом регионе в достаточно короткие сроки ставит вопрос о способе их образования. Особенности биологии "зимних" пядениц не способствуют экологической дифференцировке популяций. По-видимому, для этих чешуекрылых вероятен только один способ симпатрического видообразования - путем сезонного (осенне-весеннего) викаривания по срокам активности имаго. К тому же развитию такой гетерохронии жизненных циклов могли благоприятствовать периодические похолодания климата. Однако в большинстве из перечисленных групп (*Alsophila yanagitai* - *A. murinaria*, *Inurois punctigera* - *I. kyushuensis*, *Operophtera elegans* - *O. brunnea*, *Phigalia*), составленных по большей части симпатрическими видами, все пяденицы имеют почти синхронные циклы развития. Остается предположить, что наиболее вероятным для "зимних" пядениц является видообразование путем географического викаривания.

В Япономорском регионе теоретически возможна реализация двух вариантов географического викарианса для неморальных лесных видов - при разобщении дочерних популяций в криотермические периоды в возможных лесных рефугиумах в районе Восточно-Манчжурской горной страны и Сихоте-Алиня, или/и в результате изоляции на островах при морских трансгрессиях в межстадиалы.

Первая модель поддерживается представлениями о четвертичной истории растительности Япономорья, развиваемыми В. М. Урусовым (1988). Этот автор реконструирует преимущественно вертикальные смещения границ зон растительности при сохранении многих элементов верхнеплиоценовой флоры в низкогорных рефугиумах, в частности, по восточному мегасклону Сихоте-Алиня. Вероятным следствием такого сценария должно быть существование в этой горной стране заметного количества эндемичных видов неморальных чешуекрылых (как, например, в горах Японии, Центрального и Восточного Китая). Однако этого в действительности не наблюдается.

Низкая оригинальность фауны дендрофильных чешуекрылых в Приморье и Приамурье лучше увязывается с реконструкциями, допускающими сильные меридиональные смещения границ растительных сообществ при похолоданиях и потеплениях климата (Голубева, Караулова, 1983; Развитие природной среды ..., 1988). С этих позиций А. А. Назаренко (1990) для анализа истории орнитофауны выполнена реконструкция динамики очертаний береговой линии и растительного покрова Восточной Азии в конце плейстоцена-начале голоцена. Согласно его взглядам, виды, связанные с неморальными лесами бассейна Амура и Приморья, имели возможность пережить неблагоприятный период, только мигрировав на полуостров Корея, который вместе с южной половиной Японских островов образовывал японо-корейский лесной рефугиум. Единство этого рефугиума обеспечивалось возникновением перешейка на месте Корейского пролива вследствие регрессии уровня моря. На основании имеющихся палеоботанических (Голубева, Караулова, 1983) и палеогеографических (Геологическое развитие Японских островов, 1968) данных описанный сценарий в основных чертах может быть экстраполирован и на другие климатические минимумы плейстоцена.

Реализация этого сценария должна была способствовать расселениям видов чешуекрылых по всему региону. Действительно, имеется множество общеяпономорских "зимних" пядениц, островные и материковые популяции которых не имеют существенных морфологических различий, что может быть объяснено недавней связью между ними по сухопутному "мосту". Таким образом, гипотеза японо-корейского лесного рефугиума соответствует модели материково-островного викарианса, а низкий уровень неморального эндемизма в Сихоте-Алине указывает на возможное главенство этого механизма видообразования.

Кластический анализ морфологии перечисленных выше родовых и внутривидовых групп показал, что для всех них (за исключением более сложного

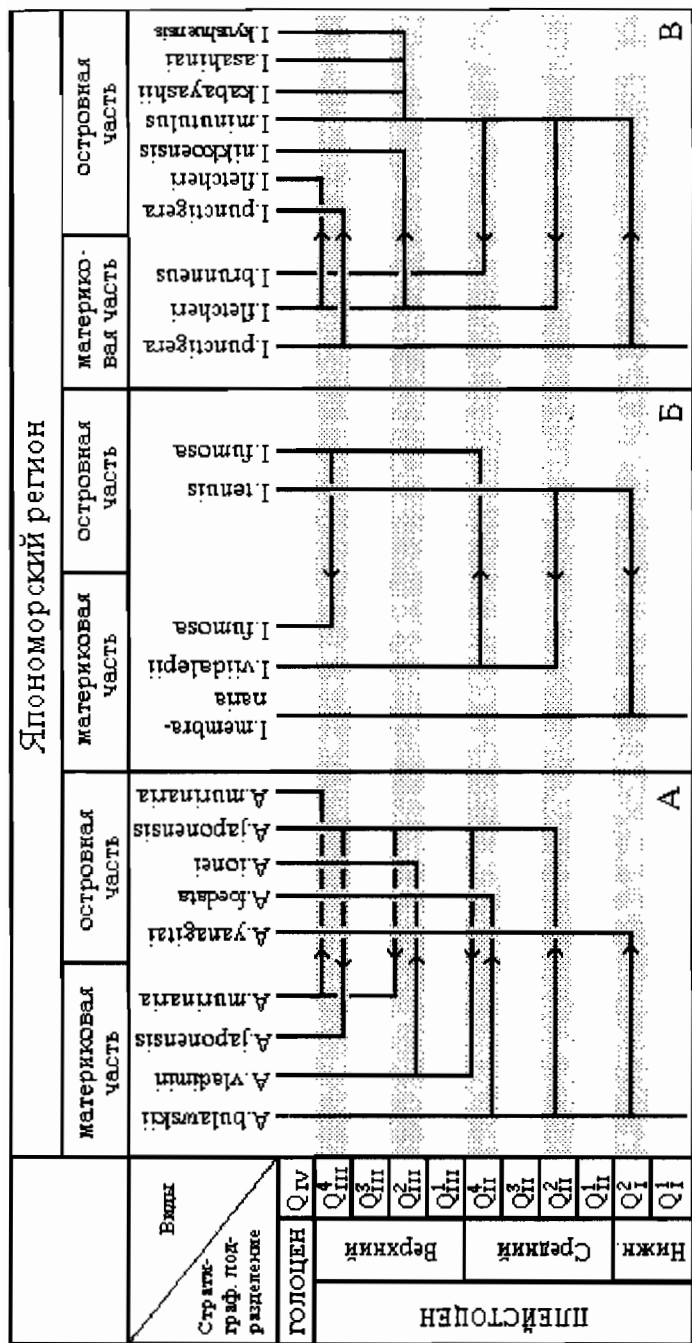


Рис. 1. Схемы расселения и викариантного видообразования в группах близких видов "зимних" падений Япономорского региона

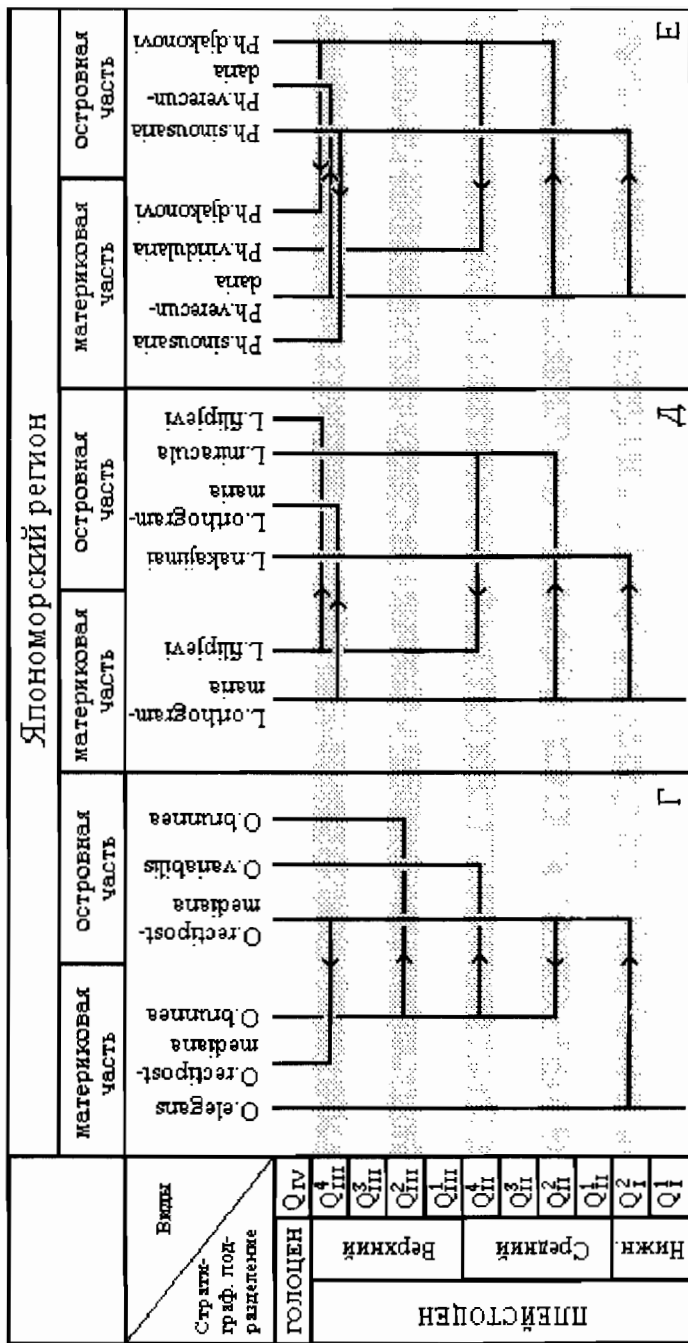


Рис. 1. Окончание

случая в группе *Inurois punctigera* - *I. kyushuensis*, обсуждаемой ниже) выстраиваются преимущественно последовательно ветвящиеся ("гребенчатые") кладограммы родственных связей с тремя-четырьмя ярусами кладистических событий. При проекции полученных филогенетических схем на физико-географическую карту Япономорья с тем условием, что каждый узел схемы понимается как акт расселения предковой популяции по материковой и островной частям региона, не обнаруживается противоречий между областью формирования того или иного вида, задаваемой кладограммой, и характером его современного распространения. Каждая терминальная ветвь кладограммы оказывается расположенной в пределах ареала соответствующего ей таксона (рис. 1: а, в-е). Кроме того, совмещение четырехярусных и трехярусных кладограмм по первому (нижнему) ярусу дает хорошее соответствие морфологических гиатусов между видами с идентичным кладистическим положением в разных группах. Собственно, главное различие трех- и четырехярусных кладограмм состоит в том, что у последних виды терминальной сестринской пары морфологически сходны в большей мере, чем аналогичные по положению виды в группах с трехярусными кладограммами. Это позволяет предположить синхронность кладистических событий при данном типе совмещения филогенетических схем.

Таким образом, кладистический анализ подтверждает гипотезу о викариантном материково-островном механизме видообразования в рассматриваемых группах. Для реализации викарианса оказывается достаточно периодических расселений предковых популяций в пределах Япономорского региона. С учетом того, что некоторые виды терминальных сестринских пар из четырехярусных кладограмм осуществили поствикариантное расселение (так как в настоящее время распространены в обеих частях Япономорского региона), для реализации всей викариантно-дисперсалистской модели эволюции рассматриваемых групп требуется пять последовательных этапов расселения между материком и островами.

Вероятная история дивергенций в группе видов *Inurois punctigera* - *I. kyushuensis*, гораздо более многочисленной в сравнении с остальными, на первый взгляд должна отличаться от приведенной выше схемы. В данном комплексе морфологически отчетливо выделяются две, вероятно, сестринские группы: *I. fletcheri* - *I. nikkoensis* и *I. brunneus* - *I. kyushuensis*, и относительно обособленный вид *I. punctigera*. Первая из групп ясно отвечает сценарию викариантного материково-островного видообразования с последующим расселением материкового вида на Японские острова. Во второй группе все, за исключением эндемика материковой части Япономорья *I. brunneus*, распространены только на островах и по апоморфным признакам могут быть противопоставлены материковому виду в качестве сестринской группы. Все островные виды этой группы морфологически очень сходны и строго аллопатричны, что позволяет предположить их недавний внутрипонский межостровной викарианс. Получается, что викариантно-дисперса-

листьевая модель видообразования в группе *I. punctigera* - *I. kyushuensis* тоже вписывается в пятиярусную схему (рис. 16).

