

**ФАУНА И ХОРОЛОГИЯ ПЯДЕНИЦ  
(LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**  
(Е. А. Беляев)

Один из подходов к решению задач биогеографии состоит в детальном анализе особенностей пространственного распределения отдельных индикаторных таксономических или экологических групп животных и растений. Обнаружение биогеографических конгруэнций как между такими группами, так и в их внутренней структуре, позволяет судить о причинах наблюдаемого хорологического паттерна, о его историческом генезисе и путях его дальнейшей трансформации.

Одной из таких индикаторных групп для биогеографических исследований служат чешуекрылые семейства пядениц (Geometridae). Пяденицы являются вторым по видовому богатству семейством чешуекрылых в мировой фауне, насчитывая более 21 тысячи описанных видов (Scoble, 1999). Это же место они занимают и в фауне Дальнего Востока России, составляя около 13 % видового разнообразия всех дальневосточных чешуекрылых. Благодаря своему высокому таксономическому разнообразию, широкой экологической диверсификации, сравнительному консерватизму в стабильной приуроченности и невысокой миграционной активности, в сочетании с хорошей выявляемостью в природе, пяденицы являются идеальной большой группой макрочешуекрылых для биогеографических исследований (Holloway, 1986, с. 548).

В работе анализируется ареалогическая структура пядениц фауны Дальнего Востока России, её видовое богатство и таксономическая структура на уровне семейства и подсемейств, а также проводится статистическая оценка сходства фауны пядениц как в целом по Дальнему Востоку, так и по его регионам, в том числе в сравнении с фаунами пядениц внешних территорий.

Зоогеографический анализ фауны пядениц Дальнего Востока России ранее не проводился, хотя отдельные виды этого семейства широко использовались в качестве примеров в зоогеографических работах А.И. Куренцова (1929, 1936, 1963, 1965 и др.). Препятствием тому служила и отчасти до сих пор служит недостаточная изученность как общего, так и регионального распространения пядениц (особенно в Китае и Центральной Азии). Перейти на ландшафтный уровень анализа фауны пядениц пока не представляется возможным даже в пределах дальневосточного региона по причине начальной стадии разворачивания исследования видовых ассамблей пядениц в локальных фаунах (Tshistjakov et al., 1998; Беляев, 2006а, б, 2007, 2009; Василенко, 2006, 2007а, б; Беляев и др., 2011.) Кроме того, остается нерешенным ряд таксономических проблем, касающихся степени целостности викарных аллопатрических рядов форм (видов или подвидов), распространенных в различных частях Палеарктики или Голарктики. В силу перечисленных причин предлагаемый анализ фауны пядениц Дальнего Востока неизбежно имеет предварительный характер.

Автор благодарит А.С. Лелея и С.А. Стороженко за редакторские замечания по тексту статьи и С.А. Шабалина за консультативную помощь при статистической обработке данных.

**МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Основой для составления матрицы данных послужили разделы по пяденицам в "Каталоге чешуекрылых России" (Миронов и др., 2008) и в "Списке чешуекрылых Европы" (Müller, 1996), откорректированные в соответствии с основными последующими публикациями по фауне и систематике пядениц (Гордеева, Гордеев, 2007; Беляев, 2008; Bel-

jaev, 2009; Бурнашева, 2010; Беляев, Бурнашева, 2010; Бурнашева, Беляев, 2011; Leraut, 2009; Беляев и др., 2011). В качестве внешних территорий, с которыми проводилось сравнение фауны пядениц Дальнего Востока, взяты соседние регионы в Восточной и Средней Сибири, а также ряд регионов Европы. Первая группа регионов имеет природные условия, контрастные с Дальним Востоком (особенно на юге). Во вторую группу отобраны арктические и лесные температурные территории Европы, которые по природным условиям более или менее сходны с Дальним Востоком. Такой выбор был определен задачей сравнения фауны пядениц Дальнего Востока как с климатически контрастными, так и климатически сходными с Дальним Востоком территориями, лежащими в тех же природных зонах.

Территориальная разбивка по Дальнему Востоку и Сибири принята в соответствии с "Каталогом чешуекрылых России", за исключением того, что цифровые обозначения регионов заменены на буквенные, образованные сокращением их географических названий. В Европе сравниваемая территория ограничена странами Северной Европы, а также теми государствами Центральной, Западной и Восточной Европы, которые отвечали критерию нахождения в бореальной и более прохладной части суббореальной зон, занятых лесной растительностью. Для Западной и Центральной Европы южным пределом региона приняты границы государств, пролегающие в зоне радиационного баланса, равного 40–50 ккал (примерно 1600–2000 МДж) на 1 кв. см в год (Географический атлас, 1980), что соответствует радиационному балансу на юге Дальнего Востока России (Атлас СССР, 1983). В эту зону входит 18 европейских государств, рассмотренных в "Списке чешуекрылых Европы". Дополнительно в зарубежной Европе нами выделен арктический кластер, включающий северные провинции Норвегии, Швеции и Финляндии. Для европейской части России южным пределом сравниваемой территории принята примерно северная граница степной зоны по административным границам Воронежской, Пензенской, Ульяновской и Самарской областей, служащим южной границей европейского Центрально-Черноземного и Средневолжского районов, принятых в "Каталоге чешуекрылых России". В связи с большим количеством мелких выделов на европейской территории, принятых в "Каталоге чешуекрылых России" и "Списке чешуекрылых Европы", было произведено их укрупнение по результатам кластерного анализа их фаунистических списков, с учетом географической близости и сходства природной среды. Все регионы объединены в 3 сравниваемых блока – дальневосточный, сибирский и европейский (табл. 24).

Заполнялась матрица данных общая для трех блоков регионов – дальневосточного, сибирского и европейского. В матрицу включено всего 1018 видов пядениц: по Дальнему Востоку России – 649 видов, по Сибири – 380 видов, по регионам Европы – 536 видов пядениц. По сравнению с упомянутым каталогом, в матрицу не включены 3 вида (*Proteostrenia reticulata* Sterneck, *Nothomiza submediostrigata* Wehrli, *Cryopega bajaria* Den. et Schiff.), указание которых для Забайкалья может быть основано на ошибочном этикетировании экземпляров.

Многомерный анализ окончательной матрицы данных, включающей перечисленные дальневосточные, сибирские и вновь выделенные европейские выборки, проводился путем применения анализа соответствий (correspondence analysis) (Hill, 1973), а также путем кластерного анализа на основе расчета коэффициентов фаунистического сходства Чекановского (Дайса, или Съёренсена) и Кульчинского (Песенко, 1982). Первый индекс относится к эквивалентным мерам сходства, второй – к неэквивалентным мерам сходства с усредненными мерами включения (Андреев, 1980), менее чувствительным к различиям в объеме выборок. Дендрограммы сходства строились с помощью пакета программ

## Принятые в работе регионы Палеарктики и их блоки

| Блоки регионов и регионы                       | Обозначения | Административный состав регионов   | Площадь (тыс. км <sup>2</sup> ) |
|--|-------------|--|---------------------------------|
| <b>Дальневосточный блок регионов</b>           | <b>RFE</b>  |  | <b>3112.7</b>                   |
| Чукотский регион                               | Chuk        | Чукотский автономный округ и континентальная часть бывшей Корякии  | 940.0                           |
| Северо-Охотоморский регион                     | NOkh        | Магаданская область  | 461.4                           |
| Камчатский регион                              | Kamch       | Полуостров Камчатка, Командорские острова и Курильские острова северной и средней групп (на юг до пролива Буссоль)   | 273.9                           |
| Средне-Охотоморский регион                     | MOkh        | Хабаровский край севернее р. Уда   | 398                             |
| Средне-Амурский регион                         | MAm         | Амурская область   | 363.7                           |
| Нижне-Амурский регион                          | LAm         | Хабаровский край южнее р. Уда, Еврейская АО  | 426.7                           |
| Приморский регион                              | Prim        | Приморский край  | 165.9                           |
| Сахалинский регион                             | Sakh        | Остров Сахалин, остров Монерон   | 76.5                            |
| Южно-Курильский регион                         | SKur        | Курильские острова южной группы и Малая Курильская гряда   | 6.6                             |
| <b>Сибирский блок регионов</b>                 | <b>SIB</b>  |  | <b>4634.2</b>                   |
| Западно-Якутский регион                        | WJa         | Северо-западная Якутия до водораздела Верхоянского хребта на востоке   | 939.2                           |
| Восточно-Якутский регион                       | EJa         | Северо-восточная Якутия  | 1262.8                          |
| Южно-Якутский регион                           | SJa         | Якутия к югу от рек Вилюй и Алдан  | 881.5                           |
| Предбайкальский регион                         | Predb       | Иркутская область  | 767.9                           |
| Прибайкальский регион                          | Prib        | Бурятия  | 351.3                           |
| Забайкальский регион                           | Zab         | Забайкальский край   | 431.5                           |
| <b>Европейский блок регионов</b>               | <b>EUR</b>  |  | <b>5945.4</b>                   |
| Арктический европейский регион                 | AE          | Арктические провинции Норвегии (фюльке Финнмарк, Тромс и Нурланд), Швеции (горные части ланов Норрботтен и Вестерботтен: Torne Lappmark, Lule Lappmark, Pite Lappmark, Lycksele Lappmark, Åskele Lappmark – по Skou, 1986) и Финляндии (северные области Лапландии: Inarin Lappi, Kemin Lappi – по Skou, 1986); Россия: Кольский и Ненецко-Новоземельский тундровый регионы по "Каталогу чешуекрылых России" | 681.6                           |
| Западный Северо-Европейский регион             | WNE         | Норвегия и Швеция (без арктических провинций), Дания   | 698.0                           |
| Восточный Северо-Европейский регион            | ENE         | Финляндия (без арктических провинций), Эстония, Латвия; Россия: Карельский, европейский Северо-Западный и европейский Северо-Восточный регионы по "Каталогу чешуекрылых России"  | 1586.9                          |
| Северо-западный европейский регион             | NWE         | Исландия, Ирландия, Великобритания   | 417.0                           |
| Юго-западный Центрально-Европейский регион     | SWCE        | Нидерланды, Бельгия, Люксембург, Германия, Чехия, Австрия, Словакия  | 641.6                           |
| Северо-восточный Центрально-Европейский регион | NECE        | Польша, Литва; Россия: Калининградская область   | 393.3                           |
| Центрально-Российский регион                   | CRu         | Европейский южнотаёжный, европейский Центральный, европейский Центрально-Черноземный и Средневожский регионы по "Каталогу чешуекрылых России"  | 1527.0                          |

PAST (Hammer et al., 2006) с использованием типов присоединения по средней связи (paired group). Графически результаты расчетов представлялись в виде точечных диаграмм соответствия (correspondence analysis scatter diagram), а для коэффициентов сходства – в форме дендрограмм и точечных диаграмм нормальных координат (principal coordinates scatter diagram) по 2 первым осям. Результаты подсчета процентов округлены до десятых долей.

Типизация ареалов пядениц произведена в соответствии с принципами и терминами, предложенными К.Б. Городковым (1984, 1985, 1986, 1992). Широкие пояса приняты в объеме высотно-ярусных и зонально-секторных групп ландшафтов на карте "Ландшафты" в Экологическом атласе России (Исаченко, 2002). Источником информации для типизации ареалов послужили собственные данные автора о распространении видов, а также ряд современных фаунистических публикаций и интернет-ресурсов (Inoue, 1982, 1992; Skou, 1986; Viidalepp, 1996; Xue, Zhu, 1999; Kim, Beljaev, Oh, 2001; Hausmann, 2001, 2004; Kim et al., 2001; Mironov, 2003; Troubridge, Lafontaine, 2004; Leraut, 2009; An Identification Guide ..., 2010; и др.)

# ОБЩЕЕ ВИДОВОЕ БОГАТСТВО, ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПЯДЕНИЦ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

На Дальнем Востоке России в настоящее время известно фактически и приводится по литературным данным 657 видов пядениц. В матрицу по Дальнему Востоку не включено 8 сомнительных видов, 7 из которых могли быть указаны в результате ошибочной идентификации (*Jodis praerupta* Butl., *Epobeidia tigrata* Gn.; *Sibatania mactata* F. et R.; *Cystidia truncangulata* Wehrli., 1934; *Arichanna flavomaculata* Leech, *Protoarmia simplicaria* Leech, *Trichopteryx grisearia* Leech), а валидность 1 вида вызывает сомнение (*Ourapteryx ussurica* Inoue). Таким образом, богатство фауны пядениц Дальнего Востока России оценивается в 649 видов.

