

УДК 595.773.1

**ЯПОНОМОРСКИЙ ЦЕНТР ЭНДЕМИЗМА МУХ-ЖУРЧАЛОК
(DIPTERA, SYRPHIDAE)**

В. А. Мутин

Комсомольский-на-Амуре государственный педагогический университет,
г. Комсомольск-на-Амуре

Фауна мух-журчалок Япономорского региона характеризуется высоким таксономическим разнообразием (около 630 видов из 126 родов и подродов) и эндемизмом (44 % на видовом уровне). Эндемичные для региона виды по особенностям распространения подразделены на 3 хорологические группы: собственно япономорскую (87 видов), островную (109 видов) и континентальную (80 видов). Наиболее насыщены эндемиками фауна Хоккайдо и Хонсю в островном секторе региона и фауна Кореи и Южного Приморья в материковом секторе. Часть эндемиков Япономорского региона является реликтами поздне третичных фаун, которые пережили плейстоценовые похолодания в лесных рефугиумах региона; большинство же относится к неэндемикам, сформировавшимся вследствие викарианса, протекавшего наиболее интенсивно в плейстоцене. Япономорский центр эндемизма оказал существенное влияние на формирование фаун не только прилегающих территорий Сибири и Севера Дальнего Востока, но и всей подзоны южной тайги и даже лесной зоны Западной Палеарктики.

Наземная фауна бассейна Японского моря и прилегающих территорий издавна привлекает внимание биогеографов высоким эндемизмом и таксономическим богатством, но при этом Япономорский регион редко рассматривается как единая и обособленная арена фауногенеза (Макаркин, 1993; Беляев, 1996). Благодаря своему таксономическому богатству и разнообразию экологических связей мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) ярко отражают особенности фауны Япономорского региона, а анализ их хорологии проливает свет на историю формирования данной фауны и ее роль в фауногенезе Палеарктики в целом.

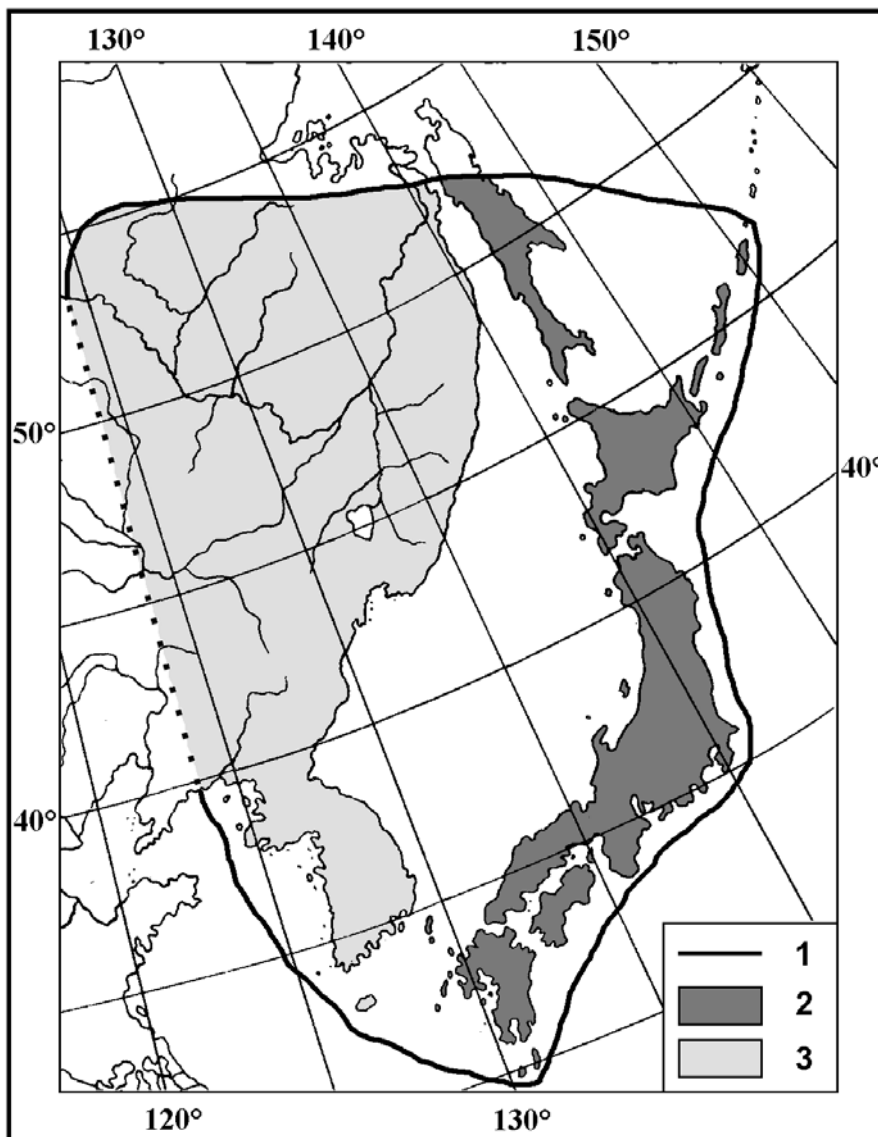
Степень изученности сирфид востока Азии носит вполне удовлетворительный характер для проведения биогеографического анализа. Коллекционные материалы по мухам-журчалкам Дальнего Востока России, Якутии и Южной Сибири, хранящиеся в Биолого-почвенном институте ДВО РАН (Владивосток), Институте систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Зоологическом музее МГУ (Москва), Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург) и коллекции автора достаточно полно отражают фауну этих территорий. С появлением в 1996 г. журнала Диптерологического клуба Японии «*Napa abu*» заметно возрос приток информации о сирфидах Японских островов, хотя под вопросом остается валидность многих видовых таксонов, описанных С. Матсумурой еще в начале XX столетия. Существенным вкладом в познание фауны Япономорского региона стал каталог мух-журчалок Кореи (Han, Choi, 2001). Сведения о журчалках Северо-Восточного Китая, несмотря на их скудность, свидетельствуют о значительной обособленности фауны этого района от таковой других районов Китая, поэтому провинции Хэйлунцзян и Гирин рассматриваются как периферийная зона Япономорского региона.

