

Основные пути формирования и становления
таксономического разнообразия медведиц
(Lepidoptera, Arctiidae, Arctiinae)
Палеарктики и сопредельных территорий

Major distribution routes for the formation of tiger moth diversity
in the Palaearctic and adjacent territories
(Lepidoptera, Arctiidae, Arctiinae)

В.В. Дубатовол
V.V. Dubatolov

Сибирский зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091
Россия. E-mail: mu6@eco.nsc.ru.

Siberian Zoological Museum, Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Frunze str. 11,
Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: фауногенез, Палеарктика, Евразия, медведицы, Arctiidae, Arctiinae.

Key words: faunogenesis, Palaearctic, Eurasia, tiger moths, Arctiidae, Arctiinae.

Резюме. На основе данных по изменению ландшафтов в неогене, плейстоцене и голоцене, а также изучения современного распространения, реконструированы вероятные пути формирования медведиц Палеарктики и сопредельных территорий. Если для предположения генезиса современных видов следует использовать только данные по голоцену и верхнему плейстоцену, то для выявления генезиса родов и триб следует использовать данные по более древним эпохам — неогену и концу палеогена. На основе современных знаний пока невозможно точно предположить место возникновения данного подсемейства, распространённого всесветно. Наиболее вероятно возникновение этой группы не ранее второй половины палеогена, так как фауны изолированных к этому времени Австралии и Мадагаскара довольно бедны родовыми эндемиками и представлены большей частью представителями родов с мигрирующими видами. Фауна медведиц Южной Америки, изолированная с конца мезозоя, формировалась большей частью автохтонно за счёт редких и случайных мигрантов; здесь возникли эндемичные трибы *Phaegopterini*, и *Pericorini*, вероятно впоследствии распространившиеся в Северную Америку. У триб *Callimorphini* и *Arctiini* s.str. вероятно евроазиатское происхождение, так как на этой территории представлено наибольшее число таксонов родового ранга этих триб. Время и место формирования таксонов родового ранга удобно привязывать к определённым историческим реперам, одним из которых является исчезновение Берингийского пролива. Если в миоцене и начале плиоцена Берингия была покрыта сначала многопородными широколиственными лесами, а

потом лесами с участием широколиственных пород, отступившими далеко на юг во второй половине плиоцена, к этому времени можно привязать исчезновение контакта между неморальными фаунами Северной Америки и Восточной Азии, приведшее к отсутствию общих видов на этих территориях в настоящее время. Проникновение через Берингию в обоих направлениях арктических, бореальных и частично температурных современных видов наиболее вероятно происходило во время оледенений плиоцена. Образование тундровой фауны началось в связи с первым в кайнозойе возникновением тундровых ландшафтов в конце плиоцена на северо-востоке Азии и шло большей частью за счёт местных нагорноазиатских родов. Разрыв в плиоцене единого пояса широколиственных лесов Евразии привёл к обособлению неморальных фаун Западной и Восточной Палеарктики. Выявлены основные центры формирования родов — Средиземноморский, Западнопалеарктический, Внутреннеазиатский аридный, Среднеазиатский горный, Восточнопалеарктический. Относительная незначительность Восточнопалеарктического центра связана с отсутствием значительных рубежей с Ориентальной областью, что привело к сильному взаимопроникновению фаун. В работе показано вероятное североамериканское происхождение рода *Grammia* Rambur, 1866, западнопалеарктическое у родов *Hyphoraia* Hübner, [1820], *Pericallia* Hübner, [1820], *Eucharia* Hübner, [1820], *Chelis* Rambur, 1866, восточнопалеарктическое — для *Borearctia* Dubatolov, 1984, *Rhyparioides* Butler, 1877, *Spilarctia* Butler, 1875. Устанавливается синонимия: *Pararctia subnebulosa* (Dyar, 1899) = *Pararctia tundrana* Tshistjakov, 1990, **syn.n.**

Abstract. Based on data on changing landscapes in the Neogene, Pleistocene and Holocene, as well as on present patterns of distribution, possible ways by which the tiger-moth fauna of the Palaearctic and neighbouring regions has developed are discussed. Although to reveal a species' genesis only the events of the Holocene and Upper Pleistocene can be taken into consideration, the origin of genera and tribes can be traced back to older epochs, viz. the Neogene and Late Paleogene. The geographical origin of the studied subfamily cannot be understood from its modern, worldwide distribution. It is very likely that this group evolved no earlier than the Late Paleogene, as the faunas of Australia and Madagascar, which had already been isolated by that time, are poor of endemics and mainly consist of the genera represented by migrating species. Being isolated since the Late Mesozoic, the tiger-moth fauna of South America has developed autochthonously from rare and occasional migrants; the endemic tribes Phaegopterini and Pericopini were evolved there and then likely spread out to North America. Eurasia seemed to be the area of geographical origin of the tribes Callimorphini and Arctiini (s.str.), as the greatest number of their genera occur there. An area and time of origin of genera can be linked to particular palaeogeographical events, one of which was the disappearance of the Bering Strait. In the Miocene and Early Pliocene, the Bering region was covered with diverse broad-leaved forests, which, in the Late Pliocene, moved southward. This was the point when the exchange of nemoral faunas between East Asia and North America was broken, explaining the absence of common nemoral species between these regions at present. Arctic, boreal and partly temperate modern species were apparently able to disperse in both directions via the Beringia during the Pleistocene glaciation. In NE Asia, the formation of tundra fauna began at the time of the origin of tundra landscapes, i.e. at the end of the Pliocene, and chiefly evolved *in situ* from local upland-Asian genera. A break in the continuous zone of the broad-leaved forests of Eurasia resulted in separating the nemoral faunas of western and eastern parts of the Palaearctic Region. Main centres of origin of genera are recognized as follows: Mediterranean, West-Palaearctic, Inner-Asian arid, Central Asian mountains, and East-Palaearctic. Among them, the East-Palaearctic centre is less important, since, due to the absence of geographical barriers, its fauna has been strongly affected by that of the Oriental Region. In the present work, the genus *Grammia* Rambur, 1866 is supposed to be of the North-American origin, *Hyphoraia* Hübner, [1820], *Pericallia* Hübner, [1820], *Eucharia* Hübner, [1820] and *Chelis* Rambur, 1866 to be of the West-Palaearctic origin, and *Borearctia* Dubatolov, 1984, *Rhyparioides* Butler, 1877 and *Spilarctia* Butler, 1875 of the East-Palaearctic origin. *Pararctia tundrana* Tshistjakov, 1990 is synonymized with *Pararctia subnebulosa* (Dyar, 1899).

Истории формирования таксономического разнообразия и фаун каких-либо групп как чешуекрылых, так и других насекомых, посвящено относительно

небольшое количество работ. Как правило, они строятся, в основном, на анализе современных ареалов [Золотаренко, 1981], реже — на истории формирования и эволюции ландшафтов, с которыми связаны те или иные группы насекомых [Флоров, 1955; Сергеев, 1986]. Некоторые авторы приурочивают дивергенцию групп ранга семейства к расхождению континентов [Eliot, 1973], или для объяснения заселения островов современными видами используют геологические события очень далёкого прошлого, вплоть до палеогена [Kim, Hong, 1991]. Лишь крайне редко для попыток объяснения времени формирования ареалов используется доскональный анализ эволюции палеоландшафтов, взятый из большого количества палеонтологических, в том числе палинологических работ [Dubatolov, Kosterin, 2000]. В настоящей работе делается попытка проследить основные пути формирования современного таксономического разнообразия медведиц Палеарктики и сопредельных с ней территорий.

Некоторые принципы определения путей формирования фауны медведиц

Одни из самых основных принципов, лежащих в основе фауногенетических исследований — обязательное использование палеонтологической информации. При отсутствии палеонтологических данных по исследуемой группе для выявления возможных путей генезиса современных родов и видов необходимо применять данные по распределению и изменению палеоландшафтов и очертаний суши, являющиеся своеобразными реперами, к которым можно привязывать те или иные фауногенетические события, предполагаемые на основе изучения современных ареалов и центров таксономического разнообразия.

Конфигурация современных видовых ареалов отражает лишь самые последние геологические события, относящиеся к голоцену и верхнему плейстоцену, а в некоторых случаях — события только последних столетий. Во-первых, это происходит потому, что почти все современные виды высших чешуекрылых достаточно молоды; все палеонтологические находки современных видов макрочешуекрылых датируются, самое позднее, плейстоценом [Козлов, 1988]. Во-вторых, нельзя забывать, что место происхождения вида не всегда совпадает с местом его нынешнего распространения. А при применении историко-биогеографического метода, основанного на знании современного ареала, как это было впервые справедливо предложено А.А. Назаренко [1992] при исследовании изменения фауны дендрофильных птиц, мы можем оценить различные события, связанные с изменениями ареалов современных видов в умеренных широтах, не более 2-х ледниковых циклов назад. Все остальные предположения без анализа палеонтологических данных непосредственно по изучаемой группе, просто спекулятивны. На мой взгляд, исходя из анализа

современных видовых ареалов, можно восстанавливать фауногенетические события только голоцена и верхнего плейстоцена. Для анализа более ранних событий необходимо анализировать распространение более крупных таксонов — видовых групп, родов, для ещё более древних событий — триб.