Т а б л и ц а 25

Видовое богатство семейства и подсемейств пядениц в дальневосточном блоке регионов

| Таксоны                  | Регионы (количество видов / % в фауне региона) |               |               |              |                |                |                |                |                |                 |
|--------------------------|--|---------------|---------------|--------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|
|                          | Chuk   | NOkh          | Kamch         | MOkh         | MAm            | LAm            | Prim           | Sakh           | SKur           | RFE             |
| Archiearinae             | 0/0  | 2/2.9         | 2/2.5         | 2/25         | 3/1.1          | 3/0.7          | 3/0.6          | 1/0.4          | 0/0            | <b>3/0.5</b>    |
| Ennominae                | 4/16   | 18/25.7       | 14/17.3       | 2/25         | 93/34.7        | 159/34.9       | 186/35.2       | 69/30.8        | 76/35.4        | <b>224/34.5</b> |
| Desmobathrinae           | 0/0  | 0/0           | 0/0           | 0/0          | 4/1.6          | 7/1.5          | 12/2.3         | 0/0            | 0/0            | <b>12/1.9</b>   |
| Geometrinae              | 1/4  | 1/1.4         | 1/1.2         | 1/12.5       | 17/6.3         | 34/7.5         | 39/7.4         | 11/4.9         | 16/7.4         | <b>39/6</b>     |
| Геометринный филум всего | 5/20   | 21/30         | 17/21         | 5/62.5       | 117/43.7       | 203/44.6       | 420/45.5       | 81/36.1        | 92/42.8        | <b>278/42.9</b> |
| Larentiinae              | 19/76  | 44/62.9       | 62/76.5       | 3/37.5       | 114/42.5       | 198/43.6       | 229/43.3       | 126/56.3       | 97/45.1        | <b>293/45.1</b> |
| Sterrhinae               | 1/4  | 5/7.1         | 2/2.5         | 0/0          | 37/13.8        | 54/11.8        | 59/11.2        | 17/7.6         | 26/12.1        | <b>78/12</b>    |
| Ларентинный филум всего  | 20/80  | 49/70         | 64/79         | 3/37.5       | 151/56.3       | 252/55.4       | 288/54.5       | 143/63.9       | 123/57.2       | <b>371/57.1</b> |
| <b>Geometridae</b>       | <b>25/100</b>                                  | <b>70/100</b> | <b>81/100</b> | <b>8/100</b> | <b>268/100</b> | <b>455/100</b> | <b>528/100</b> | <b>224/100</b> | <b>215/100</b> | <b>649/100</b>  |

Примечание. Обозначения регионов см. табл. 24.

Среди сравниваемых территориальных блоков фауна пядениц Дальнего Востока почти на 20 % богаче европейской, хотя его территория составляет менее 2/3 территории европейского блока регионов. Блок сибирских регионов содержит почти вдвое меньше

видов пядениц, чем известно на территории Дальнего Востока, притом, что общая площадь сибирского блока регионов почти на четверть больше последнего (табл. 24). Таким образом, фауну пядениц Дальнего Востока следует считать самой богатой в Палеарктике в пределах арктической и бореальной зон и северной части суббореальной зоны.

Т а б л и ц а 26

Видовое богатство семейства и подсемейств пядениц в сибирском блоке регионов

| Таксоны                     | Регионы (количество видов / % в фауне региона) |               |                |                |                |                |                 |
|-----------------------------|--|---------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|
|                             | WJa  | EJa           | SJa            | Predb          | Prib           | Zab            | SIB/%           |
| Archiearinae                | 0/0  | 1/2.3         | 2/1.3          | 3/1.2          | 2/0.7          | 2/0.7          | <b>3/0.8</b>    |
| Ennominae                   | 15/36.6  | 14/32.6       | 41/27.5        | 72/29.5        | 94/30.3        | 91/30.3        | <b>116/30.5</b> |
| Desmobathrinae              | 0/0  | 0/0           | 0/0            | 0/0            | 0/0            | 0/0            | <b>0/0</b>      |
| Geometrinae                 | 0/0  | 1/2.3         | 6/4            | 11/4.5         | 12/3.9         | 15/5           | <b>16/4.2</b>   |
| Геометринный<br>филум всего | 15/36.6  | 16/37.2       | 49/32.8        | 86/35.2        | 108/34.9       | 108/36         | <b>135/35.5</b> |
| Larentiinae                 | 24/58.5  | 24/55.8       | 77/51.7        | 130/53         | 157/50.6       | 151/50.3       | <b>194/51.1</b> |
| Sterrhinae                  | 2/4.9  | 3/7           | 23/15.5        | 29/11.8        | 45/14.5        | 41/13.7        | <b>51/13.4</b>  |
| Ларентинный<br>филум всего  | 26/64.3  | 27/62.8       | 100/67.2       | 159/64.8       | 202/65.1       | 192/64         | <b>245/64.5</b> |
| <b>Geometridae</b>          | <b>41/100</b>                                  | <b>43/100</b> | <b>149/100</b> | <b>245/100</b> | <b>310/100</b> | <b>300/100</b> | <b>380/100</b>  |

Примечание. Обозначения регионов см. табл. 24.

Т а б л и ц а 27

Видовое богатство семейства и подсемейств пядениц в европейском блоке регионов

| Таксоны                     | Регионы (количество видов / % в фауне региона) |                |                |                |                |                |                |                 |
|-----------------------------|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|
|                             | AE   | WNE            | ENE            | NWE            | SWCE           | NECE           | CRu            | EUR             |
| Archiearinae                | 1/0.8  | 2/0.6          | 3/0.9          | 2/0.8          | 3/0.6          | 3/0.7          | 2/0.5          | <b>4/0.7</b>    |
| Ennominae                   | 26/20  | 88/26.3        | 88/26.9        | 84/28.5        | 145/30.2       | 128/29         | 103/27.1       | <b>157/29.4</b> |
| Desmobathrinae              | 0/0  | 1/0.3          | 1/0.3          | 1/0.3          | 2/0.4          | 2/0.4          | 3/0.8          | <b>4/0.7</b>    |
| Geometrinae                 | 2/1.5  | 10/3           | 9/2.8          | 10/3.3         | 13/2.7         | 13/3           | 14/3.7         | <b>14/2.6</b>   |
| Геометринный<br>филум всего | 29/22.3  | 101/30.2       | 101/30.9       | 97/32.9        | 163/33.9       | 146/33.1       | 122/32.1       | <b>179/33.4</b> |
| Larentiinae                 | 92/70.8  | 188/56.3       | 185/56.6       | 162/54.9       | 246/51.1       | 229/51.9       | 199/52.4       | <b>277/51.7</b> |
| Sterrhinae                  | 9/6.9  | 45/13.5        | 41/12.5        | 36/12.2        | 72/15          | 66/15          | 59/15.5        | <b>80/14.9</b>  |
| Ларентинный<br>филум всего  | 101/77.7                                       | 233/69.8       | 226/69.1       | 198/76.1       | 318/66.1       | 295/66.9       | 258/67.9       | <b>357/66.6</b> |
| <b>Geometridae</b>          | <b>130/100</b>                                 | <b>334/100</b> | <b>327/100</b> | <b>295/100</b> | <b>481/100</b> | <b>441/100</b> | <b>380/100</b> | <b>536/100</b>  |

Примечание. Обозначения регионов см. табл. 24.

В таксономической структуре пядениц Дальнего Востока (табл. 25; рис. 41, 42) на уровне подсемейств преобладают Larentiinae (немногим менее половины всех видов), затем следуют Ennominae (34.5 %), Sterrhinae (12 %), Geometrinae (6 %), Desmobathrinae (1.9 %) и Archiearinae (0.5 %). В целом 4 последние подсемейства охватывают чуть больше 1/5 всей фауны, так что можно говорить, что фауна пядениц Дальнего Востока в основном сложена ларентинными и энноминами. В соседнем сибирском и удаленном европейском блоках регионов наблюдается почти та же очередность видового богатства подсемейств пядениц, кроме того, что в Сибири отсутствуют Desmobathrinae, а в евро-

пейском блоке регионов количество видов *Desmobathrinae* и *Archiearinae* равно (табл. 26, 27; рис. 41, 42). Однако величины относительного участия подсемейств в таксономической структуре фауны пядениц иные. В сибирском и европейском блоках доля ларентиин почти одинакова (отличается на 0.6 %) и примерно на 6 % выше, чем на Дальнем Востоке, составляя более половины всей фауны. Доля энномин тоже почти одинакова (отличается на 0.9 %) и примерно на 4 % ниже, чем на Дальнем Востоке. По сравнению с сибирской и европейской фаунами на Дальнем Востоке меньше доля *Sterrhinae* (на 1.4 % и 2.9 % соответственно). Этот "дефицит" видов ларентиинного филума пядениц (*Larentiinae* + *Sterrhinae*, по Беляеву, 2008), составляющий по сравнению с сибирской и европейской фаунами около 8 %, на Дальнем Востоке компенсирован увеличенной долей представителей геометринного филума подсемейств – *Ennominae*, *Geometrinae* и *Desmobathrinae*. Два последних подсемейства, хотя и составляют небольшой процент видов от всей фауны пядениц, однако на Дальнем Востоке в разы богаче видами, чем в Сибири и Европе.

Таким образом, таксономическая структура пядениц на уровне подсемейств достаточно сходна по всей северной, несубтропической Палеарктике, притом таковая в Сибири и Европе почти идентична, несмотря на весьма существенные отличия в богатстве видов и природных условиях. Фауна пядениц Дальнего Востока, ландшафтно более сходного с европейским блоком регионов, чем с сибирским, от обоих отличается большей долей видов из геометринного филума подсемейств (*Archiearinae* + *Ennominae* + *Desmobathrinae* + *Geometrinae*, по Беляеву, 2008) (на 9.5 % и 7.4 % соответственно). Следовательно, в рамках Северной Палеарктики в крупных долготных блоках территорий таксономическая структура пядениц на уровне подсемейств определяется не столько условиями среды, сколько историей формирования фауны. Поскольку ларентиинный филум в основном представлен хортофильными видами, а геометринный – дендрофильными, фауна пядениц Дальнего Востока имеет более лесной "облик" по сравнению с сибирской и европейской фаунами.

Наиболее широким, субкосмополитным суббореально-тропическим ареалом на Дальнем Востоке обладает только 1 вид – *Orthonama obstipata* F., считающийся активным мигрантом.

Голарктических видов на Дальнем Востоке насчитывается 35 (5.4 % всей фауны пядениц). В широтном аспекте они представлены арктическими (2 вида), арктогольцовыми (1 вид), арктобореальными (4 вида), арктотемператными (2 вида), бореальными (включая бореомонтанные) (6 видов) и температурными, которые составляют более половины всей голарктической ареалогической группы (20 видов, 57.1 %). По своим трансберингийским ареалам примыкают к голарктическим 4 вида с сибиро-американскими ареалами, из которых первых 2 – арктогольцовые, а третий и четвертый – бореальные. Наиболее узкими трансберингийскими ареалами обладают 2 дальневосточно-американских вида – это чукотско-аляскинский арктический *Entephria beringiana* Troubr. и известный из Магаданской области и северозападных районов Канады арктогольцовый *E. kidluitata* Munroe. Однако в связи со слабой изученностью распространения пядениц в арктической Сибири, для которой не характерны виды с узкими ареалами, в данной работе оба эти вида рассматриваются в сибиро-американской ареалогической группе.

Анализ ареалогического состава пядениц Дальнего Востока проводился по двум взаимодополняющим параметрам – широтной и долготной составляющей; от более широких ареалов к более узким и от более северных – к более южным (табл. 28).

За голарктическими по широте распространения следуют транспалеарктические (включая трансевразийские) виды, которые на Дальнем Востоке насчитывают 144 вида (22.2 % от всей фауны пядениц региона). Для целей анализа выделение в отдельную

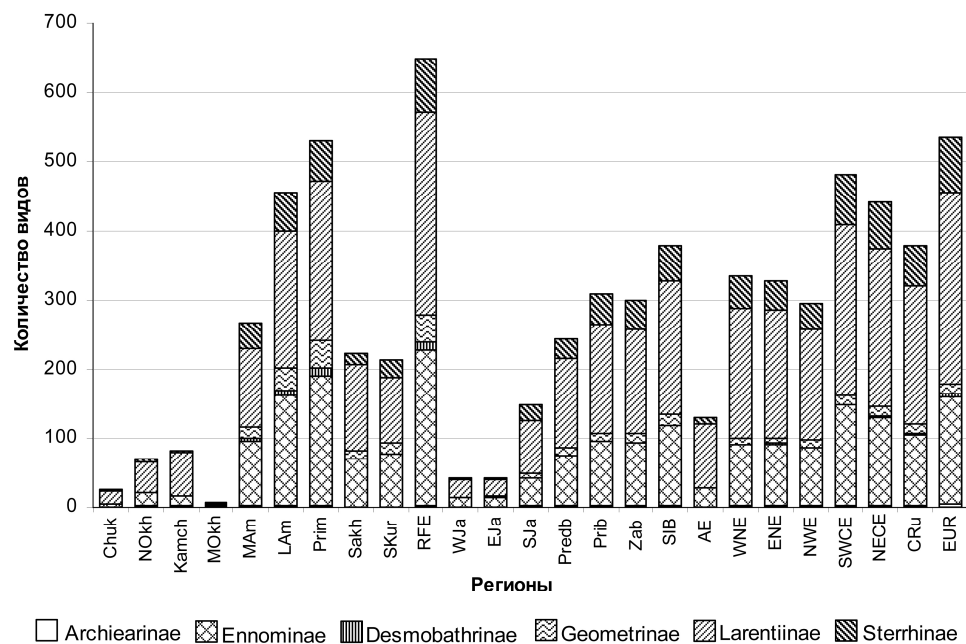


Рис. 41. Видовое богатство подсемейств пядениц по анализируемым регионам.