Фауна сирфид Япономорского региона насчитывает не менее 630 видов из 126 родов и подродов. Наиболее яркой ее чертой является большое число эндемиков (279 видов, или 44 % фауны региона). Эндемичные для региона виды распределены в его пределах неравномерно. Наибольшее число эндемиков (197 видов) отмечено в островной части региона, включающей Сахалин, Хоккайдо, Хонсю, Кюсю, Сикоку, Южные Курилы и прилегающие к ним более мелкие острова. Эндемизм фауны островного сектора составляет 45,7 %. На материковой части региона, от юга п-ова Корея до Нижнего Амура и верховий Зеи, насчитывается 168 эндемичных для Япономорского региона видов, что составляет 33,7 % фауны этой обширной территории. Столь существенные различия в степени эндемизма материкового и островного секторов свидетельствуют о ведущей роли островной изоляции в фауногенезе региона.

Доля и абсолютное число эндемиков закономерно снижаются к северным и западным окраинам региона. Если в пределах Хоккайдо и Хонсю отмечено 159 видов-эндемиков Япономорского региона, что составляет 55 % фауны мух-журчалок этих островов, то на Южных Курилах эндемики составляют 35,6 % фауны; причем на Кунашире на их долю приходится 37 %, на Итурупе – 27 %, а на Урупe – 23 %. На юге Сахалина эндемизм фауны сирфид снижается до 25 %, в средней части острова – до 16 %, а на севере острова едва превышает 2 %. Сходная картина наблюдается в пределах материковой части региона. В фауне п-ова Корея выявлено 179 видов сирфид, из которых япономорские эндемики составляют 36 %. Несмотря на относительно слабую изученность мух-журчалок, процент эндемизма в корейской фауне вряд ли значительно изменится по мере дальнейшего увеличения списка этих двукрылых. На юге Приморья зарегистрирован 371 вид журчалок, причем япономорские эндемики составляют 33 %. Из отмеченных для Нижнего Приамурья 335 видов на долю эндемиков приходится 18 %, причем к северо-востоку от Комсомольска-на-Амуре содержание в фауне эндемичных для Япономорского региона сирфид

резко снижается (до 8,5 %). Если для фауны юга Амурской области япономорские виды среди журчалок составили 13 % от 282 зарегистрированных видов, то в бассейне Гилюя – только 3 %. К сожалению, отсутствие информации о сирфидах Северо-Восточного Китая не позволяет проследить распределение эндемиков Япономорского региона на этой территории. Можно предположить, что градиент снижения эндемизма в юго-западном и южном направлениях на материке столь же хорошо выражен, как и на Японских островах к югу от Хонсю. В фауне сирфид островов Сикоку и Кюсю, насчитывающей 126 видов, доля эндемиков Япономорского региона составляет только 17 %. В целом характер распределения эндемичных мух-журчалок хорошо согласуется с данными по сетчатокрылым (Neuroptera, Hemerobiidae) региона (Макаркин, 1993).