Для пядениц с нелетающими самками, которые составляют все проанализированные группы, эти расселения могли происходить только по сухопутным фаунистическим "мостам". Образование таких "мостов" в Япономорье было возможно при глубоких регрессиях уровня океана в ледниковые периоды, когда осушались морские проливы. Как раз пять таких регрессий насчитывается в плейстоцене (Гильше, 1974). Следовательно, механизм разобщения популяций в каждой точке бифуркации рассмотренных кладограмм мог быть единым: расселение предковой популяции через Японо-Корейский фаунистический "мост" на острова или материк в криотермический период климатического цикла, и последующее обособление дочерних популяций, разделенных морской трансгрессией в фазе потепления. В таком случае, бифуркации первого яруса рассматриваемых кладограмм должны быть датированы концом окского, второго - концом днепровского, третьего - концом московского, четвертого - концом нижневалдайского стратиграфических горизонтов, соответствующих одноименным ледниковым периодам (по восточно-европейской стратиграфической шкале).

Следует уточнить, что эти бифуркации означают только сам факт наступления географической изоляции дочерних популяций, тогда как становление видов происходило в период последующего межледниковья. Кроме того, в период верхневалдайского климатического минимума в японо-корейском рефугиуме была возможна рекомбинация островных и материковых популяций, не достигших генетической изоляции после расселения в нижневалдайское время, при которой могли "стираться" наметившиеся морфологические отличия. В силу этого трудно указать, в какой период верхнего плейстоцена - ниже- или верхневалдайский климатический минимум - могло происходить расселение современных общепяноморских неморальных видов.

Рассмотренные группы относятся к разным родам и подсемействам, поэтому резонно допустить, что предложенный механизм регионального видообразования может быть приложим и к другим таксонам со сходной экологией. Однако рассмотренные группы близких видов охватывают только 31 представителя "зимних" пядениц Япономорья, или меньше половины всего их видового состава. Остальные имеют в этом регионе не больше одного близкого вида, расхождение с которым (основываясь на соответствии с гиатусами в проанализированных группах) можно отнести к плейстоцену, либо не имеют таковых вовсе. Рано уклонившиеся ветви в группах близких видов во многих случаях также не имеют более поздних потомков. Из этого следует, что либо географическое видообразование по приведенной выше схеме на каждом этапе затрагивало только небольшую часть "зимних" пядениц, либо образовавшиеся виды вымерли. Последнее предположение малопродуктивно, так как, с одной стороны, практически не проверяемо, а с другой - при широких вымираниях в экологически однородной группе вряд ли могли бы настолько полно сохраниться викарные линии

в рассмотренных группах близких видов. Отсутствие же викарианса могло быть результатом или длительного сохранения видов в какой-либо части Япономорья, или их сравнительно недавней иммиграцией в этот регион.

Сравнительно недавнее вселение в Япономорье "зимних" пядениц с ареалами, широко охватывающими бореальную зону, достаточно вероятно. Это известные на территории Япономорья только из Приамурья и Приморья *Lycia pomonarius* и *Leucobrepheps middendorffi*, только с острова Сахалин *Operophtera peninsulatis*, и населяющие север и горы материковой и островной частей региона *Archiearis parthenias*, *A. notha*, *Epirrita autumnata*, *Lycia hirtaria*, *Erannis jacobsoni*. Они имеют транс-, амфипалеарктические и сибирско-дальневосточные ареалы, и не имеют тесных генетических связей в фауне всей Восточной Азии.

Обращает на себя внимание тот факт, что на материке и островах все общеяпономорские пяденицы этой группы представлены хорошо обособленными подвидами. Следуя выдвинутой нами гипотезе, расселение, приведшее к подвидовой дифференциации материковых и островных популяций, могло произойти в начале верхнего плейстоцена. Более ранние сроки наступления изоляции должны бы были привести к формированию самостоятельных видов, а при более позднем расселении скорее всего не наблюдалось бы достаточных морфологических различий между материковыми и островными популяциями, как у большинства общеяпономорских неморальных видов.

Аналогично неморальным япономорцам, виды бореальной группы могли заселять острова только в пессимальные климатические периоды, когда осушались морские проливы. Однако современное распространение последних (если они и встречаются в южных районах Японии, то только в горах, а на Корейском полуострове не известны вовсе) позволяет предположить, что их расселение вероятнее всего происходило через остров Сахалин и, по-видимому, никогда не достигали области Японо-Корейского фаунистического "моста".

Более мелководные проливы Татарский и Лаперуза должны были осушаться значительно раньше Корейского пролива, открывая для бореальной фауны сухопутный "мост" на остров Хоккайдо еще в начальный период стадияла. Однако в последующем по мере нарастания похолодания и иссушения климата экологические условия этого "моста", по-видимому, становились неприемлемыми для лесных бореальных видов, хотя бы в районе современного Татарского пролива. В результате, в отличие от неморальных видов, изоляция островной и материковой групп популяций у бореальных пядениц складывалась в период стадияла. Нарушение этой изоляции, в принципе, возможно в конце стадияла, когда климат уже достаточно потеплел для воссоединения материковых и островных бореальных лесов, а проливы еще не препятствуют расселению. Однако реально после иммиграции на Японские острова бореальных "зимних" пядениц контактов между островной и мате-

риковой группами их популяций скорее всего не было, так как в период непродолжительного средневалдайского межстадиала биоценотическая обстановка в Япономорье, по-видимому, была близка современной (Голубева, Караулова, 1983), при которой эта изоляция сохраняется.

Таким образом, отчетливая морфологическая обособленность материковых и островных особей общеяпономорских бореальных "зимних" пядениц, вероятно, развилась в результате их синхронной изоляции с нижневалдайского времени. По-видимому, в начале этого похолодания произошла иммиграция этих видов не только на Японские острова, но и в Япономорский регион вообще, так-как у транс- и амфипалеарктов различия между западно- и восточнопалеарктическими материковыми формами примерно того же уровня, как между последними и япономорскими островными.

Бореальные *Lycia pomonarius*, *Leucobrepbos middendorffi* и *Operophtera peninsulatis*, заселяющие в Япономорье только Приамуро-Сахалинскую часть, в этом регионе, скорее всего, являются реликтами верхневалдайского климатического минимума, либо еще более поздними, уже голоценовыми иммигрантами. На юг они проникают до Южного Приморья или Южного Сахалина, и при более ранних сроках заселения этих районов с высокой вероятностью оказались бы на Японских островах вместе с другими "зимними" пяденицами этой экологической группы.

Неморальные "зимние" пяденицы, не вошедшие в проанализированные группы близких видов, образуют несколько родственных пар, дивергенцию которых можно объяснить материково-островным викариансом. По аналогии с морфологическими гиагусами в группах близких видов время расхождения в парах *Operophtera relegata* - *O. crispifascia*, *Phigaliohybernia latifasciaria* - *Ph. fulvinfula*, *Acrodontis kotshubei* - *A. fumosa* устанавливается как ранневерхнеплейстоценовое (конец московского оледенения и последующего микулинского межледниковья), а у более разошедшихся *Planociampa antipala* - *P. modesta* и *Apochima juglansiaris* - *A. excavata*, обособление могло произойти в начале среднего плейстоцена, после окского ледникового периода. Первыми в парах поставлены виды, которым (исходя из их ареалов) можно приписать материковое происхождение.

Разделение пары видов *Biston marginata* - *B. exotica*, ныне распространенных в Япономорье только на островах, могло также произойти в результате викарианса в среднем плейстоце. Усиленный половой диморфизм у *B. marginata* по сравнению с *B. exotica*, согласно современным взглядам на формирование этого явления (Hackman, 1966; Вийдалепп, 1987; Sattler, 1991), может объясняться обособлением первого вида в сравнительно суровых климатических условиях материковой части Япономорья. С этим согласуется и более широкое распространение на север *B. marginata* на Японских островах.

Остальные пяденицы неморальной группы не имеют морфологически близких видов в япономорской фауне. Это амфипалеаркты *Colotois pennaris*

и *Biston strataria*, япономоро-восточнокитайские *Wilemania nitobei*, *Apochima praeacutaria*, *Nyssiodes lefuarius*, *Biston robustus*, *Agriopsis dira*, общепономорские эндемики и субэндемики *Operophtera japonaria*, *Megabiston plumosaria*, *Protalcis concinnata*, *Alsopholoides obliquaria*, *Erannis golda*, *Pseuderannis lotozemia*, *Cryptochorina amphidasyaria*, материковые эндемики и субэндемики *Alsophila zabolne*, *Phthorarchia kurentzovi*, *Bapta buraetica*, *Apocolotois arnoldiaria*, *Pterotocera ussurica*, *P. insignilinearia*, островные эндемики и субэндемики *Alsophiloidea acroama*, *Operophtera nana*, *Epirrita viridipurpurens*, *Nothopora mediolineata*, *Pachyligia dolosa*, *Sebastosema bubonaria*, *Biston takeuchii*, *Pseuderannis amplipennis*.

Из анализа бореальных "зимних" пядениц следует, что они участвуют в материково-островном викариансе при первой возможности после вселения в регион. Аналогично, неучастие или разовое участие в викариансе неморальных "зимних" пядениц, исходя из представлений о сохранении лесов этой зоны в криотермические периоды в едином и территориально ограниченном японо-корейском рефугиуме, можно было бы связать с их недавним вселением в Япономорский регион. Доводами, подкрепляющими такое объяснение, являются недавнее расселение "зимних" пядениц с общепономорскими ареалами (так как, в рамках выдвинутой гипотезы, материковые и островные группы популяций, разделенные до верхнего плейстоцена, к настоящему времени обособились бы в самостоятельные виды), и наличие широких возможностей для обмена фауной Япономорья с Центральным и Восточным Китаем в криотермические периоды (Назаренко, 1990). Однако, этому выводу противоречит наличие в рассмотренных выше группах близких видов филетических линий, которые должны были пережить в Япономорье 3-4 климатических минимума (то-есть большую часть плейстоцена) без материково-островных расселений.

На островной части региона это линии, идущие к *Alsophila yanagitai*, *Inurois tenuis*, *Larerannis nakajimai*, *Phigalia sinousaria*. Возможность их консервативного существования сомнений не вызывает, так как на Японских островах в течение всего плейстоцена имелись условия для достаточно полного сохранения неморальной флоры и фауны (Голубева, Караулова, 1983; Макеев, 1987). Материковая же часть Япономорья переживала более значительные биоценологические перестройки, чем островная. Поэтому продолжительное эндемичное сохранение на ней линий, идущих к *Inurois membranaria*, *I. punctigera*, *Operophtera elegans*, кажется проблематичным, особенно учитывая предполагаемую компактность японо-корейского рефугиума.

По-видимому, наиболее простое объяснение длительного нерасселения материковых видов на острова состоит в том, что в плейстоцене на материковой части Япономорья все же имелись условия для сохранения хотя-бы некоторых элементов неморальной фауны независимо от японо-корейского рефугиума, например в южной части Восточно-Манчжурской горной страны и Северо-Корейских гор. Это предположение согласуется с реконструкцией растительного покрова даже в период климатически наиболее

сурового верхнеплейстоценового стадиала, для которого в обозначенном районе предполагается наличие дубовых редколесий (Назаренко, 1990). В настоящее время в Приморье такие ландшафты заселены всеми перечисленными видами пядениц. Однако в дубовых редколесьях могли удерживаться только достаточно ксерофильные виды. Не исключено, что именно степень ксеро- или гигрофильности и определяла вероятность вселения того или иного материкового вида на Японские острова, на которых во все криотермические периоды господствовали влаголюбивые темнохвойные леса.

