

УДК 595.785+574.9/.42

АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ПЯДЕНИЦ ЯКУТИИ (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE)

А. П. Бурнашева¹, Е. А. Беляев²

¹*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск*

E-mail: a_burnacheva@mail.ru

²*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток*

E-mail: beljaev@ibss.dvo.ru

На основании ареалогического анализа фауны пядениц, выполненного по методике К. Б. Горюкова, рассмотрена вероятная история формирования современного видового состава этой группы насекомых в Якутии. Показано, что фауна пядениц Якутии, несмотря на большую территорию региона и специфические условия среды, имеет низкую оригинальность и демонстрирует наиболее тесные связи с европейской фауной. Наибольшее доленое участие ограниченно ареальных видов в бореальной и борео-монтанной широтных группах ареалов указывает на вероятное формирование автохтонного элемента фауны пядениц Якутии в бореальном поясе Ангара-Охотской надпровинции Бореальной области. В оригинальном «ядре» фауны пядениц Якутии выделяются две эколого-хорологические группировки – ксерофильная, виды которой можно отнести к автохтонному плейстоценовому тундростепному комплексу, и эвримезофильная, виды которой в климатический минимум позднего плейстоцена, вероятно, были слабо представлены на территории Якутии. Существенную роль в формировании фауны пядениц Якутии в позднем плейстоцене и голоцене могли играть особенности орографии – наличие мощных широтных и долготных горных систем на востоке и юго-востоке и благоприятный для расселения пядениц рельеф местности на западе.

Ключевые слова: *Lepidoptera*, *Geometridae*, типы ареалов, формирование фауны, Якутия.

ВВЕДЕНИЕ

Территория Якутии занимает обширное пространство в бореальном и субарктическом поясах Восточной Палеарктики. При этом она характеризуется наиболее экстремальными климатическими условиями во всем Северном полушарии, находясь преимущественно в зоне экстраконтинентального климата. На формирование современной биоты Якутии решающее влияние оказали климатические трансформации плейстоцена и голоцена, в течение которых происходили кардинальные изменения соотношения площадей, занятых бореальными лесными, степными и тундровыми растительными сообществами (Палеоклиматы..., 2009, карты 20–22). Анализ путей становления биоты при резких изменениях природной среды в условиях постоянно сурового климата представляет значительный научный интерес.

Одним из подходов к анализу фауны, проливающим свет на те или иные особенности ее исторического становления, является биогеографический анализ. В качестве модельной группы для такого анализа мы избрали насекомых семейства пядениц (*Geometridae*) из отряда чешуекрылых

(*Lepidoptera*). Пяденицы – одно из наиболее крупных семейств чешуекрылых Якутии, насчитывает в этом регионе, по нашим данным, 165 видов. С одной стороны, они имеют очень широкий спектр связей с растительностью и типами местообитаний, а с другой – большинство их видов обладает достаточно узкими и специфическими экологическими связями в рамках этого широкого спектра. Такая экологическая характеристика, в сочетании с умеренной миграционной способностью имагинальной стадии и сравнительно хорошей выявляемостью бабочек в природе, делает пядениц удобным объектом для эколого-биогеографических исследований. Недаром Дж. Холлоуэй писал, что *Geometridae*, наверное, являются идеальной большой группой макрочешуекрылых для биогеографических исследований (Holloway, 1986). На опыте одного из соавторов работы это было подтверждено при изучении пяденицы в редких экосистемах западного Приморья (Беляев, 2006).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для установления фауны пядениц Якутии послужили материалы из коллекции чешуекрылых лаборатории систематики и экологии

беспозвоночных Института биологических проблем криолитозоны (ИБПК) СО РАН (Якутск) и частично Зоологического института (ЗИН) РАН (Санкт-Петербург), а также сборы и экологические исследования, проведенные А. П. Бурнашевой в Центральной и Юго-Западной Якутии в 2001–2009 гг. Общий объем изученного материала составил свыше 3,5 тыс. экз. Кроме того, были привлечены литературные источники с данными о распространении и экологии пядениц в Якутии (Herz, 1898, 1903a,b; Аммосов, 1971, 1972, 1974, 1983; Дубатов, Василенко, 1988; Василенко, 1990, 1995; Аверенский и др., 2006; Винокуров и др., 2007; Бурнашева, 2010).

Латинские названия таксонов взяты по КATALOGU чешуекрылых России (Миронов и др., 2008). Определения видов в публикациях О. Герца были ревизованы Е. А. Беляевым на основании коллекций, хранящихся в ЗИН и Зоологическом музее университета Хельсинки (Zoological Museum, Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki, Finland), а в публикациях Ю. Н. Аммосова – по материалам ИБПК. Распространение видов по России взято из КATALOGA чешуекрылых России с некоторыми уточнениями Е. А. Беляева по коллекциям ЗИН, Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток) и Сибирского зоологического музея (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск). Сведения по общему распространению пядениц почерпнуты из различных современных публикаций (Skou, 1986; Kim et al., 2001; Hausmann, 2001, 2004; Mironov, 2003; Гордеева, Гордеев, 2007).

Широтно-долготная характеристика ареалов видов выполнена согласно принципам и терминологии, предложенной К. Б. Городковым (1984, 1985, 1986, 1992). Широтные пояса приняты в объеме высотно-ярусных и зонально-секторных групп ландшафтов на карте «Ландшафты» в Экологическом атласе России (Исаченко, 2002). Зоогеографическое деление Палеарктики принято по монографии О. Л. Крыжановского (2002).

Ареалогический анализ пядениц Якутии

Для видов геометрид Якутии нами выделено 7 групп по широтно-высотной (зонально-поясной) и 10 – по долготной составляющей ареала.

Широтные группы

1. **Аркто-гольцовая** включает бабочек, которые встречаются в субарктическом поясе в тундре и лесотундре, а в температурном поясе населяют горно-тундровые биотопы в гольцовом поясе.