Основные пути становления таксономического разнообразия медведиц

Происхождение подсемейства ARCTIINAE

К сожалению, в настоящее время не представляется возможным выяснить реальное место происхождения этой группы. Единственная достоверная палеонтологическая находка, принадлежащая к арктиинам, *Stauropolia nekruutenkoi* Skalsky, 1988 из Северо-Западного Кавказа, относится к сравнительно позднему времени — к миоцену [Скальский, 1988], и представляет собой вымерший род, который мы относим к трибе Arctiini [Dubatolov, 1996]. А распространено подсемейство в настоящее время почти повсеместно, кроме Антарктиды. Не представляется возможным в настоящее время достоверно выяснить и места локализации самых примитивных родов и триб, в том числе и потому, что гениталии большинства тропических родов медведиц ещё не описаны, а во многих случаях такие роды ещё и не выделены. Тем не менее, кажется крайне маловероятным происхождение этой группы в начале палеогена или ранее, так как фауны медведиц Австралии [Nielsen et al., 1996] и Мадагаскара [Toulgoet, 1984], обособившихся или в конце мезозоя (Австралия) или в палеогене (Мадагаскар), крайне бедны в родовом отношении (табл. 1). Они представлены только очень небольшим количеством эндемичных видов и родов трибы Spilosomini, а также хорошо мигрирующими видами; эндемичных триб на этих территориях нет. Фауна

медведиц Южной Америки, напротив, чрезвычайно своеобразна, сформирована большей частью представителями особых субэндемичных триб — Phaegopterini и Pericorini, а также некоторых Spilosomini, как из своеобразных американских родов группы *Hypercompe* Hb. — *Arachnis* Geyer, так и поздних вселенцев из Северной Америки, приуроченных большей частью к высокогорным и более умеренным районам, часто относимых к искусственному сборному роду *Phragmatobia* Stph. и другим родам, близким к *Paracles* Wlk. (= *Antarctia* auct.). В Южной Америке и сопредельных областях Северной Америки широко распространено и субэндемичное для Южной Америки сестринское подсемейство медведиц — Stenuchinae s.str. Тем не менее, нельзя предполагать возникновение здесь подсемейства Arctiini, так как эволюция фауны Южной Америки на протяжении всего третичного периода проходила почти в полной изоляции от внешнего мира [Симпсон, 1983]. Более вероятно, что возникновение таких своеобразных групп проходило в условиях полной изоляции от немногочисленных вселенцев, как было установлено для млекопитающих Д. Симпсоном [1983]. Представители трибы Phaegopterini несут некоторые примитивные черты в строении генитального аппарата самцов, например, расщепление вершины вальвы практически на равновыраженные костальную и саккулюсную части. Такое расщепление характерно и для сестринской группы — лишайниц, но у них саккулюсная часть видоизменена в довольно узкий склеротизованный отросток, а костальная часть широкая и слабо склеротизованная. Как нам представляется, предки триб Phaegopterini и Pericorini попали в Южную Америку ещё давно, в период первоначального становления подсемейства Arctiinae, вероятно, из сопредельной Центральной Америки и претерпели там радиацию таксонообразования.

Таблица 1. Роды медведиц, населяющие осколки Гондваны.

Table 1. Arctiinae genera from the Gondwana fragments.

Материк или остров	Неэндемичные роды	Эндемичные роды
Австралия и Тасмания	<i>Argina</i> Hübner, [1819], <i>Utetheisa</i> Hübner, [1819], <i>Nyctemera</i> Hübner, [1820], <i>Tyria</i> Hübner, [1819] (интродуцирован), <i>Amerila</i> Walker, 1855, <i>Aloa</i> Walker, 1855, <i>Spilarctia</i> Butler, 1875 (= <i>Spilosoma</i> auct., = <i>Ardices</i> Walker, 1855), <i>Lemyra</i> Walker, 1856, <i>Cretonotos</i> Hübner, [1819], всего 27 видов.	«Genus» <i>platycroca</i> Turner, 1940; <i>Phaos</i> Walker, 1855 (Тасмания), <i>Cheliosea</i> Watson, 1980 (= <i>Heliocaes</i> Turner, 1940), «Genus» <i>xanthotypa</i> Turner, 1940, всего 5 видов.
Мадагаскар	<i>Amsacta</i> Walker, 1855, <i>Amphicallia</i> Aurivillius, 1900, <i>Argina</i> Hübner, [1819], <i>Cretonotos</i> Hübner, [1819], <i>Galtara</i> Walker, [1863], <i>Nyctemera</i> Hübner, [1820], <i>Utetheisa</i> Hübner, [1819], « <i>Spilosoma</i> » *, <i>Amerila</i> Walker, 1855, всего 33 вида.	<i>Fodinoidea</i> Saalmuller, 1884, всего 7 видов.
Индия (без Гималаев) и Шри-Ланка	? <i>Eucallimorpha</i> Dubatolov, 1990, <i>Aglaomorpha</i> Kôda, 1987, <i>Nikaea</i> Moore, 1879, <i>Sebastia</i> Kirby, 1892, <i>Utetheisa</i> Hübner, [1819], <i>Nyctemera</i> Hübner, [1820], <i>Argina</i> Hübner, [1819], <i>Aethalidia</i> Walker, [1865], <i>Pangora</i> Moore, 18-79, <i>Areas</i> Walker, 1855, <i>Rajendra</i> Moore, 1879, <i>Aloa</i> Walker, 1855, <i>Cretonotos</i> Hübner, [1819], <i>Spilarctia</i> Butler, 1875, <i>Lemyra</i> Walker, 1856, <i>Amerila</i> Walker, 1855, всего 56 видов, из них систематическое положение не выяснено у 6 видов.	<i>Bucaea</i> Walker, 1866, <i>Rhodareas</i> Kirby, 1892 (Шри-Ланка), <i>Curoba</i> Walker, [1865], <i>Dondera</i> Moore, 1877 (Шри-Ланка), <i>Olepa</i> Watson, 1980, всего 11 видов.

* По мнению Д. Гудгера и А. Ватсона [Goodger, Watson, 1995], все африканские виды, ранее относимые к этому роду, помещены в него неправильно.

* According to D. Goodger and A. Watson [1995], all African species were erroneously transferred to this genus.

В пользу этого предположения говорит и тот факт, что в пределах Центральной Америки, при слабом проникновении в Южную Америку, а также в бореальные районы Северной Америки, обитают представители своеобразной группы родов *Euchaetes* Harr. – *Cycnia* Hb., ранее относимые к трибе Phagopterini [Franclemont, 1983; Watson, Goodger, 1986]. Представители этой группы родов оказались переходной группой при кладистическом анализе медведиц [Jacobson, Weller, 2002] между трибами Phagopterini – Pericorini, с одной стороны, и Callimorphini, с другой. К сожалению, при этом анализе не учитывались чрезвычайно важные признаки гениталий самцов. Однако и в этом случае можно обнаружить плезиоморфные признаки, общие как с Callimorphini, так и с Amerilini (=Rhodogastrini). Если у *Euchaetes egle* (Drury, 1773) очень сильно выражена мембранозная вентральная часть вальв, которая сохраняется в виде рудимента у Callimorphini, то у *Cycnia tenera* Hübner, 1818 и *Kodiosoma fulvum* Stretch, 1872 мембранозная часть вальвы полностью охватывает шиповидную склеротизованную часть, которая смещается ближе к центру вальвы. Наиболее сильное изменение в эту сторону мы наблюдаем у Amerilini (=Rhodogastrini), когда вальва становится полностью мембранозной, а склеротизованная часть редуцируется до длинного изогнутого шипа. Таким образом, группа родов *Euchaetes* Harr. – *Cycnia* Hb., которой можно было бы придать статус особой трибы Euchaetini i.l., может рассматриваться в качестве предковой группы как для Callimorphini, так и для Amerilini (=Rhodogastrini). Предполагать возникновение медведиц в пределах Восточной Азии и Северной Америки было бы неправильно; корректнее утверждать, что исходные формы просто сохранились в пределах Центральной Америки с последующим проникновением в южные области Северной Америки, а также в Южную Америку.

Также маловероятно, что и Индостан до объединения с остальной частью Азии в палеогене [Синицын, 1965] имел свою фауну медведиц. Ведь основная часть полуострова, даже его южная часть, практически лишены эндемиков родового уровня (табл. 1). К таковым можно было бы отнести только род *Olepa* Watson и, вероятно, монотипичные *Bucaea* Wlk. и *Curoba* Wlk., систематическое положение которых ещё не исследовалось. Эндемиков видового ранга также немного для таких южных районов, число их не более полутора – двух десятков. Относительно большее количество эндемиков видового уровня обитает на Шри-Ланке, но и их не более десятка, а ведь это островная фауна; такие фауны обычно сильно обогащены эндемиками

видового уровня. Поэтому стоит согласиться с мнением, высказанным Д. Элиотом [Eliot, 1973] и Д. Холловэем [Holloway, 1969], что фауна медведиц и дневных бабочек Индостана и Шри-Ланки — просто недавний дериват фауны Юго-Восточной Азии. Наиболее вероятно, что группа возникла во второй половине палеогена на территории, охватывающей современные Европу, Африку, Азию и Северную Америку.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ТРИБ И ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ИХ АРЕАЛОВ

Трибы арктиин распространены, большей частью, очень широко. Так, ареалы триб, распространённых в Палеарктике, охватывают в той или иной мере значительную часть Старого Света и Северную Америку. Однако есть две эндемичные для Америки трибы — Phagopterini и Pericorini, большая часть таксонов которых распространена в Южной Америке и небольшая часть видов — в Северной Америке (рис. 1). Исходя из того, что представителей этих триб нет в Азии¹, а до плиоцена, благодаря существованию в Берингии моста, покрытого широколиственными лесами, фауны и флоры Азии и Северной Америки были достаточно близки, следует предполагать южноамериканское происхождение этих триб. Как известно из палеонтологических данных, «Великий американский фаунистический обмен» между Южной и Северной Америкой начался только в плиоцене, а большей частью шел в плейстоцене [Симпсон, 1983], когда контакты между суббореальными и субтропическими ядрами фауны Азии и Северной Америки (исключая арктические и бореальные виды) были уже нарушены. В связи с этим с очень большой вероятностью можно предполагать южноамериканское происхождение этих триб во время продолжительной изоляции этого континента, которая продолжалась с мезозоя до плиоцена [Симпсон, 1983]. Тем более, что в Неотропике, включая юг Северной Америки, известно даже эндемичное подсемейство медведиц — Stenuchinae [Franclemont, 1983; Watson, Goodger, 1986]. По всей видимости, дивергенция триб у арктиин могла происходить в конце палеогена. Более точные оценки были бы спекулятивными.