Существование условий для длительного сохранения и островных, и материковых эндемиков, тем не менее, не отрицает возможности вселения тех или иных "зимних" пядениц, не участвовавших в викариансе, в разные эпизоды плейстоцена и голоцена. А высокая морфологическая обособленность многих из них не может служить указанием на палеоэндемичность даже для территории Японских островов. Хорошей иллюстрацией к этому является вероятная история амфипалеаркта *Biston strataria*. В Восточной Палеарктике он известен только с Японских островов, и по особенностям распространения на них сходен с группой бореальных "зимних" пядениц. Вероятно, расселение этого вида происходило вместе с последними в верхнем плейстоцене. Однако, будучи более теплолюбивым (в Европе населяет главным образом широколиственные леса), он оказался полностью вытеснен последующими похолоданиями с материковой части Азии, и приобрел на островах характерные черты реликтовости (узость ареала, локальность местообитаний, приуроченность к горным районам), свойственные многим их эндемикам. Если бы европейские популяции этой пяденицы вымерли, то по степени морфологической обособленности от других видов рода *Biston* ее можно было бы отнести к нижнеплейстоценовым или даже плиоценовым эндемикам Японских островов.

С другой стороны, реальные палеоэндемики могли в более позднее время утратить консервативные черты и широко расселиться по всему региону. Так, согласно реконструкции филогенеза в роде *Phigalia*, обособившийся на островах еще в нижнем плейстоцене *Ph. sinousaria* только в верхнеплейстоценовое время расселился на материк. Следовательно, судить о давности эндемизма и реликтовости конкретных видов в Япономорье только на основании их распространения, морфологической обособленности и экологических особенностей без подкрепления анализом филогенеза включающих их групп, практически невозможно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности морфологии и биологии весенних и осенних пядениц позволяют выделить их в особую морфо-экологическую группу со специфическим набором специализаций к активности имаго в прохладный сезон - синдромом "зимней" пяденицы. Его наиболее характерными признаками являются тенденция к редукации крыльев у самок, кореллирующая с развитием особой ширококрылости или узкокрылости у самцов, а также модификация чешуй-

чатого покрова крыльев и тела для уменьшения теплопотерь, появление различных опорных структур, способствующих преодолению подмерзшей почвы при выходе из куколок. Из особенностей биологии этим чешуекрылым свойственны задержка развития в летнее время, афагия имаго, полифагия гусениц и широкая экологическая валентность большинства видов. В Япономорском регионе морфо-экологическая группа "зимних" пядениц насчитывает 79 видов. Ее таксономический состав характеризуется очень высоким уровнем видового (87%) и родового (29%) эндемизма и наличием большого количества как морфологически обособленных форм, так и групп близких видов.

Разнообразие и распространение япономорских "зимних" пядениц, составляющих группы и пары близких видов, находит удовлетворительное объяснение в рамках гипотезы о происхождении в результате периодических расселений и обособлений материковых и островных популяций их предков при географических и биоценологических изменениях в течение плейстоцена. Согласно этой гипотезе, минимальное время, необходимое для обособления дочерних популяций до отдельных видов, оценивается в 40-50 тысяч лет (продолжительность наиболее короткого интервала между плейстоценовыми климатическими минимумами). Для формирования "хороших" подвигов требуется примерно то же время. В результате в течение плейстоцена в некоторых таксонах анализируемых чешуекрылых шло интенсивное накопление молодых видов на фоне незначительных темпов вимирания в "зимней" группе в целом.

Таким образом, наше исследование подтверждает далеко не общепринятый тезис о том, что плейстоценовые похолодания способствовали общему повышению разнообразия фауны Палеарктики (Матюшкин, 1982). Увеличение разнообразия могло происходить за счет интенсивного видообразования путем локального викарианса, реализуемого в ходе последовательных климатических циклов этой эпохи. В отличие от классических механизмов повышения таксономического богатства региональных фаун - в результате дифференцировки популяций по различным экологическим нишам в центрах видовой радиации или накопления видов в центрах их сохранения, которые осуществляются в стабильных физико-географических условиях (Макеев, 1987), для локального викарианса требуются переменные условия среды. В результате такого видообразования фауна региона приобретает облик, сходный с характерным для древнего центра видовой радиации.

Эндемичная фауна дендрофильных насекомых Япономорья традиционно считается в основном автохтонно унаследованной с неогена (Куренцов, 1965; Кузнецов, 1972; Макаркин, 1993). Однако из предложенной гипотезы следует, что возраст большинства, если не всех анализируемых пядениц, не превышает плейстоценового. Следовательно, если и можно говорить об их автохтонном происхождении в местной фауне, то только имея в виду их более или менее отдаленных предков. Согласно филогении групп близких видов, их предки действительно должны были заселить регион до, или в самом

начале плейстоцена. Морфологически обособленных эндемиков местной фауны тоже принято считать древними автохтонными реликтами. Однако в Япономорье, в течение всего плейстоцена, по-видимому, имелись условия как для длительного сохранения материковых и островных эндемиков, так и для многократных расселений между этими частями региона и сопредельными территориями, сопровождавшихся утратой материнских популяций. Поэтому определение характера эндемизма у таксонов, не участвовавших в последовательном материково-островном викариансе, сталкивается с большими трудностями. Можно лишь отметить, что большинство сестринских пар и обособленных видов япономорских "зимних" пядениц, также как и их близкородственные группы, являются единственными представителями в своем роде, либо очень удалены от других его членов. В связи с этим не исключено, что большая часть "зимних" пядениц действительно имеет доплейстоценовые корни в рассматриваемом регионе. Возможно, прояснить ситуацию позволит анализ этой морфо-экологической группы в объеме всей Палеарктики.

Таким образом, на материале "зимних" пядениц видно, что выявление реального состава палеоэндемиков япономорской энтомофауны проблематично. По этой причине в настоящее время недостаточно оснований судить о том, действительно ли современное "ядро" этой фауны непосредственно продолжает линию развития до-четвертичной биоты региона, как об этом пишет В. Н. Макаркин (1993). Очевидно лишь, что комплекс видов "зимних" пядениц Япономорья вполне соответствует историческому фаунистическому комплексу (в понимании Ю. А. Макеева (1987)), целостность которого сложилась в четвертичное время в результате общности фауногенеза на всей территории региона. Именно в этом аспекте нам видится целесообразность предложения В. Н. Макаркина (1993) о переименовании приамурской фаунистической провинции в япономорскую.

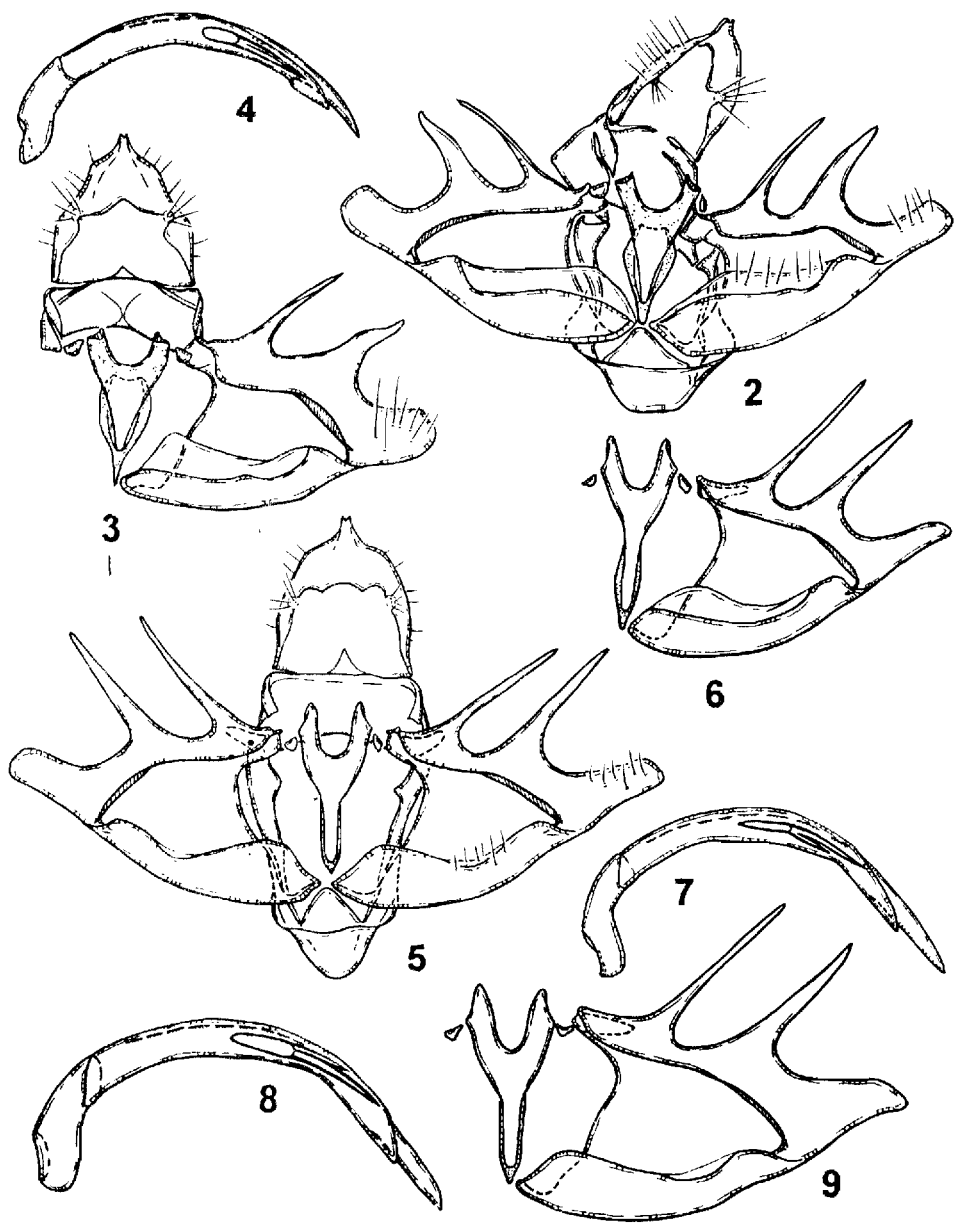
КОММЕНТАРИИ К ТАБЛИЦЕ 1 COMMENTARIES TO THE TABLE 1

* *Abbreviations: IBP - Institute of Biology and Pedology, Vladivostok, Russia. ZIP - Zoological Institute, Sankt-Petersbourg, Russia. ZMMU - Zoological Museum, Moskow University, Russia

¹ *Alsophila bulawskii* sp. n.

Alsophila foedata (nec Inoue, 1944): Shin, 1983: 172, 760, pl. 1, fig. 7.

Male. Wingspan 29-32 mm. Antennae black, cilia black, long and strong. Forewing white-grey, dark transverse lines vague or wanting, their white boundaries wide, indistinct, boundary of postmedial line lunules, incised between Sc and M₁, black strokes on veins and terminal dots weak, apical stroke and discal spot wanting. Hindwing paler, discal spot and white boundaries of wanting postmedial line very indistinct.



Male genitalia (fig. 2-4). Uncus broad, its narrowed apical part with little lateral extensions, apex two pointed, valva strong, with extended lobe-like apex and two long costal processes, from those distal thick and curved, juxta wide, forked, apex of branches pointed, aedeagus long, moderately curved.

Female unknown.

Remarks. The new species closely related with *A. foedata*. In appearance distinguished by very pale color and wider white boundary of transverse lines, in male genitalia - by wider juxta, apical and distal costal processes of valva, and longer aedeagus.

Biology. In South of Primorsky territory moths fly on light in broad-leaved forests in the end of October-early November.

Distribution. Russia: South of Primorskii kraii; Korea.

Material examined. Holotype: ♂, Russia, Vladivostok, Sad-Gorod, 28.X 1992 (Beljaev) (ZIP). Paratypes: Russia, Primorskii kraii: 3 ♂, 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe, 28.X 1994 (Beljaev); 30 km W Vladivostok, Kedrovaya Pad reserve, 22.X 1966 (Tzvetaev); same loc., 3.XI 1973 (Kononenko) (ZMMU, IBP).

Etymology. The species is named by the family of my friend, entomologist-amateur A. A. Bulawski, tragically killed in November, 1995.

² *Alsophila murinaria* sp. n.

Alsophila japonensis (nec Warren, 1894): Shin, 1983: 171, 760, pl. 1, fig. 6; Nakajima, 1989: fig. 4; 1993: pl. 1, fig. 2.

Male. Wingspan 28-30 mm. Antennae gray, cilia pale, moderately long, thin. Forewing comparatively narrow, pale-grey, dark transverse lines vague or wanting, its white boundaries distinct, boundary of postmedial line lunules, heavy incise between Sc and M₁, black strokes on veins weak, apical stroke indistinct, discal spot and terminal dots wanting. Hindwing paler, discal spot and white boundaries of wanting postmedial line indistinct.