2. **Аркто-бореальная** объединяет виды, обитающие в лесотундре и таежной зоне, в горах – в гольцах и лесном поясе.

3. **Аркто-температная** отличается широким распространением в субарктическом и умеренном поясах.

4. **Бореальная** образована видами, распространенными в таежной зоне.

5. **Борео-монтанная** включает группу видов, ареалы которых охватывают бореальный пояс и горно-таежную зону в суббореальном поясе.

6. **Суббореальная**. Суббореальный пояс отсутствует в Якутии. К этой группе мы отнесли виды, которые по своему ареалу в основном приурочены к суббореальному поясу, но в Якутии могут проникать глубоко в бореальный пояс по долинам рек и инсоляционным склонам.

7. **Температная** образована видами группы, характерными для всего умеренного пояса Палеарктики, встречающимися и в бореальном, и в суббореальном поясах.

Долготные группы

1. **Голарктическая** характеризуется широким распространением видов в пределах внетропических поясов Северного полушария.

2. **Транспалеарктическая** включает виды, распространенные по всей Палеарктике от берегов Атлантического океана (включая Северную Африку) до Тихого (иногда проникающие на Сахалин, Курильские острова, в Японию).

3. **Трансевразийская** объединяет виды, распространенные от Западной и Центральной Европы до тихоокеанского побережья Палеарктики при их отсутствии в Северной Африке.

4. **Евро-сибирская** охватывает виды, распространенные от Центральной или Северной Европы до Байкала, Забайкалья и/или Якутии, не достигающие Тихого океана. Южная граница их распространения разнообразна: горы Южной Сибири, включая Монголию, возможно, с проникновением на Кавказ и в горы Средней Азии.

5. **Сибирская** имеет ареал, простирающийся к востоку от гор Урала и до восточных границ Якутии; южная граница охватывает Алтай, Туву и Бурятию.

6. **Сибиро-туранская** характеризуется ареалами, охватывающими юг Сибири, Казахстан и Среднюю Азию.

7. **Центрально-восточнопалеарктическая** представлена видами, ареалы которых занимают восточную часть Палеарктики и на запад простираются до Уральских гор и восточных районов Восточно-Европейской равнины.

8. **Сибиро-дальневосточная** объединяет виды, распространенные преимущественно в Восточной Палеарктике, на западе обычно от Алтая и Енисея, иногда (на севере) от Урала до побережья Тихого океана и прилегающих островов на востоке.

9. **Восточносибирская** представлена видами, распространенными восточнее р. Енисей и известными из Якутии, Читинской области, иногда также из Северной Монголии, Алтая и Тувы, обычно не достигающими на восток до притихоокеанских областей.

10. **Сибиро-американская** включает голарктические виды, не распространенные западнее

Уральских гор или слегка выходящие своим ареалом за них.

По сочетанию типов широтно-высотной и долготной составляющей ареалов пядениц Якутии можно разделить на 34 частные группы. При выделении групп в качестве ведущей выбрана широтная составляющая ареала как лучше маркированная природными границами.

I. Аркто-гольцовая

I-1. Голарктическая (2 вида: *Entephria polata*, *E. punctipes*)

I-2. Трансевразийская (1 вид: *Pygmaena fusca*)

I-3. Евро-сибирская (1 вид: *Eupithecia fenoscandica*)

I-4. Сибиро-американская (2 вида: *Napuca orciferaria*, *Scopula cajanderi*)

II. Аркто-бореальная

II-1. Голарктическая (3 вида: *Scopula frigidaria*, *Xanthorhoe abrasaria*, *X. decoloraria*)

II-2. Трансевразийская (1 вид: *Entephria caesiata*)

II-3. Евро-сибирская (1 вид: *Macaria carbonaria*)

II-4. Сибиро-дальневосточная (1 вид: *Xanthorhoe derzhavini*)

II-5. Сибирская (1 вид: *Entephria transsibirica*).

III. Аркто-температная

III-1. Голарктическая (4 вида: *Xanthorhoe montanata*, *Epirrhoe alternata*, *Eulithis populata*, *E. testata*)

IV. Бореальная

IV-1. Голарктическая (4 вида: *Macaria lorica*, *Rheumaptera subhastata*, *Eupithecia pygmaea*, *Carsia sororiata*)

IV-2. Трансевразийская (2 вида: *Epirranthis diversata*, *Epirrhoe hastulata*)

IV-3. Евро-сибирская (2 вида: *Timandra griseata*, *Epirrhoe tartuensis*)

IV-4. Сибиро-дальневосточная (2 вида: *Leucobrepheos middendorffii*, *Timandra rectistrigaria*)

IV-5. Восточносибирская (3 вида: *Napuca kozhantchikovi*, *Kemtrognophos remmi*, *Entephria sachaensis*)

IV-6. Сибиро-американская (3 вида: *Napuca forbesi*, *N. taylori*, *Dysgnophos macguffini*)

V. Борео-монтанная

V-1. Голарктическая (2 вида: *Macaria brunneata*, *Spargania luctuata*)

V-2. Трансевразийская (6 видов: *Selenia dentaria*, *Elophos vittaria*, *Jodis putata*, *Dysstroma infuscata*, *D. latefasciata*, *Polythrena coloraria*)

V-3. Евро-сибирская (2 вида: *Scopula ternata*, *Heterothera serraria*)

V-4. Сибиро-дальневосточная (3 вида: *Heterothera taigana*, *Scopula ichinosawana*, *Dysstroma pseudimmanata*)

V-5. Восточносибирская (2 вида: *Dysgnophos turfosa*, *Holarctias rufinaria*)

VI. Суббореальная

VI-1. Транспалеарктическая (1 вид: *Scopula ornata*)

VI-2. Трансевразийская (6 видов: *Thetidia smaragdaria*, *Hemistola chrysoprasaria*, *Idaea muricata*, *Scopula virgulata*, *Plemyria rubiginata*, *Ecliptopera capitata*)