Евроазиатское происхождение можно предположить у трибы Callimorphini. Роды этой трибы широко распространены в суббореальных, субтропических и тропических областях Евразии. В Африке характерные представители этой трибы, кроме представителей хорошо мигрирующих *Utetheisa* Hb. и, судя по строению гениталий, достаточно специализированных *Ilemodes* Hmps. [Watson, Goodger,

¹ Здесь следует отметить, что мы не можем согласиться с отнесением к этой трибе рода *Amerila* [Holloway, 1988], распространённого в Южной и Юго-Восточной Азии и в Африке, из-за совершенно другого плана строения гениталий видов этого рода. На наш взгляд, этот род должен относиться к особой трибе — Amerilini (=Rhodogastrinae Kiriakoff, 1950). Появление же представителя трибы Phagopterini (*Pareuchaetes pseudoinsulata* Rego Barros, 1956, первоначально встречавшегося в Венесуэле, Тринидаде и Южной Азии (Шри-Ланка, Таиланд, Борнео, Палаван, Гуам), связано с его интродукцией [Holloway, 1988].

1986], пока не известны. Следует отметить, что очень много представителей афротропической фауны медведиц почти не изучены в морфологическом отношении, поэтому принимаемое здесь отсутствие представителей трибы Callimorphini в Афротропике достаточно условно. В широколиственных лесах Северной Америки из этой трибы известен только один очень компактный род *Haploa* Hübner, [1820] [Franclemont, 1983; Ferguson, in litt.], приуроченный к восточной, аллеганской, части материка (рис. 2). Наиболее вероятно, что один или несколько из представителей этой трибы, характерной для южных лесов, попали в Северную Америку не позднее миоцена, когда ещё Берингийский мост был покрыт широколиственными лесами тургайского типа, оставшимися ещё субнеморальными в более прохладной первой половине плиоцена [Фрадкина, 1995; Dubatolov, Kosterin, 2000]. Существует ещё один представитель трибы Callimorphini в Северной Америке (голарктический род *Dodia* Dyar), но он уже относится к субарктической фауне; род *Tyria* Hb. был вселён в Северную Америку искусственно; род *Uetheisa* Hb., также, на наш взгляд, относящийся к этой трибе, состоит из хорошо мигрирующих видов, так что время его проникновения в Америку не ясно.

Наиболее вероятно, что и Arctiini s. str.² также не имеет американского происхождения, ведь подавляющее большинство родов этой трибы характерны как раз для Палеарктики. Хотя в этой группе известно несколько голарктических родов и видов, проникнуть же в Северную Америку они могли и в плейстоцене во время оледенений и возникновения моста в Берингии. Наиболее южную приуроченность из североамериканских представителей трибы Arctiini имеет эндемичный неарктический суббореальный род *Platyprepia* Dyar. Вероятно, его предки, первые представители трибы в Северной Америке, проникли сюда в неогене. Проникновение сюда представителей других голарктических родов (*Platarctia* Pack., *Arctia* Schr. и др.) могло происходить и в более позднее время.

Представители трибы Micrarctiini в настоящее время населяют Евразию, большей частью умеренный пояс азиатской части, где наиболее богато родовое разнообразие этой трибы, а также Северную Америку, лишь слегка проникая на север Южной Америки. Было бы более логичным предположить, что эта триба возникла и первое время развивалась в неогене в Восточной Азии и Северной Америке, имевших в то время очень сходные фауны. Это косвенно подтверждает и тот факт, что многие представители этой трибы населяют открытые ландшафты, активно развивавшиеся как раз на этих материках.

Напротив, о месте возникновения трибы Spilosomini делать любые предположения крайне затруднительно, поскольку она имеет практически

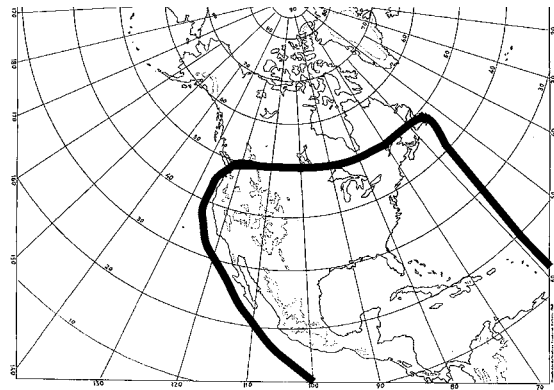


Рис. 1. Распространение трибы Phaegopterini в Северной Америке.

Fig. 1. Distribution of the tribe Phaegopterini in North America.

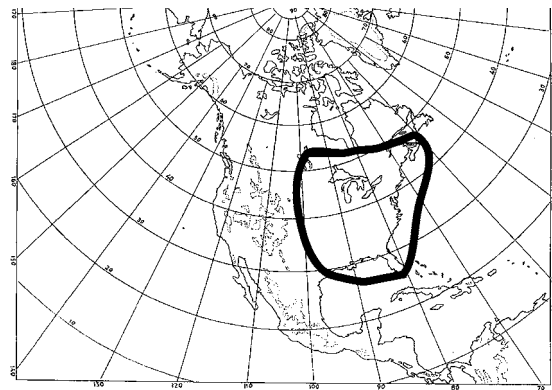


Рис. 2. Распространение рода *Haploa* в Северной Америке.

Fig. 2. Distribution of the genus *Haploa* in North America.

космополитическое распространение с автохтонными группами родов практически на всех континентах — в Юго-Восточной Азии, Африке, Северной и Южной Америке.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ РОДОВ МЕДВЕДИЦ И ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ИХ АРЕАЛОВ

Значительный интерес представляет собой анализ родовых ареалов, по которым можно восстанавливать события неогена. Ведь именно с этого времени, в миоцене, появляются первые роды, дожившие до нашего времени [Козлов, 1988; Dubatolov, Kosterin, 2000].

Современных родов, выходящих за пределы Палеарктики, или только проникающих на её территорию — 25 (табл. 2). Анализировать ареалы, общие с палеотропическими областями, сложно, так как трудно сопоставить миграционные потоки между этими зоогеографическими областями с теми или иными геологическими событиями, ведь линия

² Объём трибы в нашем понимании представлен в работе: Dubatolov, 1996, а также на сайте: <http://szmn.econsc.ru/~vvdubat/Arctiidae/Arctiinaelist.html>

Таблица 2. Роды медведиц, выходящие за пределы Палеарктики.
Table 2. Arctiinae genera overlapping Palaearctic territory.

Роды, общие с Афротропической областью (4)	Роды, общие с Ориентальной областью ** (16)	Роды, общие с Неарктической областью (11)
<i>Utetheisa</i> Hübner, [1819], <i>Nyctemera</i> Hübner, [1820] *, <i>Cretonotos</i> Hübner, [1819], <i>Spilosoma</i> Curtis, 1825	<i>Eucallimorpha</i> Dubatolov, 1990, <i>Aglaomorpha</i> Kôda, 1987, <i>Nikaea</i> Moore, 1879, <i>Euleechia</i> Dyar, 1900, <i>Utetheisa</i> Hübner, [1819], <i>Nyctemera</i> Hübner, [1820], <i>Rhyparioides</i> Butler, 1877, <i>Chionarctia</i> Kôda, 1988, <i>Aloa</i> Walker, 1855, <i>Alphaea</i> Walker, 1855, <i>Andala</i> Walker, 1855, <i>Cretonotos</i> Hübner, [1819], <i>Spilosoma</i> Curtis, 1825, <i>Spilarctia</i> Butler, 1875, <i>Lemyra</i> Walker, 1856, <i>Eospilarctia</i> Kôda, 1988	<i>Utetheisa</i> Hübner, [1819], <i>Dodia</i> Dyar, 1901, <i>Parasemia</i> Hübner, [1820], <i>Pararctia</i> Sotavalta, 1965, <i>Acerbia</i> Sotavalta, 1963, <i>Platarctia</i> Packard, 1864, <i>Holarctia</i> Ferguson, 1984, <i>Grammia</i> Rambur, 1866, <i>Hyperborea</i> Grun-Grshimailo, [1900], <i>Spilosoma</i> Curtis, 1825, <i>Phragmatobia</i> Stephens, 1828

Примечания. * Род *Nyctemera* Hübner, [1820] не имеет видов в зоне контакта Афротропической и Палеарктической областей и большей частью распространён в тропиках Старого Света, проникает в Палеарктику в Восточной Азии.

** Сюда не включены роды, встречающиеся только на высокогорьях Гималаев и сопредельных горных систем и входящие в Палеарктическую фауну, например, *Gonerda* Moore, 1879, *Preparctia* Hampson, 1901, *Lithosarctia* Daniel, 1954 и т.п.

Notes. * No one species of *Nyctemera* Hübner, [1820] occurs in the area of the Afrotropic and Palaearctic contacting, and spread mainly in tropics of the Old World, penetrating into the Palaearctic only in Eastern Asia.

** Genera from the Palaearctic fauna, which occurs only in the high mountains of the Himalaya and neighbouring mountain systems (like *Gonerda* Moore, 1879, *Preparctia* Hampson, 1901, *Lithosarctia* Daniel, 1954, etc.), are not included.

контакта Палеарктики с Палеотропикой очень широкая и проходит в основном по суше. Наиболее вероятно такие контакты могли происходить неоднократно в самое разное время.

Совершенно иная ситуация с голарктическими родовыми ареалами. Исходя из геологических данных, известны временные отрезки, когда существовал контакт между Северной Америкой и Азией по Берингскому мосту. Этот мост был и в палеогене и временами в неогене, когда и Азия, и Северная Америка были покрыты широколиственными лесами сначала полтавского (в палеогене), потом тургайского (в неогене) типа, а фауны Восточной Азии и Северной Америки в это время были достаточно сходны. Вполне резонно предположить, что фауна арктиин в неогене была также сходной, по крайней мере, на родовом уровне. Образование амфиоцифического разрыва температурных родов, например, *Platarctia* Pack., *Spilosoma* Curt., *Phragmatobia* Stph. (рис. 3), среди которых по разные стороны Пацифики обитают значительно различающиеся по морфологии виды, можно относить к плиоцену, в середине которого разорвался Берингский мост [Фрадкина, 1995], и самое главное, из-за похолодания климата суббореальные группы ушли из Берингии, пересекать Пацифику им было уже крайне сложно [Dubatolov, Kosterin, 2000]. Нельзя исключать и более позднее проникновение этих родов через Берингский мост, например, во время оледенений нижнего и среднего плейстоцена; ведь времени, прошедшего после этого, было вполне достаточно для образования новых видов. Оценка этого времени сделана ранее [Dubatolov, Kosterin, 2000] и вполне вписывается в рамки 120 тыс. лет (со времени климатического оптимума верхнего плейстоцена).