Male genitalia (fig. 5-7). Uncus broad, slightly narrowed in apical part, with apex two pointed, valva with long, thin, straight costal processes and slender apical process comparatively narrow at base, juxta slender, forked, apex of branches lobe-like, aedeagus long, slender, curved especially at base.

Female unknown.

Fig. 2-9. *Alsophila* spp., male genitalia. 2-4 - *A. bulawskii*; 5-7 - *A. murinaria*; 8-9 - *A. japonensis*. 2, 3, 5 - male genitalia; 7, 8 - aedeagus; 9 - right valva.

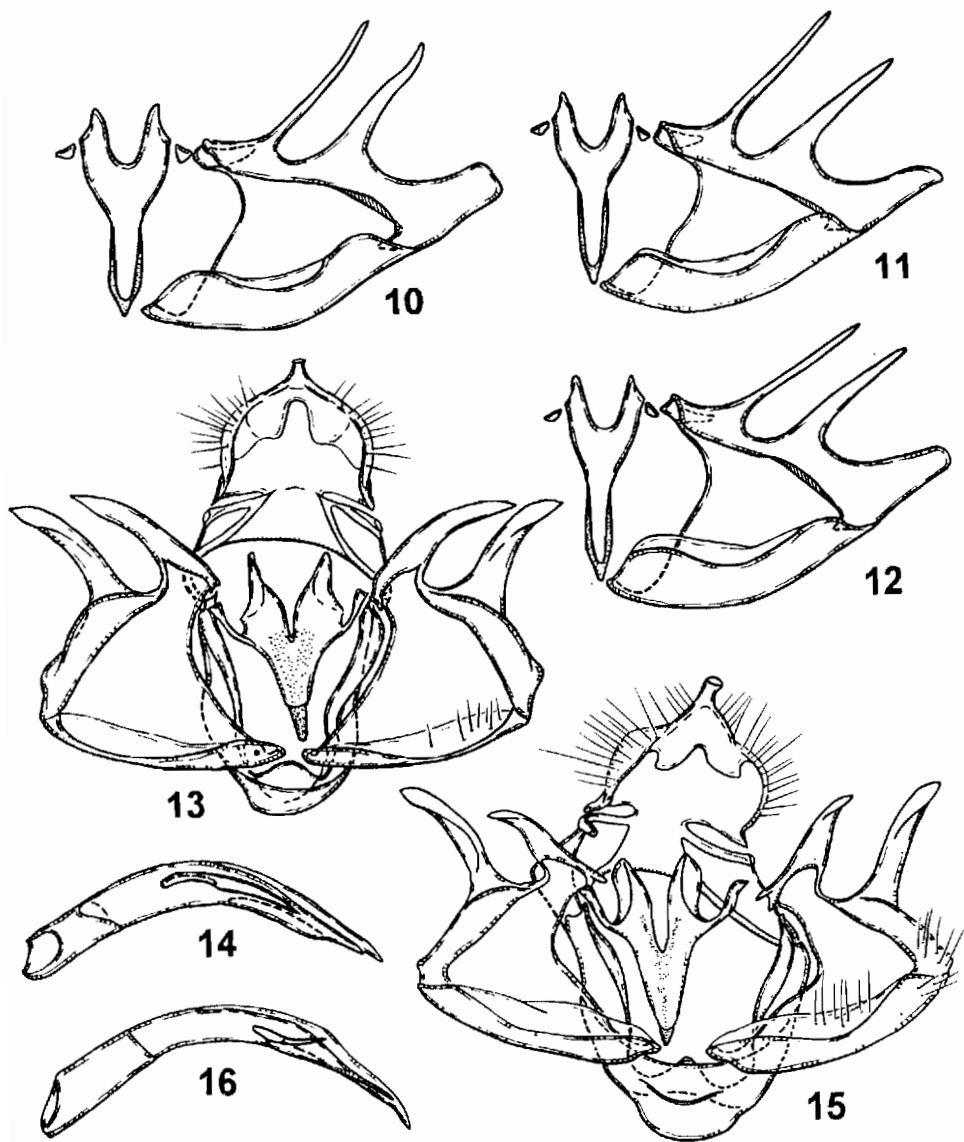


Fig. 10-16. *Alsophila* sp., *Inurois* spp., male genitalia. 10-12 - *A. japonensis*; 13, 14 - *I. membranaria*; 15, 16 - *I. viidaleppi*. 10-12 - right valva; 13, 15 - male genitalia; 14, 16 - aedeagus.

Remarks. Very similar to *A. japonensis*, but distinguished by smaller dimension, slightly narrowed forewing and less intensive color of melanistic elements of wingpattern, especially by weak apical stroke on forewing; in male genitalia (fig. 8-12) - by more slender juxta and apical process of valva, and more curved aedeagus at base. It should be noted that apical process of valva in *Alsophila* varies in width and shape (fig. 9-12). But irrespective of that this process in *A. japonensis* always clearly conic, whereas in the new species it is slightly conic or with sides almost parallel in apical half.

Biology. In South of Primorskii krai moths fly on light in broad-leaved forests in the second half of October. In Korea it is noted in May (second period of flight?) (Shin, 1983). In Japan it is registered only in high altitude (Nakajima, 1989, 1993).

Distribution. Russia: South of Primorskii krai; Korea, Japan.

Material examined. Holotype: ♂, Russia, Vladivostok, Sad-Gorod, 28.X 1992 (Beljaev) (ZIP). Paratypes: Russia, Primorskii krai: 2 ♂: 36 km SE Ussuriisk, Ussuriiskii reserve, 24.X 1968 (Kurentzov); 30 km W Vladivostok, Kedrovaya Pad reserve, 18.X 1966 (Tzvetsev) (ZMMU, IBP).

³ As result of examination of the numerous *Inurois* specimens from South of Primorskii territory (type locality of *I. membranaria*) it is estimated that photo of lectotype *I. membranaria* (Inoue, 1986: fig. 1a) is identical with specimens, determined according to original description and figures of male genitalia as *I. ussuriensis* (Вийдалепп, 1986). Inoue (1986) on the base of the external characters noted a dissimilarity of the type specimens of *I. membranaria* with *I. tenuis* which were synonymized by Prout (1920) and restored *I. membranaria* as a valid name. By configuration of the male genitalia *I. membranaria* (fig. 13, 14) is similar to *I. tenuis*, but easily separated from it by large cornutus in aedeagus. In the same paper H. Inoue (1986) proposed to consider *I. punctigera* as a junior synonym of *I. membranaria*. But latter is clearly distinguished from *I. punctigera* by smaller dimension, yellowish-grey and less wide forewing, more vague transverse lines and indistinct apical fleck on them, in male genitalia - by another shape of uncus, valva and juxta. In contradiction to H. Inoue's (1986) opinion, *I. membranaria* in Primorskii krai flies only in spring, while *I. punctigera* flies only in autumn. Thus, *I. membranaria* and *I. punctigera* should be considered as valid names, and *I. ussuriensis* - as a junior synonym of *I. membranaria*.

Inurois membranaria (Christoph, 1981)

Anisopteryx membranaria Christoph, 1881: 73; Staudinger, 1897: 43, t. 2, f. 29; Staudinger, Rebel, 1901: 334 (part.).

Alsophila membranaria: Мольтрехт, 1929: 39; Дьяконов, 1955: 194 (part.); Коновалова, 1973: 100, 101, 102.

Inurois membranaria: Inoue, 1986: 45, fig. 1.

Alsophila tenuis (nec Butler, 1879): Prout, 1912: 3 (part.).

Inurois tenuis: Вийдалепп, 1976: 843.

Inurois ussuriensis Viidalepp, 1986: 66, fig. 12-16, **syn. n.**

Distribution. Russia: ? Amurskaya oblast, South of Khabarovskii krai, Primorskii krai; NE China.

Material examined. Russia: Khabarovskii krai, ♂, Komsomolsk-na-Amure, 19.IV 1985 (Mutin); Primorskii krai: 27 ♂: Gornotayozhnoe, Kondratenovka, Ussuriiskii reserve, Kedrovaya Pad reserve, Vladivostok, 15.III-31.IV, 1934-1995 (Beljaev, Kononov, Kurentzov). China: ♂, Jilin, Hunchun, 24.IV 1930 (collector unknown) (IBP).

Inurois punctigera Prout, 1920, **nom. rev.**

Alsophila punctigera Prout, 1920: 414, (pl. 3, as "*tenuis*"); Inoue, 1961: 13, pl. 1, fig. 10-13

Inurois punctigera: Inoue, 1954: 37; 1957: 165, pl. 30, fig. 860; 1959: 176, pl. 123, fig. 6a, 6b, 6c; 1977: 228; 1982, 1: 427, 2: 264, pl. 55, fig. 8, 9, pl. 232, fig. 5; Nakajima, 1970: 19, 1978: 639; 1980: 101; Вийдалепп, 1976: 843; 1986: 66, fig. 19.

Inurois membranaria (nec Christoph, 1881): Leech, 1897: 90; Nakajima, Sato, 1987: 34, pl. 12, fig. 10, 11; Nakajima, 1992: fig. 31,40,45; 1993: 3, pl. 1, fig. 6-8, pl. 4, fig. 4; Sugi, 1994: 56.

Alsophila tenuis (nec Butler, 1879): ? Куренцов, 1937: 120; Inoue, 1944: 54, pl. 3, fig. 11-12, pl. 6, fig. 6, pl. 7, fig. 10, pl. 8, fig. 9, pl. 10, fig. 7.

Distribution. Russia: Primorskii krai; Japan.

Material examined. Russia: Primorskii krai: 56 ♂, 1 ♀: Bikin river, Gornotayozhnoe, Kondratenovka, Ussuriiskii reserve, Kedrovaya Pad reserve, Vladivostok, 1.X-15. XI, 1931-1995 (Beljaev, Kononov, Kurentzov) (IBP).

⁴ *Inurois viidaleppi* sp. n.

Inurois tenuis (nec Butler, 1879): Вийдалепп, 1986: 66, fig. 17,18; Shin, 1983: 172, 760, pl. 1, fig. 8.

Male. Wingspan 22-28 mm. Antennae pale gray, cilia thin, moderately long. Forewing yellowish-grey, medial area between ante- and postmedial transverse lines more or less darker than rest part of wing, transverse lines dark-grey, with visible pale boundaries, postmedial line weakly lunules, distinctly flexed between CuA₂ and 1A+2A, apical fleck wanting, discal spot minute, generally diffused, occasionally vague, terminal dots vague. Hindwing paler, discal spot vague, postmedial line generally indistinct.

Male genitalia (fig. 15, 16). Uncus broad, convex, its tip on wide conic base, valva comparatively rounded, with two thick costal processes, the basal process shorter of distal one, juxta V-shaped, triangular at base, aedeagus moderately slender, curved, its left distal process slightly shorter of right one and very thin, cornutus minute, thin, approximately as long as tip of left distal process.

Female unknown.

Remarks. Very similar to *I. membranaria*, flying at the same time and in the same localities. At the first time these species were separated by J. Viidalepp (Вийдалепп, 1986), who determined it as *I. tenuis*, and described *I. membranaria* as *I. ussuriensis*. In color and pattern the new species distinguished from *I. tenuis* by yellowish-grey wings and generally less contrast melanistic details of wingpattern, from *I. membranaria* - by more dark median area, more distinct and more or less waved postmedial line on forewing, minute and less intensive discal spot and terminal dots on both wings. In male genitalia the new species similar to *I. fumosa*, but clearly separated by wide base of uncus tip and more slender basal process of valva.

Biology. In South of Primorskii krai moths are common in broad-leaved forests from middle March to end of April.

Distribution. Russia: ? Amurskaya oblast, South of Khabarovskii krai, Primorskii krai; Korea.