VI-3. Евро-сибирская (5 видов: *Pseudopanthera macularia*, *Thalera fimbrialis*, *Idaea aureolaria*, *Minoa murinata*, *Eupithecia millefoliata*)

VI-4. Центральновосточнопалеарктическая (1 вид: *Stamnodes danilovi*)

VI-5. Сибирская (1 вид: *Juxtephria consentaria*)

VI-6. Сибиро-туранская (1 вид: *Scopula albiceraria*)

VI-7. Сибиро-дальневосточная (2 вида: *Horisme incurvaria*, *Idaea dohlmanni*)

VII. Температная

VII-1. Голарктическая (18 видов: *Cabera exanthemata*, *Macaria signaria*, *Ectropis crepuscularia*, *Xanthorhoe ferrugata*, *Euphyia unangulata*, *Hydriomena furcata*, *H. impluviata*, *Dysstroma citrata*, *D. truncata*, *Epirrita autumnata*, *Rheumaptera hastata*, *Hydria undulata*, *Perizoma alchemillata*, *Eupithecia assimilated*, *E. lariciata*, *E. satyrata*, *E. subfuscata*, *Digrammia rippertaria*)

VII-2. Транспалеарктическая (3 вида: *Macaria wauaria*, *Chiasmia clathrata*, *Idaea straminata*)

VII-3. Трансевразийская (51 вид: *Archiearis parthenias*, *Abraxas grossulariata*, *Lomaspilis marginata*, *Selenia tetralunaria*, *Odontopera bidentata*, *Plagodis pulveraria*, *Epione repandaria*, *E. vespertaria*, *Apeira syringaria*, *Macaria alternata*, *M. liturata*, *M. notata*, *Ematurga atomaria*, *Angerona prunaria*, *Arichanna melanaria*, *Alcis deversata*, *Deileptenia ribeata*, *Lycia hirtaria*, *Geometra papilionaria*, *Hemithea aestivaria*, *Idaea biselata*, *Scopula floslactata*, *S. immutata*, *Cyclophora albipunctata*, *Phibalapteryx virgata*, *Scotopteryx chenopodiata*, *Catarhoe cuculata*, *Ochyria quadrifasciata*, *Epirrhoe pupillata*, *E. tristata*, *Anticlea derivata*, *Mesoleuca albicillata*, *Electrophaes corylata*, *Eulithis prunata*, *Gandaritis pyraliata*, *Ecliptopera silaceata*, *Hydrelia flammeolaria*, *Baptia tibiale*, *Coenocalpe lapidata*, *Horisme aquata*, *H. tersata*, *H. vitalbata*, *Gagitodes sagittata*, *Eupithecia abietaria*, *E. indigata*, *E. pusillata*, *E. succenturiata*, *E. veratraria*, *E. virgaureata*, *Odezia atrata*, *Acasis appensata*)

VII-4. Евро-сибирская (20 видов: *Hylaea fasciaria*, *Hypoxystis pluviana*, *Perconia strigillaria*, *Kemtrognophos ambiguata*, *Idaea pallidata*, *Scopula decorata*, *S. immorata*, *S. incanata*, *S. rubiginata*, *Orthonama vittata*, *Xanthorhoe designata*, *X. spadicearia*, *Colostygia pectinataria*, *Eulithis mellinata*, *Horisme aemulata*, *Perizoma albulata*, *P. blandiata*, *P. hydrata*, *Eupithecia analoga*, *Pterapherapteryx sexalata*)

VII–5. Сибиро-дальневосточная (4 вида: *Alcis extinctaria*, *Eulithis achatinellaria*, *Horisme scotisiata*, *Melanthia mandshuricata*)

VII–6. Восточносибирская (4 вида: *Pterygnophos ochrofasciata*, *Cleta jacutica*, *Scotopteryx transbaicalica*, *Eupithecia leptogrammata*)

Количественное распределение видов пядениц Якутии по широтным и долготным группам показано в таблице.

По широтной характеристике ареалов в фауне пядениц Якутии наиболее значительную часть составляют виды, относящиеся к температурной группе (61% фауны Якутии) (см. таблицу). Также довольно многочисленны бореальная, суббореальная и борео-монтанная группы видов (10, 10 и 9%). Остальные группы – аркто-бореальная, аркто-гольцовая и аркто-температная – имеют узкое распространение и меньший вклад в сложении местной фауны (4, 4 и 2%).

По долготной составляющей преобладают виды, относящиеся к трансевразийской группе (41% фауны Якутии) (см. таблицу). Также довольно значительная часть фауны приходится на долю голарктических и евро-сибирских видов (20 и 19%). Остальные типы ареалов включают немного видов, но отличаются большим разнообразием. Это сибиро-дальневосточные (7%), восточносибирские (5%), сибиро-американские (3%), транспалеарктические (2%), а также центрально-восточнопалеарктические и сибирские ареалы (по 1%).

При пересечении обеих характеристик ареалов ядром фауны пядениц Якутии служат широко распространенные трансевразийские температурные виды (51 вид), что вполне соответствует геогра-

фическому положению рассматриваемой территории. По экологическим свойствам к ним близко примыкают пяденицы температурных голарктической и транспалеарктической групп, а также аркто-температная группа, представленная только наиболее широким голарктическим типом ареалов (18 и 3 и 4 вида соответственно). Эти группы отличаются от трансевразийской температурной главным образом еще более широкими ареалами. Вместе они оставляют 76 видов, или 46% всей фауны пядениц Якутии. В целом же наиболее широкоареальные пяденицы Якутии (трансевразийские, транспалеарктические и голарктические) по всем широтным типам ареалов насчитывают 104 вида, или 63%. Явное преобладание широко распространенных видов говорит о невысокой оригинальности фауны пядениц Якутии, несмотря на очень большую территорию региона.