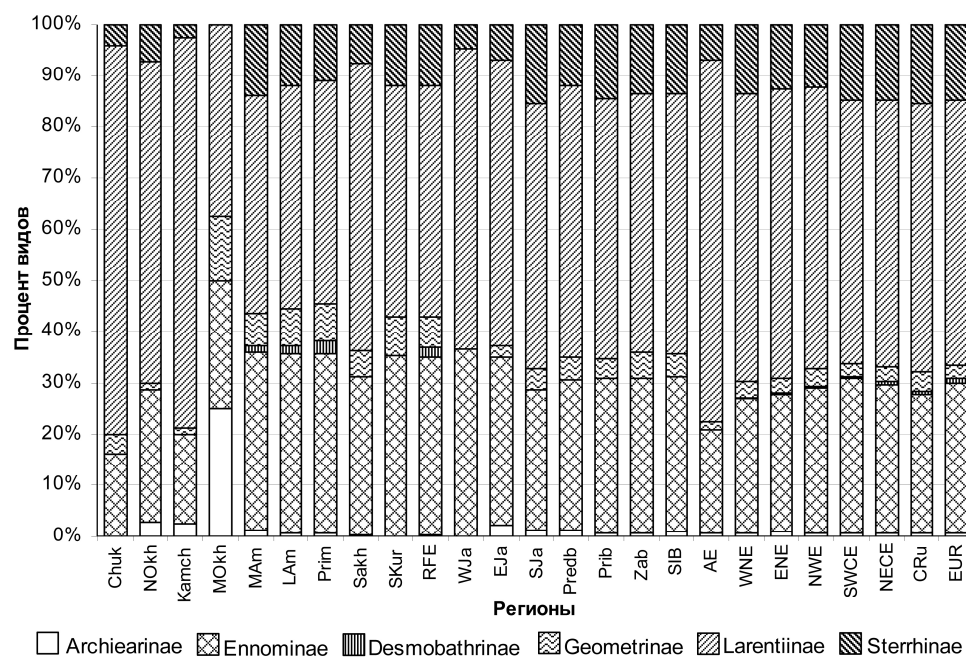


Рис. 42. Участие подсемейств пядениц в фауне анализируемых регионов

Т а б л и ц а 28

Ареалогическая структура пядениц Дальнего Востока

| Долготные группы ареалов                 | Обозначения | Широтные группы ареалов |                |                 |                   |             |                           |            |                |               |                         |                          |                             |                          | Всего видов в долготной группе |                       |
|--|-------------|-------------------------|----------------|-----------------|-------------------|-------------|---------------------------|------------|----------------|---------------|-------------------------|--------------------------|-----------------------------|--------------------------|--------------------------------|-----------------------|
|  |             | Арктическая             | Арктогольцовая | Арктобореальная | Аркто-температная | Температная | Температно-субтропическая | Бореальная | Бореомонтанная | Суббореальная | Суббореальная монтанная | Суббореальная альпийская | Суббореально-субтропическая | Суббореально-тропическая |                                | Субтропикотропическая |
| Субкосмоплитная                          | СКос        | 0                       | 0              | 0               | 0                 | 0           | 0                         | 0          | 0              | 0             | 0                       | 0                        | 0                           | 1                        | 0                              | 1                     |
| Голарктическая                           | Гол         | 2                       | 1              | 4               | 2                 | 20          | 0                         | 4          | 2              | 0             | 0                       | 0                        | 0                           | 0                        | 0                              | 35                    |
| Сибиро-американская                      | СибАм       | 1                       | 3              | 0               | 0                 | 0           | 0                         | 2          | 0              | 0             | 0                       | 0                        | 0                           | 0                        | 0                              | 6                     |
| Транспалеарктическая                     | ТрПал       | 0                       | 1              | 1               | 0                 | 81          | 5                         | 3          | 9              | 40            | 0                       | 0                        | 4                           | 0                        | 0                              | 144                   |
| Субтранспалеарктическая                  | СТрПал      | 0                       | 1              | 0               | 0                 | 15          | 0                         | 0          | 1              | 2             | 0                       | 0                        | 0                           | 0                        | 0                              | 19                    |
| Амфипалеарктическая                      | АмПал       | 0                       | 0              | 0               | 0                 | 0           | 0                         | 0          | 0              | 1             | 0                       | 0                        | 2                           | 0                        | 0                              | 3                     |
| Сибиро-дальневосточная полисекторная     | СибДВп      | 0                       | 0              | 1               | 0                 | 9           | 0                         | 3          | 4              | 18            | 0                       | 0                        | 2                           | 0                        | 0                              | 37                    |
| Сибиро-дальневосточная континентальная   | СибДВк      | 0                       | 1              | 2               | 0                 | 3           | 0                         | 3          | 0              | 28            | 1                       | 0                        | 0                           | 0                        | 0                              | 40                    |
| Центральнопалеарктическо-дальневосточная | ЦПДВ        | 0                       | 0              | 0               | 0                 | 0           | 0                         | 0          | 0              | 6             | 0                       | 0                        | 0                           | 0                        | 0                              | 6                     |
| Дальневосточная полисекторная            | ДВп         | 0                       | 0              | 0               | 0                 | 3           | 0                         | 0          | 1              | 165           | 18                      | 1                        | 73                          | 0                        | 0                              | 262                   |
| Дальневосточная континентальная          | ДВк         | 0                       | 0              | 0               | 0                 | 0           | 0                         | 0          | 2              | 57            | 3                       | 0                        | 6                           | 0                        | 0                              | 66                    |
| Дальневосточная океаническая             | ДВо         | 0                       | 0              | 1               | 0                 | 0           | 0                         | 4          | 0              | 11            | 3                       | 0                        | 6                           | 0                        | 0                              | 25                    |
| Дальневосточно-индо-малайская            | ДВИМ        | 0                       | 0              | 0               | 0                 | 0           | 0                         | 0          | 0              | 0             | 0                       | 0                        | 0                           | 4                        | 2                              | 6                     |
| Всего видов в широтной группе            |             | 3                       | 7              | 9               | 2                 | 131         | 5                         | 19         | 19             | 328           | 25                      | 1                        | 93                          | 5                        | 2                              | 649                   |

группу трансевразийских видов, характеризующихся отсутствием в Северной Африке, не существенно, поэтому мы рассматриваем их в общей транспалеарктической группе. В широтном аспекте транспалеаркты представлены арктическими и арктогольцовыми (по 1 виду), арктобореальными (1 вид), бореальными (включая бореомонтанные) (11 видов), температурными (82 вида), температурно-субтропическими (5 видов), суббореальными (40 видов) и суббореально-субтропическими (4 вида) пяденицами. Как и в голарктической группе, в транспалеарктической группе на Дальнем Востоке преобладают температурные виды пядениц, притом почти в той же доле (56.9 %). В отличие от голарктической группы, среди транспалеарктов появляются в заметной доле более южные суббореальные и суббореально-субтропические виды (30.6 % от всех пядениц этой широтной группы).

Среди других широкоареальных видов имеется очень небольшая, 3 вида (0.5 % от всей дальневосточной фауны), группа амфипалеарктических пядениц (*Heterolocha*



*laminaria* H.-S., *Colotois pennaria* L. и *Triphosa dubitata* L.). На востоке и западе ареала они представлены достаточно хорошо обособленными подвидами (или видами?). По широтной приуроченности первые 2 вида – суббореально-субтропические, второй вид в Европе – температурно-субтропический, а на Дальнем Востоке – суббореально-субтропический, причем на севере не достигает даже Приамурья.

Субтранспалеарктические (включая субтрансевразийские) виды характеризуются тем, что на востоке или западе ареала не достигают соответствующей окраины Евразии. Среди пядениц Дальнего Востока почти неизвестны виды, которые бы заметно проникали за Урал в европейскую часть России, не заселяя при этом более или менее широко Западную Европу (кроме *Polythrena coloraria* H.-S., проникающего на запад до Карелии, и *Megaspilates mundataria* Stoll, достигающего Румынии). Во избежание выделения излишнего количества мелких ареалогических групп, несущественных для нашего анализа, эти виды отнесены в транспалеарктическую долготную группу. Очевидно завозные в среднюю полосу России *Larerrannis orthogrammaria* Wehrli и *Eupithecia repentina* Vojn. et De Laev. отнесены к дальневосточной группе.

Таким образом, в данной работе субтранспалеарктическими мы называем те виды фауны Дальнего Востока, которые не достигают тихоокеанского побережья или достигают его в узкой зоне Северного Приамурья. (Обычно такие виды называют евро-сибирскими, но это не вполне корректно – глубина проникновения их ареала на Дальний Восток достаточно велика для более широкой трактовки этого типа ареала). Этих видов насчитывается 19, в широтном аспекте они включают 1 арктогольцовый вид, 1 – бореомонтанный, 15 температурных и 2 суббореальных. По своей характеристике температурные виды субтрансевразийской группы напоминают голарктические и транспалеарктические с суженной зональной приуроченностью в дальневосточной части ареала за счет выпадения суббореальной зоны.

На Дальнем Востоке имеется обширная группа видов, общая с различными регионами Сибири, объединенная нами в сибиро-дальневосточную ареалогическую группу (77 видов, 11,9 % от дальневосточной фауны пядениц). Среди них 1 вид арктогольцовый, 3 вида арктобореальных, 12 видов бореальных и бореомонтанных, 2 суббореально-субтропических, но большинство видов – 47 (61 % от всех сибиро-дальневосточных) – отнесено к суббореальной широтной группе, с учетом того, что наиболее южная часть Сибири (в основном степная и лесостепная, а также пояс горной тайги Алтая и Саян) отнесена к суббореальной зоне (Исаченко, 2002).

В долготном аспекте сибиро-дальневосточные виды могут быть подразделены на 2 почти равные по объему группы – полисекторную (37 видов), охватывающую как континентальные, так и приокеанические территории Дальнего Востока (Камчатку, Курильские и Японские острова), и континентальную (40 видов), ограниченные в своем распространении на Дальнем Востоке материковой частью Азии и лишь иногда проникающую на Сахалин. Характерно, что полисекторная группа представлена лесными и луговолесными видами (например, *Spilopera debilis* Butl., *Macaria shanghaiaria* Wlk., *Comibaena atoenaria* Oberth. и др.), тогда как в континентальной – большинство пядениц имеют ярко выраженный степной преферendum. На Дальнем Востоке они обычно занимают хорошо дренированные инсоляционные биотопы – задернованные песчаные наносы, каменистые склоны, скалистые и глинистые обрывы (*Scopula aequifasciata* Christ., *Jankowskia bituminaria* Led., *Scotopteryx acutangulata* Inoue, *Idaea dohlmanni* Hed., *Chiasmia saburraria* Ev., *Horisme scotosiata* Gn., *Pterygnophos creperaria* Ersch. и др.), составляя существенный компонент ксеро-термофильного "западноприморского" фаунистического комплекса пядениц (Беляев, 2006б).

Невелика группа дальневосточных видов пядениц, широко заселяющих Центральную Азию и, в большинстве случаев, юг Сибири, и проникающих к Тихому океану на востоке своего ареала (6 видов, 0.9 % дальневосточной фауны пядениц). Эта группа ареалогически неоднородна, однако на Дальнем Востоке имеет четко выраженную приуроченность к наиболее сухим и теплообеспеченным местообитаниям на западе Приморья и юго-западе Приамурья, что позволяет для целей данной работы объединить их в одну группу. Ареалогически уникальным из них для Дальнего Востока является *Apocheima cinerarius* Ersch., который распространен в Средней Азии, Западном и Северном Китае и проникает на Дальний Восток только на крайнем юго-западе Приморского края. Возможно, этот недавно обнаруженный у нас серьезный вредитель садово-парковых насаждений служит примером современной инвазии в соответствии с текущим трендом глобального потепления климата (Beljaev, Ponomarenko, 2005).

Виды дальневосточной ареалогической группы количественно преобладают над всеми другими группами, вместе взятыми, составляя 54.4 % от всех пядениц Дальнего Востока). Однако из них только 1 арктобореальный, 5 – бореальных и бореомонтанных и 3 температурных вида. Подавляющее большинство видов пядениц дальневосточной группы относится к суббореальной и суббореально-субтропической широтным группам (52.8 % от всех пядениц Дальнего Востока и 97.2 % от пядениц дальневосточной группы). Эти виды, собственно, и составляют восточноазиатский (палеаркхеоарктический) компонент дальневосточной фауны пядениц. По современным представлениям о распространении пядениц в Восточной Азии, дальневосточных суббореальных видов пядениц (258 видов) на Дальнем Востоке в 3 раза больше, чем суббореально-субтропических. Однако эти цифры достаточно условны, поскольку южные границы ареалов пядениц в Китае слабо изучены. По этой причине разделение дальневосточных пядениц на эти две широтные группы далее не обсуждается. С целью избежания многочисленных повторов наименования "дальневосточные суббореальные и суббореально-субтропические виды" мы их будем именовать как "восточноазиатские виды", в соответствии с их зоогеографической принадлежностью.