Виды, ареалы которых лежат полностью в пределах Япономорского региона, можно разделить на 3 хронологические группы: собственно япономорские (87 видов), островные (109) и континентальные (80) (см. рисунок). Собственно япономорские виды встречаются как на материке, так и на островах. Вместе с другими животными и растениями, имеющими сходное распространение, они придают биоте бассейна Японского моря своеобразие, отличающее этот регион от других районов восточной периферии Азии. Несомненно, наблюдаемое ныне распределение наземных организмов в регионе сформировалось под непосредственным воздействием самого Японского моря, которое имеет определяющее значение в трансформации зонального характера климатических факторов. Некоторые из собственно япономорских видов отмечены как в южном, так и северном секторах региона (*Chrysotoxum grande* Mats., *Scaeva komabensis* Mats., *Eristalis japonica* van der Goot, *Helophilus sapporensis* Mats., *Mallota dimorpha* Shir., *Mallota japonica* Mats., *Xylota amamiensis* Shir.), но большинство других распространено не столь широкого. Наиболее термофильные виды на материке не выходят за пределы Кореи и отсутствуют на Сахалине, Южных Курилах и в большинстве случаев на Хоккайдо. Это прежде всего представители двух родов, богато представленных в тропической Азии: *Volucella linearis* Walker, *V. nigricans* Coq., *V. suzukii* Mats., *Microdon auricomus* Coq., *M. bifasciatus* Mats., *M. japonicus* Yano, *M. simplex* Shir. Эти виды, вероятно, имеют автохтонное происхождение и возникли в плейстоцене в результате викарианса, т. е. разрыва сплошных ареалов предковых форм, широко распространенных в Восточной Азии. По своему происхождению к ним, по-видимому, близки виды, отмеченные на материке в Корее и отчасти в Южном Приморье и населяющие почти весь островной сектор (*Matsumyia nigrofacies* Shir., *M. jesoensis* Mats., *Macrozelima hervei* Shir., *Spilomyias uzukii* Mats., *Sphingina japonica* Shir. et Edashige, *Pseudovollucella decipiens* H.-B.). Собственно япономорские виды, ограниченные севером островной части региона, как правило, широко распространены в Приамурье и Приморье. Ареал лишь одного вида из этой хронологической группы, *Pseudopocota stackelbergi* Viol., полностью приурочен к северному сектору; до сих пор этот вид известен только с Сахалина и Нижнего Приамурья.



Область распространения эндемичных видов Япономорского региона:
 1 – собственно япономорские, 2 – островные, 3 – континентальные

Секторное распределение эндемиков в регионе может свидетельствовать о существовании в прошлом географически и/или экологически изолированных очагов формообразования, которыми становились лесные рефугиумы во время

плейстоценовых похолоданий. К южному сектору ныне привязаны выходцы из «неморальных» плейстоценовых рефугиумов, которые могли существовать на юге Японских островов и в пределах Южной Кореи. Здесь не только сохранялись реликты поздне третичной фауны, но и формировались новые виды. Выходцы из «неморального» центра видообразования отличаются наибольшей теплолюбивостью; их ареалы на материке лежат в пределах распространения чернопихтарников. К северному сектору, очевидно, тяготеют выходцы из «бореальных» позднеплейстоценовых рефугиумов, существовавших по северной и северо-западной периферии «неморальных». Один из них мог находиться в пределах Южных Курил и Хоккайдо, другой в Корее. Многие виды, сформировавшиеся в «бореальных» центрах, поныне сохраняют выраженную привязанность к темнохвойным и смешанным лесам с участием елей из секции *Otogeris*. В постплейстоценовое время (около 10 тыс. лет назад) их ареалы значительно расширились на север и северо-запад. Какая-то часть этих видов затем, вероятно в период голоценового оптимума (7,5–4 тыс. лет назад), проникла на юг Сибири, где в то время получили распространение леса с участием неморальных широколиственных пород (Белов, Белова, 1984). Сейчас они представляют южносибирско-япономорскую хорологическую группу.