Историко-биогеографический анализ фауны пядениц Якутии

Рассмотренные 104 наиболее широко распространенных вида составляют фоновую часть пядениц Якутии, которая свидетельствует о современной ее зоогеографической принадлежности к Бореальной области Палеарктики. Остальные 61 вид имеют менее широкую долготную составляющую ареалов, которая не простирается от океана до океана (ограниченно ареальные виды). Они указывают на исторические биогеографические связи якутской фауны пядениц в пределах Бореальной области. Среди этих видов наиболее крупной группой является евро-сибирская (31 вид, 19% всей фауны, или 51% от 61 ограниченно ареально-

Распределение пядениц Якутии по широтным и долготным группам ареалов

Distribution of geometrid faunas throughout latitude-parallel and meridional groups of their areas in the territory of Yakutia

Широтная группа	Долготная группа										Всего	
	Голарктическая	Транспалеарктическая	Трансевразийская	Евро-сибирская	Сибирская	Сибиро-туранская	Центрально-восточнопалеарктическая	Сибиро-дальневосточная	Восточно-сибирская	Сибиро-американская	Кол-во	%
Аркто-альпийская	2	–	1	1	–	–	–	–	–	2	6	4
Аркто-бореальная	3	–	1	1	1	–	–	1	–	–	7	4
Аркто-температная	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4	2
Бореальная	4	–	2	2	–	–	–	2	3	3	16	10
Борео-монтанная	2	–	6	2	–	–	–	3	2	–	15	9
Суббореальная	–	1	6	5	1	1	1	2	–	–	17	10
Температная	18	3	51	20	–	–	–	4	4	–	100	61
Всего видов	33	4	67	31	2	1	1	12	9	5	165	100
%	20	2	41	19	1	1	1	7	5	3		

го вида пядениц Якутии). Это свидетельствует о наиболее тесной связи фауны Якутии с европейской фауной пядениц. В широтном аспекте основу евро-сибирских видов, так же, как и в случае с наиболее широкоареальными пяденицами, составляют температурные виды (20 видов).

Следующей по количеству включенных видов является своеобразная долготная сибиро-дальневосточная группа (12 видов). Она представлена пятью широтными типами ареалов, ни один из которых не показывает явного преимущества по количеству включенных видов. Характерно, что большинство видов этой группы таксономически обособлены и не имеют близких видов в Западной Палеарктике (*Xanthorhoe derzhavini*, *Timandra rectistrigaria*, *Heterothera taigana*, *Horisme incurvaria*, *H. scotosiata*) либо имеют таковые в Северной Америке (*Leucobrepheos middendorffii* – *L. brephoides* Walker, *Holarctias rufinaria* – *H. sentinaria* Geyer, *Dysstroma pseudimmanata* – *D. walkerata* Pearsall), указывая на имевшиеся связи Ангара-Охотской надпровинции Бореальной области (по Крыжановскому, 2002) с Неарктикой.

Востоносибирская долготная группа по количеству включенных видов (9 видов) следует за сибиро-дальневосточной. Как и в предыдущей, в ней не наблюдается явного преобладания какой-либо из широтных групп, и большинство видов либо не имеют близкородственных форм (*Kemtrognophos remmi*, *Scotopteryx transbaicalica*), либо обнаруживают их в Центральной Азии (включая горы Южной Сибири) (*Entephria sachensis* – *E. tzygankovi* Wehrli, *Dysgnophos turfosa* – *D. subsplendidaria* Wehrli и *D. glaciatus* Wehrli, *Pterygnophos ochrofasciata* – *Pterygnophos agnitaria* Staudinger) или в Северной Америке (*Napuca kozhantchikovi* – *N. aberrata* Edwards). Близка к востоносибирской сибирская долготная группа ареалов, включающая в Якутии 1 аркто-бореальный (*Entephria transsibirica*) и 1 суббореальный (*Juxtephria consentaria*) виды пядениц.

Рассмотренные 3 долготные группы – сибиро-дальневосточная, востоносибирская и сибирская – представляют наиболее оригинальную часть фауны пядениц Якутии, эндемичную или субэндемичную Ангара-Охотской надпровинции Бореальной области. В сумме они составляют 23 вида (14% всей фауны, или 38% от 61 ограниченно ареального вида пядениц Якутии). Это на четверть уступает количеству евро-сибирских видов, что демонстрирует подчиненное положение автохтонной сибирской фауны пядениц в Якутии и не позволяет говорить о высоком уровне ее оригинальности, несмотря на крайне специфические по своей суrowsости условия среды в данном регионе.

Из оставшихся 7 ограниченно ареальных пядениц 5 видов составляют небольшую долготную группу сибиро-американских видов. Очевидно, как и для голарктических пядениц, их ареалы обусловлены обменом между американской и евразий-

ской фаунами по Берингийскому мосту в плейстоцене, однако какие-то особенности биологии этих видов воспрепятствовали их широкому распространению на запад. Последние 2 ограниченно ареальных вида пядениц – *Stamnodes danilovi* и *Scopula albiceraria* – обладают центрально-восточнопалеарктическим и сибиро-туранским типом ареалов, которые нельзя признать как характеризующие Ангара-Охотскую надпровинцию.

Анализ широтной составляющей ареалов позволяет выявить ряд других особенностей фауны пядениц Якутии. Низкий удельный вес аркто-альпийских видов, характеризующихся протяженной долготной составляющей ареала, не вызывает удивления. В целом это соответствует как общей бедности фауны пядениц в высоких широтах Голарктики, так и характерному для этих широт свойству видов обладать обширным субциркумполярным распространением. Однако обращает на себя внимание факт отсутствия альпийских эндемиков якутских высокогорий – как на северо-востоке, в Верхоянских горах, так и на юге республики, на пиках Алданского нагорья и Станового хребта. В настоящее время не ясно, соответствует ли этот факт действительному положению вещей или это связано с недостаточной изученностью энтомофауны высокогорий Якутии.