По долготной составляющей восточноазиатские виды пядениц для целей нашего анализа можно разделить на 3 долготные подгруппы – полисекторную, охватывающую своим распространением материковые части Восточной Азии, Японские и Курильские острова; континентальную, виды которой распространены только на материке; и океаническую, виды которой известны только с упомянутых островов. В целом в фауне Дальнего Востока восточноазиатские полисекторные виды составляют три четверти от всех восточноазиатских (257 видов, 74.5 %). Восточноазиатских континентальных видов пядениц насчитывается 66 (19.2 % от всех восточноазиатских), а океанических – 20 (5.8 %). Первые на Дальнем Востоке отмечены только в Приморье и Приамурье, вторые – на Сахалине и/или Южных Курильских островах. К восточноазиатским континентальным видам отнесены также условные эндемики, известные только из Приморья или Приамурья (см. ниже).

Группа дальневосточно-индо-малайских видов очень невелика – 6 видов (0.9 % всей фауны). Это 4 суббореально-тропических вида, широко распространенных по югу Дальнего Востока и 2 субтропико-тропических вида (*Luxiaria amasa* Butl. и *Episteira nigrilinearia* Leech), вероятно, залетных, отмеченных только по 1 экземпляру на самом юге Приморского края. Такое низкое количество суббореально-тропических видов пядениц на Дальнем Востоке отражает факт сравнительно узкой зональной валентности пядениц – обычно их виды населяют 1 или 2 соседние природные зоны и редко имеют более широкие ареалы.

Эндемизм дальневосточных пядениц требует самостоятельного рассмотрения, поскольку в особенностях распространения именно этой группы сохраняются следы фауногенетической истории территорий.

В Арктике дальневосточных эндемиков нет, что не является неожиданным исходя из общего характера распространения арктических видов и плейстоценовой истории Берингийского региона.

В бореальной зоне обнаружено 8 видов пядениц, которых можно признать эндемиками или субэндемиками Дальнего Востока России. Из них "строгих" эндемиков 5, из которых 2 (*Eupithecia lvovskyi* Mironov и *E. pseudosatyrate* Djak.) – эндемики полуострова Камчатка. Из остальных эндемиков 1 вид – *Xanthorhoe kamtschatica* Djak. – арктобореальный, известен с полуострова Камчатка, Командорских островов, северных Курил, юга Магаданской области и Чукотского полуострова, 1 – *Operophtera peninsularis* Djak. – бореальный, распространен на полуострове Камчатка, юге Магаданской области и острове Сахалин, и 1 вид – *X. okhotinaria* Beljaev et Vasil. – известен с полуострова Камчатка, низовьев Амура и гор Сихотэ-Алиня. Из субэндемичных видов *E. kurilensis* Bryk – ярко выраженный бореальный океанический вид, распространенный на полуострове Камчатка, острове Сахалин, Курильских о-вах и острове Хоккайдо; *E. zibellinata* Christ. – температурный вид, населяющий полуостров Камчатка, остров Сахалин, Приамурье, Приморье и остров Хоккайдо, и *X. rectantemediana* Wehrli, обладающий почти таким же ареалом, дополненным только высокогорьями острова Хонсю. Из перечисленных видов 6 первых явно тяготеют к бореальной зоне Дальнего Востока, прилегающей к Охотскому морю, и могут быть названы как охотоморские бореальные эндемики. *E. zibellinata* и *X. rectantemediana* отличаются тем, что вполне обычны в низкогорьях и долинах Приамурья и Приморья, не проявляя здесь черт бореальной приуроченности. Здесь они проявляют себя как типичные дальневосточные суббореальные виды, хотя их ограниченное распространение в северной Японии свидетельствует против их восточноазиатского происхождения.

Таксономически из перечисленных пядениц все виды рода *Eupithecia* Curt. – отчетливо обособленные виды, принадлежащие группе *satyrata*. Однако родственные связи камчатских эндемиков с другими видами своей группы не очевидны, что свидетельствует об их давней дифференциации. На основании ряда морфологических сходств можно предположить, что *E. kurilensis* Bryk обособилась в результате дифференциации общего предка группы, состоящей из транспалеарктического *E. absinthiata* Cl., неарктического *E. coagulata* Gn. и восточноазиатского *E. interpunctaria* Inoue. *E. pseudosatyrate* Djak., судя по характерной форме ункуса и набору корнотусов, возможно, ближе к неарктическому *E. nimbicolor* Hulst, чем к внешне сходному голарктическому *E. satyrata* Hbn. Из остальных эндемичных пядениц *Xanthorhoe kamtschatica* Djak. – хорошо обособленный вид, родственник североамериканской бореальной группе видов этого рода, включающей *X. pontiaria* Taylor, *X. fossaria* Taylor и *X. algidata* Möschl. *Operophtera peninsularis* тоже близок не к палеарктическим видам рода, а, вероятно, к американскому *O. bruceata* Hulst. *X. rectantemediana* и *X. okhotinaria*, в отличие от предыдущих видов, имеют вполне очевидных сестринских аллопатрических евро-сибирских викариантов – *X. designata* Hufn. и *X. spadicearia* Den. et Schiff. соответственно. Из этого перечисления видно, что охотоморские эндемики образуют комплекс видов разного происхождения, ограниченного, в основном, бореальной зоной Голарктики.

В суббореальной зоне узкоареальные дальневосточные виды можно разделить на 2 обширные группы. Первая из них – так называемые условные эндемики – виды, описанные с территории юга Дальнего Востока, и до сих пор нигде более не обнаруженные (24 вида). Это, главным образом, пяденицы, известные по немногим, иногда только типовым экземплярам, нередко не ревизованным (*Hydrelia tenera* Stgr., *H. musculata* Stgr., *Biston hypoleucos* N. Kusn., *Hydria veterinata* Christ., *Eupithecia praeapupillata* Wehrli и др.). Кроме того, сюда входит большая группа "зимних" пядениц, неизвестных из Китая и Кореи по

причине слабой изученности их фауны пядениц холодного сезона (*Alsophiloides kurentzovi* Viid., *Phigaliohybernia latifasciaria* Beljaev, *Phigalia viridularia* Beljaev, *Pterotocera insignilinearis* Beljaev, *Pterotocera ussurica* Djak. и др.) (Беляев, 1996). Имеется высокая вероятность того, что почти все условно эндемичные виды будут обнаружены в провинциях Северного Китая, либо будут синонимизированы с известными видами, распространенными в соседних регионах. Поэтому они были включены (тоже, условно) в восточноазиатскую континентальную ареалогическую группу.

Вторая группа не является строго эндемичной на Дальнем Востоке России, а охватывает в своем распространении также горы севера Корейского полуострова и/или горы северной Японии. Выше они были распределены по соответствующим долготным подразделениям восточноазиатской группы, но в качестве достаточно узкоареальных видов со сходным распространением и экологическими предпочтениями могут быть объединены в 2 высотные ареалогические группы – дальневосточную суббореальную альпийскую (1 вид, *Entephria amplicosta* Inoue) и дальневосточную суббореальную монтанную (24 вида).

Пяденица *Entephria amplicosta* известна из высокогорий Приморского края и Японии (Хоккайдо и Хонсю), где населяет каменистые горнотундровые биотопы. Этот единственный альпийский эндемичный вид пядениц на Дальнем Востоке, судя по внешнему виду бабочек, а также строению кистей вальвы с уникально широким дистальным выростом в гениталиях самцов, может быть сестринским к североамериканскому бореальному виду *E. aurata* Packard. Исключительный характер эндемизма и вероятный викариетет с американским видом говорит о том, что на самом деле *E. amplicosta* может быть не альпийским, а петрофильным бореомонтанным видом, и может быть обнаружен значительно севернее известного ареала – в бореальной зоне Сахалина и севера Хабаровского края, возможно и на Камчатке. С учетом этих предположений его следует отнести к группе охотоморских бореальных эндемиков.

Пяденицы из дальневосточной суббореальной монтанной ареалогической группы (включая как полисекторные, так и континентальные и океанические виды) имеют выраженный преферентум к влажным хвойным и смешанным лесам гор южного Приамурья и Приморья, севера полуострова Корея и северной Японии, сформированным различными видами пихт, елей, пятихвойной кедровой корейской сосной с участием различных широколиственных пород. На Дальнем Востоке России таких видов насчитывается 24: *Taeniophila unio* Oberth., *Garaeus mirandus* Butl., *Macaria fuscaria* Leech, *Arbognophos amoenaria* Stgr., *Alcis medialbifera* Inoue, *Protoboarmia faustinata* Warr., *Mujiaoshakua plana* Wilem., *Aoshakuna lucia* Th.-Mieg, *Chlorissa inornata* Mats., *Xanthorhoe evae* Viid., *Pelurga onoi* Inoue, *Entephria amplicosta* Inoue, *Praethera anomala* Butl., *P. praefecta* Prt., *Pennithera comis* Butl., *Pennithera djakonovi* Kurentz., *Heterothera kurentzovi* Choi, Viid. et Vasiur., *H. quadrifulta* Prt., *H. serrataria* Prt., *Eustroma aerea* Butl., *Hysterura declinans* Stgr., *Asthena sachaliensis* Mats., *Hastina subfalcaria* Christ., *Perizoma illepida* Inoue и *Martania saxea* Wilem. Абсолютное большинство из них распространено как на материке, так и на островах (19 видов, 79.2 %), 3 вида относятся к континентальным (*Hysterura declinans*, *Pennithera djakonovi* и *Heterothera kurentzovi*, однако последний вид известен также на Сахалине) и 3 вида известны только на островах (*Macaria fuscaria*, *Praethera anomala* и *P. praefecta*).

В Приморском крае пяденицы из дальневосточной суббореальной монтанной группы достигают своей максимальной численности в елово-пихтовых лесах верхнего пояса гор. Многие из них на личиночной стадии трофически связаны с хвойными породами. Это, по крайней мере, *Taeniophila unio* Oberth., *Garaeus mirandus* Butl., *Alcis medialbifera* Inoue, *Asthena sachaliensis* Mats., *Arbognophos amoenaria* Stgr., *Protoboarmia faustinata*

Warr., *Aoshakuna lucia* Th.-Mieg, *Mujiaoshakua plana* Wilem., *Macaria fuscaria* Leech, *Pennithera comis* Butl., *Heterothera serrataria* Prt., и, вероятно, остальные виды, относимые к трибе Therini: *Praethera anomala*, *P. praefecta*, *Pennithera djakonovi* Kurentz., *Heterothera quadrifulta* Prt., *H. kurentzovi* – всего 16 видов. Кроме того, имеется группа пядениц со сходной экологией, кормовые растения гусениц которых иные или неизвестны (*Hastina subfalcaria* Stgr., *Perizoma illepida* Prt., *Chlorissa inornata* Mats., *Xanthorhoe evae* Viid., *Pelurga onoi* Inoue, *Eustroma aerea* Butl., *Hysterura declinans* Stgr., *Martania saxea* Wilem.).

Припономорский массив горных смешанных и хвойных лесов отделен от их экологического аналога в Тибете обширными пространствами Северного Китая, исходно занятыми сравнительно сухими дубово-широколиственными с участием двухвойных сосен и можжевельников, что затрудняет фаунистический обмен между япономорским и тибетским массивами. Это находит отражение в том, что из дальневосточных видов пядениц, на личиночной стадии являющихся филлофагами хвойных, только 4 вида приводятся также из Центрального и Юго-Западного Китая – *Ourapteryx maculicaudaria* Motsch., *Bupalus vestalis* Stgr., *Xerodes albonotaria* Brem. и *Heterothera postalbida* Wilem., причем из них только 2 первых вида тяготеют в Приморском крае к горным хвойным лесам, тогда как гусеницы *X. albonotaria* питаются на любых хвойных, включая можжевельниковые, а *H. postalbida* специализирован на питании на двухвойных соснах. Дальневосточных хвоегрызущих видов пядениц, общих с сибирскими и европейскими хвойными лесами, больше – 9 видов. Это голарктический *Macaria signaria* H.-S., общие с Европой и Сибирью *Heterothera serraria* Lien. et Zell., *M. liturata* Cl., *Thera obeliscata* Hbn. и *Bupalus piniaria* L. (однако 2 последних вида заходят на Дальний Восток только в Амурскую область, населяя там сосняки), а также общие со Средней и Восточной Сибирью – *M. continuaria* Ev., *Erannis jacobsoni* Djak., *Th. bellisi* Viid. и *H. taigana* Djak. Но даже в целом количество неэндемичных видов хвоегрызущих пядениц далеко не достигает количества субэндемичных дальневосточных пядениц из этой же трофической группы (13 видов против 16).