Виды островной япономорской группы найдены только на островах Япономорского региона. Некоторые из них имеют очень ограниченное распространение, например, *Orthonevra sachalinensis* Viol. найден только на Сахалине, *Criorhina konakovi* Stack. – на Урупe, *Criorhina kurilensis* Mutin – на Итурупe. Островных эндемиков также можно разделить на виды, приуроченные только к югу или северу региона. Так, южная граница ареалов *Melanogaster pollinifacies* Viol. и *Xylota isokoae* Shir., вероятно, проходит к югу от Хоккайдо, в пределах Хонсю. Напротив, южнее Хоккайдо лежат ареалы *Epistrophe sasayamanus* Mats., *Blera nigrescens* Shir., *Milesia oshimaensis* Shir. и некоторых других эндемиков Японских островов. Значительное большинство островных эндемиков распространено на всех крупных островах Японского архипелага, Южных Курилах и/или Сахалине.

Виды континентальной япономорской хорологической группы известны только на материковой части региона, т. е. в пределах Приамурья в понимании А.И. Куренцова (1965). Впрочем, материковый сектор Япономорского региона надо рассматривать несколько шире такого зоогеографического выдела, как Приамурье, или Маньчжурия; он включает также весь п-ов Корея, что отмечено ранее В.Н. Макаркиным (1993). Северная граница распространения многих приамурских видов проходит в пределах Нижнего Приамурья и Амурской равнины. Несколько видов данной хорологической группы известны только из северных районов континентальной части региона, например, *Platycheirus sigiktae* Mutin описан из бассейна Гилюя, *Platycheirus latens* Mutin и *P. pulcherum* Mutin – с хр. Мяочан и прилегающих территорий, *Psilota kroshka* Mutin – из окрестностей Комсомольска-на-Амуре. Они отнесены к эндемикам Приамурья с некоторой долей условности. Несомненно, их ареалы более широкие и, вполне возможно, выходят за пределы Япономорского ре-

гиона, если учесть связь этих видов с бореальными ландшафтами. В то же время значительное число континентальных япономорских видов не выходит за пределы Южного Приморья, их можно было бы назвать в буквальном смысле маньчжурскими видами, но данных об их нахождении в Северо-Восточном Китае или Корее, как правило, нет.

Само существование континентальных япономорских видов, а в некоторых случаях наличие на островах викарных видов (например, *Sphegina verae* Mutin и *Sph. violovitshi* Stack., *Sphegina stackelbergi* Viol. и *Sph. mikado* Mutin, *Sph. grunini* Stack. и *Sph. elongata* Shir. et Edashige, *Blera ochrozona* Stack. и *B. shirakii* Barkalov et Mutin) свидетельствуют об имевших место процессах видообразования в пределах материковой части Япономорского региона. Эти виды могли сформироваться на юге региона в результате видообразования, вызванного разрывом сплошных ареалов предковых форм во время плейстоценовых похолоданий. В голоцене относительно эврибионтные и холодостойкие виды расширили свои ареалы до Нижнего Амура и Зеи. По-видимому, эти события интенсивно протекали в начале голоцена (12–10 тыс. лет назад) и особенно в период голоценового оптимума (7,5–4 тыс. лет назад).

В период голоценового оптимума некоторые эндемики Япономорского региона, расселяясь на запад вместе с неморальной растительностью, достигли Забайкалья и Южной Якутии, а в ряде случаев – Алтая. Причем это могли быть как выходцы из «бореальных» центров, находящихся в пределах современной островной части региона, так и холодоустойчивые представители материкового центра видообразования, который существовал в пределах современной Кореи. Первые в настоящее время представлены, по крайней мере, в фауне Сахалина и формируют южносибирско-япономорскую хорологическую группу, вторые отсутствуют в островном секторе региона и относятся к южносибирско-приамурской хорологической группе. В начале голоцена из этих «бореальных» рефугиумов часть эврибионтных неоэндемиков Япономорского региона вместе со многими другими элементами современной биоты южной тайги расселились на север и северо-запад далеко за пределы региона. Некоторые из них достигли Северо-Запада России (*Melangyna motodomariensis* Mats., *Eristalis rossica* Stack.) и даже Лапландии (*Xylota coeruleiventris* Zett., *Blera eoa* Stack., *Epistrophe olgae* Mutin). Вероятно, в связи с похолоданием в суббореале (3 тыс. лет назад) ареалы отдельных мигрантов сместились на юг до Карпат (*Chalcosyrphus nitidus* Portsch.) и даже Альп (*Sphegina spheginea* Zett., *Sph. montana* Becker). Эти субтранспалеарктические виды не имеют близкородственных связей с какими-либо эндемиками западно-палеарктической фауны, но на востоке Азии, прежде всего в Япономорском регионе, нередко представлены их викарианты. Процесс проникновения в Западную Палеарктику выходцев из Восточной Азии продолжается до сих пор. Так, за последние 50 лет из Сибири в Европу проникла *Sphegina sibirica* Stack. и расселилась там всюду до Балкан, Альп и Великобритании. Этот пример показывает, что связать расселение некоторых современных транспалеарктов с определенным историческим моментом почти невозможно. Но на их расселе-