Бореальную и борео-монтанную группы следует рассмотреть вместе (в сумме они насчитывают 31 вид, или 19% от всей фауны пядениц Якутии), поскольку составляющие их виды пядениц близки по своим зональным экологическим предпочтениям и отличаются главным образом особенностями распространения по южной границе ареала за пределами Якутии. Характерно, что в обоих типах ареалов виды распределяются по одинаковому набору долготных групп, за исключением того, что в борео-монтанной группе нет сибиро-американских видов (5 видов). Впрочем, это может объясняться недостаточной изученностью горной фауны пядениц на юге Сибири и Дальнего Востока. Ни одна из долготных групп ареалов в рассматриваемой паре их широтных типов не доминирует по количеству включенных видов. Если же сгруппировать виды из сходных долготных ареологических групп, то получится следующая картина. Пядениц из наиболее широкоареальных долготных групп – голарктической и трансевразийской – в сумме насчитывается 14 видов, или меньше половины всех бореальных и борео-монтанных. Это заметно ниже общей доли широкоареальных видов пядениц в фауне Якутии, которая, как показано, составляет 63%. Евро-сибирских видов всего 4, тогда как сибиро-дальневосточных и востоносибирских – 10 видов, т. е. более чем в 2 раза больше, чем евро-сибирских. Эти цифры резко контрастируют с результатами анализа долготной составляющей ареалов, которые показали явное преобладание евро-сибирских видов над аборигенной фауной по Якутии в целом.

Таким образом, можно заключить, что формирование автохтонного элемента в фауне пядениц Якутии, очевидно, было связано именно с бореальным поясом Ангара-Охотской надпровинции.

Отдельного рассмотрения заслуживает суббореальная группа пядениц. В Якутии отсутствует суббореальный пояс, тем не менее обнаруживается серия видов, которые в других частях ареалов почти не выходят за его пределы. По-видимому, в Якутии им благоприятствуют высокие летние температуры в ее центральной части и обогревающее влияние р. Лена. Таких видов насчитывается 17, которые распределяются по 7 долготным группам ареалов. Среди них имеется даже 1 сибиро-туранская пяденица – *Scopula albiceraria*, что свидетельствует о наличии в Центральной Якутии необходимых условий для обитания весьма термофильных видов. По количеству включенных видов в суббореальной группе явно преобладают опять же широко распространенные виды с трансевразийскими и евро-сибирскими ареалами (6 и 5 видов соответственно). В остальных долготных группах имеется только по 1 или 2 вида. Наиболее оригинальные группы ареалов – сибирские, сибиро-дальневосточные, центрально-восточнопалеарктические и восточносибирские – в сумме включают только 4 вида (*Stamnodes danilovi*, *Juxtephria consentaria*, *Horisme incurvaria*, *Idaea dohlmanni*). Таким образом, относительное распределение видов по типам долготных ареалов в их суббореальной широтной группе вполне соответствует общей тенденции, заключающейся в преобладании в Якутии широко распространенных и евро-сибирских пядениц.

Анализ экологических предпочтений ограниченно ареальных пядениц позволяет пролить свет на некоторые особенности формирования современной фауны Якутии. Как уже говорилось, наибольшая концентрация таких видов наблюдается в бореальной и борео-монтанной широтных группах ареалов. По особенностям распространения с этой группой могут быть сближены ограниченно ареальные пяденицы из аркто-гольцовой и аркто-бореальной и температурной широтных групп, а также виды с сибиро-американской долготной составляющей ареала (*Napuca orciferaria*, *N. forbesi*, *N. taylori*, *Dysgnophos macguffini* и *Scopula cajanderi*). Последние, вероятно, имеют азиатское происхождение, поскольку их ареалы в Северной Америке в основном ограничены Аляской и западными провинциями Канады, т. е. территориями, свободной от позднелайстоценового оледенения. Такие ареалы явно связаны с расселением по Берингийскому мосту азиатских видов на территорию п-ова Аляска.

Перечисленные сибиро-американские виды, вместе с сибирскими и восточносибирскими *Entephria transsibirica*, *E. sachaensis*, *Napuca kozhantchikovi*, *Kemtroglyphos remmi*, *Dysgnophos turfosa*,

Holarctias rufinaria, *Pterygnophos ochrofasciata*, *Cleta jacutica*, *Scotopteryx transbaicalica* (и, возможно, *Eupithecia leptogrammata*, об экологии которой почти ничего не известно), характеризуются основной биоценотической приуроченностью к каменистым тундрам, остепненным лугам, травянистым ассоциациям на каменистых или песчаных грунтах, сухим листовичным редколесьям, т. е. отличаются ксерофильностью. Характерно, что ареалы большинства перечисленных видов простираются в Южную Сибирь, где они связаны со степями, сухими лугами или зарослям кустарников на дренированных грунтах. На основании этой особенности и общих очертаний своих ареалов они могут быть отнесены к плейстоценовому тундростепному элементу фауны.

Сибиро-дальневосточная группа экологически неоднородна. Большинство видов в ней могут быть охарактеризованы как эвримезофильные, связанные с лесными биотопами (*Heterothera taigana*, *Alcis extinctaria*, *Leucobrephe mitterdorfi*), либо, в большей части, с умеренно ксерофильными или мезофильными лугами и травяно-кустарниковыми ассоциациями, в том числе в листовичных редколесьях и в мелколиственных лесах (*Xanthorhoe derzhavini*, *Scopula ichinosawana*, *Dysstroma pseudimmanata*, *Melantheria mandshuricata*, *Eulithis achatinellaria*, *Timandra rectistrigaria*). Резко выраженной ксерофильностью обладает только очень редкая в Якутии *Horisme scotosiata*, которая по своим экологическим предпочтениям сближается с суббореальными сибиро-дальневосточными видами (*Horisme incurvaria*, *Idaea dohlmanni*).