В рассматриваемой ареалогической группе, кроме эндемичных видов, на Дальнем Востоке имеется 5 моно- и олиготипических родов пядениц, которых можно тоже признать эндемичными для рассматриваемой территории – *Taeniophila* Stgr., *Arbognophos* Viid., *Aoshakuna* Mats., *Mujiaoshakua* Inoue и *Praethera* Viid., все – из трофической группы хвоегрызущих пядениц. Из перечисленных таксонов весьма обособленный род *Mujiaoshakua*, например, имеет сестринский род *Epichrysodes* Han et Stün., в горах Центрального Китая (Beljaev, 2007). Из нехвоегрызущих видов этой ареалогической группы морфологической обособленностью в своих родах выделяются *Chlorissa inornata* Mars., *Xanthorhoe evae* Viid. и *Pelurga onoi* Inoue. Родственные дальневосточным виды родов *Hastina* Moore и *Hysterura* Warr. обнаруживаются в южной части Китая, Гималаях и северо-восточной Индии.

Таким образом, ядро дальневосточной суббореальной монтанной ареалогической группы пядениц Дальнего Востока составляют виды и даже роды, эндемичные и субэндемичные северной части япономорского региона. В большинстве случаев их викарианты на других территориях не обнаруживаются вовсе или обнаруживаются в горных лесах тибетско-гималайского региона. Иногда вероятные сестринские виды имеются в местной фауне, но тогда они трофически связаны с листовыми древесными растениями (*Alcis medialbifera* Inoue – *A. angulifera* Burl., *Protoboarmia faustinata* Warr. – *P. simpliciaris* Leech).

Обобщая сведения по эндемизму пядениц Дальнего Востока России, следует подчеркнуть, что рассмотренные эндемичные виды тяготеют, с одной стороны, к горным хвойным и смешанным лесам субпацифического и пацифического сектора суббореальной зоны Дальнего Востока, а с другой – к тем же секторам бореальной зоны региона,

занятым преимущественно мелколиственными лесами и горными тундрами (к этой группе мы склонны относить также *Entephria amplicosta* Inoue). В первом случае оригинальность эндемиков высока, а их родственные связи не прослеживаются за пределами региона или прослеживаются с тибетско-гималайской фауной. В группе же бореальных эндемиков викариетет прослеживается с американскими и евро-сибирскими бореальными видами пядениц. Эти различия в характере викарирования свидетельствуют о существенной исторической обособленности охотоморской и северо-япономорской фауны пядениц, несмотря на их тесное пространственное соседство, что ставит вопрос о длительном существовании географического барьера между областями формирования обеих групп эндемиков. В этой связи обращает на себя внимание тот факт, что ареалы всех охотоморских эндемиков (кроме *Entephria amplicosta* Inoue) пересекаются на полуострове Камчатка, который традиционно считается лишенным своеобразия фауны чешуекрылых. Не исключено, что в лице охотоморских эндемиков мы имеем остатки холодолюбивой палеоарктической корякско-камчатской фауны, связанной с притихоокеанскими мелколиственными лесами и отделенной от материковой Азии Охотским морем и Пенжинско-Анадырской депрессией. По-видимому, глубокими похолоданиями среднего и верхнего плейстоцена эта фауна была сильно повреждена и частью смещена на юг, в область контакта с япономорской фауной, заняв в ней мелколиственные и травянисто-кустарниковые местообитания в верхнем горном поясе.

# РЕГИОНАЛЬНОЕ ВИДОВОЕ БОГАТСТВО, ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПЯДЕНИЦ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

По регионам Дальнего Востока наблюдаются значительные различия в видовом богатстве (табл. 25) и таксономической и ареалогической структуре населяющих их видов пядениц. Сравнение регионов по ареалогической структуре проведено только по долготной составляющей ареала как более информативной для целей данного исследования (табл. 29; рис. 43, 44).

Т а б л и ц а 29

Распределение видов пядениц из разных ареалогических групп по регионам Дальнего Востока

| Регионы | Долготные группы (количество видов / % от всех видов группы в фауне региона) |         |        |          |         |        |         |         |        |          |         |         |        |
|---------|--|---------|--------|----------|---------|--------|---------|---------|--------|----------|---------|---------|--------|
|         | СКос   | Гол     | СибАм  | ТрПал    | СТрПал  | АмПал  | СибДВп  | СибДВк  | ЦПДВ   | ДВп      | ДВк     | ДВо     | ДВИМ   |
| Chuk    | 0/0  | 11/31.4 | 5/83.3 | 5/3.5    | 0/0     | 0/0    | 1/2.7   | 2/5     | 0/0    | 1/0.4    | 0/0     | 0/0     | 0/0    |
| NOkh    | 0/0  | 24/68.6 | 5/83.3 | 21/14.6  | 4/21.1  | 0/0    | 7/18.9  | 7/17.5  | 0/0    | 2/0.8    | 0/0     | 0/0     | 0/0    |
| Kamch   | 0/0  | 25/71.4 | 1/16.7 | 36/25.0  | 0/0     | 0/0    | 10/27.0 | 0/0     | 0/0    | 4/1.5    | 0/0     | 5/20.0  | 0/0    |
| MAm     | 1/100  | 23/65.7 | 1/16.7 | 108/75.0 | 11/57.9 | 0/0    | 27/73.0 | 26/65.0 | 4/66.7 | 49/18.8  | 17/25.8 | 0/0     | 1/16.7 |
| LAm     | 1/100  | 29/82.8 | 1/16.7 | 128/88.9 | 8/42.1  | 2/66.7 | 33/89.2 | 25/62.5 | 3/50.0 | 183/70.1 | 38/57.6 | 0/0     | 4/66.7 |
| Prim    | 1/100  | 18/51.4 | 0/0    | 126/87.5 | 3/15.8  | 3/100  | 33/89.2 | 26/65.0 | 5/83.3 | 244/93.5 | 63/95.5 | 0/0     | 6/100  |
| Sakh    | 1/100  | 23/65.7 | 0/0    | 91/63.2  | 0/0     | 2/66.7 | 16/43.2 | 4/10.0  | 2/33.3 | 72/27.6  | 1/1.5   | 11/44.0 | 1/16.7 |
| SKur    | 0/0  | 12/34.3 | 0/0    | 63/43.8  | 0/0     | 1/33.3 | 17/45.9 | 0/0     | 0/0    | 103/39.5 | 0/0     | 18/72.0 | 1/16.7 |

Примечание. Обозначения регионов см. табл. 24, обозначения долготных групп см. табл. 28.

Фауна пядениц Чукотского региона насчитывает 25 видов и является самой бедной среди рассматриваемых регионов (кроме слабо изученного Средне-Охотоморского региона). Судя по размещению основных пунктов сборов бабочек, фаунистический список пядениц Чукотского региона характеризует, прежде всего, население тундровых и гольцовых экосистем. Таксономическая структура фауны пядениц региона достаточно своеобразна. Практически фауна состоит из ларентиин (76 %) и энномин (16 %), соотношение удельного веса которых очень близко к таковому в фауне пядениц Камчатского ре-

гиона (табл. 25). Большинство видов пядениц Чукотского региона распространено как в Евразии, так и Америке – виды с голарктическими сибиро-американскими ареалами в сумме составляют 64 % местной фауны пядениц, что по удельному весу значительно больше, чем в других регионах Дальнего Востока. Вторыми по численности видов являются транспалеаркты (20 %) (табл. 29).

Фаунистический список пядениц Северо-Охотоморского региона (70 видов) характеризует главным образом население зональных лиственничников, марей и подгольцового пояса. По таксономической структуре он отличается меньшим удельным весом ларентиин (62.9 %) и большим удельным весом энномин (25.7 %) и стеррин (7.1 %) по сравнению с соседним, Камчатским регионом, приближаясь на Дальнем Востоке по этим показателям к Сахалинскому региону (табл. 25). В Сибири близкий процент стеррин отмечен в соседнем Восточно-Якутском регионе (7 %), однако в нем значительно больший удельный вес энномин (32.6 %) и меньший – ларентиин (55.8 %). По удельному весу энномин Северо-Охотоморский регион близок к преимущественно бореальным по характеру растительности регионам Северной Европы. В Северо-Охотоморском регионе, как и Чукотском, наблюдается преобладание пядениц с евразийско-американскими ареалами, которые в сумме, однако, составляют заметно меньше половины местной фауны пядениц (41.4 %). Преобладание голарктических видов отличает эти 2 региона от остальных территорий Дальнего Востока. Вторую по значительности ареалогическую группу этих чешуекрылых, как и на Чукотке, составляют транспалеарктические и субтранспалеарктические пяденицы, которые имеют здесь значительно больший удельный вес (35.7 %) (табл. 29).

Фауна пядениц Камчатского региона, несмотря на большую площадь и сравнительно южное положение региона (между широтами Санкт-Петербурга и Киева), сравнительно бедна (81 вид). Её можно признать выявленной относительно полно (Beljaev, Vasilenko, 2002). Таксономическая структура пядениц Камчатки весьма своеобразная. Здесь очень высокий процент ларентиин (76.5 %, самое большое значение по всем регионам), низкий – энномин (17.3 %, ниже только в Чукотском регионе), почти полное отсутствие стеррин (только 2 вида, 2.5 %, что является наиболее низким относительным показателем по всем блокам регионов) (табл. 25). В целом, по таксономической композиции фауна пядениц Камчатского региона наиболее близка к фауне арктического европейского региона.

Структура удельного веса видов с различными типами ареалов в Камчатском регионе заметно отличается от таковой в соседнем Северо-Охотоморском регионе. Здесь преобладают транспалеарктические виды (44.5 % всей фауны региона). Голарктические и сибиро-американские виды вместе заметно уступают транспалеарктам (32.1 %). Третью по разнообразию ареалогическую группу составляют сибиро-дальневосточные виды пядениц (12.3 %), которой лишь на один вид уступает дальневосточная ареалогическая группа (11.1 %) (табл. 29).

Из Средне-Охотоморского региона известно только 8 видов пядениц, что, по крайней мере, на порядок меньше их ожидаемого количества. Поэтому фауна пядениц региона не обсуждается.

В группе южных континентальных районов Дальнего Востока видовое богатство пядениц в разы больше, чем в северных. В наиболее западном из них, Средне-Амурском регионе известно 268 видов пядениц (41.3 % от дальневосточной фауны). По таксономической структуре местная фауна пядениц, как и в других южных континентальных территориях Дальнего Востока, характеризуется значительным падением доли ларентиин (до 42.5%) и ростом доли энномин (до 34.7 %). Заметно увеличивается также доля стеррин

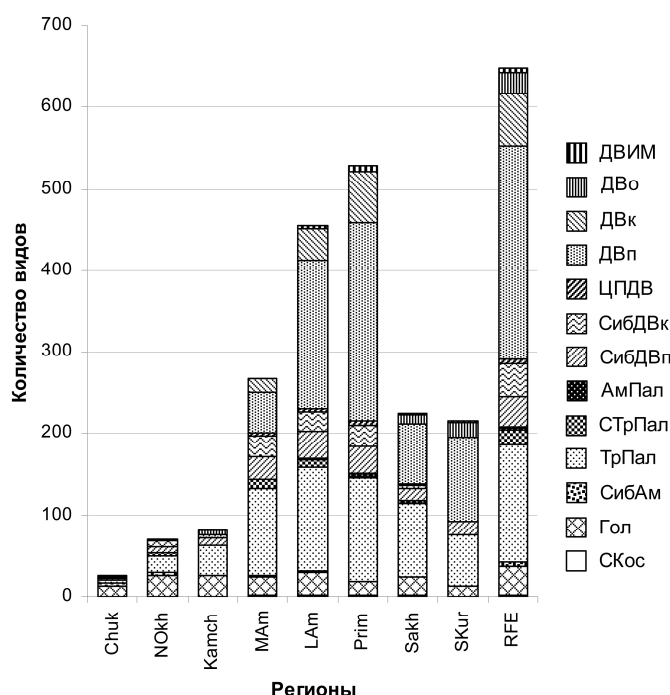


Рис. 43. Распределение количества видов пядениц из разных долготных групп ареалов по регионам Дальнего Востока. Обозначения регионов см. табл. 24, обозначения долготных групп см. табл. 28.

(до 13.8 %). Резко возрастает количество видов геометрин (в 17 раз), но их доля в фауне, в связи с резким ростом общего видового богатства, увеличивается только до 6.3 %. Впервые появляются *Desmobathrinae* (табл. 25). В целом, таксономическая структура фауны пядениц Средне-Амурского региона приближается к общедальневосточной. По структуре ареалогических групп пядениц в Средне-Амурском регионе, как и Камчатском регионе, преобладают транспалеарктические и субтранспалеарктические виды (в сумме 44.4 %). Вторую по видовому разнообразию ареалогическую группу здесь составляют дальневосточные виды (24.6 %), за ней следуют сибиро-дальневосточные (19.8 %). Голарктические виды занимают только четвертую позицию, занимая 8.6 % местной фауны пядениц (табл. 29). Ареалогическая структура пядениц Средне-Амурского региона отвечает его наиболее западному, переходному к Евро-Сибирской области Палеарктики, положению на Дальнем Востоке.