Material examined. Holotype: ♂, Russia, Vladivostok, Akadem-Gorodok, 15.III 1995 (Beljaev) (ZIP). Paratypes: Russia: Khabarovskii krai: 2 ♂, Komsomolsk-na-Amure, 19.IV 1985 (Mutin); ♂, Khabarovsk, 27.IV 1995 (Nebaikin); Primorskii krai: 2 ♂, 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe, 1.IV 1942, 10.IV 1943 (Kurentzov); 2 ♂: 26 km SE Ussuriisk, Kondratenovka, 16.20.IV 1934 (Kurentzov); 36 km SE Ussuriisk, Ussuriiskii reserve: ♂, 22.IV 1934; ♂, 28.III 1935; 3 ♂, 27.IV 1960 (Kurentzov); 2 ♂: 30 km N Vladivostok, Solovey Klyuch, 25.IV, 1.V 1931 (Kurentzov); 30 km W Vladivostok, Kedrovaya Pad reserve, 6.IV 1952 (Kononov); ♂, Vladivostok, Akadem-Gorodok, 22.III 1993 (Beljaev); ♂, 80 km E Vladivostok, Tigrovoi, 30.IV 1928 (Kurentzov); ♂, same loc., 7.V 1995 (Bulawski); (IBP).

Etymology. The specific name is dedicated to Dr. J. Viidalepp for his considerable contribution in the Far Eastern Geometridae research.

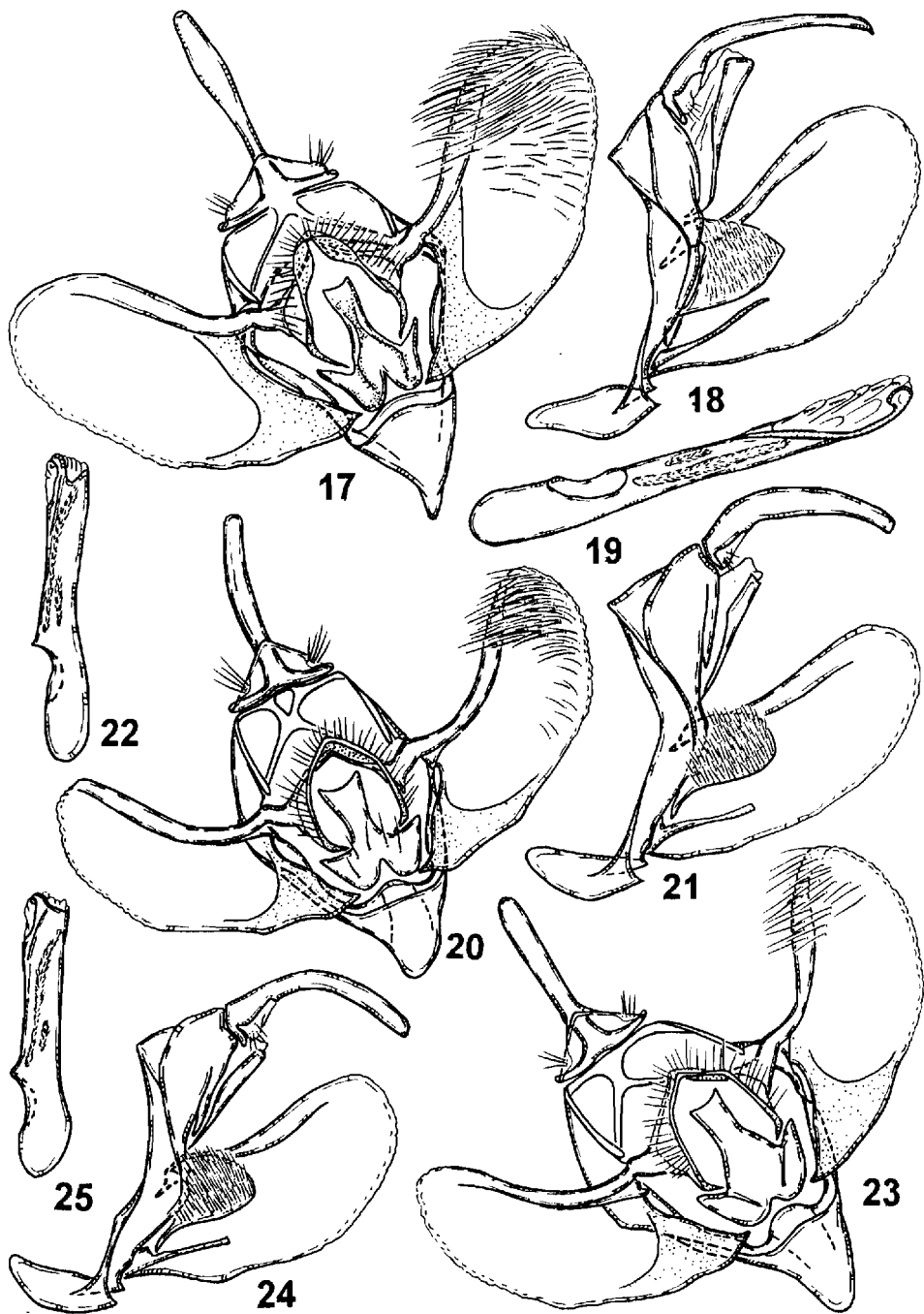
⁵ Report of this species from Central China (Chu, 1981: 113) is possibly erroneous. Specimen on fig. 760 (cit. loc.) may belong to another species.

⁶ Reported for the first time from Sakhalin.

Material examined. 2 ♂, "Saghalien Central Exp. Sta.", 22.XI 1933 (Tamanuki).

⁷ *Operophtera elegans* sp. n.

Male. Wingspan 28-34 mm. Antenna saw-like. Forewing pale brown or brown, with regular waved gray transverse lines, hindwing paler, with very vague medial and postmedial lines, discal spot on forewing looks like little black dot, on hindwing - indistinct, terminal dots and dots on intersections of transverse lines with veins wanting.



Male genitalia (fig. 17-19). Uncus long, narrow, some what extended laterally in distal half, base of uncus wide, valva simple, moderately wide, anellus (labidae) setaceous, broad, moderately convex, somewhat pointed to apex, ventral processes of anellus comparatively long, medial extension of juxta narrow, long, saccus pointed, aedeagus much longer than valva, with broad caecum and two pined cornuti on vesica.

Female unknown.

Remarks. The species isn't closed to other *Operophtera*. In appearance it is similar to *O. brunnea*, distinguishing by regular waved transverse lines and distinct black discal dot on forewing (as they are in *O. rectipostmediana*). In male genitalia clearly separated from other East Asian *Operophtera* by long, flattened in the distal part uncus, shape of anellus, very long aedeagus and pointed saccus.

Biology. In South of Primorskii krai moths fly on light in broad-leaved and mixed forests in October.

Distribution. Russia: South of Primorskii krai.

Material examined. Holotype: ♂, Russia, Vladivostok, Sad-Gorod, 28.X 1992 (Beljaev) (ZIP). Paratypes: Russia: Primorskii krai: ♂, 44 km E Ussuriisk, Ilistaya river, 17.X 1992 (Tshistjakov); 36 km SE Ussuriisk, Ussuriiskii reserve: 4 ♂, 20, 21.X 1933, ♂, 3.X 1934, 3 ♂, 8.X 1934, ♂, 22.X 1934 (Kurentzov); ♂, Vladivostok, Sad-Gorod, 23.X 1992 (Beljaev) (IBP).

⁸ Reported for the first time from Sakhalin.

Material examined: ♂, "Saghalien", 6.XI 1938 (Tamanuki).

⁹ *Operophtera brunnea pallida* ssp. n.

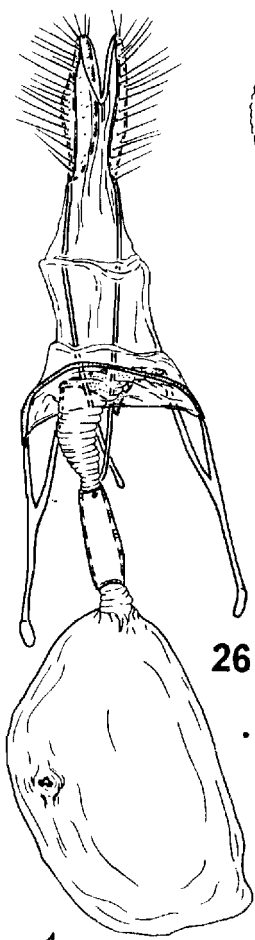
Cheimatobia brumata (nec Linnaeus, 1758): ? Graeser, 1892: 234; ? Staudinger, Rebel, 1901: 288 (part).

Operophtera brumata: ? Prout, 1914: 194 (part); Мольтрехт, 1929: 41; Куренцов, 1934: 139; 1939: 188; 1941: 58; 1951a: 226; 1951b: 66; Дьяконов, 1955: 199 (part); Коновалова, 1973: 100, 102; Вийдаллеп, 1977: 565 (part); Беляев, 1988: 137; 1995: 150.

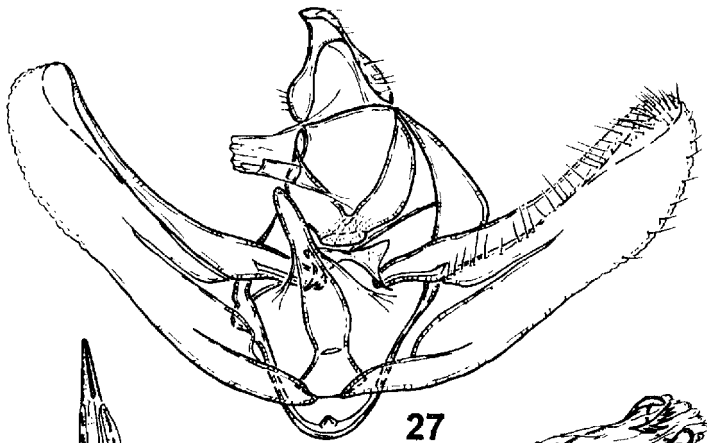
Operophtera brunnea Nakajima, 1991: Oh, 1994: 31, fig. 4, 8.

Male. Wingspan 23-34 mm. Antenna saw-like, in distal half with comparatively broad process on each segment. Forewing pale brown or pale grayish-brown, hindwing paler, both ones with irregular waved pale gray transverse lines, discal spot wanting, terminal dots and dark dots and strokes on intersections of transverse lines with veins indistinct.

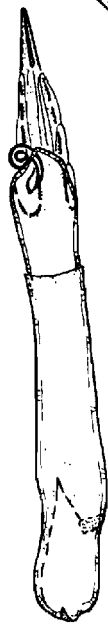
Fig. 17-25. *Operophtera* spp., male genitalia. 17-19 - *O. elegans*; 20-22 - *O. brunnea pallida*; 23-25 - *O. brunnea brunnea*. 17, 20, 23 - male genitalia, ventral aspect; 18, 21, 24 - male genitalia, lateral aspect, left valva removed; 19, 22, 25 - aedeagus.



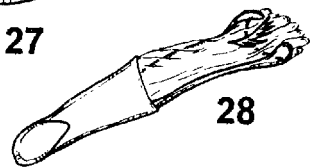
26



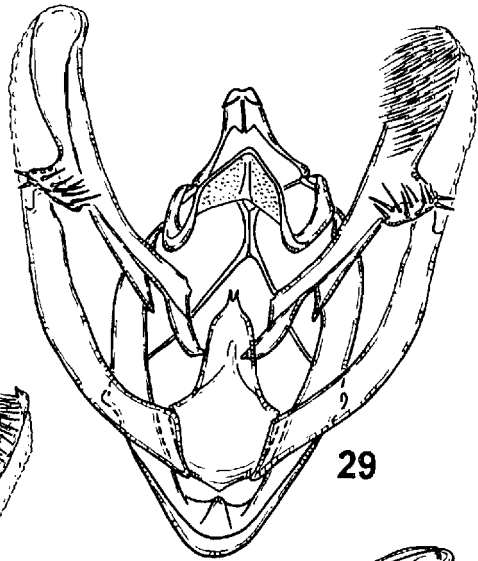
27



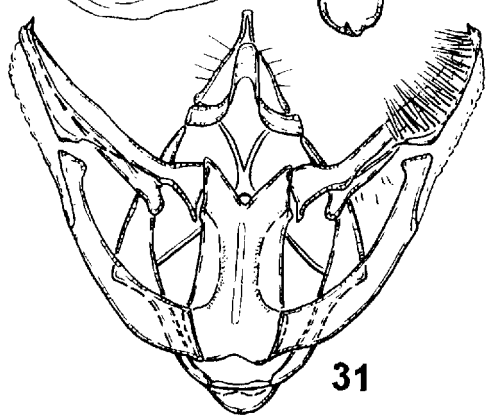
30



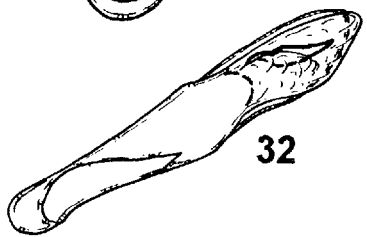
28



29



31



32

Male genitalia (fig. 20-22). Uncus thick in proximal half and slightly narrowed to apex, base of uncus moderately wide, triangular, valva simple, moderately wide, anellus (labidae) setaceous, cup-shaped, heavily convex, ventral processes of anellus short, medial extension of juxta wide, saccus rounded, aedeagus moderately long (approximately as long as valva), narrowed at middle, with long broad caecum and two pined cornuti on vesica, one of which approximately 3 times longer than another.