Конечно, не всегда можно обоснованно предполагать или азиатское, или североамериканское происхождение современных голарктических родов. Если для арктических и северных бореальных родов

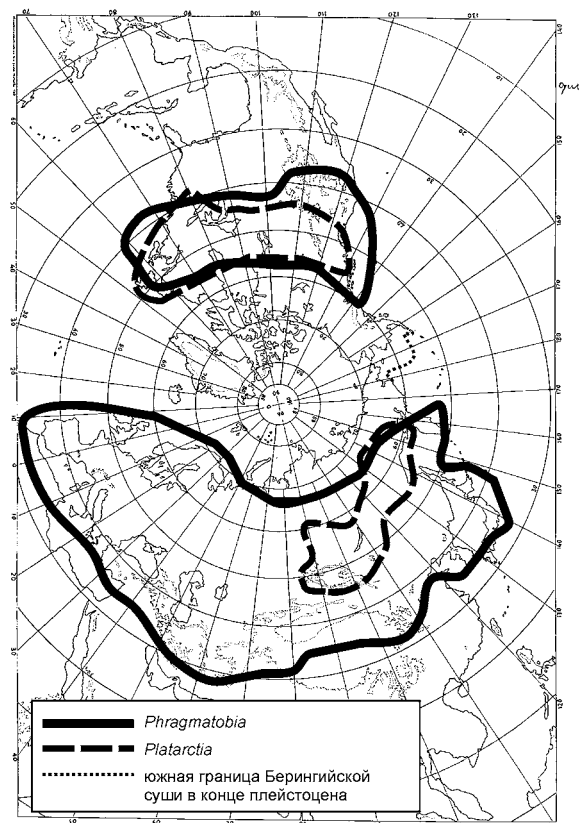


Рис. 3. Ареалы голарктических температурных родов *Phragmatobia* и *Platarctia*.

Fig. 3. Distribution of the Holarctic temperate genera *Phragmatobia* and *Platarctia*.

Dodia Dyar, *Parasemia* Hb., *Pararctia* Sotav., *Acerbia* Sotav., *Platarctia* Pack., *Arctia* Schr., *Holarctia* Ferg., *Hyperborea* Gr.-Gr., *Phragmatobia* Stph. можно предполагать азиатское или евроазиатское происхождение (большая часть таксонов и ближайшие родственники обитают именно здесь), или, как у

Parasemia plantaginis L. в Евразии, внутривидовой спектр географической изменчивости по окраске крыльев чрезвычайно велик; напротив, в Северной Америке такого не наблюдается. Даже популяции, распространённые далеко на юге, имеют фенотип почти идентичный как с бореальными североамериканскими бабочками, так и с популяциями, населяющими Северо-Восточную Азию), то явно североамериканское происхождение из обитающих в Палеарктике родов, наиболее вероятно, имеет только род *Grammia* Rbr. (рис. 4). Все виды и ряд подродов этого рода известны из Северной Америки, где они населяют местообитания от тундр до тропических пустынь и лесов, и только 3 вида в той или иной мере проникают в Евразию, заселяя исключительно тундрово-степные местообитания. Напротив, о происхождении рода *Spilosoma* Sph. что-либо утверждать с уверенностью нельзя; этот род широко распространён по всему Северному полушарию и в Палеотропике.

Теперь вернёмся к рассмотрению родов, обитающих в Палеарктике, и только в ряде случаев распространённых в Ориентальной области. Одним из наиболее важных событий изменения ландшафтов в Евразии был разрыв единого лесного пояса, протягивавшегося с запада континента на восток в миоцене. Образование этого разрыва обычно датируют плиоценом [Синицын, 1965; Матюшкин, 1982]. Затронул он, прежде всего, южную лесную фауну и обособил средиземноморскую фауну от палеаркхартической. С возникновением этого разрыва мы связываем изоляцию западных родов *Callimorpha* Latr. в узком смысле, *Euplagia* Hb., *Epicallia* Hb., от восточных родов типа *Eucallimorpha* Dubat., *Aglaomorpha* Kôda, *Lemyra* Wlk. (с большим числом видов), *Eospilarctia* Kôda, *Chionarctia* Kôda, основного ядра рода *Spilarctia* Btl. (единственный вид *S. lutea* Hfn., вероятно, только впоследствии достиг Европы).

Западный центр родообразования у медведиц (рис. 5) был связан, по-видимому, со Средиземноморьем, то есть с территорией, в меньшей степени затронутой оледенениями, где широколиственные леса могли сохраняться даже в самое холодное время (ср.: средиземноморский арбореальный центр у Г. де Латтин [de Lattin, 1967]). Здесь возникло до 10 палеарктических родов. Не исключено, что многие ныне западнопалеарктические роды также возникли или пережидали оледенение в этом месте. Тем не менее, предки таких западнопалеарктических средиземноморско-переднеазиатских родов могли иметь значительно более обширные ареалы, или даже обитать в совсем других местах. Например, виды рода *Attatha* Moore (Lepidoptera, Noctuidae), распространённые в тропиках Старого Света, обладают рисунком крыльев, чрезвычайно сходным с видами медведиц рода *Euplagia* Hb., особенно это относится к *A. regalis* Moore, обитающему в Юго-Восточной Азии. Этот вид имеет рисунок передних крыльев, практически идентичный

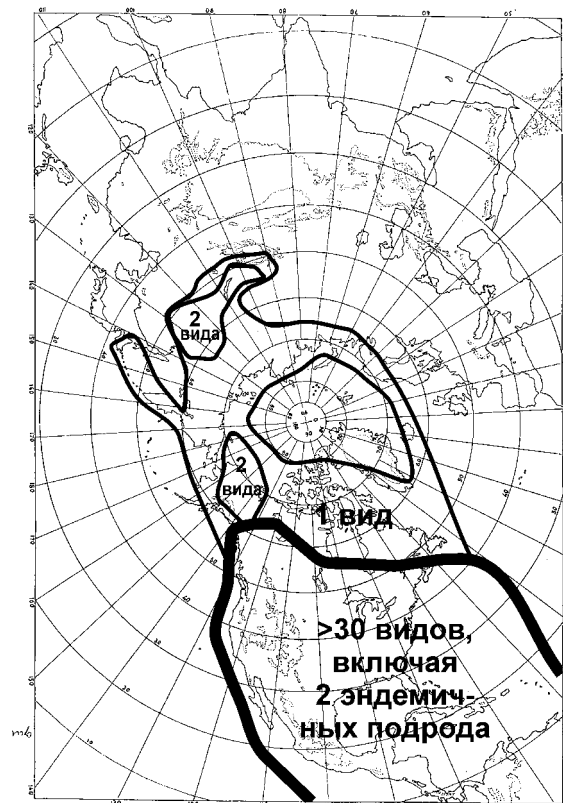


Рис. 4. Ареал и центр разнообразия рода *Grammia*.
Fig. 4. Distribution and the centre of diversity of the genus *Grammia*.

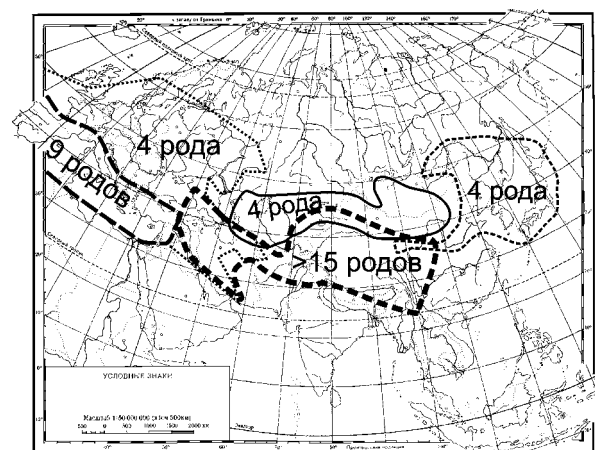


Рис. 5. Центры образования родов медведиц Палеарктики.
Fig. 5. Centres of the genera origin of the Palearctic Arctiinae.

видам *Euplagia* Hb., но негативный. Задние крылья *A. regalis* Moore красные, как и у видов *Euplagia* Hb. Такое удивительное сходство можно было бы объяснить только тем, что предки *Attatha* Moore и *Euplagia* Hb. когда-то обитали в одном месте.

Другой центр родообразования был связан с аридными районами Внутренней Евразии (рис. 5),

Таблица 3. Ближайшие родственники характерных тундровых родов медведей Арктики.
Table 3. Kins of the most specific Arctiinae genera from tundra.

