

СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ



на правах рукописи



УДК 595.787

ДУБАТОЛОВ
Владимир Викторович

**ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ ПОДСЕМЕЙСТВА ARCTIINAE
(LEPIDOPTERA, ARCTIIDAE) ПАЛЕАРКТИКИ**

03.00.09 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск – 2007

Работа выполнена в Институте систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук **Аникин Василий Викторович**
доктор биологических наук **Байков Константин Станиславович**
доктор биологических наук **Сачков Сергей Анатольевич**

Ведущее учреждение:

Зоологический институт Российской академии наук

Защита диссертации состоится 3 апреля 2007 г. в 10 утра на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 в Институте систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах просим направлять по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Диссертационный совет ИСиЭЖ СО РАН. Факс (382)-2-170-973, e-mail: ps@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИСиЭЖ СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Автореферат разослан “ 5 ” февраля 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук, профессор



А.Ю. Харитонов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Семейство Arctiidae (медведицы) принадлежит к числу сравнительно богатых в пределах отряда видами. Больше видов только у совок (Noctuidae), пядениц (Geometridae), листоверток (Tortricidae), огневкообразных (Pyraloidea), чехлоносок (Coleophoridae), нимфалид (Nymphalidae) и голубянок (Lycaenidae). Среди медведиц есть как экономически важные вредители (например, американская белая бабочка), так и большое число видов, попавших в последние десятилетия в различные Красные книги. Это всегда вызывало особый интерес к данной группе. Несмотря на такую привлекательность, ее система до начала исследований соискателя была практически не разработана: не были ревидованы типовые материалы, в связи с этим не выверена видовая и подвидовая номенклатура; очень многие роды оставались сборными, основанными не простом внешнем сходстве. Фаунистические исследования медведиц, в том числе и в Западной Европе, начали развиваться только в 80-е годы XX века. Фауна же России и сопредельных стран (на территории бывшего СССР) к середине 80-х годов была изучена даже хуже, чем Китая, и включала не более 60—65 % от реального объема. Хотя к концу 90-х годов списки видов медведиц Афротропики, Австралии, Неотропики и Северной Америки к северу от Мексики были уже сделаны, для Палеарктики, а тем более для Ориентальной зоогеографической области, это не сделано до сих пор.

Цель и задачи исследования. Перед соискателем стояла цель *выявления фауны, ревизии системы и установления закономерностей распространения медведиц подсемейства Arctiinae в пределах Палеарктики и сопредельных территорий*. Для достижения этой цели предстояло решить следующие задачи: 1) выявить родовое, видовое и подвидовое разнообразие этой группы в Палеарктике и сопредельных территориях; 2) провести таксономическую ревизию исследованных родов и триб; 3) на основании изучения морфологии тела, включая гениталии, максимально большого числа родов и видов в пределах всего Северного полушария построить систему подсемейства Arctiinae; 4) разработать филогенетические модели для исключенных родов; 5) провести зоогеографический анализ распространения видов и родов медведиц в Палеарктике и сопредельных территориях; 6) провести типологический анализ неоднородности фауны медведиц в изучаемом регионе; 7) выявить наиболее вероятные пути становления таксономического разнообразия медведиц в Палеарктике и сопредельных регионах.

Теоретическая ценность и практическая значимость. Предложена оригинальная система палеарктических и ориентальных медведиц подсемейства Arctiinae. Впервые детально описано распределение их разнообразия в Северном полушарии, выделены основные типы фаун, центры видового и родового разнообразия. Созданная классификация конкретных фаун медведиц в Северном полушарии позволяет по-новому взглянуть на постепенное изменение фауны от палеарктической к ориентальной в восточном секторе изучаемого региона и необходимости выделения широких территорий с переходной фауной. Выявленное значительное своеобразие фауны

арктиин Сино-Тибетских гор может указывать на необходимость выделения этой территории как зоогеографического хорона высокого ранга. Реконструкция становления фаунистического разнообразия проведена путем сопоставления современных ареалов и палеонтологических данных по эволюции ландшафтов в конце кайнозоя. Применение такого метода позволяет значительно изменить ранее принятые оценки времени становления некоторых конкретных фаун, ошибочно считавшихся третичными реликтами. Выявлены основные этапы и пути становления многообразия чешуекрылых подсемейства *Arctiinae*. Определена наиболее значительная область видового богатства во всем Северном полушарии – от Юго-Восточных Гималаев до Юго-Западного Китая.