Female. Forewing length 3,0 mm. Wings brown, transverse band on forewing wide, dark-brown with pale median area, body dark brown.

Female genitalia (fig. 26). Genital segment very reduced, dorsally as semi-sclerotized triangular plate, ventrally as narrow sclerotized band between fore apophyses, ostium membranous, antrum sclerotized, almost cylindrical, slightly extended in the anteral part, corpus bursae broad, membranous, with one signum composed of some spines (3 spines - in the examined specimen).

Remarks. Male separated from that of nominative form by paler color of wingpattern, in genitalia (fig. 23-25) - by thickened uncus, more convex anellus and more slender aedeagus with longer short cornutus (approximately 1,5-2 times longer of that in compared subspecies). Female forewing longer, with wider transverse band, in genitalia almost identical to nominative form, but may be separated apparently by more narrow anteral margin of antrum. It should be noted in contrast to opinion of H. Nakajima (1991) that females of *O. brunnea brunnea* apparently with a little signum on the left side of corpus bursae (similar to described subspecies), how it can be seen on slide of holotype female genitalia (Nakajima, 1991: fig. 11a).

The most part of the literature data about *O. brumata* from continental Russian Far East actually should be referenced to the *O. brunnea*. But indication *O. brumata* by Graeser (1892) for Nikolajevsk-on-Amur (and after him by Staudinger, Rebel (1901), Prout (1914) - for NE Amur) probably could belong to *O. peninsularis*, known to be occurring in territories adjacent to Okhotsk sea.

Biology. In South of Primorskii krai moths are very common in broad-leaved and mixed forests in October and early November. Larvae were recorded as a pest of various leaf-bearing trees and shrubs (Куренцов, 1934, 1939, 1951a, 1951b, etc).

Distribution. Russia: ? Amurskaya oblast, South of Khabarovskii krai, Primorskii krai; Korea.

Fig. 26-32. *Operophtera* sp., *Lycia* sp., *Phigalia* sp., *Phigaliohybernia* sp., male and female genitalia. 26 - *O. brunnea pallida*; 27, 28 - *L. pomonarius nigricans*; 29, 30 - *Ph. viridularia*; 31, 32 - *Ph. latifasciaria*. 26 - female genitalia; 27, 29, 31 - male genitalia; 28, 30, 32 - aedeagus.

Material examined. Holotype: ♂, Russia, Primorskii krai, 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe, 29.X 1994 (Beljaev) (ZIP). Paratypes: Russia: Primorskii krai: 4 ♂, 44 km E Ussuriisk, Ilistaya river, 17.X 1992 (Tchistjakov); 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe: 2 ♂, 15,16.X 1976 (Vasurin), 2 ♂, 27,28.X 1994 (Beljaev); 26 km SE Ussuriisk, Kondratenovka, ♂, 14 .X 1933, 2 ♂, 16.X 1933, ♂, 17.X 1933 (Kurentzov); 36 km SE Ussuriisk, Ussuriiskii reserve: ♂, 19.X 1933, 2 ♂, 1 ♀, 21.X 1933, 4 ♂, 7,8,10,20.X 1934, 2 ♂, 29.X 1968 (Kurentzov); 30 km W Vladivostok, Kedrovaya Pad reserve, ♂, 3.XI 1973 (Kononenko); ♂, Vladivostok, Sad-Gorod, ♂, 17.X 1992, 4 ♂, 23.X 1992, 30.X 1994 (Beljaev); ♂, Vladivostok, Akadem-Gorodok, 1.X 1962 (Konovalova); ♂, 12 km SW Slavyanka, Ryazanovka, 20.X 1987 (Beljaev) (IBP).

¹⁰ Report of this species from Central China (Chu, 1981: 129) is possibly erroneous. Specimen on fig. 932 (cit. loc.) may belong to another species.

¹¹ Reported for the first time from Russia. Before that *B. strataria* (Hufnagel) was pointed out by Moltrecht for the Russian Far East. But description of *Biston strataria laeta* is identical with characters of *B. robustus* from Primorskii krai. Furthermore I didn't find *B. strataria* from Far East neither in collections of ZIP, ZMMU, IBP nor during my field investigations. *B. robustus coreibia* according to original description and figure identical with *B. robustus* from Primorskii krai. In contrast to opinion of Inoue (1982: 303), who synonymized *B. r. coreibia* with nominative form of this species from Japan, the Primorian and Korean specimens of *B. robustus* are distinguished from Japanese ones by less angled postmedial line between M_1 and M_3^* and clear white apical fleck on forewings. Therefore I exclude *B. strataria* from the Russian Far East fauna and consider *laeta* as valid subspecific name for Primorian and Korean populations of *B. robustus*.

***Biston robustus laeta* Moltrecht, 1927, stat. n.**

Biston strataria laeta Moltrecht (in: Wehrli, Bang-Haas) 1927: 97; Мольтрехт, 1929: 47.

Biston stratarius laetus: Вийдалепп, 1979: 791.

Biston robustum coreibia Wehrli, 1941: 433.

Biston robustus (Butler, 1879): Shin, 1983: 250, 808, pl. 11, fig. 163.

Biston betularius (nec Linnaeus, 1758): Мадценко, 1984: 59 (part).

Distribution. Russia: South of Amurskaya oblast, South of Khabarovskii krai, Primorskii krai; Korea.

Material examined: Russia: Primorskii krai: 27 ♂, 2 ♀: Gornotayozhnoe, Ussuriiskii reserve, Kedrovaya Pad reserve, Vladivostok, Tigrovoi, 15.IV-13.V, 1954-1995 (Beljaev, Bulawski, Kononenko, Kononov, Kurentzov) (IBP).

¹² Reported for the first time from Russia.

Material examined: Primorskii kraj, 3 ♂: 12 km SW Slavyanka, 15-18.X 1987, ex larva from *Salix caprea* (Beljaev), 7.X 1992 (Tshistjakov).

¹³ *Lycia pomonarius nigricans* ssp. n.

Lycia pomonarius (Hübner, 1790): Вийдалепп, 1979: 792 (part); ? Васильева, Эпова, 1987: 71.

Male. Wingspan 31-33 mm. Wings with blackish transverse lines, medial and postmedial lines on forewing usually heavy closed together posteriorly of CuA_1 and fused posteriorly of $1A+2A$, interspace between antemedial and medial lines with red scales posteriorly of $1A+2A$.

Male genitalia - fig. 27, 28.

Female unknown.

Remarks. Distinguished from European nominative form by blackish color (similar to *L. lapponaria* (Boisduval) and *L. rachelae* (Hulst)), more closed medial and postmedial lines and clear red scales at the inner margin of forewing. Male genitalia similar to that of nominative form.

Distribution. Russia: ? South of East Siberia, Khabarovskii krai, Primorskii krai.

Material examined. Holotype: ♂, Russia: Primorskii kraj, Bikin river, Verkhni Pereval, 14.IV 1969 (collector unknown) (ZIP). Paratypes: 2 ♂: Russia: Khabarovskii krai, "Gromovsky kluch" (collector unknown); Primorskii krai, 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe, 25.IV 1995 (Beljaev) (IBP).

¹⁴ Reported for the first time from Sakhalin.

Material examined: ♂, Sakhalin Is., Aniva bay, 23.V 1990 (Nechaev).

¹⁵ Report of this species from Central China (Chu, 1981: 129) is possibly erroneous. Specimen on fig. 930 (cit. loc.) may belong to another species.

¹⁶ *Phigalia viridularia* sp. n.

Phigalia sinousaria (nec Leech, 1897): Oh, 1993: 118, fig. 3, 14.

Male. Wingspan 36-42 mm. Antenna bipictinate, apex with 5 segments simple, longest pectinations about 5 times as long as length of basal segments. Forewing pale greenish-grey or almost white, with numerous dark gray spots and dots, antemedial line in general smoothly curved and heavily curved outwards only in discal cell, medial line smooth, sometimes vague, curved inwards and closed with postmedial line posteriorly of CuA_2 , postmedial line irregular toothed, almost straight anteriorly of A_2 and curved inwards posteriorly of this vein, subterminal line usually fragmented or indistinct, terminal line represented by black intravenular spots. Hindwing almost white, with widely spaced dark gray scales, medial line vague, postmedial line thin, S-shaped, irregular toothed, usually lies on discocellular vein, subterminal line represented only by spot at tornus. Discal spot presents on both wings but often indistinct.

Male genitalia (fig. 29, 30). Uncus wide, with concave sides, narrowed to apical point, apex obtuse, with two outwardly divergent ventral points, gnathos with wide V-shaped median extension, valva slender, elongate, swelling at middle of valva with irregular row more or less numerous strong spines, transtilla narrow, juxta broad at base with more or less narrow distal extension, aedeagus slender, long, much longer than valva, with single small coiled cornutus.

Female unknown.

Remarks. In appearance and male genitalia similar to *Ph. djakonovi*. In the wing marking separated by absence of broad dark gray ground color on forewing, on hindwing - by smaller discal spot and usually interrupted postmedial line (in *Ph. djakonovi* the most part of this line usually represented only by black strokes on venae). In male genitalia clearly distinguished by slender and long aedeagus with small cornutus and by less numerous spines on medial swelling of valva and more narrow apex of uncus with smaller points.

Biology. In South of Primorskii krai moths are common in the broad-leaved and mixed forests in April and first decade of May.

Distribution. Russia: South of Primorskii krai; Korea.

Material examined. Holotype: ♂, Russia, Primorskii krai, 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe, 28.IV 1995 (Beljaev) (ZIP). Paratypes: Russia: Primorskii krai: 4 ♂, 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe, 25, 26, 29.IV 1995 (Beljaev); 36 km SE Ussuriisk, Ussuriiskii reserve: ♂, 5.V 1934, 3 ♂, 24.IV 1935, ♂, 5.V 1935, ♂, 27.IV 1960 (Kurentzov); ♂, 30 km W Vladivostok, Kedrovaya Pad reserve, 22.IV 1979 (Kononenko); Vladivostok: 2 ♂, 10 km E Sad-Gorod, Bogataya river, 6.IV 1980 (Beljaev), ♂, Okeanskaya, 12.IV 1959 (Kurentzov), ♂, Sedanka river, 11.IV 1983 (Karakash) (IBP).

¹⁷ *Phigaliohybernia latifasciaria* sp. n.

Erannis marginaria (nec Fabricius, 1776): Мольтрехт, 1929: 47; Куренцов, 1937: 126; Дьяконов, 1955: 218 (part); Коновалова, 1973: 101.

Phigaliohybernia fulvinfula (nec Inoue, 1942): Вийдалепп, 1979: 793; Oh, 1993: 118, fig. 9, 15.

Male. Wingspan 30-36 mm. Antenna bipictinate, apex with 6 segments simple, longest pectinations about 3 times as long as length of basal segments. Wings yellow or pale yellow, moderately dotted with brown scales, forewing with wide, brown postmedian band (composed as darkened interspace between postmedial and subterminal transverse lines) heavily curved along veins M_3 and CuA_1 to a contact with discal cell, medial line clear, straight, antemedial line approximately as medial one, but angled at subcostal vein to base of wing. Hindwing with clear, straight medial line, postmedial line distinct only posteriorly of M_2 or M_3 , subterminal line wanting or represented by few spots at tornus, discal spot and terminal dots distinct on both wings.