ние именно с востока могут указывать существование в Япономорском регионе близкородственных эндемичных видов и отсутствие таковых в западной части Евразии.

Значительное число эндемиков Япономорского региона принадлежит к более или менее многочисленным видовым группам; эти виды соответствуют такому понятию, как неоэндемики. Возможные пути формирования подобных видовых групп рассмотрены нами ранее на примере видов групп *Sphagina claviventris* (Mutin, 2001) и *Criorhina brevipila* (Mutin, 1999). В Япономорском регионе произошло также становление видов группы *Blera nitens*, причем следует отметить присутствие в Японии трех ее представителей с частично симпатрическими ареалами.

В некоторых случаях кажется очевидным, что видообразование происходило в пределах некогда транспалеарктического ареала предкового вида. Позже, в голоцене, некоторые из сестринских видов существенно расширили свое распространение. Так, викариантами европейско-сибирского *Xylota florea* F. являются приамурский *X. umbrosa* Viol. и островной япономорский *X. isokoae* Shir. При этом первый из них имеет явно западно-палеарктическое происхождение и тяготеет к неморальным лесам, по крайней мере его нахождение в Сибири приурочено к южной тайге (Алтай). Сходное распространение имеют *Ceriana conopsoides* L., *C. nigerrima* Viol. и *C. japonica* Shir.: первый от атлантического побережья достигает Якутии и Прибайкалья, второй населяет Приамурье и юг Сахалина, а третий известен на островах Хонсю и Сикоку. Также в результате плейстоценовой дизъюнкции транспалеарктического ареала анцестрального вида произошло обособление *Chrysotoxum bicinctum* L. и *Ch. biguttatum* Mats. В голоцене *Ch. bicinctum* распространился из Западной Палеарктики до Байкала и Якутии, где дальнейшее его продвижение на восток было остановлено в результате контакта с викарирующим видом *Ch. biguttatum*.

В некоторых случаях видообразование, связанное с появлением япономорских неоэндемиков, началось не позднее плиоцена и охватило территорию, включающую Восток Азии и Неарктику. По-видимому, такие широкомащтабные события привели к появлению *Lejota villosa* Viol. в Приамурье и *L. aerea* Lw. на востоке Неарктики. По сходному сценарию шло становление видов номинативного подрода в роде *Chalcosyrphus* Curran. Сейчас распространение *Chalcosyrphus admirabilis* Mutin, вида с наиболее плезиоморфными чертами, ограничено Приамурьем, а наиболее продвинутый вид *Ch. tuberculifemur* Stack. расселился по таежной зоне от северного Приморья до Урала и Магаданской области. При этом неарктические виды подрода *Chalcosyrphus* занимают промежуточное положение и приурочены либо к восточному, либо к западному побережью Северной Америки. Следует отметить, что все упомянутые в качестве примеров виды имеют ксилобионтных личинок или, по крайней мере, приурочены к лесным биотопам.

Еще одна часть неоэндемиков региона имеет явные связи с ориентальной фауной. Эти виды также возникли в результате изоляции япономорских частей ареалов их предков в периоды плейстоценовых похолоданий, когда немораль-

ные леса на востоке Китая вытеснялись степными ландшафтами (Назаренко, 1990). В ряде случаев в голоцене их ориентальные викарианты достигли Япономорского региона. Ныне здесь представлены пары чрезвычайно близких и трудно идентифицируемых видов, причем одни из них являются эндемиками Япономорского региона, а другие имеют полирегиональное полизональное распространение (*Allograpta maritima* Mutin и *A. ianava* Wied., *Betasyrphus nipponensis* van der Goot и *B. serarius* Wied., *Xylota amamiensis* Shir. и *X. fo* Hull).