Фауна пядениц соседнего Нижне-Амурского региона – вторая по богатству на Дальнем Востоке (70.1 % всей фауны). Таксономическая структура пядениц Нижне-Амурского региона на уровне подсемейств отличается несколько большей долей ларентин и меньшей – стеррин. Заметный (в разы) рост числа выявленных видов геометрин и десмобатрин мало сказался на их участии в фауне в связи со значительным ростом общего видового богатства (табл. 25). По ареалогической структуре пядениц в Нижне-Амурском регионе преобладают виды дальневосточной ареалогической группы (48.6 %). Видов транспалеарктической и субтранспалеарктической групп в сумме только 29.9 %. Так же, как и в Средне-Амурском регионе, третьей по удельному весу является сибиро-дальневосточная группа (12.8 %) и четвертой – голарктическая (6.4 %) (табл. 29).



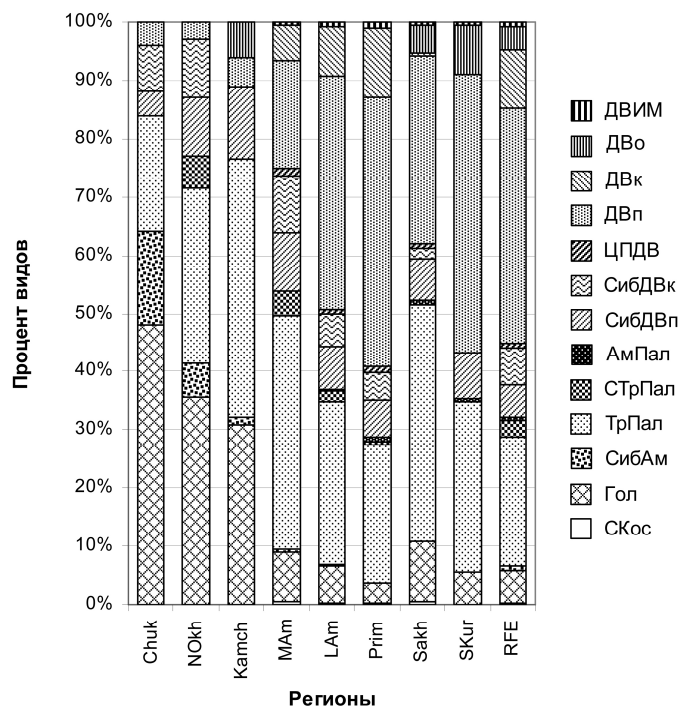


Рис. 44. Участие видов пядениц из разных долготных групп ареалов по регионам Дальнего Востока. Обозначения регионов см. табл. 24, обозначения долготных групп см. табл. 28.

В самом южном Приморском регионе видовое разнообразие пядениц наиболее высокое по дальневосточному региону (528 видов, 81.4 %). Соответственно, особенности таксономической структуры пядениц Приморского региона вполне соответствуют таковой в целом по Дальнему Востоку (табл. 25). Она почти идентична таковой в Нижне-Амурском регионе: относительное видовое богатство подсемейств отличается десятками долями процента. По ареалогической структуре здесь преобладают дальневосточные виды (58.1 %). Транспалеарктические и субтранспалеарктические виды составляют меньше четверти фауны (24.5 %). Сибиро-дальневосточные пяденицы представлены почти таким же количеством видов, как и в Нижне-Амурском регионе, однако, их удельный вес ниже (11.2 %). Голарктические виды имеют удельный вес, минимальный для всего Дальнего Востока (3.4 %) (табл. 29).

Островные регионы – Сахалинский и Южно-Курильский – отличаются заметно меньшим разнообразием пядениц, чем континентальные районы юга Дальнего Востока – Приамурье и Приморье, лежащие почти на тех же широтах. На Сахалине известно 224 вида, а на юге Курил – 215 видов этих бабочек. Таксономическая структура пядениц обоих регионов существенно отличается. На Сахалине, по сравнению с континентальными регионами юга Дальнего Востока, наблюдается заметное падение доли энномин (до 30.8 %) и геометрин (до 4.9 %) и существенный прирост доли ларентин (до 56.3 %), что структурно сближает фауну пядениц Сахалина с большинством европейских и сибирских регионов. Обращает на себя внимание низкая доля Sterrhinae – 7.6 %, почти как в европейской Арктике и Восточной Якутии. В Южно-Курильском регионе таксономи-

ческая структура пядениц, в отличие от Сахалина, довольно близка к таковой в континентальных регионах юга Дальнего Востока. Отмечается только несколько бо́льшая доля ларентиин (табл. 25).

Анализ ареалогической структуры пядениц обеих территорий также показывает значительные отличия между ними. В Сахалинском регионе вновь, как и в Средне-Амурском регионе, наблюдается преобладание транспалеарктических пядениц (40.7 %) над дальневосточными (37.5 %). Сибиро-дальневосточные виды пядениц (8.9 %) по количеству уступают голярктическим (10.3 %), соотношение сходно с таковым на Камчатке. В целом, фауна пядениц Сахалинского региона показывает заметно более северный облик, чем фауна соседнего Нижне-Амурского региона. В Южно-Курильском регионе, напротив, наблюдается преобладание дальневосточных видов, почти столь же выраженное, как и в Приморье, составляя более половины всей местной фауны. Участие транспалеарктических видов (29.3 %) приближается к таковому в Средне-Амурском регионе, оставаясь, однако, на треть меньше, чем на Сахалине. В целом, по структуре доминирующих ареалогических групп, фауна пядениц Южно-Курильского региона ближе всего к таковой Приморского региона (табл. 29).

Во всех рассмотренных блоках регионов – дальневосточном (табл. 25), сибирском (табл. 26), и европейском (табл. 27) видовое богатство пядениц существенно падает с продвижением на север. Однако, если в южных регионах Европы и Дальнего Востока разнообразие пядениц сопоставимо по количеству видов, то северные регионы Дальнего Востока значительно беднее арктической Европы. Так, в Европе разница в видовом богатстве пядениц между наиболее богатым и наиболее бедным регионом составляет 3.7 раза, а на Дальнем Востоке – 21.1 раза. Эти отличия вполне ожидаемы, поскольку условия среды арктической Европы несравненно мягче, чем на севере Дальнего Востока, что способствует распространению там многих бореальных и температных видов пядениц. Кроме того, в Европе отсутствуют серьезные физико-географические преграды для расселения видов на север, тогда как север Дальнего Востока отделен от более южных районов мощными горными поднятиями с обширными горнотундровой и нивальной зонами.

Интересные результаты дает сравнение фауны пядениц Приморского региона с биоценологически аналогичными территориями европейского блока регионов. В последнем наиболее близки к Приморскому краю по территории и наиболее богаты по видовому составу пядениц Австрия и Чехия, отличающиеся значительно более теплым и мягким климатом. Сумма площадей этих стран (162,7 тыс. км<sup>2</sup>) почти равна площади Приморского региона (табл. 24), а сумма видов пядениц – 468, что на 11% меньше видового богатства пядениц в Приморском крае. Сравнение укрупненного Амуро-Уссурийского надрегиона (в составе Средне-Амурского, Нижне-Амурского и Приморского регионов) (956.3 тыс. км<sup>2</sup>, 591 вид пядениц) с сопоставимыми по площади европейскими суббореальными регионами (Центрально-Российский, Юго-Западным и Северо-Восточным Центрально-Европейскими) (табл. 24, 27) показывает еще большие отличия в богатстве фауны в пользу Дальнего Востока.

Таким образом, фауна пядениц на юге Дальнего Востока, несмотря на более суровый климат, заметно богаче таковой в суббореальной лесной зоне Европы, а сопоставимое региональное их видовое богатство в Европе достигается в более теплой климатической зоне, чем на Дальнем Востоке. Это свидетельствует о том, что региональное богатство видов пядениц достаточно свободно связано с текущими условиями среды, очевидно, находясь в сильной зависимости от истории формирования фауны региона. Очевидно, на востоке Палеарктики пяденицы суббореальной зоны в большей мере адаптированы к суровости климата, чем на западе, что может свидетельствовать о более длительном периоде их адаптации к условиям среды с резкими сезонными отличиями, чем у пядениц Европы.

В таксономической структуре пядениц во всех трех блоках регионов отмечается сходная тенденция увеличения при продвижении на север доли ларентиин по сравнению с другими подсемействами – с 43 % и 51 % на юге Дальнего Востока и в Центральной Европе, до 76 и 70 % на севере этих регионов. Участие остальных подсемейств имеет более сложную картину. У стеррин бросается в глаза резкое обеднение подсемейства в приокеанических условиях Дальнего Востока по сравнению с континентальными, особенно значительное на наиболее холодных территориях с влажным океаническим климатом – на Чукотке и Камчатке. То же наблюдается и на севере Скандинавии. В континентальных бореальных и суббореальных районах Северной Евразии участие стеррин в фауне пядениц имеет близкие значения в интервале 12-15 % без выраженного роста участия в южных регионах. В подсемействе энномин тоже наблюдается резкое относительное падение разнообразия на тех же северных территориях, что и у стеррин. Однако, повышение роли этого подсемейства в наиболее южных регионах более существенное. Кроме того, существенный рост удельного веса этих пядениц вновь наблюдается в Западной и Восточной Якутии (36.6 % и 32.6 % соответственно), что заметно превышает те же показатели для южных регионов Сибири и достигает таковых на юге Дальнего Востока.

Подсемейство геометрин повсеместно занимает небольшую долю в региональном разнообразии пядениц, однако на юге Дальнего Востока существенно большую, чем на юге европейского и сибирского блоков регионов (до 7.5 % против 2.7–3.7% и 3.9–5 % соответственно). Этот возрастающий тренд долевого участия геометрин с запада на восток отличает геометрин от энномин, которые в южных регионах Сибири сохраняют долевого участие, характерное для европейских регионов (27–30 %). По-видимому, эти отличия между двумя последними подсемействами объясняются не климатическими причинами, а историей формирования региональных фаун. Подсемейство Archiearinae представлено почти повсеместно, но везде составляет очень низкий процент фауны, почти не влияя на ее композицию в целом. Преимущественно тропические Desmobathrinae нигде не проникают далеко на север и отсутствуют в рассмотренных регионах Сибири. В регионах Европы они представлены 1–4 видами, на юге Дальнего Востока – 12, большинство из которых (11 видов) относятся к специфической "зимней" экологической группе.

Очевидно, и для стеррин, и для энномин, холодный и влажный морской климат крайне неблагоприятен, тогда как ларентиины легче адаптируются к микротермным условиям среды. Энномины, по-видимому, более устойчивы к низким зимним температурам, чем стеррины, повышая свое относительное участие в фаунах пядениц континентальных районов севера бореальной зоны Сибири, обладающих очень суровой зимой, но более или менее обеспеченных летним теплом. Геометрины и десмобатрины тяготеют к южным регионам рассматриваемых блоков, а в долготном аспекте – к югу Дальнего Востока. Их распределение между блоками, вероятно, объясняется не климатическими причинами, а историей формирования фаун.

#### АНАЛИЗ СХОДСТВА ВИДОВОГО СОСТАВА ПЯДЕНИЦ В РЕГИОНАХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА, СИБИРИ И ЕВРОПЫ

Региональное сходство пядениц анализировалось путем построения точечных диаграмм соответствий (рис. 45), а также и путем кластерного анализа на основе коэффициентов фаунистического сходства Чекановского и Кульчинского, представленных как в форме дендрограмм, так и форме точечных диаграмм (рис. 46, 47).

На диаграмме соответствий (рис. 45) выборки закономерно, в соответствии с их географическим положением, распределены с запада на восток (слева направо) и с севера на

юг (сверху в низ). Европейские выборки компактно расположены в левом нижнем углу диаграммы (кроме арктического европейского региона) и отчетливо обособлены от остальных кластеров. Выборки юга Дальнего Востока (Приморский, Нижне-Амурский, Средне-Амурский, Сахалинский и Южно-Курильский регионы) образуют обособленный кластер в правом нижнем углу диаграммы, однако он значительно более рыхлый, чем европейский кластер. В средней и верхней части таблиц помещены выборки из Сибири, севера Дальнего Востока и арктической Европы. Выборка из арктического европейского региона обособлена и занимает промежуточное положение между общими кластером европейских и сибирских выборок, располагаясь несколько ближе к выборками из Южно-Якутского и Предбайкальского регионов, чем к географически соседнему Восточному Северо-Европейскому региону. Такое положение выборки из арктического европейского региона является нетривиальным, поскольку эта территория и сближенные с ней сибирские регионы находятся в различных природных зонах: первый – преимущественно в зоне тундр, второй – в зоне южной тайги.

Выборка из Средне-Амурского региона, находясь на краю общего кластера выборок юга Дальнего Востока, отчетливо тяготеет к Забайкальскому региону, а внутри дальневосточного кластера тоже нетривиально сближена с Сахалином, а не с географически соседним югом Хабаровского края. Это, по-видимому, может быть объяснено увеличением доли широко распространенных температурных и бореальных видов в обеих выборках по сравнению с фаунами юга Хабаровского края, Приморья и южных Курил.