Хорологической особенностью рассматриваемых сибиро-дальневосточных пядениц является то, что большинство из них не только достигают прибрежных территорий Тихого океана, но и известны с Камчатского полуострова и Японских островов с выраженным морским, а не экстроконтинентальным, как в Якутии, климатом. Таким образом, они обладают более широкой экологической валентностью, чем представители восточносибирской, сибирской и сибиро-американской ареалогических групп пядениц, в целом более влаголюбивы и, очевидно, не могут быть отнесены к тундростепному фаунистическому комплексу. Не исключено, что, по крайней мере, некоторые из них проникли на территорию Якутии только в голоцене вместе с распространением более мезофильных растительных сообществ. В период позднелайстоценового минимума (20–18 млн л. н.) они могли в основном населять зону бореальных лесов и редколесий, занимавшую юг Сибири, южную часть Дальнего Востока и северную часть Японии (Палеоклиматы..., 2009, карта 21), а также предполагаемые рефугиумы бореальной растительности на Камчатке (Егорова, 2008).

Характерно, что широких полисекторных ареалов пядениц, которых можно было бы отнести к

сибиро-дальневосточно-американскому типу, не выявлено. Большинство сибиро-американских видов выходят к тихоокеанскому побережью Азии очень узко – только в районе Чукотки и континентальной части Корьякии (лишь *Narica taylori* достигает южной части приохотских территорий), что не позволяет к характеристике ареала добавить определение «дальневосточный». С другой стороны, современные сибиро-дальневосточные виды не проникли на Американский континент. Это говорит о том, что в позднем плейстоцене имелся существенный долготный барьер, отделявший внутренние районы Сибири и север Дальнего Востока от Камчатки и южной части Дальнего Востока. Очевидно, таким барьером служило горно-долинное оледенение Корьякского нагорья, хр. Джугд-жур и Станового хребта, а также широкое развитие нивальной зоны вдоль всего северо-востока тихоокеанского побережья Азии (Палеоклиматы..., 2009, карты 15 и 19). Очевидно, этот горный барьер и воспрепятствовал расселению сибиро-дальневосточных видов в направлении Берингского моста.

По-видимому, в настоящее время мы наблюдаем картину распространения суббореальных восточноазиатских пядениц, в известной мере аналогичную распространению бореальных сибиро-дальневосточных видов в позднем плейстоцене. Несмотря на близость к Приамурью юго-восточных границ Якутии, на ее территории не обнаружено ни одного восточноазиатского вида пядениц. Очевидно, и сейчас распространению пядениц из Приамурья на северо-восток препятствуют высокие горы Станового хребта и Станового нагорья.

Таким образом, в наиболее оригинальном «ядре» фауны Якутии выделяются 2 хронологические группировки, отличающиеся не только ареалами, но и экологическими предпочтениями. Первую из них, характеризующую более ксерофильными видами с сибиро-американскими и восточносибирскими ареалами, можно достаточно определенно отнести к автохтонному плейстоценовому тундростепному комплексу. Вторая, более мезофильная группа с современными сибиро-дальневосточными ареалами, вероятно, была слабо представлена или не представлена вовсе на территории Якутии в позднеплейстоценовый криотермный период. По-видимому, это же можно утверждать в отношении и многих евро-сибирских видов, близких с сибиро-дальневосточным по своим экологическим предпочтениям. Заметное же участие евро-сибирских пядениц, в том числе и суббореальных, в фауне Якутии может объясняться орографией региона, благоприятной для расселения западнопалеарктических видов на восток, а именно отсутствием высоких меридиональных горных систем в Средней Сибири и направленностью русел великих сибирских рек – Енисея, Лены и их крупнейших притоков – преимущественно с юго-запада на северо-восток.

Широкораспространенные голарктические полисекторные виды пядениц с бореальной, бореомонтанной и температурной широтной характеристикой ареала тоже в своем большинстве могут быть экологически охарактеризованы как эвризофильные, подобно большинству евро-сибирских и сибиро-дальневосточных видов. Всего таких видов достаточно много (24, или 15% от всей фауны пядениц Якутии), что свидетельствует об имевшихся в позднем плейстоцене благоприятных возможностях для расселения по Берингскому мосту не только ксерофильных, но и достаточно холодостойких мезофильных видов. Несмотря на свои широкие ареалы в западной Палеарктике, почти половина голарктических видов из рассматриваемых широтных групп ареалов не проникают в Японию (10 видов, или 42%: *Macaria loricaria*, *Rheumaptera subhastata*, *Spargania luctuata*, *Carsia sororiata*, *Cabera exanthemata*, *Xanthorhoe ferrugata*, *Perizoma alchemillata*, *Eupithecia assimilata*, *E. satyrata*, *Digrammia ripertaria*). Таким образом, в позднем плейстоцене для современных голарктических видов расселение по Берингскому мосту, по-видимому, было более доступным, чем проникновение на Японские острова по Сахалинскому мосту.

Очевидно, наличие большой группы бореальных и температурных голарктических видов, не проникающих в Японию, может объясняться той же причиной, что и отсутствие пядениц с сибиро-дальневосточно-американскими ареалами, а именно – широким развитием ледниково-нивальных ландшафтов по границе между Восточной Сибирью и Дальним Востоком в позднем плейстоцене. Современные голарктические виды в позднем плейстоцене и раннем голоцене, до открытия Берингова пролива, могли расселяться между Азией и Америкой севернее Верхоянского хребта по широкому осушенному континентальному шельфу. Проникновению же их на восток, к тихоокеанскому побережью Азии, препятствовали ледниково-нивальные ландшафты Саян, Станового нагорья, Станового хребта и горных хребтов Среднего и Верхнего Приамурья.