Некоторые виды, ареалы которых ограничены пределами Япономорского региона, могут быть отнесены к реликтам поздне третичного времени. Таковыми являются виды из родов с дизъюнктивными ареалами, например *Pterolastest unicolor* Shir., родственные виды которого обитают в Сычуане (Юго-Западный Китай) и на востоке Непала, и *Macrozelima hervei* Shir., имеющий единственного родственника в Индокитае. К третичным реликтам следует отнести представителей эндемичных для Япономорского региона монотипических и морфологически резко обособленных родов (*Cryptopipiza* Mutin, *Psarochilosia* Stack., *Pseudopocota* Mutin et Bark., *Rhinotropidia* Stack.).

Таким образом, Япономорский регион является областью высокого эндемизма с давней и сложной историей фауногенеза. Эндемики региона частично относятся к поздне третичным реликтам, которые пережили периоды плейстоценового похолодания в лесных рефугиумах приокеанической части Япономорского региона. Большинство других является неэндемиками; их становление происходило на протяжении плейстоцена либо в пределах Япономорского региона, либо на более обширных территориях умеренных широт Палеарктики или восточной и юго-восточной периферии Азии. Япономорский центр эндемизма, служивший в ходе последнего плейстоценового похолодания рефугиумом бореальной лесной и неморальной фауны, сыграл значительную роль в становлении южноазиатской биоты, а в отдельных случаях обогатил даже лесную фауну Западной Европы. Распределение эндемиков в Япономорском регионе носит секторный характер, вместе с тем широко распространенные в регионе эндемичные виды указывают на генетическое единство его фауны. К северному сектору приурочены лишь немногие виды; вероятно, в голоцене большинство выходцев из плейстоценовых «бореальных» рефугиумов региона расселилось за его пределы. Южный сектор насыщен эндемичными видами, становление которых произошло в плейстоценовом «неморальном» центре; в постплейстоценовое время часть из них широко расселилась в пределах островного сектора благодаря его более мягкому климату.

ЛИТЕРАТУРА

Белов А.В., Белова В.А. Основные этапы развития растительности Средней Сибири в позднем кайнозое // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1984. С. 42–56.

Беляев Е.А. «Зимние» пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Япономорского региона: таксономический состав, особенности морфологии и биологии, биогеографический

анализ // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. VI. Владивосток: Дальнаука, 1996. С. 33–76.

Куренцов А.И. Зоогеография Приамурья. М.; Л.: Наука, 1965. 154 с.

Макаркин В.Н. Зоогеография гемеобид (Neuroptera, Hemerobiidae) Япономорского региона // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. IV. Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 11–20.

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

Han H.-Y., Choi D.-S. Diptera (Syrphidae) // Economic Insects of Korea 15. Insecta Koreana. 2001. Suppl. 22. 224 p.

Mutin V.A. Hover-flies (Diptera, Syrphidae) collected in Kuril Islands in 1998, with the description of a new species // Far Eastern Entomologist. 1999. N 80. P. 1–8.

Mutin V.A. Review of *Sphegina claviventris* species-group (Diptera, Syrphidae) with description of a new species from Japan // Far Eastern Entomologist. 2001. N 107. P. 1–8.

THE PAN-JAPAN SEA CENTRE OF THE ENDEMISM OF HOVERFLIES (DIPTERA, SYRPHIDAE)

V. A. Mutin

Komsomolsk-na-Amure Satate Pedagogical University,
Komsomolsk-na-Amure, 681000, Russia

The syrphids fauna of the Japan Sea region is distinguished by large taxonomic diversity (about 630 species of 126 genera and subgenera) and endemism. Endemic species of the Japan Sea region are divided into three groups according to the particularity of distribution: the Pan-Japan Sea region (87 species), insular of the Japan Sea region (109 species), and continental of the Japan Sea region (80 species). The fauna of Hokkaido and Honshu are the richest in endemics within the island sector of the region, and the faunas of Korea and Southern Primorye Region are the richest in endemics within the continental part. A part of the endemics of the Japan Sea region are the relicts of Later Tertiary faunae survived the Pleistocene glacial stages in forest refuges of the region; the majority of others are neoendemics formed as a result of vicariance, which developed most intensively during the Pleistocene. The Japan Sea centre influenced essentially to the development of the faunae of the neighbouring territories of Siberia and Northern Far East as well as the southern taiga subzone altogether and even the forest zone of the West Palaearctic.