Кластеризация порегиональных выборок по коэффициенту сходства Чекановского (рис. 46А) дает отчетливую совместную кластеризацию европейских выборок (кроме выборок из арктического европейского региона), выборок из южных регионов Дальнего Востока (среди которых наиболее сближены выборки из Приморского и Нижне-Амурского регионов), выборок из регионов севера Сибири и Дальнего Востока и выборок с юга Сибири. Выборка из Средне-Амурского региона кластеризована вместе с выборками с юга Сибири, а выборка из арктической Европы вместе с выборкой с юга Якутии. Кластер европейских выборок объединен со среднеамурско-южносибирским кластером. Наиболее оригинальной является самая бедная выборка из Средне-Охотоморского региона. На диаграмме нормальных координат коэффициента Чекановского (рис. 46Б) европейский кластер очень компактный и далеко отделен от остальных выборок, кластер северных регионов тоже достаточно компактен и обособлен. Кластеры южно-дальневосточных и южно-сибирских регионов более рыхлые и относительно сближены друг с другом по оси Средне-Амурский регион – Забайкальский регион. Выборка из арктической Европы наиболее близка к южно-якутской.

Кластеризация по коэффициенту сходства Кульчинского (рис. 47А) демонстрирует наибольшее соответствие географической и биоценотической близости регионов. Все европейские выборки, в том числе и арктическая, собраны в единый кластер, который противопоставлен общему кластеру, включающему выборки с юга Сибири и юга Якутии. Однако внутри этого кластера выборка из Предбайкальского региона неожиданно кластеризована вместе с таковой из Средне-Охотоморского региона, а таковая из Забайкальского региона – с выборкой из Западно-Якутского. Общий сибирско-европейский кластер противопоставлен общему кластеру выборок с Чукотского и Магаданского регионов. Самым оригинальным является большой кластер, который можно назвать Амуро-Охотским: он включает все выборки с юга Дальнего Востока и выборку с Камчатки. Распределение выборок на диаграмме нормальных координат коэффициента Кульчинского (рис. 47Б) близко к таковому, полученному из анализа соответствий. Однако из си-

биро-северо-дальневосточной группы регионов более отчетливо выделен северный кластер, включающий Чукотский, Северный Охотоморский и Восточно-Якутский регионы.

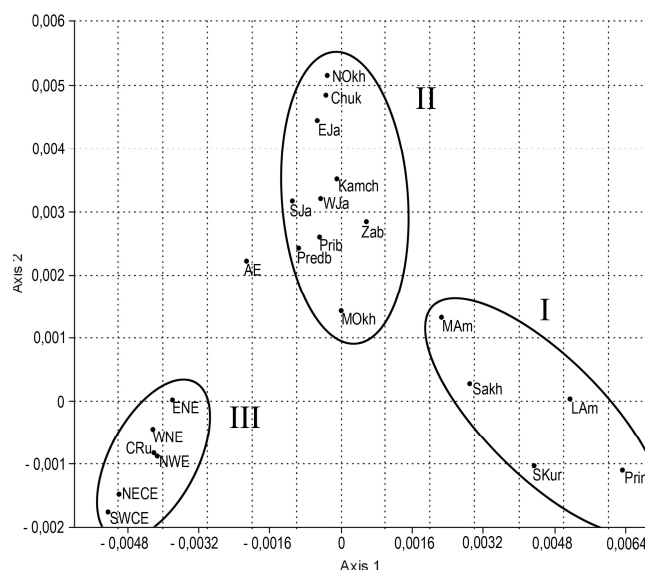


Рис. 45. Диаграмма соответствий региональных фаун пядениц. I – кластер южных регионов Дальнего Востока, II – кластер регионов Сибири северных регионов Дальнего Востока, III – кластер бореальных и суббореальных регионов Европы. Обозначения регионов см. табл. 24.

Проведенные анализы в большинстве случаев поддерживают общую кластеризацию фауны пядениц южно-дальневосточных регионов – Приморского, Нижне-Амурского, Сахалинского и Южно-Курильского. При этом Приморский регион может сближаться как с соседним Нижне-Амурским регионом, так и с географически удаленным Южно-Курильским. По-видимому, второе объясняется наличием в фауне этих территорий наименьшей доли широко распространенных бореальных видов и наибольшей – восточноазиатских. Фауна пядениц Средне-Амурского региона заметно тяготеет к фауне Забайкальского региона и количественно может быть охарактеризована как переходная от южно-дальневосточной к южно-сибирской. Основанием этому служит наличие в фауне Среднего Амура как ряда южно-сибирских евро-сибирских видов пядениц, так и заметный дефицит восточноазиатских видов, общих для фаун Приморья и юга Хабаровского края. Основанием для сближения фауны пядениц Среднего Амура с Сахалинской фауной служит тот же дефицит восточноазиатских видов, сопровождающийся большим удельным весом temperatных транспалеарктов.

Несмотря на отчетливое единство кластеризации, фауны пядениц всех южно-дальневосточных регионов заметно удалены друг от друга, во всех анализах – значительно сильнее, чем региональные фауны пядениц Европы (за исключением её арктической части). Все проведенные анализы поддерживают высокую степень единства европейской лесной бореальной и суббореальной фауны пядениц, отчетливо обособленной от остальных рассматриваемых территорий. Фауна пядениц арктической Европы, в рамках анализируемых территорий, сближается не с арктическими территориями Азии, а с бореальными Южной Якутией или Предбайкалем. По-видимому, это объясняется оби-

лием широко распространенных в европейской Арктике бореальных видов пядениц, общих с сибирскими регионами.

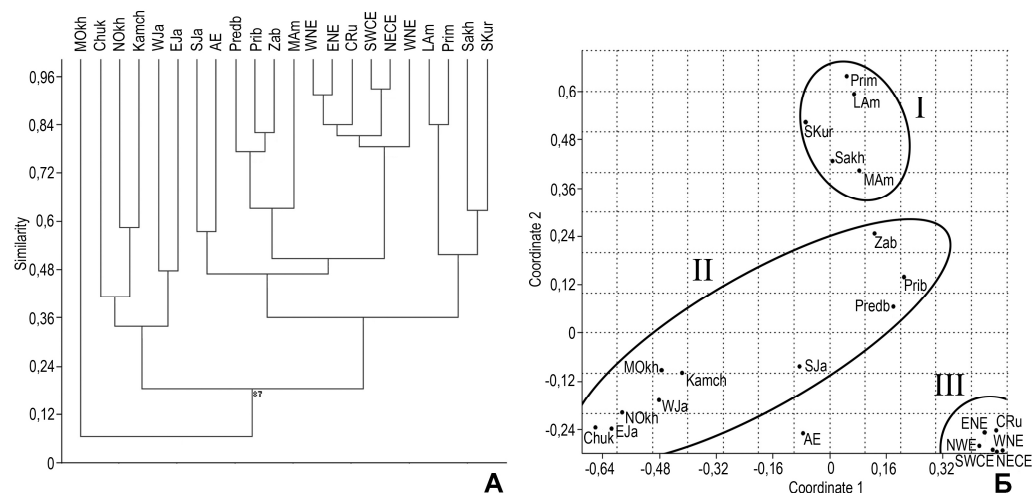


Рис. 46. Сходство региональных фаун пядениц по коэффициенту Чекановского. А – дендрограмма. Б – диаграмма нормальных координат: I – кластер южных регионов Дальнего Востока, II – кластер регионов Сибири и северных регионов Дальнего Востока, III – кластер бореальных и суббореальных регионов Европы. Обозначения регионов см. табл. 24.

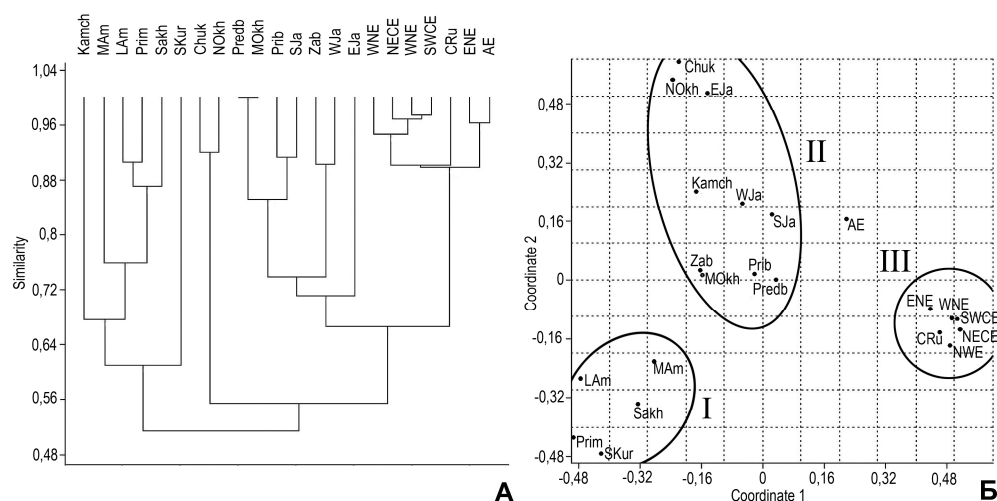


Рис. 47. Сходство региональных фаун пядениц по коэффициенту Кульчинского. А – дендрограмма. Б – диаграмма нормальных координат: I – кластер южных регионов Дальнего Востока, II – кластер регионов Сибири северных регионов Дальнего Востока, III – кластер бореальных и суббореальных регионов Европы. Обозначения регионов см. табл. 24.

Значительно бóльшая взаимная удаленность фаун пядениц южно-дальневосточных регионов по сравнению с европейскими может быть объяснена не только значительно менее равномерной, чем в Европе, территориальной изученностью пядениц, но и нали-

чием на юге Дальнего Востока более сложного горного рельефа и более резких градиентов условий среды, особенно в долготном направлении – от океанических на Курилах до континентальных в Амурской области. Фауны пядениц северных дальневосточных регионов в различных анализах обычно не образуют самостоятельных кластеров, а группируются с соседними регионами Сибири. Фауны наиболее северных дальневосточных регионов – Чукотского и Магаданского – в большинстве случаев ожидаемо сближались в общий кластер с Восточно-Якутском регионом.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности регионального распределения видового богатства и таксономической структуры пядениц на Дальнем Востоке России в общих чертах подчиняются таким же закономерностям, как в Сибири и Европе, что свидетельствует о едином характере фауногенеза пядениц по всей северной Палеарктике. Однако фауна пядениц Дальнего Востока значительно богаче соседней Сибирской, и заметно богаче таковой европейского блока регионов, который в общих чертах сопоставим с дальневосточным блоком по условиям среды. В отличие от общего видового богатства по блокам регионов, фауна пядениц арктической зоны Европы богаче дальневосточной Арктики за счет присутствия большего числа широко распространенных бореальных и умеренных видов. Это объясняется более мягкими климатическими условиями и особенностями топографии региона. В умеренной лесной зоне Европы общее видовое богатство пядениц, напротив, заметно уступает дальневосточному блоку, а региональное богатство достигает значений, приближающихся к дальневосточным, только в более теплой климатической зоне Европы. Очевидно, на востоке Палеарктики пяденицы суббореальной зоны в большей мере адаптированы к суровому климату, чем на западе, что может свидетельствовать о более длительном периоде их адаптации к условиям среды с резкими сезонными отличиями. Таксономическая структура пядениц на уровне подсемейств, несмотря на резкие отличия в видовом богатстве и природных условиях, почти идентична в европейском и сибирском блоках регионов, но заметно уклоняется в сторону "лесного" облика на Дальнем Востоке России. Эти факты свидетельствуют о том, что, как объем регионального богатства пядениц, так и их таксономическая структура, достаточно свободно связаны с текущими условиями среды, и находится в сильной зависимости от истории формирования фауны региона.

Распределение подсемейств пядениц по регионам Дальнего Востока позволяет сделать вывод о том, что для Sterrhinae и Ennominae холодный и влажный морской климат в бореальной зоне неблагоприятен, тогда как Larentiinae легче адаптируются к микро-термным условиям среды. Ennominae, по-видимому, более устойчивы к низким зимним температурам, чем стеррины, судя по относительному повышению их доли в континентальных районах северной части бореальной зоны Сибири. Подсемейства Geometrinae и Desmobathrinae в широтном аспекте явно тяготеют к южным регионам рассматриваемых блоков, а в долготном – к югу Дальнего Востока. Последнее, по-видимому, объясняется не климатическими, а историческими причинами.

Ареалогический анализ фауны пядениц Дальнего Востока России демонстрирует преобладание в Арктике видов с трансберингийскими ареалами (преимущественно голарктическими), а в бореальной зоне – транспалеарктических видов. Преобладание видов из дальневосточной долготной группы наблюдается только в самих южных суббореальных регионах Дальнего Востока. Эти пяденицы образуют 2 неравноценные группы – преимущественно бореальную и арктобореальную, насчитывающую всего несколько видов и

наиболее богато представленную на Камчатском полуострове, и объединенную суббореальную и суббореально-субтропическую (восточноазиатскую), составляющую основу фауны пядениц в Амуро-Уссурийском надрегионе и на Южных Курилах.