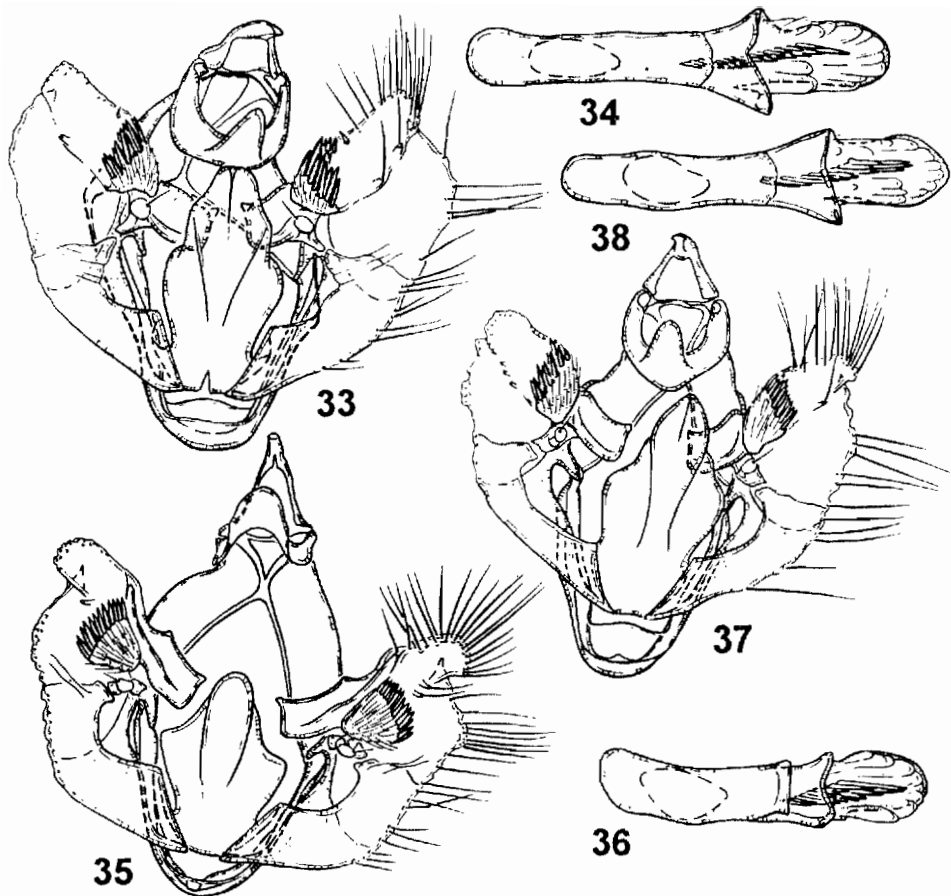


Fig. 33-38. *Erannis* spp., male genitalia. 33, 34 - *E. jacobsoni sichotenaria*; 35, 36 - *E. defoliaria*; 37, 38 - *E. jacobsoni jacobsoni*. 33, 35, 37 - male genitalia; 34, 36, 38 - aedeagus.

Male genitalia (fig. 31, 32). Uncus peaked, apex squared with two little pointed teeth on ventral side, medial process of gnathos long, moderately wide (more than 2 times wider of tip of uncus), rounded at apex, valva wide at base, narrowed to apex, triangular, with short pointed tooth at the top, juxta broad, bifurcated to distal margin, with cut between apexes in deep approximately as half of width of juxta, aedeagus moderately wide, as long as valva, heavily sclerotized only on ventral side of distal portion, cornutus strong, conic, moderately short, almost straight.

Female unknown.

Remarks. In appearance and male genitalia closed to *Ph. fulvinfula*, but distinguished by straight medial line on both wings and curved, evenly wide postmedian band on forewing, in male genitalia - by more than 2 times wider medial process of gnathos, more heavily cut juxta, somewhat shorter aedeagus and wider straight cornutus.

Biology. In South of Primorskii krai moths fly in the day-time and on light in broad-leaved and mixed forests from middle of April to middle of May.

Distribution. Russia: South of Primorskii krai; Korea.

Material examined. Holotype: ♂, Russia, Primorskii krai, 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe, 26.IV 1995 (Beljaev) (ZIP). Paratypes: Russia: Primorskii krai: 2 ♂, 20 km SE Ussuriisk, Gornotayozhnoe, 25,26.IV 1995 (Beljaev); 36 km SE Ussuriisk, Ussuriiskii reserve: 2 ♂, 21.IV 1934, ♂, 7.V 1934, ♂, 26.IV 1935 (Kurentzov); ♂, 30 km W Vladivostok, Kedrovaya Pad reserve, 22.IV 1979 (Kononenko); Vladivostok: ♂, 6 km E Sad-Gorod, Bogataya river, 19.IV 1981 (Beljaev), ♂, Okeanskaya, Bogataya river, 29.IV 1949 (Kononov), ♂, Okeanskaya, 28.IV 1978 (Beljaev), ♂, 80 km E Vladivostok, Tigrovoi, 8.V 1995 (Martynenko) (IBP).

¹⁸ For a long time Far Eastern taxa of *Erannis - sichotenaria* and *gigantea* were considered as subspecies of *E. defoliaria* Clerk, or as separate species. Examination of male genitalia of *E. sichotenaria* from Central and South Sikhotealin and typical *E. defoliaria* from North and Central Europe shows a clear morphological distinctions between these forms as between good species. In male genitalia *E. sichotenaria* (fig. 33, 34) distinguished from *E. defoliaria* (fig. 35, 36) by more wide uncus and lateral branches of gnathos, narrow medial process of gnathos, less cut of valva on external margin near top, larger spines on garpa, longer juxta and longer aedeagus with longer cornutus, in appearance - by paler color of wings with greater dark dots, wider transverse lines, from those postmedial one of forewing reaches right to inner margin or only slightly angled outwardly.

On the other hand examination of male genitalia of *E. jacobsoni* (fig. 37, 38) from Buryatia (adjacent krai to type locality) shows almost identical morphology with *E. sichotenaria*, except slight distinction in length of aedeagus. In wingpattern these two forms are similar also (in color of background, size of dark dots, wide and shape of transverse lines). Therefore with regard to some distinctions *E. sichotenaria* should be considered as subspecies of *E. jacobsoni*.

Unfortunately I haven't possibility to examine genitalia of *E. gigantea* from Japan. But in details of wingpattern this form is almost identical with *E. j. sichotenaria* and separated from it mainly by more intensive color of wings.

Erannis jacobsoni jacobsoni Djakonov, 1926.

Erannis jacobsoni Djakonov, 1926: 223.

Male. Wingspan 34-36 mm. Wings pale yellow, forewing unicolour or with pale brown band along antemedial and postmedial lines, discal spot black, dot-like.

Distribution. Russia: South Siberia, Amurskaya oblast, center of Khabarovskii krai; North of Mongolia.

Material examined. Russia: Buryatia: ♂, Zakamensk, 13.IX 1962 (collector unknown); Khabarovskii krai: 2 ♂, Komsomolskii raion, 10.IX 1990 (Yurchenko).

Erannis jacobsoni sichotenaria Kurentzov, 1937, stat. n.

Erannis defoliaria sichotenaria Kurentzov, 1937: 126, 131; Дьяконов, 1955: 217; Коновалова, 1973: 101; Кашеев, 1975: 132; 1977a: 86; 1977b: 119; Вийдалепп, 1979: 793.

Erannis sichotenaria: Вийдалепп, 1988: 196.

Male. Wingspan 41-48 mm. Wings pale yellow, forewing always with pale brown band along antemedial and postmedial lines, discal spot gray, comparatively large.

Distribution. Russia: Primorskii krai; NE China (Da Hinggan).

Material examined. 7 ♂, Russia, Primorskii krai: Krasnoarmeyskii raion ("Sinancha river"), Sikhote-Alin reserve ("Shanduisky lake"), Ussuriiskii reserve, Kedrovaya Pad reserve, 22.IX-18.X, 1935-1968 (Kashcheev, Kononov, Kurentzov) (IBP).

Erannis jacobsoni gigantea Inoue, 1955 stat. n.

Erannis jacobsoni Djakonov, 1926: Inoue, 1943: 21.

Erannis gigantea Inoue, 1955: 76, pl. 7, fig. 26,27; 1957: 269, pl. 56, fig. 1421,1423; 1959: 216, pl. 153, fig. 12; 1977: 304; Вийдалепп, 1988: 169.

Erannis defoliaria gigantea: Inoue, 1982: 302, pl. 98, fig. 27-30; Nakajima, 1993: 5, pl. 3, fig. 5-8, pl. 4, fig. 32.

Erannis defoliaria (nec Clerck, 1759): Nakajima, Sato, 1987: 97, pl. 38, fig. 21-23; Sugi, 1978: 276.

Male. Wingspan 45-47 mm. Wings yellow or pale brownish-yellow, forewing with reddish-brown or brown band along antemedial and postmedial lines, discal spot black, somewhat smaller than that in *E. j. sichotenaria*.

Distribution. Japan.

¹⁹ Reported for the first time from Sakhalin.

Material examined: Sakhalin: ♂, "Konuma" [Novo-Alexandrovsk], 18.VI 1934; ♀, same loc., 3.VI 1934 (Tamanuki).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев М.Н. Антропоген Восточной Азии: Стратиграфия и корреляция. М.: Наука. 1978. 205 с.
- Беляев Е.А. Пищевые связи гусениц пядениц подсемейства Eppomiinae (Lepidoptera, Geometridae) на Дальнем Востоке России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. IV. Владивосток, 1993. С. 31-40.
- Беляев Е.А. Семейство пяденицы - Geometridae // Бабочки - вредители сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1975. С. 130-149.
- Беляев Е.А. Сем. Geometridae - Пяденицы // Насекомые - вредители сельского хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. С. 147-151.
- Васильева Т.Г., Эпова В.И. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) зоны БАМ // Насекомые зоны БАМ. Новосибирск: Наука, 1987. С. 63-73.
- Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука. 1973. 254 с.
- Вийдалент Я. Список пядениц фауны СССР. I // Энтомол. обозрение. 1976. Т. 55. Вып. 4. С. 842-852.
- Вийдалент Я. Список пядениц фауны СССР. II // Энтомол. обозрение. 1977. Т. 56. Вып. 3. С. 564-576.
- Вийдалент Я. Список пядениц фауны СССР. III // Энтомол. обозрение. 1978. Т. 57. Вып. 4. С. 752-761.
- Вийдалент Я. Список пядениц фауны СССР. IV // Энтомол. обозрение. 1979. Т. 58. Вып. 4. С. 782-798.
- Вийдалент Я.Р. Подсемейство Alsophilinae (Lepidoptera, Geometridae) Фауны СССР. I. Обзор видов // Систематика и экология Чешуекрылых Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1986. С. 57-69.
- Вийдалент Я.Р. Подсемейство Alsophilinae (Lepidoptera, Geometridae) Фауны СССР. II. Систематика и экология // Чешуекрылые Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1987. С. 65-73.
- Вийдалент Я.Р. Фауна пядениц гор Средней Азии. М.: Наука, 1988. 240 с.
- Вийдалент Я.Р. Новый род и новая триба пядениц (Lepidoptera: Geometridae: Desertobiini, trib.n.) из Средней и Центральной Азии // Чешуекрылые Средней Азии. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 200. Л., 1989. С. 13-19.
- Геологическое развитие японских островов. М.: Мир, 1968. 720 с.
- Гильше А. Колебания уровня моря в плейстоцене и голоцене // Четвертичное оледенение Земли. М.: Мир, 1974. С. 186-221
- Голубева Л.В., Караулова Л.П. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука, 1983. 143 с.
- Данилевский А.С. два новых замечательных вида зимних бабочек из пустынь Средней Азии - *Dasyethmia hiemialis*, gen. et sp.n. (Lepidoptera, Ethmiidae) и *Cheimoptena pennigera*, gen. et sp.n. (Lepidoptera, Geometridae) // Энтомол. обозрение. 1969. Т. 48. Вып. 1. С. 179-190.