ВЫВОДЫ

1. По сочетанию типов широтно-высотной и долготной составляющей ареалов 165 известных видов пядениц Якутии можно разделить на 34 частные группы. По широтной характеристике ареалов наиболее значительную часть фауны Якутии составляют виды, относящиеся к температурной группе (61% фауны Якутии), что находится в соответствии с географическим положением региона. По долготной составляющей преобладают виды, относящиеся к трансевразийской группе (41% фауны). По долготной характеристике ареалов наблюдается преобладание наиболее широко-распространенных видов, относящихся к транс-

евразийской, транспалеарктической и голарктической группам (всего 104 вида, или 63% всей фауны), что говорит о невысокой оригинальности фауны пядениц Якутии, несмотря на очень большую территорию и на крайне специфические по своей суровости условия среды.

2. Особенности распространения видов пядениц с ограниченными ареалами (61 вид, 37%) могут быть использованы для реконструкции фауногенеза пядениц Якутии. Преобладание в этой группе видов с евро-сибирскими ареалами (31 вид, 51% ограниченно ареальных видов) свидетельствует о наиболее тесной связи фауны Якутии с европейской фауной пядениц.

3. Наиболее оригинальную часть фауны пядениц Якутии представляют виды из сибиро-дальневосточной, восточносибирской и сибирской долготных групп ареалов (23 вида, 38% ограниченно ареальных видов), являющиеся эндемиками или субэндемиками Ангаро-Охотской надпровинции Бореальной области. В сумме они на четверть уступают количеству евро-сибирских видов, что демонстрирует подчиненное положение автохтонного элемента в фауне Якутии.

4. Пониженное доленое содержание голарктических и трансевразийских видов и преобладание сибиро-дальневосточных и восточносибирских видов пядениц над евро-сибирскими в бореальной и борео-монтанной широтных группах ареалов свидетельствует о вероятном формировании автохтонного элемента фауны пядениц Якутии в бореальном поясе Ангаро-Охотской надпровинции Бореальной области.

5. В наиболее оригинальном «ядре» фауны пядениц Якутии выделяются 2 эколого-хорологические группировки – ксерофильная с сибиро-американскими и восточносибирскими ареалами и эвримезофильная с сибиро-дальневосточными ареалами. Первую из них можно отнести к автохтонному плейстоценовому тундростепному комплексу. Вторая группа, вероятно, в климатический минимум позднего плейстоцена была слабо представлена на территории Якутии, населяя преимущественно зону бореальных лесов и редколесий, занимавшую юг Сибири, южную часть Дальнего Востока и северную часть Японии.

6. Меридиональным рубежом, препятствующим распространению в плейстоцене и раннем голоцене современных сибиро-дальневосточных видов пядениц как в Восточную Сибирь, так и в область Берингийского моста, могли служили ледниковые и нивальные ландшафты Корякского нагорья, хр. Джугджур, Станового и Байкальских хребтов. Этот же рубеж также отчасти препятствовал расселению на Дальний Восток современных голарктических видов пядениц. Отсутствие высоких меридиональных горных систем в Средней Сибири и направленность русел великих сибирских рек в северо-восточном направлении, на-

против, благоприятствовали расселению западно-палеарктических видов пядениц на территорию Якутии.

Первый автор искренне благодарит д. б. н. Н. Н. Винокурова (ИБПК СО РАН, Якутск) за ценные советы при подготовке рукописи и постоянное содействие в проведении исследований, доцента Е. Л. Каймук (Якутский государственный университет) за предоставленные коллекционные и биологические материалы по пяденицам Якутии и к. б. н. Т. В. Гордееву (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ) за помощь в приобретении литературы. Второй автор выражает глубокую признательность коллегам, оказавшим помощь в получении научного материала и литературы, проведении исследований в иногородних и зарубежных научных учреждениях, материалы которых были использованы при подготовке данной публикации – д. б. н. С. Ю. Синева, к. б. н. В. Г. Миронову и к. б. н. А. Л. Львовскому (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), д. б. н. В. В. Дубатолу и к. б. н. С. В. Василенко (Зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), проф. К. Миккола и доктору П. Сихвонену (Prof. K. Mikkola, Dr. P. Sihvonen, Zoological Museum, Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki, Finland), И. Ю. Костюку (Зоологический музей государственного университета им. Шевченко, Киев, Украина) и доктору Я. Вийдалеппу (Dr. J. Viidalepp, Institute of Zoology and Botany, Tartu, Estonia).

ЛИТЕРАТУРА

- Аверенский А. И., Багачанова А. К., Бурнашева А. П. и др. Состав фауны членистоногих Ленского района // Почвы, растительный и животный мир Юго-Западной Якутии. – Новосибирск : Наука, 2006. – С. 103–155.
- Аммосов Ю. Н. Насекомые – вредители хвой и лиственных деревьев, кустарников и кустарничков Юго-Западной Якутии // Вредные насекомые и гельминты Якутии. – Якутск, 1971. – С. 117–128.
- Аммосов Ю. Н. Чешуекрылые – потребители лиственных деревьев, кустарников и кустарничков Центральной и Южной Якутии // Фауна и экология насекомых Якутии. – Якутск : Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1972. – С. 5–51.
- Аммосов Ю. Н. Малоизвестные и новые для фауны Якутии гербофильные пяденицы (Lepidoptera, Geometridae). – Якутск : Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1974. – С. 27–28.
- Аммосов Ю. Н. [Глава] X. Обзор видов : отчет о НИР по теме 2.33.3.4. Крупные разнокрылые чешуекрылые Центральной Якутии и их практическое значение (1979–1983 гг.). – Якутск : Институт биологии ЯФ СО АН СССР, 1983. – 236 с. – (На правах рукописи).
- Беляев Е. А. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) в редких экосистемах Западного Приморья: биоразнообразие, хорология и экология // Чтения памяти А. И. Куренцова. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – Вып. 17. – С. 29–66.
- Бурнашева А. П. К фауне пядениц (Lepidoptera, Geometridae) ресурсного резервата «Хамра» (Юго-Западная Якутия) // Евразийский энтомологический журнал. – 2010. – Т. 9. – Вып. 1. – С. 92–96.
- Василенко С. В. Обзор группы *Entephria polata* Dup. (Lepidoptera, Geometridae) // Таксономия насекомых и гельминтов. – Новосибирск : Наука, 1990. – С. 79–89.