Основные положения, выносимые на защиту:

- созданная оригинальная классификация подсемейства *Arctiinae*, основанная на внешней морфологии тела и генитального аппарата, позволяет выделить в мировой фауне 20 родов *Callimorphini*, 17 родов *Arctiini*, 18 родов *Micrarctiini*, а также с территории Евразии 52 рода *Spilosomini*;
- разработанные с помощью метода SYNAP модели филогенеза основных триб медведей Северного полушария (*Callimorphini*, *Arctiini*, *Micrarctiini*, *Spilosomini*), позволяют выделить пять основных эволюционных направлений в *Callimorphini*, два направления в *Arctiini*, пять групп родов в *Micrarctiini*, а также сложную дивергенцию в *Spilosomini*, с выделением наиболее примитивных родов *Pyrharctia* и *Fangarctia*;
- анализ распределения арктиин в Палеарктике показывает, что наиболее богаты эндемиками Западное Средиземноморье, горы Средней Азии, а также Гималайско-Тибетское нагорье; наибольшее разнообразие как видов, так и родов приходится на горный регион от Юньнани до Юго-Восточных Гималаев;
- распространение видов подсемейства *Arctiinae* в Северном полушарии образует 31 тип фаун, объединяемых в 8 надтипов (стр. 18-21); распределение родов – 13 типов фаун, объединяемых в 5 надтипов, более или менее соответствующих основным зоогеографическим областям (стр. 23-25);
- границу между Палеарктической и Ориентальной зоогеографическими областями в Восточной Азии, исходя из распределения видов медведей, следует проводить по бассейну реки Янцзы, причем этот бассейн должен рассматриваться как территория с переходной фауной; в горах Юго-Западного Китая и Гималаев соответствующая граница становится высотной и поднимается до высоты 3500-3800 м;
- сопоставление современного распространения арктиин и эволюции палеоландшафтов свидетельствует, что возникновение арктиин как группы, произошло относительно недавно, скорее всего, в начале палеогена; образование амфиацифических разрывов внутри температурных и суббореальных родов следует относить ко второй половине плиоцена, амфиалеарктических родовых – к плейстоцену, а внутривидовых амфиалеарктических – к климатическому оптимуму голоцена; формирование арктического комплекса медведей произошло в конце плиоцена прежде всего за счёт нагорноазиатских родов.

Апробация и публикация результатов. Материалы, послужившие основой для настоящего исследования, докладывались на IV международном энтомологическом конгрессе (Гёдоло, Венгрия, 1991 г.), на научной конференции “Биологическое разнообразие животных Сибири” (Томск, 1998), на межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2006), а также на научных сессиях Института систематики и экологии животных СО РАН в 1996, 1998, 2000 гг. По теме диссертации опубликовано 77 работ, из них 7 – в журналах списка ВАК. Три статьи переведены на английский язык и опубликованы в *Entomological Review*.

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитированной литературы, включающего 768 названий, из которых 569 на иностранных языках, и двух приложений – аннотированного списка видов и карт ареалов.