Роды и виды медведей, населяющие Арктику	Их ближайшие родственники	Места обитания видов из родов, близких к арктическим
<i>Dodia</i> Dyar, 1901: <i>D. albertae</i> Dyar, 1901	<i>Dodia</i> Dyar, 1901: <i>D. kononenkoi</i> Tshistjakov et Lafontaine, 1984, <i>D. transbaikalensis</i> Tshistjakov, 1988, <i>D. sikhotensis</i> Tshistjakov, 1988, <i>D. sazonomi</i> Dubatolov, 1990, <i>D. diaphana</i> (Eversmann, 1848), <i>D. verticalis</i> Lafontaine et Troubridge, 1999	Горы Северной Азии, 1 вид (<i>D. verticalis</i>) — в Северной Америке
<i>Pararctia</i> Sotavalta, 1965: <i>P. lapponica</i> (Thunberg, 1791), <i>P. subnebulosa</i> (Dyar, 1899) (= <i>tundrana</i> Tshistjakov, 1990, syn. nov.) ³	<i>Sinoarctia</i> Dubatolov, 1987 — 4 вида; <i>Platarctia</i> Packard, 1864 — 3 вида	Западный Китай (все <i>Sinoarctia</i> и <i>Platarctia souliei</i> (Oberthür, 1903); горы Северной Азии (<i>Platarctia atropurpurea</i> (O.Bang-Haas, 1927)); бореальная Северная Америка (<i>Platarctia parthenos</i> (Harris, 1850))
<i>Acerbia</i> Sotavalta, 1963: <i>A. alpina</i> (Quensel, 1802)	<i>Acerbia</i> Sotavalta, 1963: <i>A. seitzii</i> (A. Bang-Haas, 1910), <i>A. churkini</i> Saldaitis, Minskis et Witt, 2003, <i>A. kolpakofskii</i> (Alpheraky, 1882)	Тянь-Шань
<i>Arctia</i> Schrank, 1802: <i>A. olschwangi</i> Dubatolov, 1990, <i>A. opulenta</i> (Hy. Edwards, 1881), <i>A. brachyptera</i> Troubridge et Lafontaine, 1999	<i>Arctia</i> Schrank, 1802: <i>A. caja</i> (Linnaeus, 1758)	Температный пояс Голарктики
<i>Holoarctia</i> Ferguson, 1984: <i>H. puengeleri</i> (O.Bang-Haas, 1927)	<i>Holoarctia cervini</i> (Fallou, 1864), <i>Palaearctia</i> Ferguson, 1984 — не менее 15 видов	Альпы (<i>H. cervini</i>); Тянь-Шань, Памиро-Алай, Гималаи (<i>Palaearctia</i>)
<i>Grammia</i> Rambur, 1866: <i>G. quenseli</i> (Paykull, 1763), <i>G. philippi</i> Ferguson, 1985	остальные виды рода <i>Grammia</i> Rambur, 1866 — более 30 видов	Северная и Центральная Америка и 1 вид в степях Восточной Сибири.
<i>Hyperborea</i> Grun-Grshimailo, [1900]: <i>H. czekanowskii</i> Grun-Grshimailo, [1900]	<i>Micrarctia</i> Seitz, 1910: <i>M. trigona</i> (Leech, 1899)	Горы Сычуани (Западный Китай)

где, по всей видимости, возникли роды *Lacydes* Wlk., *Tancrea* Pngl., *Eudiaphora* Dubat., *Centrarctia* Dubat. Однако наиболее активно родообразование шло в горных районах от Передней Азии до Гималаев и Западного Китая; здесь в различных горных системах образовалось более 15 родов. В степных районах Сибири, Монголии и Северного Китая, начиная с плейстоцена, когда, по мнению ряда учёных [Сергеев, 1986], общестепная фауна разделилась на западную и восточную, также возникло несколько обособленных родов: *Epimydia* Stgr., *Sibirarctia* Dubat.

Заметным очагом родообразования была также восточная часть Палеарктики (рис. 5), однако, здесь образовалось не так много родов — к ним можно было бы отнести лишь *Aglaomorpha* Kôda, *Amur-rhyparia* Dubat., *Chionarctia* Kôda и, возможно, ныне амфипалеарктический род *Rhyparioides* Btl., а также 7 других родов, выходящих за пределы Палеарктики в Ориентальную область. Возможно, такое незначительное количество возникших родов связано с тем, что при похолоданиях теплолюбивая фауна просто отступала к югу по большей части равнинной местности на территорию Ориентальной области без изоляции в рефугиумах, что было характерно для западной части Палеарктики. После потеплений южная фауна также легко вновь занимала прежние места обитания. Поэтому здесь

сохранилось большее количество родов, выходящих за пределы Палеарктики.

На западе была совсем другая картина. Здесь во время оледенений образовывались отдельные рефугиумы на юге Европы (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова, горы Северо-Западной Африки и Передней Азии), способствовавшие богатому таксонообразованию. А наличие важных широтных рубежей, Средиземного моря и Сахары в значительной мере изолировало палеарктическую фауну от афротропической. Именно поэтому на востоке количество общих родов с сопредельной частью Ориентальной области (не менее 15 родов — *Eucallimorpha* Dubat., *Aglaomorpha* Kôda, *Nikaea* Moore, *Euleechia* Dyar, *Euleechia* Dyar, *Utetheisa* Hb., *Nyctemera* Hb., *Rhyparioides* Btl., *Chionarctia* Kôda, *Aloa* Wlk., *Cretonotos* Hb., *Spilosoma* Stph., *Spilarctia* Btl., *Lemyra* Wlk., *Eospilarctia* Kôda) во много раз больше, чем на западе с Афротропической (=Эфиопской) областью (род *Utetheisa* Hb. с мигрирующими видами; *Spilosoma* Curt. и *Cretonotos* Hb., способные населять аридные местообитания, например, *Cretonotos arabica* Hmps. и арабийские виды рода *Spilosoma* Curt.).

Появление во второй половине плейстоцена в Берингии и широкое развитие в плейстоцене равнинных тундровых ландшафтов⁴ привело к освоению

³ Как показало изучение строения гениталий самцов *P. subnebulosa* (Dyar, 1899) из Юкона (горы Ричардсона), любезно предоставленного нам Дж. Трубриджем (Канада) в сравнении с экземплярами *P. tundrana* Tshistjakov, 1990 с Таймыра и Чукотки, признаки, указанные в первоописании последнего вида (треугольно заострённый вырост на косте вальвы и спрямлённый эдеагус [Чистяков, 1990]), полностью совпадают с исследованным экземпляром из Канады. Более того, эдеагус самца с мыса Шмидта, наоборот, слегка изогнут, что согласно Ю.А.Чистякову [1990], является признаком неарктического *P. subnebulosa*. Именно поэтому мы принимаем, что эти названия являются синонимами.

⁴ Однако впервые возникших, как гольцовые в конце миоцена [Кожевников, 1996].

этой территории видами, которые ранее населяли только высокогорья; впоследствии обособившихся в отдельные роды. Сюда можно отнести *Hyperborea* Gr.-Gr., ближайший род к которому (*Micrarctia* Seitz с единственным видом *M. trigona* Leech) обитает в горах Юго-Западного Китая; роды *Acerbia* Sotav., *Pararctia* Sotav., *Holarctia* Ferg., другие виды которых (или близких родов) населяют горные районы Средней и Центральной Азии (табл. 3). Как мы видим, освоение тундровых ландшафтов шло, по видимому, прежде всего в Азии, где такие ландшафты возникли впервые [Фрадкина, 1995] и заселились, по всей видимости, за счёт местных форм.

Такие транспалеарктические роды, как *Pericallia* Hb., которых совсем нет в Северной Америке, и где даже нет их ближайших родственников, вероятно, могли возникнуть на западе Евразии (отдалённо близкий род — трансстепной *Eucharia* Hb., обитающий также в Западной Европе), и только в плейстоцене они смогли стать транспалеарктиками. С другой стороны, в настоящее время трудно указать места вероятного происхождения остальных современных транспалеарктических родов. Можно только предполагать западное происхождение родов типа *Hypboraea* Hb., где обитает большая часть видов, и только один из них достиг впоследствии востока материка. Род *Chelis* Rbr., вероятно, также имел западное, точнее южноевропейское или перднеазиатское происхождение. Напротив, для трансбореального рода *Borearctia* Dubat. более вероятно восточное происхождение, ведь ближайшие его родственники населяют прежде всего горы Азии. Для обсуждения мест возникновения транспалеарктических родов *Diacrisia* Hb., *Rhyparia* Hb., *Epatolmis* Vtl. пока данных нет.

Происхождение современных видов медведиц и пути формирования их ареалов

Анализ современных видовых ареалов, как было отмечено ранее [Dubatolov, Kosterin, 2000], показал, что таксоны, изолированные со времени климатического оптимума позднего плейстоцена, на западе и востоке Палеарктики успели образовать близкие, но самостоятельные виды. В связи с этим, для обсуждения генезиса ареалов современных видов имеет смысл говорить только о событиях позднего плейстоцена и голоцена.

История послеплейстоценового времени представляет собой череду оледенений, перемежающихся межледниковьями и менее значительными потеплениями. При похолоданиях теплолюбивая фауна отступала на юг, иногда сохраняясь в рефугиумах, изоляция в которых приводила к таксонообразованию. В это время активно расселялась холодолюбивая фауна. В периоды межледниковий происходили обратные процессы. Теплолюбивые виды выходили из рефугиумов и в ряде случаев расселялись на

значительные расстояния. Холодолюбивая фауна, наоборот, изолировалась в рефугиумах, например, на высокогорьях, и, если такая сохранялась, то в узкой полосе зональной тундры. Кроме того, в периоды оледенений сильно падал уровень океана и возникали дополнительные пути миграций, которые в тёплое время закрывались проливами.

Рассмотрим наиболее значительный пример — миграции через Берингов пролив, который исчезал в периоды оледенений. Очевидно, что в это время мигрировала через него в основном арктическая и субарктическая фауна. Частично могла мигрировать также и бореальная и температурная фауна (см. ниже), но из последней только те виды, которые широко распространялись по всей бореальной зоне.

Сейчас в Северной Америке и Евразии известно более 10 общих видов медведиц, не считая тех, что были завезены человеком. Один палеарктический вид *Pararctia tundra* Tshist. замещается с Северной Америке близким *P. subnebulosa* Dyar. Те виды, которые сейчас распространены в Америке только в пределах Берингии, почти без сомнения попали сюда из Азии в последнее оледенение. К ним относятся 4 вида медведиц — *Dodia kononenkoi* Tshist. et Lafont, *Acerbia alpina* Quens., *Holarctia puengeleri* O.V.-H., *Hyperborea czezanowski* Gr.-Gr. Ещё 2 вида (*Dodia albertae* Dyar, *Pararctia lapponica* Thunb.) распространены по всему северу Америки; все эти 6 видов относятся к арктическим или субарктическим и, вероятно, попали в Америку из Азии, где распространены их родственники. С другой стороны, североамериканское происхождение можно предполагать для видов рода *Grammia* Rbr., 3 из которых имеют современные голарктические ареалы (*G. quenseli* Payk., *G. philippiana* Ferg., *G. obliterated* Stretch). Ведь как уже было отмечено ранее, основная дивергенция этого рода происходила в Северной Америке. Все эти 3 вида, в отличие от других видов рода, приурочены к тундровым и тундрово-степным ландшафтам.