Василенко С. В. Обзор видов группы *Xanthorhoe sajanaria* (Lepidoptera, Geometridae) // Энтомол. обзор. – 1995. – Т. 74. – Вып. 3. – С. 662–669.

Винокуров Н. Н., Попова Н. К., Багачанова А. К. и др. Новые виды насекомых, обнаруженных на территории природного парка «Ленские столбы» // Природный парк «Ленские столбы»: прошлое, настоящее и будущее. – Якутск, 2007. – С. 182–198.

Гордеева Т. В., Гордеев С. Ю. Семейство Geometridae – пяденицы // Чешуекрылые Бурятии / [А.А. Шодотова и др.]; отв. ред. Л. Л. Убугунов, В. В. Дубатолов. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2007. – С. 95–148.

Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР : атлас, карты 179–221 / под ред. К. Б. Городкова. – Л. : Наука, 1984. – 21 с.

Городков К. Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства // Энтомол. обзор. Ч. 1. – 1985. – Т. 64. – Вып. 2. – С. 295–310; Ч. 2. – 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 Зоол. ин-та РАН, 1992. – С. 45–55.

Дубатолов В. В., Василенко С. В. Некоторые новые и малоизвестные чешуекрылые (Macrolepidoptera) Якутии // Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии. – Якутск, 1988. – С. 37–45.

Егорова И. А. Краткий очерк истории формирования современной растительности Камчатки // Камчатка: события, люди: материалы XXV Крашенин. чтений / М-во культуры Камчат. кр.; Камчат. краев. науч. б-ка им. С. П. Крашенинникова. – П.-Камчатский, 2008. – С. 88–93.

Исаченко А. Г. Ландшафты [карта] // Экологический атлас России / под ред. Н. С. Касимова. – СПб. : Карта, 2002. – 128 с.

Крыжановский О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. – М. : Товарищество науч. изд. КМК, 2002. – 237 с.

Миронов В. Г., Беляев Е. А., Василенко С. В. Geometridae // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / под ред. С. Ю. Синева. – СПб. ; М. : Товарищество науч. изд. КМК, 2008. – С. 190–226.

Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен : атлас-монография / отв. ред. А. А. Величко. – М. : ГЕОС, 2009. – 120 с.

Hausmann A. Introduction. Archearinae, Orthostixinae, Desmobathrinae, Alsophilinae, Geometrinae // The Geometrid Moths of Europe / ed. A. Hausmann. – Stenstrup : Apollo Books, 2001. – Vol. 1. – 282 p.

Hausmann A. Sterrhinae // Ibid. – 2004. – Vol. 2. – 600 p.

Herz O. Reise nach Nordost-Sibirien in das Lenagebiet in den Jahren 1888–1889 // Deutsche Entomol. Zeitschr., Iris. – 1898. – Bd. 11. – S. 209–265.

Herz O. Lepidopteren Ausbeute der Lena Expedition von B. Poppius im Jahre 1901 // Ofvers. Finska Vet. Soc. Forhandl. – 1903a. – Vol. 45, N 15. – S. 7–20.

Herz O. Verzeichniss der auf der Mammuth-Expedition gesammelten lepidopteren // Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sci. – 1903b. – Vol. 8. – S. 61–87.

Holloway J. D. Origins of Lepidopteran Faunas in high mountains of the Indo-Australian tropics / eds. F. Vuilleumier, M. Monasterio // High Altitude Tropical Biogeography. – New York : Oxford University Press, 1986. – P. 533–556.

Kim S.-S., Beljaev E. A., Oh S. H. Illustrates Catalogue of Geometridae in Korea (Lepidoptera: Geometridae, Ennominae). – Korea : Korea research institute of bioscience and biotechnology & Center for insect systematics, 2001. – 278 p.

Mironov V. Larentiinae II (Perizomini and Eupitheciini) // The Geometrid Moths of Europe / ed. A. Hausmann. – Stenstrup : Apollo Books, 2003. – Vol. 4. – 463 p.

Skou P. The Geometridae Moths of North Europe (Lepidoptera: Drepanidae and Geometridae) / E. J. Brill. – Scandinavian Science Press Ltd., 1986. – 348 p.

Поступила в редакцию 09.03.2010 г.

AREALOGIC ANALYSIS AND HISTORY OF FORMING OF THE GEOMETRID FAUNA OF YAKUTIA (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE)

A. P. Burnasheva, E. A. Beljaev

The results of studies of Geometridae area distribution (in compliance with the methods developed by K. B. Gorodkov) serve as a basis for the authors to make assumptions about the formation history of the modern species structure of this insect group in the territory of Yakutia. Despite expansive territories and area-specific environments, the geometrid fauna there is shown to be of a low specificity and the most closely related to the European fauna. The greatest share of partly area-specific species reported for the boreal and boreal mountainous areas latitudinal groups allows the authors to assume the formation of the autochthonous geometrid fauna within the boreal zone of the Angara-Okhotian Superprovince of the Boreal Region in the territory of Yakutia. The original “core” of geometrid fauna there consists of two ecological-chorological groups including the xerophilic one, with its species to be attributed to the autochthonous steppe-tundra assemblage of the Pleistocene, and the eurytmesophilic group, the species of which probably were poorly represented during the Late Pleistocene climatic minimum in the territory of Yakutia. The territory-specific orogeny represented by significant latitude-parallel and meridional mountain systems, as well as the land topography favoring geometrid moths in the western areas could have played an important role in the Geometridae fauna formation processes since the Late Pleistocene and through the Holocene there.

Key words: Lepidoptera, Geometridae, area types, formation of fauna, Yakutia.