Благодарности. Автор благодарен коллегам, оказавшим помощь в обработке материала и поиске необходимой литературы, а также К.С. Байкову за предоставление авторской программы SYNAP для разработки филогенетических моделей. За неоценимую помощь в обсуждении работы и критические замечания я благодарен проф. Ю.С. Равкину, проф. М.Г. Сергееву (Новосибирск), Д.В. Логунову (Манчестер, Англия) и А.В. Баркалову (Новосибирск); Р.Ю. Дудко (Новосибирск) – за изготовление оригинал-макета автореферата. Особая признательность – моим родителям, без активной поддержки и помощи которых данная работа была бы совершенно невозможна.

Глава 1. История изучения медведиц Палеарктики

В главе приводится обзор литературы по арктиинам Палеарктики, сгруппированный по группам стран и отдельным странам.

1.1. Западная Европа. Исследования медведиц началось в Западной Европе с классических трудов К. Линнея [Linnaeus, 1758], К. Клерка [Clerck, 1759], Н. Поды [Poda, 1761], И. Хюфнагеля [Hufnagel, 1766]. Последней наиболее полной сводкой стала книга Й. Де Фрейны и Т. Витта [de Freina, Witt, 1987] в которой для региона был приведен 51 вид медведиц.

1.2. Россия, страны Восточной Европы и Северный Казахстан (без Средней Азии). Первым ученым, обнаружившим арктиин на территории Российской империи, был П. Паллас [1773], собравший 4 ранее описанных вида этой группы. Первым энтомологом, выявившим первые новые виды с территории России, стал московский лепидоптеролог А. Таушер [Tauscher, 1806]. Основные исследования российской лепидоптерофауны, в том числе арктиин, связаны с именами российских исследователей – Э. Менетрие, Э. Эверсманна, О. Бремера, Н. Ершова, Н.М. Романова, С. Алфераки, Г. Христофа, а также западноевропейских – Ж. Буадюваля, Ю. Ледерера, О. Шгаудингера, Ш. Обертюра, А. Зейтца, М. Бартеля. Новые таксоны с островов Тихого океана активно описывал японский лепидоптеролог С. Матсумура. Все сведения по систематике и фауне арктиин данной тер-

ритории вошли в сводку соискателя [Dubatolov, 1996], послужившей основой составления атласа [Murzin, 2001].

1.3. Средняя Азия. Исследования систематики и фауны этого региона связано с именами Э. Эйхвальда, Г. Христофа, исследовавшими фауну Туркменистана, Э. Эверсмана, Н. Ершова, С. Алфераки, О. Штраудингера, Г.Е. Грумм-Гржимайло, Р. Пюнгелера, Е. Бётчера, А. Зейтца и других лепидоптерологов, описавшими основное число видов из восточной части Средней Азии. Ревизии нескольких родов, распространенных в Средней Азии (*Palaearctia*, *Chelis*, *Eudiaphora*), были проведены соискателем, позднее опубликовавшим полную сводку по всей территории бывшего СССР [Dubatolov, 1996], содержащую всю последнюю информацию по данному региону.

1.4. Палеарктическая Африка, включая Канарские острова. После продолжительного периода простого описания новых таксонов с данной территории различными западноевропейскими энтомологами, все сведения были обобщены Й. Де Фрейной и Т. Виттом [de Freina, Witt, 1987], отмеченными для региона 18 видов арктиин.

1.5. Ближний и Средний Восток. Исследование фауны Турции связано в основном с именем Й. Де Фрейны, который в серии работ [de Freina, 1979-1999] обнаружил 30 видов и описал целый ряд новых подвидов. Фауне Кипра посвящена единственная работа Ю. Ледерера [Lederer, 1855], Палестине – несколько работ Ф. Даниэля и Г. Амзеля, фауну медведиц Ирака и Аравийского полуострова обработал Э. Уайлтшир [Wiltshire, 1957, 1990]. Исследование медведиц Ирана завершилось сводкой соискателя [Dubatolov, Zahiri, 2005], а сведения по афганским арктиинам содержатся в целом ряде небольших фаунистических работ немецких и австрийских энтомологов.