Более интересно проникновение через Берингию бореальных, а в ряде случаев температурных видов (рис. 6). Таких немного: сюда относятся *Arctia caja* L., *Phragmatobia fuliginosa* L. и *Parasemia plantaginis* L. Однако такие виды сейчас распространены довольно далеко на север, например, в Сибири до верхнего течения р. Колымы. Они могли попасть в Северную Америку, например, по южной части Берингии⁵, в том числе и в ледниковье, где были распространены таёжные лесные массивы, хотя и островного типа [Кожевников, 1996]; все эти виды, включая *Nymphalis antiopa* L. и *Clossiana selene* Den. et Schiff. (Lepidoptera, Nymphalidae), обладающих аналогичным ареалом, способны обитать, судя по нашим данным, в сходных условиях, например, в якутском Верхоянье и Магаданской области. И уже после схождения основного ледового щита такие виды могли широко распространиться

⁵ О роли южной притихоокеанской Берингии, как пути расселения лесных элементов, указывалось ещё А.В. Шером [1976].

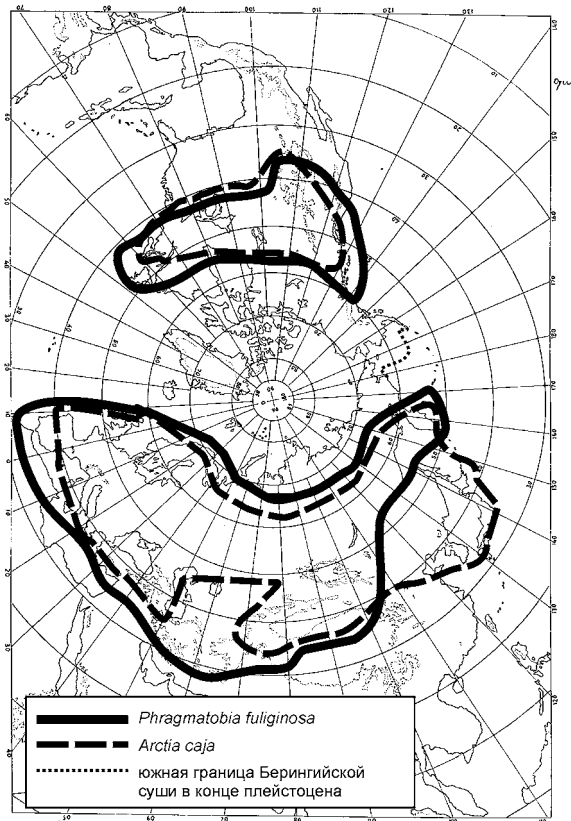


Рис. 6. Ареалы голарктических температурных видов *Phragmatobia fuliginosa* и *Arctia caja*.

Fig. 6. Distribution of the Holarctic temperate species *Phragmatobia fuliginosa* и *Arctia caja*.

в более южные районы, что не смогли сделать арктические и субарктические виды. В пользу такого предположения можно заметить, что *Parasemia plantaginis* L. в Евразии представлен большим количеством подвидов, хорошо отличающихся по окраске крыльев, причём светлоокрашенные подвиды тяготеют к южным частям ареала, а меланистичные — к северным и высокогорным. Напротив, в Северной Америке этот вид представлен единственным меланистичным подвидом *P. p. petrosa* Wlk., распространённым в том числе очень далеко на юг, вплоть до гор Нью-Мексико и Аризоны. Этот подвид наиболее близок как раз к подвиду, обитающему только на северо-востоке Азии — *P. p. nuyticans* Mén. То есть в Северную Америку смог попасть только тот фенотип, который обитал в пределах Берингии.

Напротив, род *Phragmatobia* представлен в Северной Америке ещё парой эндемичных видов — *Ph. lineata* Newman et Donahue и *Ph. assimilis* Wlk. Проникновение их предков на территорию Америки

могло проходить и в более раннее время — в нижнем и среднем плейстоцене. Нам представляется маловероятным, что этот род возник в Северной Америке, ведь ближайший к нему род, *Epatolmis* Btl., не выходит за пределы Палеарктики.

Однако не все ныне широко распространённые по бореальной зоне виды смогли попасть в Северную Америку. Туда не проникли *Platarctia atropurpurea* O.V.-H. и *Arctia flava* Fuessl., ныне доходящие до верхней Колымы, а также *Borearctia menetriesii* Ev., широко распространённый в бореальной части Северо-Востока Сибири. Вероятно, эти виды в ледниковье не заходили далеко на север (возможно, им для выживания был нужен более влажный климат), или они исчезли в Северной Америке уже в голоцене.

Также исчезавший во время оледенений пролив между Балканским полуостровом и Малой Азией аналогичным образом сыграл крайне незначительную роль в изоляции сходных фаун этих полуостровов. Практически все 20 видов, обитающие на его азиатских берегах, есть и на европейских. Исключением являются 5 видов, но они не встречаются западнее Центральной Анатолии (*Cymbalophora rivularis* Mén., *Lacides spectabilis* Tausch.) или доходят только до крайнего юго-запада полуострова (*Chelis reticulata* Chr., *Ocnogyna bellieri* Led., *O. loewii* Zell.) и поэтому в более прохладное время их ареалы должны были располагаться ещё южнее. Все эти виды в настоящее время не встречаются ближе 300 км от пролива. Из балканских видов 2 (*Coscinia cribraria* L. и *Diaphora luctuosa* Hb.) не встречаются восточнее Родопских гор и Старой Планины, то есть практически не доходят до пролива, и только один вид *Chelis maculosa* Germ. известен из Бургаса в 150 км от пролива.

Интересно, что на западе Палеарктики значительно более узкий, но все время существовавший пролив — Гибралтарский — играл роль более значительного рубежа. Не все виды смогли его пересечь — только около трети видов, ныне обитающих на северо-западе Африки и на Пиренейском полуострове (табл. 4). Такая изолированность Северной Африки помогла образоваться большому количеству местных эндемичных таксонов на всех уровнях, от рода до подвида.

Другой интересный пример островной изоляции в пределах Палеарктики — фауна Японских островов. Хотя до сих пор высказываются утверждения, что современный видовой состав этих островов формировался очень давно, в течение палеогена — неогена по сухопутным мостам [Kim, Hong, 1991], но эта точка зрения ошибочна, так как ещё Ф. Дарлингтон [1966] описывал возможности миграций животных даже через большие водные

⁶ *Ocnogyna bellieri* обычно рассматривается как близкий к *Maurica breveti* Obth., обитающему в Северо-Западной Африке и при описании рода *Maurica* De Freina et Witt, 1984 был включён в него. Тем не менее, у обоих африканских видов этого рода передние голени простые, а задние с двумя парами шпор, а у *O. bellieri* — передние голени резко треугольно расширены, на вершине с зубцами, задние голени — с одной парой шпор. Эти признаки сближают *O. bellieri* с остальными видами рода *Ocnogyna* Led., и пока мы его условно переносим в этот род.

Таблица 4. Виды медведиц, обитающие в Западном Средиземноморье.
Table 4. Arctiinae species distributed in the Western Mediterranean.

Виды, обитающие по обе стороны Гибралтарского пролива	Виды, обитающие только к северу от Гибралтара	Виды, обитающие только к югу от Гибралтара
<i>Cymbalophora pudica</i> (Esper, 1785), <i>Coscinia cribraria</i> (Linnaeus, 1758), <i>Utetheisa pulchella</i> (Linnaeus, 1758), <i>Epicallia villica</i> (Linnaeus, 1758), <i>Ocnogyna boetica</i> Rambur, [1837], <i>Phragmatobia fuliginosa</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Euplagia quadripunctaria</i> (Poda, 1761), <i>Tyria jacobaeae</i> (Linnaeus, 1758), * <i>Spiris striata</i> (Linnaeus, 1758), <i>Parasemia plantaginis</i> (Linnaeus, 1758), * <i>Atlantartcia tigrina</i> (de Villers, 1789) (= <i>fasciata</i> Esper, 1785), <i>Diacrisia sannio</i> (Linnaeus, 1758), <i>Ocnogyna zoraida</i> (De Graslin, [1837]), <i>Artimelia latreillii</i> (Godart, [1823]), * <i>Watsonarctia deserta</i> (Bartel, 1902), * <i>Spilosoma lubricipedium</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Coscinia libyssa</i> (Püngeler, 1907)**, <i>Ocnogyna advena</i> (Fabricius, 1787), <i>Maurica joiceyi</i> (Talbot, 1928), <i>Maurica breveti</i> (Oberthür, 1882)

Примечания. * Виды, обитающие в Южной Испании, но не на берегах Гибралтара.

** Хотя *Coscinia libyssa* обитает также в Сицилии, но отсутствует на Пиренейском полуострове, следовательно, Гибралтар не переходит.

Notes. * The species inhabit South Spain, but not near Gibraltar.

** *Coscinia libyssa* occurs in Sicily, but absent in the Iberian Peninsula, and does not cross the Gibraltar.

пространства. Миграции же медведиц на территорию Японии (или с её территории) могли идти двумя путями — северным, через Хоккайдо и Сахалин и южным, через Цусимский пролив. Следует отметить, что эти проливы осушались в периоды оледенений. Однако если через северный путь в Японию могла мигрировать арктическая, бореальная и частично температурная фауна (например, арктический *Grammia quenseli* Payk. и температурный *Hypophora aulica* L.), то южным путем могла мигрировать как суббореальная, так и субтропическая фауна. Следует заметить, что неморальные леса даже в самые суровые оледенения сохранялись на территории нынешнего Северного Китая и высохшего в те времена мелководного Жёлтого моря. В принципе, через Цусимский пролив, с уже меньшей вероятностью, могли проникать крайне теплолюбивые виды ориентального происхождения и в климатические оптимумы, когда, судя по данным, опубликованным А.А. Назаренко [1992], субтропическая растительность, а следовательно, и фауна, проникали на континенте даже до района нынешнего Пекина, следовательно, до этих мест смещалась и граница Ориентальной области. Поэтому не удивительно, что на юге Больших Японских островов (территории, даже сейчас относящейся к субтропикам) ныне живут виды, ареалы которых на континенте находятся значительно южнее. Это — *Lemyra flammeola* Moore, *Lemyra infernalis* Btl., *Eospilarctia lewisii* Btl.