Первая группа включает большинство настоящих эндемиков Дальнего Востока, которые отличаются хорошей адаптацией к обитанию в холодном влажном климате и имеют викарные связи с бореальными палеарктической и неарктической фаунами пядениц. Связей с восточноазиатской фауной пядениц среди этих эндемиков не прослеживается. Формирование дальневосточных бореальных и арктобореальных эндемиков может быть связано с древней географической изоляцией популяций бывших транспалеарктических и сибиро-американских (или берингийских) видов на юго-востоке Чукотского и в Камчатском регионах, занятых притихоокеанскими мелколиственными лесами и высококотравными лугами.

В восточноазиатской группе пядениц наибольший зоогеографический интерес представляет монтанная группа, образованная эндемиками и субэндемиками, в том числе родового ранга, гор северной части Япономорского региона. Значительная доля этих видов трофически связана с хвойными растениями. Зоогеографические связи монтанной группы на основе викариетета прослеживаются с горными лесами Центрального и Юго-Западного Китая и Гималаев, с большой дизъюнкцией в Северном Китае. Очевидно, обособлению горнолесной фауны пядениц северного Япономорья послужила длительная изоляция между семиаридными территориями Северного Китая и Монголии с юга и запада и лиственнично-мелколиственными восточносибирскими экосистемами с севера. Резкие различия в зоогеографических связях дальневосточных бореальных и суббореальных эндемиков ставят вопрос о длительном существовании серьезного природного барьера между областями формирования обеих групп.

Разные методы количественного анализ сходства видового состава пядениц в регионах Дальнего Востока, Сибири и Европы дают сходную картину группирования регионов, основными чертами которой являются следующие. Фауна пядениц Дальнего Востока не является целостной: северные дальневосточные регионы объединяются с сибирскими, а южные – образуют самостоятельный обособленный кластер. Чукотский, Северо-Охотоморский и Камчатский регионы в разных сочетаниях объединяются с регионами Якутии. Вместе с южно-сибирскими и арктическим европейским, эти регионы формируют сравнительно рыхлый кластер, который более или менее отчетливо подразделен на более северную часть, отвечающую арктической зоне и зоне северной тайги, и южную часть, отвечающую зонам средней и южной тайги. Арктический европейский регион нетривиально сближается с южными сибирскими регионами, и, напротив, отчетливо дистанцирован от бореальных и суббореальных европейских территорий. Такая кластеризация арктической Европы объясняется обилием в ней широко распространенных бореальных и температных пядениц, общих с регионами юга Сибири.

В южно-дальневосточном кластере Средне-Амурский регион по фауне пядениц отчетливо тяготеет к Забайкальскому региону из сибирского блока, что связано с "переходным" характером биоты региона. Сахалинский регион по фауне пядениц в большей мере сближается со Средне-Амурским регионом, чем с соседним Нижне-Амурским, что объясняется наименьшим удельным весом восточноазиатских пядениц в Сахалинском и Средне-Амурском регионах по сравнению с остальными южно-дальневосточными регионами. Приморский регион попеременно сближается то с соседним Нижне-Амурским, то с Южно-Курильским. В целом, все южно-дальневосточные регионы по фауне пядениц обособлены друг от друга примерно одинаково и значительно сильнее, чем европейские бореальные и суббореальные регионы. Таким образом, можно утверждать об общей



целостности фауны пядениц южно-дальневосточных регионов относительно северо-дальневосточных и сибирских, но нельзя говорить о внутреннем единстве их фауны.

## ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В.Л.** Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 141 с.
- Атлас СССР.** М.: ГУГК, 1983. 259 с.
- Беляев Е.А.** "Зимние" пяденицы Япономорского региона: таксономический состав, особенности биологии и морфологии, зоогеографический анализ // Чтения памяти А.И. Куренцова. 1996. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 33–76.
- Беляев Е.А.** Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) заповедника "Бастак" // Природа заповедника "Бастак". Вып. 3. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2006а. С. 59–99.
- Беляев Е.А.** Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) в редких экосистемах Западного Приморья: био-разнообразие, хорология и экология // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. XVII. Владивосток: Дальнаука, 2006б. С. 29–66.
- Беляев Е.А.** Экологические и биогеографические особенности фауны пядениц (Lepidoptera: Geometridae) заповедника "Бастак" // Материалы научно-практической конференции, посвященной 10-летию заповедника "Бастак". Биобиджан, 4–6 апреля 2007 г. Биробиджан: заповедник "Бастак", 2007. С. 16–20.
- Беляев Е.А.** Филогенетические связи семейства пядениц и его подсемейств (Lepidoptera: Geometridae) // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Вып. 60. СПб: Зоол. ин-т РАН, 2008. 238 с.
- Беляев Е.А.** Geometridae // Стороженко С.Ю. (ред.). Насекомые Лазовского заповедника. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 258–271.
- Беляев Е.А., Бурнашева А.П.** Фенологические периоды лёта и циклы развития пядениц (Lepidoptera: Geometridae) в условиях криолитозоны (на примере Центральной и Юго-западной Якутии) // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 21. 2010. Владивосток: Дальнаука. Р. 125–143.
- Беляев Е.А., Василенко С.В., Дубатов В.В., Долгих А.М.** Пяденицы (Insecta, Lepidoptera, Geometridae) Большехецирского Заповедника (окрестности Хабаровска) // Амурский зоол. журн. 2011. (В печати).
- Бурнашева А.П.** К фауне пядениц (Lepidoptera, Geometridae) ресурсного резервата «Хамра» (Юго-Западная Якутия) // Евразийск. энтомол. журн. 2010. Т. 9, вып. 1. С. 92–96.
- Бурнашева А.П., Беляев Е.А.** Ареалогический анализ и история формирования фауны пядениц (Lepidoptera, Geometridae) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2011. (В печати).
- Василенко С.В.** Данные по фауне пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Буреинского заповедника // Стрельцов А.Н. (ред.). Животный мир Дальнего Востока. Вып. 5. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2006. С. 115–120.
- Василенко С.В.** К фауне пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Нижнего Амура // Стрельцов А.Н. (ред.). Животный мир Дальнего Востока. Вып. 6. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2007а. С. 95–97.
- Василенко С.В.** Дополнения к списку пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Буреинского заповедника // Стрельцов А.Н. (ред.). Животный мир Дальнего Востока. Вып. 6. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2007б. С. 98–99.
- Географический атлас для учителей средней школы.** Четвертое издание. М.: ГУГК, 1980. 238 с.
- Гордеева Т.В., Гордеев С.Ю.** Семейство Geometridae – Пяденицы // Убутонов Л.Л., Дубатов В.В. (ред.). Чешуекрылые Бурятии. Новосибирск: изд-во СО РАН, 2007. С. 95–148.
- Городков К.Б.** Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Городков К.Б. (ред.). Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты 179–221. Л.: Наука, 1984. 21с.
- Городков К.Б.** Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. Ч. I // Энтомол. обозр. 1985. Т. 64, вып. 2. С. 295–310.
- Городков К.Б.** Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. Ч. II // Энтомол. обозр. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 81–95.
- Городков К.Б.** Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). СПб.: изд-во Зоологического ин-та РАН, 1992. С. 45–55.
- Исаченко А.Г.** Ландшафты [карта] // Касимов Н.С. (ред.). Экологический атлас России. СПб.: Карта, 2002. 128 с.
- Куренцов А.И.** О вертикальном распространении чешуекрылых в Южном Сихотэ-Алине // Зап. Владивостокского отд. Русск. Геогр. о-ва. 1929. Т. 2 (19). С. 41–50.
- Куренцов А.И.** Чешуекрылые Сихотэ-Алиня и вопрос о происхождении его фауны // Вестник ДВФ АН СССР. 1936. Т. 20. С. 137–172.
- Куренцов А.И.** Зоогеография Камчатки // Фауна Камчатской области. М.:Л.: Наука, 1963. С. 4–60.
- Куренцов А.И.** Зоогеография Приамурья. М.:Л.: Наука, 1965. 154 с.

- Миронов В.Г., Беляев Е.А., Василенко С.В., Inoue H.** Geometridae // Inoue H., Sugi S., Kuroko H., Geometridae // Синёв С.Ю. (ред.). Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. СПб.; М.: Товарищ. научн. изданий КМК, 2008. С. 190–226.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- An Identification Guide of Japanese Moths** Compiled by Everyone. 2003. <http://www.jpmoth.org/index.html>
- Beljaev E.A.** New data on Geometridae (Lepidoptera) from Sakhalin Island // Far East. Entomol. 2001. N 106. P. 1–5.
- Beljaev E.A.** Taxonomic changes in the emerald moths (Lepidoptera: Geometridae, Geometrinae) of East Asia, with notes on the systematics and phylogeny of Hemiteini // Zootaxa. 2007. N 1584. P. 55–68.
- Beljaev E.A.** Phylogenetic relationships of the geometroid lepidopterans (Lepidoptera: Cimetidae, Epicopeiidae, Sematuridae, Drepanidae, Uraniidae, Geometridae) // Spixiana – Zeitschrift für Zoologie. 2009. Bd 32, № 1. P. 134–136.
- Beljaev E.A., Ponomarenko M.G.** New lepidopterological finds (Lepidoptera: Gelechiidae, Tortricidae, Geometridae) in south of Russian Far East // Far East. Entomol. 2005. N 155. C. 1–11.
- Beljaev E.A., Vasilenko S.V.** An annotated checklist of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) from the Kamchatka Peninsula and adjacent islands // Entomol. Fennica. 2002. Vol. 13, N 4. P. 195–235.
- Hammer Ø, Harper D.A.T., Ryan. P.D.** PAST – Palaeontological Statistics, ver. 1.57. November 23, 2006.
- Hausmann A.** Introduction. Archiearinae, Orthostixinae, Desmobathrinae, Alsophilinae, Geometrinae // Hausmann A. (ed.). The Geometrid Moths of Europe. Vol. 1. Stenstrup: Apollo Books, 2001. 282 p.
- Hausmann A.** Sterrhinae // Hausmann A. (ed.). The Geometrid Moths of Europe. Vol. 2. Stenstrup: Apollo Books, 2004. 600 p.
- Hill M.O.** Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination // J. Ecol. 1973. Vol. 61. P. 237–249.
- Holloway J.D.** Origins of Lepidopteran Faunas in high mountains of the Indo-Australian tropics // Vuilleumier F., Monasterio M. (eds.). High Altitude Tropical Biogeography. New York: Oxford University Press, 1986. P. 533–556.
- Inoue H.** Geometridae // Heppner J.B., Inoue H. (Eds.). Lepidoptera of Taiwan. Florida: Scientific Publishers, 1992. Vol. 1, N 2. Checklist. P. 111–129.
- Kim S.S., Beljaev E.A., S.H. Oh.** Illustrated Catalogue of Geometridae in Korea (Lepidoptera, Geometrinae, Ennominae) / Daejeon: Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology & Center for insect systematics, 2001. 278 p. (Park K. T. (ed.) Insects of Korea. Ser. 8).
- Leraut P.** Moths of Europe, Vol. 2: Geometrid Moths. N.A.P. Editions, 2009. 808 p.
- Mironov V.** Larentiinae II (Perizomini and Eupitheciini) // Hausmann A. (ed.). The Geometrid Moths of Europe. Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, 2003. 463 p.
- Müller B.** Geometridae // Karsholt O., Razowski J. (Eds.). The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. Stenstrup: Apollo Books. 1996. P. 218–249.
- Scooble M.J.** Introduction // Scooble M.J. (ed.). A taxonomic catalogue to the Geometridae of the world (Insecta: Lepidoptera), 1. Collingwood: CSIRO Publishing, Stenstrup: Apollo Books, 1999. P. xi–xxiv.
- Skou P.** The Geometridae Moths of North Europe (Lepidoptera: Drepanidae and Geometridae) // Brill E.J. (ed.). Scandinavian Science Press Ltd., 1986. 348 p.
- Troubridge J.T., Lafontaine J.D.** The Geometroidea of Canada. 2004. Режим доступа: [http://www.cbif.gc.ca/spp\\_pages/geometroidea/phps/geoindex\\_e.php](http://www.cbif.gc.ca/spp_pages/geometroidea/phps/geoindex_e.php)
- Tshistjakov Yu.A., Eda K., Beljaev E. A.** A contribution to the knowledge of the larger moths fauna (Lepidoptera, Macroheterocera) of Mt Litovka (Primorye territory, Russia) // Trans. lepid. Soc. Japan. 1998. Vol. 49, N 1. P.73–84.
- Viidalepp J.** Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of the former, U.S.S.R. Stenstrup: Apollo Books, 1996. P. 1–111.
- Xue D., Zhu H.** Lepidoptera Geometridae Larentiinae. Fauna Sinica. Insecta. 1999. Vol. 15. P. i–xxxii+1–1090, pl. 1–25.