- Дьяконов А.М. Geometridae - пяденицы // Вредители леса. Справочник. М.; Л., 1955. С. 194-225.
- Зубаков В.А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометиздат, 1986. 288 с.
- Кащеев М.А. Насекомые-фитофаги хвойного подроста пихтово-еловых лесов Среднего Сихоте-Алиня // Стационарные исследования в пихтово-еловых лесах Сихоте-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 131-138.
- Кащеев М.А. Дендрофильные насекомые подроста хвойных пород в Приморском Крае // Фауна и биология насекомых дальнего Востока. Владивосток, 1977а. С. 81-95.
- Кащеев М.А. К биологии некоторых хвоегрызущих насекомых Приморского Края // Фауна и биология насекомых дальнего Востока. Владивосток, 1977б. С. 118-125.
- Козлов М.В. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда *Rapilionida* // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 16-69.
- Коновалова З.А. Фауна и биотопическая избирательность пядениц (Geometridae, Lepidoptera) юга Приморского края // Энтомофауна Советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 99-103.
- Кузнецов В.И. Эволюция и происхождение южнокурильской фауны листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) // Зоол. журн. 1972. Т. 51. Вып. 2. С. 220-226.
- Куренцов А.И. О массовом размножении озимой пяденицы в Южно-Уссурийском крае // Вестник ДВФ АН СССР. 1934. № 9. С. 139-140.
- Куренцов А.И. Новые и интересные чешуекрылые из Сихоте-алиня // Вестник ДВФ АН СССР. 1937. № 26. С. 115-132.
- Куренцов А.И. Бабочки - Macrolepidoptera - вредители деревьев и кустарников Приморского края // Труды Горно-Тажной станции АН СССР. 1939. Т. 3. С. 107-210.
- Куренцов А.И. Проблема сельскохозяйственного освоения горно-таежных районов в Приморском крае // Труды Дальневосточной Горно-таежной станции. 1941. Т. 4. С. 15-98.
- Куренцов А.И. Вредные насекомые лесоматериалов мачжурского ясеня в Приморском крае и сохранение его древесины в условиях заготовок // Труды ДВФ АН СССР, сер. зоолог. Владивосток, 1951а. Т. 2(5). С. 21-63.
- Куренцов А.И. Вредные насекомые орехоплодных растений южной части Приморского края // Труды ДВФ АН СССР, сер. зоолог. Владивосток, 1951б. Т.2(5). С. 65-83.
- Куренцов А.И. Зоогеография Приамурья. М.-Л.: Наука, 1965. 154 с.
- Лазуков Г.И. (сост.), Гвоздовер М.Д., Рогинский Я.Я. и др. Природа и древний человек: (Основные этапы развития природы, палеолитического человека и его культуры на территории СССР в плейстоцене). М.: Мысль, 1981. 223 с.
- Макаркин В.Н. Зоогеография гемеобиид (Neuroptera, Hemerobiidae) Япономорского региона // Чтения памяти А.И.Куренцова. Вып. IV. Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 11-20.
- Макеев Ю.А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л.: Наука, 1987. 126 с.

Матюшкин Е.Н. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982. С. 59-80.

Мольтрехт А.К. О географическом распространении чешуекрылых Дальневосточного края, с выделением в особую фауну уссурийских Lepidoptera // Записки Владивостокского отдела Государственного Русского географического общества. Владивосток, 1929. Т. 3(10). Вып. 2. С. 5-70.

Назаренко А.А. Орнитофаунистический обмен между южной и Северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниково-межледниковый цикл // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 89-106.

Паттерсон К. Задачи и методы биогеографии // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки: Прогресс, 1988. С. 12-35.

Развитие природной среды юга Дальнего Востока (поздний плейстоцен - голоцен) // А.М. Короткий, С.П. Плетнев, В.С. Пушкарь и др. - М.: Наука, 1988. 240 с.

Урусов В.М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 356 с.

Цейтлин С.М. Геология палеолита Северной Азии. М.: Наука. 1979. 287 с.

Christoph H. Neue Lepidopteren des Amurgebietes // Bull. Soc. Imp. Moscou. (1980) 1981. V.55. № 2. P. 33-121.

Chu H.F. Geometridae. // Iconographia Heterocerorum Sinisorum. I. Beijing: Science press, 1981. P. 112-131.

Djakonov A. Einige neue und wenig bekannte Arten und Gattungen der palaearktischen Heterocereren (Lepidoptera) // Ann. Mus. Zool. Ac. Sc. URSS. 1926. Bd. 27. H. 2-3. S. 219-232.

Graeser L. Beitrage zur Kenntniss der Lepidopteren-Fauna des Amurlandes. V // Berliner Entomolog. Zeitschrift. 1892. Bd. 37. Heft 2. S. 209-234.

Hackman W. On wing reduction and loss of wings in Lepidoptera // Notulae Entomologicae. 1966. Vol. 46. P. 1-16.

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana, Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.

Inoue H. On some Geometridae of Korea // Mushi. 1941. Vol. 14, №1. P. 21-28.

Inoue H. New and unrecorded Geometridae from Japan // Trans. Kansai Ent. Soc. 1942. Vol.12. Pt. 1. P. 8-21.

Inoue H. A revision of *Alsophila* (Lep., Geom.) with phenological aspect of the Japanese specimens // Trans. Kansai Ent. Soc. 1943. Vol. 13. Pt. 2. P. 36-63.

Inoue H. Corrections to my "Revision of *Alsophila*" // Tinea. 1954. Vol. 1. Pt. 2. P. 36-38.

Inoue H. New Geometridae from Japan. I // Kontyu. 1955. Vol. 22. № 3/4. P. 71-79, Pl. 6-7.

Inoue H. Geometridae / Esaki T. et.al. Icones Heterocerorum Japonicorum in Coloribus Naturalibus. Osaka: Hoikusha, 1957. [Vol.1.] P. 163-292. Pl. 30-64.

Inoue H. Geometridae / Inoue H. et.al. Iconographia Insectorum Japonicorum Colore naturali Edita. Tokyo: Hokuryukan, 1959. Vol. 1. P. 176-224. Pl. 123-161.

- Inoue H. Catalogue of the Geometridae of Japan (Lepidoptera) // Bull. Fac. domestic Sci., Otsuma Woman's Univ. 1977. № 13. P. 227-346.
- Inoue H. Geometridae / Inoue H. et.al. Moths of Japan. Tokyo: Kodansha, 1982. Vol. 1. P. 425-573; Vol. 2. P. 263-311. Pts. 55-108, 229, 232, 277, 214-344.
- Inoue H. Descriptions and records of some Japanese Geometridae (IV) // Tinea. 1986. Vol. 12. Pt. 7. P. 45-71.
- Inoue H. *Sebastosema bubonaria* Warren (Geometridae: Ennominae) from Japan and a new species from China closely related with it // Japan Heterocerists' J. 1992. № 169. P.327-330.
- Nakajima H. A new winter oenochrominae of *Alsophila* (Geometridae) from Japan // Japan Heterocerists' J. 1989. № 156. P. 83-85.
- Nakajima H. Two New Species of the Genus *Operophtera* (Lepidoptera, Geometridae) from Japan // Tyo to Ga. 1991. Vol. 42. № 3. P. 195-205.
- Nakajima H. Descriptions of two new species of *Inurois* (Geometridae, Oenochrominae) from Japan, with special reference to female genitalia // Tinea. 1992. Vol. 13. Pt. 20. P. 209-220.
- Nakajima H. A field guide to the winter geometrid moths of Japan (Lep., Geometridae) // Yadoriga. 1993. № 152. P. 2-28. Pl. 1-4.
- Nakajima H. A new winter oenochrominae moths of *Alsophila* (Lepidoptera, Geometridae) from Kyushu // Tinea. 1995. Vol. 14. № 3. P. 196-199.
- Nakajima H., Sato R. Geometridae / Sugi S. et.al. Larvae of larger moths in Japan. Tokyo. 1987. P. 31-113. Pl. 11-46.
- Nakajima H., Inomata T. Local distribution and new localities of *Phigaliohybernia fulvifula* Inoue (Geometridae) // Japan Heterocerists' J. 1995. № 182. P. 109-110.
- Nelson G., Platnick N.I. Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance. N.Y.: Columbia University Press, 1981. 567 p.
- Oh S.-H. Nine Species of Geometridae (Lepidoptera) new to Korea // Korean J. Appl. Entomol. 1993. Vol.32. № 1. P. 115-121.
- Oh S.-H. Four Species of Geometridae (Lepidoptera) new to Korea // J. Lep. Soc. Korea. 1994. Vol. 7. P. 31-32.
- Prout L.B. Die spannerartigen Nachtfalter / Seitz A. (Ed.). Die Grossschmetterlinge der Erde. Abt. 1. Stuttgart, 1912-1920. Bd. 4. 479 S., 25 T.
- Sattler K. A review of wing reduction in Lepidoptera // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.). 1991. Vol. 60. № 2. P. 243-288.
- Sato R., Nakajima H. A list of the food-plants of the Japanese Geometridae I. // Japan Heterocerists' J. 1975. Suppl. 2. 56 p.
- Shin Y.H. Geometridae / Shin Y.H., K.T.Park, S.H.Nam. Illustrated Flora & Fauna of Korea. 1983. Vol.27 (Insecta IX). P. 163-273, 760-821, 994-1002. Pl. 1-14. Fig. 6-208.
- Staudinger O. Die Geometriden des Amurgebietes // Deutsche entomol. Zeitschr. Iris. 1897. Bd. 10. S. 1-107.

Staudinger O, H. Rebel. Catalog der Lepidopteren des Palaearctischen Faunengebietes. I. Theil: Famil. Papilionidae - Hesperialidae. Berlin: R.Friedlander & Sohn, 1901. xxxii + 411 s.

Sugi S. A summary: general views on immature stages and life-histories of larger moths in Japan / Sugi S. et al. Larvae of larger moths in Japan. Tokyo. 1987. P. 267-301.

Vojnits A., K.T.Park, Y.H.Shin. New Faunistic Data on the Family Geometridae (Lepidoptera) of the Korean Peninsula // Korean J. Appl. Entomol. 1994. Vol. 33. № 1. P. 16-18.

Wehrli E. Subfamilie Boarmiinae / Seitz A. (Ed.). Die Grossschmetterlinge der Erde. Abt.1. Stuttgart, 1939-1954. Bd. 4. Suppl. S. 254-766. T. 19-53.

Wehrli, Bang-Haas O. IV. Geometridae / Bang-Haas O. (ed.) Horae Macrolepidopterologicae regionis palaearcticae. Dresden-Blasewitz, 1927. S. 91-98.

Yazaki K. On the revised status of *Hybernia dira* Butler (Geometidae) // Japan Heterocerists' J. 1991. № 163. P. 236-237.

"WINTER" GEOMETRIDAE (LEPIDOPTERA) OF JAPAN SEA REGION: TAXONOMIC COMPOSITION, MORPHOLOGICAL AND BIOLOGICAL FEATURES, BIOGEOGRAPHIC ANALYSIS

E. A. Beljaev

Institute of Biology and Pedology, Vladivostok, Russia

Summary

The morpho-ecological group of "winter" Geometridae has been chosen on the base of specialisations of imago to activity in a cold season. This group consists of 79 species from the fauna of Japan sea region (SE China, South of Russian Far East, Sakhalin, Korea, Japan islands) and includes numerous endemic species (87%), genera (29%), and a lot number as morphologically isolated forms so the groups of the closed species. A hypothesis about autochthonous origin of the species from the groups of closed and sister species in the Japan sea region as a result of periodical dispersion and separation of the continental and island ancestors populations in the Pleistocene is proposed on the base of correlations of the species spread, species cladograms and paleogeographic situations in East Asia. In the scope of analysing fauna it is impossible to ascertain a history of the isolated endemic taxa which did not participate in the process of continental - island vicariation. In whole the group of "winter" Geometridae appears to be a historic faunistic complex composed under conditions of the common faunogenesis through discussed region in Quarternary. In the paper 6 new species and 2 new subspecies are described, 2 new synonyms are established, 1 name is restored, status of 3 subspecific names are revised, 2 species reported for the first time from Russia and 4 species - from Sakhalin island.