Теперь рассмотрим, как формировались современные видовые ареалы на континентальной части Палеарктики.

Значительное видообразование во многих горных районах южной части Палеарктики — в Средиземноморье, Передней, Средней и Центральной Азии, Гималаях, привечшее к образованию эндемичных и субэндемичных видов — события вполне обычные и понятные.

Для арктических и субарктических видов наиболее благоприятным временем для расширения ареалов было время оледенения. В это время они смогли освоить не только Евразию, но и Северную Америку. В послеледниковье началось сильное сокращение ареалов этих видов и в ряде случаев

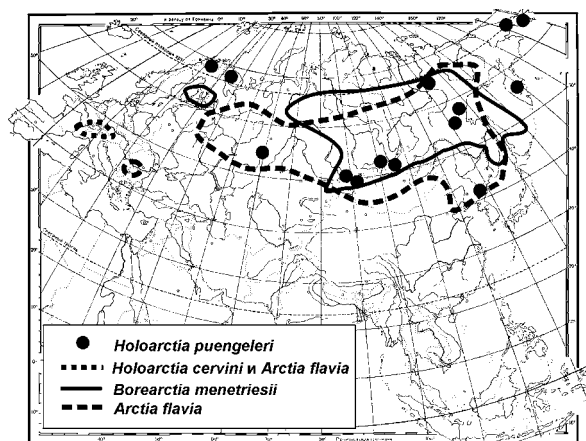


Рис. 7. Послеледниковые разрывы ареалов некоторых аркто-альпийских (*Holoarctia cervini* и *H. puengeleri*) и бореальных (*Borearctia menetriesii* и *Arctia flavia*) видов.

Fig. 7. Postpleistocene area gaps of some arcto-alpine (*Holoarctia cervini* and *H. puengeleri*) and boreal (*Borearctia menetriesii* and *Arctia flavia*) species.

фрагментация ареалов, приведшая в некоторых случаях к обособлению видов, например в группе *Pararctia subnebulosa* Dyar — *P. tundrana* Tshist., а также у арктического викарианта *Arctia caja* L. — сибирском *Arctia olschwangi* Dubat., американских *A. opulenta* Hy.Edw. и *A. brachyptera* Troubr. et Lafont. С послеледниковым временем, по всей видимости, можно связать обособление, повлекшее изоляцию на видовом уровне альпийской *Holoarctia cervini* Fall. от *H. puengeleri* O.V.-H., обитающего в Заполярье и горах Северной Азии (рис. 7). Сходная картина наблюдалась и в случае с некоторыми бореальными видами, когда, например, у *Arctia flavia* Fuessl., только к середине голоцена, по всей видимости, произошло отделение альпийской популяции от остальной трансевроазиатской части ареала, ныне только немного не достигающей Скандинавии. Аналогичные процессы могли также привести к обособлению финской части ареала *Borearctia menetriesii* Ev. от сибирско-дальневосточной. Напротив, виды с широким спектром зональной приуроченности, как у

Arctia caja L., могли, вероятно, во все времена иметь широкий ареал.

Куда больший интерес представляют процессы формирования широких транспалеарктических, западнопалеарктических и восточнопалеарктических ареалов для суббореальных или неморальных видов. Такие виды во время оледенений, в том числе последнего, должны были сохраняться только в серии рефугиумов Южной Европы, о которых писал Г. де Латтин [de Lattin, 1967], а также в большом рефугиуме юга Дальнего Востока, располагавшемся на территории нынешнего Китая [Назаренко, 1992; Dubatolov, Kosterin, 2000]. После наступления потепления такие виды смогли начать расширять свои ареалы. Последнее же потепление началось на востоке, оптимум которого здесь пришёлся на бореальный и атлантический период, на западе он был позднее — в атлантическом и суббореальном периодах [Dubatolov, Kosterin, 2000]. Ещё в атлантическое время леса с участием широколиственных пород были широким поясом развиты на юге Сибири, но уже к суббореальному времени произошёл разрыв в районе Восточного Саяна, и они стали отступать к западу и востоку. Именно поэтому мы наблюдаем среди всех высших чешуекрылых значительно больше неморальных видов, которые пришли с востока на запад Палеарктики, чем наоборот. Вероятно, к выходцам с востока Евразии можно отнести *Rhyparioides metelkana* Led. Впоследствии, из-за похолодания такие виды образовали дизъюнктивные ареалы (рис. 8), разорванные между Европой и югом Дальнего Востока, при этом реликтовые популяции в некоторых случаях оставались и на юге Западной Сибири. К сожалению, среди арктии не возникли дизъюнктивные ареалы, разорванные между Алтаем и югом Дальнего Востока, но они хорошо известны среди других бабочек, в том числе и среди другого подсемейства медведиц — у *Parasiccia altaica* Led. Вопросы формирования таких типов ареалов были разработаны нами ранее [Dubatolov, Kosterin, 2000].

Ситуация была несколько более благоприятна для видов, имевших возможность мигрировать по южной тайге. Для них возможности миграции с востока на запад и с запада на восток почти уравнивались. Среди таких видов к выходцам с востока мы можем отнести *Spilarctia lutea* Hfn., *Spilosoma lubricipedum* L., имеющих ближайших родственников и центр формирования соответствующих родов на юге Дальнего Востока; к выходцам с запада — *Hyphoraia aulica* L., центр формирования рода которого находился в Европе (рис. 9). О его западном происхождении может говорить и тот факт, что этот вид почти не проникает даже в Северный Китай, хотя широко распространён в субтропиках Восточной Европы, Малой Азии и Западного Кавказа. Для других транспалеарктических видов на современном этапе говорить об их происхождении пока рано.

Представляет большой интерес также и вопрос формирования изолированных популяций средизем-

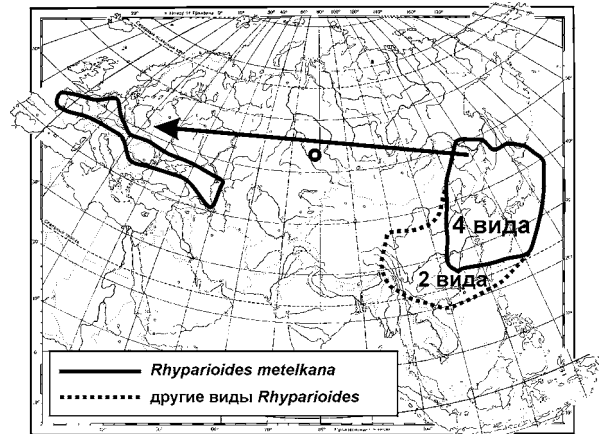


Рис. 8. Ареал *Rhyparioides metelkana* и остальных видов рода *Rhyparioides*.

Fig. 8. Distribution of *Rhyparioides metelkana* and other species of the genus *Rhyparioides*.

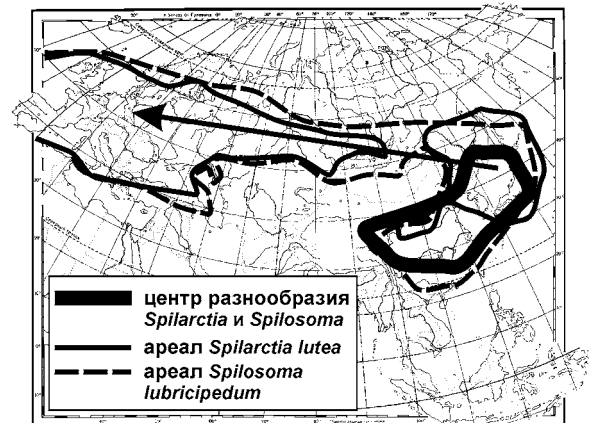
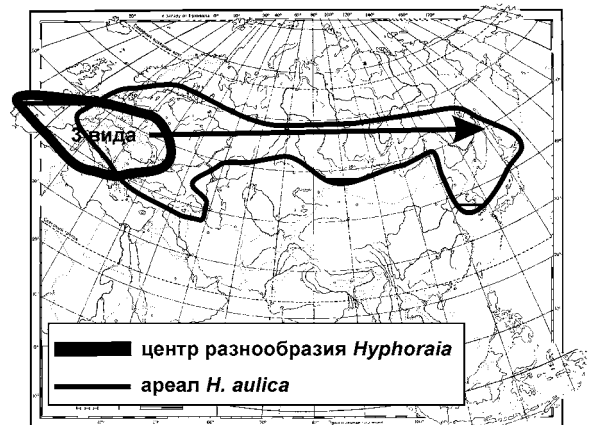


Рис. 9. Центры разнообразия родов *Hyphoraia*, *Spilosoma* и *Spilarctia* и возможные пути послеплейстоценовых миграций их видов.

Fig. 9. Centres of the genera *Hyphoraia*, *Spilosoma* and *Spilarctia* origin, and probable tracks of the postpleistocene migrations of their species.

номорских видов на юге Крыма, например, у *Phragmatobia placida* Friv. (рис. 10). Вопрос о путях проникновения таких видов на южное побережье долго дискутировался как среди зоологов, так и среди

ботаников [Гроссет, 1979а, б]. Следуя нашим представлениям о незначительном возрасте рефугиумов, в котором изоляты не обособились даже до подвигового статуса, а также обстоятельным доказательствам, высказанным по формированию флоры Крыма [Гроссет, 1979а, б], мы считаем временем проникновения таких видов в Крым также климатический оптимум голоцена. Проникнуть они смогли или через Перекопский перешеек, или через Керченский пролив.

Наконец, в самое последнее время произошли значительные изменения ареалов некоторых видов, вызванные вмешательством человека — в Северную Америку, Новую Зеландию и Тасманию был искусственно вселен *Tyria jacobaeae* L. для борьбы с крестовником, на котором развиваются гусеницы этой бабочки; в Европу была случайно завезена *Spilosoma virginicum* F., бабочка дала временную популяцию, существовавшую лет 10, но потом исчезнувшую. Напротив, американская белая бабочка *Hypphantria cunea* Dgury широко распространилась по Южной Европе до Нижней Волги, достигнув даже республик Средней Азии; она была также завезена на восток Палеарктики, где распространилась в Японии, Корее и Северо-Восточном Китае, достигнув Южной Монголии.

Таким образом, исходя из всего вышеизложенного, можно сделать следующие выводы:

1) Время возникновения медведиц относительно недавнее, скорее всего, оно относится к концу палеогена, так как изолированные до этого времени осколки Гондваны (Австралия, Мадагаскар, Индия) не имеют богатой автохтонной фауны медведиц. Предполагаемые места формирования триб следующие: Phaegopterini — Южная Америка, Callimorphini — Евразия, Arctiini s.str. — Палеарктика, Micrarctiini — Восточная Азия и Северная Америка.

2) Образование амфиоцифических разрывов внутри температурных и суббореальных родов следует относить ко второй половине плиоцена, когда леса с участием широколиственных пород были окончательно вытеснены из Берингии.

3) Если роды *Dodia* Dyar, *Parasemia* Hb., *Pararctia* Sotav., *Borearctia* Dubat., *Acerbia* Sotav., *Platarctia* Pack., *Arctia* Schr., *Holoarctia* Ferg., *Hyperborea* Gr.-Gr., *Phragmatobia* Stph. предположительно имеют евроазиатское происхождение, то род *Grammia* Rbr. — североамериканское, а роды *Pericallia* Hb., *Eucharia* Hb., *Hypphoraia* Hb., *Chelis* Rbr. — западнопалеарктическое.

4) Установлены основные центры родообразования медведиц в Палеарктике — Средиземноморский (10 родов), Центральноазиатский аридный (4 рода) и горный (более 15 родов), Восточноазиатский (4 рода). Значительность Средиземноморского центра, по сравнению с Восточноазиатским, заключается, прежде всего, в наличии ряда важных широтных рубежей — Сахары и Средиземного

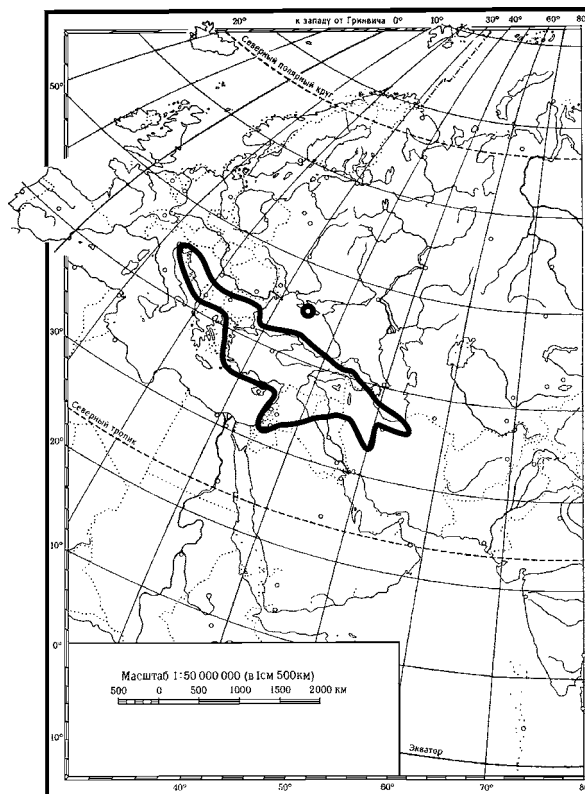


Рис. 10. Ареал *Phragmatobia placida*.

Fig. 10. Distribution of *Phragmatobia placida*.

моря, предотвращавших смешение афротропической и западнопалеарктической фаун. Напротив, отсутствие значительных широтных рубежей в Восточной Азии способствовало перемешиванию фаун и предотвращало таксонообразование.

5) Формирование арктического комплекса медведиц произошло в конце плейстоцена прежде всего за счёт нагорноазиатских родов; некоторые предки таковых сохранились в Юго-Западном Китае, горах востока Средней Азии и Сибири.

6) Берингийская суша в конце позднего плейстоцена могла служить мостом для миграций не только арктических и субарктических видов, но даже и некоторых температурных, которые впоследствии получили трансарктическое распространение.

7) Фауна Японских островов формировалась, в том числе, за счёт двух миграционных потоков, с севера через Сахалин (арктическая и бореальная фауна) и с юга через Корею (суббореальная и субтропическая фауна). Изоляция после климатического оптимума позволила сохраниться в Японии некоторым южным видам значительно севернее, чем на континенте.

8) Проникновение средиземноморских видов в Крым, по всей видимости, происходило в голоцене с севера; их изоляция на южном берегу связывается нами с похолоданием, последовавшим за климатическим оптимумом голоцена.

Благодарности

Автор искренне признателен Д.В. Логунову (Манчестер, Англия) за помощь при поиске и получении необходимой литературы; за ценные замечания и советы при подготовке статьи — моему отцу, В.Н. Дубатову, а также Д.В. Логунову, М.Г. Сергееву, О.Э. Костерину (Новосибирск, Россия), Ю.М. Марусику (Магадан, Россия); П. Оплеру (P. Opler, Colorado, USA) — за материал, который помог разобраться с систематическим положением многих североамериканских родов и видов медведиц, А.Н. Стрельцову (Благовещенск, Россия) — за материал по перуанским Arctiinae, А.Ю. Матову (Санкт-Петербург, Россия) — за информацию о видах рода *Attatha* Moore.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ No. 04–04–48727.

Литература

- Гроссет Г.Э. 1979а. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 1 // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т.84. Вып.1. С.64–84.
- Гроссет Г.Э. 1979б. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 2 // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т.84. Вып.2. С.35–55.
- Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. Географическое распространение животных. Москва: Прогресс. 520 с.
- Золотаренко Г.С. 1981. Основные этапы эволюции высших чешуекрылых на примере сибирской фауны // Черепанов А.И. (ред.): Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука. С.44–50.
- Кожевников Ю.П. 1996. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. Санкт-Петербург: Мир и семья-95. 295 с.
- Козлов М.В. 1988. 2. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida // Пономаренко А.Г. (ред.): Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых. Москва: Наука. С.16–69.
- Матюшкин Е.Н. 1982. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем // Соколов И.А. (ред.): Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. Москва. С.59–80.
- Назаренко А.А. 1992. Фаунистические циклы: вымирание – расселение – вымирание ... Новейшая история дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики. Автореф. дис. уч. степ. докт. биол. наук. Владивосток. 51 с.
- Сергеев М.Г. 1986. Закономерности распределения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. 238 с.
- Симпсон Д.Г. 1983. Великолепная изоляция: история млекопитающих Южной Америки. Москва: Мир. 256 с.
- Синицын В.М. 1965. Древние климаты Евразии. Часть 1. Палеоген и неоген. Ленинград: изд-во Ленинградского университета. 168 с. 3 вклейки.
- Скальский А.В. 1988. *Stauropolia nekrutenkoi* gen. et sp.n. (Lepidoptera, Arctiidae) — новая ископаемая медведица из миоцена Кавказа // Вестник зоологии. Вып.4. С.21–25.
- Флоров Д.Н. 1955. Происхождение (становление) энтомофауны тайги // Зоологический журнал. Т.34. No.4. С.789–799.
- Фрадкина А.Ф. 1995. Палиностратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Северо-Востока России. Новосибирск. 82 с.
- Шер А.В. 1976. Роль Берингийской суши в формировании фауны млекопитающих Голарктики в позднем кайнозое // Кондримавичус В.Л. (ред.): Берингия в кайнозое. Владивосток. С.227–241.
- Dubatolov V.V. 1996. 3. A list of the Arctiinae of the territory of the former U.S.S.R. (Lepidoptera, Arctiidae) // Dubatolov V.V. Three contribution to the knowledge of paleartic Arctiinae // Neue Entomologische Nachrichten. Bd.37. P.39–87.
- Dubatolov V.V., Kosterin O.E. 2000. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their disjunctions // Entomologica Fennica. Vol.11. P.141–166.
- Eliot J.N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement // Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology. Vol.28. No.6. P.371–505. Pl.1–6.
- Franclemont J.G. 1983. Arctiidae // Hodges R.W. (ed.): Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico. London: E.W. Classey Ltd. and the Wedge entomological research foundation. 284 p.
- Goodger D.T., Watson A. 1995. The Afrotropical Tiger-Moths. An illustrated catalogue, with generic diagnoses and species distribution, of the Afrotropical Arctiinae (Lepidoptera: Arctiidae). Stenstrup, Denmark. 55 p.
- Jacobson N.L., Weller S.J. 2002. A cladistic study of the Arctiidae (Lepidoptera) by using characters of immatures and adults. Lanham, Maryland. 98 p.
- Holloway J.D. 1969. A numerical investigation of the biogeography of the butterfly fauna of India, and its relation to continental drift // Biological Journal of the Linnaeus Society. Vol.1. P.373–385. 1 fig.
- Holloway J.D. 1988. The moths of Borneo: family Arctiidae, subfamilies Syntominiinae, Euchromiinae Arctiinae; Noctuidae misplaced in Arctiidae (*camptoloma*, Aganaeinae) // The Moths of Borneo. Part 6. 122 p. Pl.1–6.
- Kim Choung whan, Hong Sei sun. 1991. History of Korean butterflies and Japanese endemic butterflies (an analysis of the geographical distribution of korean butterflies).
- Lattin G. de. 1967. Grundriss der Zoogeographie. Jena: Gustav Fischer Verlag. 602 S.
- Nielsen E.S., Edwards E.D., Rangsi T.V. 1996. Checklist of the Lepidoptera of Australia. Monographs on Australian Lepidoptera Series. Vol.4. 529 p. CD.
- Toulgoet H. de. 1984. Liste recapitulative des lepidopteres Arctiidae et Nolidae de Madagascar et de l'Archipel des Comores // Miscellanea Entomologica. Vol.50. Fasc.3. P.69–108.
- Watson A., Goodger D.T. 1986. Catalogue of the Neotropical tiger-moths. London: Trustes of the British Museum (Natural History). 71 p.