1.6. Монголия. Фауне медведиц этой страны посвящено большое количество небольших работ, О. Штраудингера, Ф. Даниэля, а также соискателя; но эти сведения до сих пор не оформлены в сводку.

1.7. Дальний Восток. Исследованием фауны и систематики арктиин Японии, Кореи и Китая занималось большое число европейских, японских и корейских исследователей, начиная с П. Крамера и Ю. Шаллера. Данные о японских медведицах вошли в сводку по ночным бабочкам Японии [Inoue et al., 1982], корейским видам посвящена работа С. Нама [Nam, 1980]; китайскую фауну обработала Ч. Фанг в серии работ [Fang, 1982, 1985, 2000], но даже последняя сводка из серии "Fauna Sinica" охватила не более 70 % видового состава; эти сведения были дополнены в целом ряде работ соискателя.

1.8. Палеарктические Гималаи. Исследования арктиин данного региона было начато австрийским энтомологом В. Колларом [Kollar, 1844], продолжено английскими исследователями во второй половине XIX века, а в XX веке – немецким лепидоптерологом В. Томасом и его последователями, в том числе и соискателем.

Глава 2. Материал и методы

Основой для настоящего исследования послужили материалы почти 25-летней работы соискателя, в том числе собственные сборы с территории бывшего СССР и Восточной Европы, а также коллекции 7 российских и 6 зарубежных музеев; всего было обработано несколько десятков тысяч экземпляров 500 видов подсемейства *Arctiinae* Палеарктики, Ориентальной, Австралийской, Неарктической и Афротропической областей.

Географические рубежи оценивались по методике М.Г.Сергеева [1988].

Сходство фаун различных географических и ландшафтных выделов определялось по коэффициенту Жаккара; полученные матрицы данных обрабатывались методом кластерного анализа с помощью программы KLAFA (факторной классификации) из пакета программ лаборатории зоомониторинга ИСиЭЖ СО РАН, и анализировались с использованием метода корреляционных плеяд [Терентьев, 1959; Равкин, 1973; Шадрина, 1980].

Построение моделей филогенеза проведено с помощью метода SYNAP, разработанного К.С. Байковым [1999].

Глава 3. Морфология имаго

3.1. Краткий очерк морфологии имаго. В разделе дается обзор морфологии имаго арктиин, а также даются определения основным морфологическим терминам.

3.2. Морфологическая характеристика родов медведиц Палеарктики и сопредельных регионов. Впервые приводятся стандартизированные описания 109 родов триб *Callimorphini* (все роды мировой фауны), *Nyctemerini* (один род, заходящий на территорию Палеарктики), *Arctiini* (все роды мировой фауны), *Micrarctiini* (все роды мировой фауны) и *Spilosomini* (около половины мировой фауны), населяющих Палеарктику, Неарктику и Ориентальную область.

Глава 4. Система подсемейства *Arctiinae*

4.1. Обзор систем *Arctiidae*. Семейство *Arctiidae* впервые было выделено из остальных ночных чешуекрылых как группа *Arctides* Leach, [1815]. Первый обзор медведиц подсемейств *Lithosiinae* и *Arctiinae* мировой фауны, включая ревизию всех родов, сделал Г. Хэмпсон [Hampson, 1898-1920]. Более дробную систему предложил А. Зейтц [Seitz, 1910], когда для палеарктической фауны медведиц выделил сразу 6 подсемейств – *Arctiinae*, *Callimorphinae*, *Micrarctiinae*, *Nyctemerinae*, *Spilosominae*, *Lithosiinae* и *Nolinae*; среди внепалеарктических медведиц еще два американских подсемейства – *Pericorinae* и *Phaegopterinae*. Позднее С. Кирьяков [Kiriakoff, 1950] выделил еще одно подсемейство, *Rhodogastrinae* (= *Amerilinae*).

Японский лепидоптеролог Н. Кода [Kôda, 1987-1988] предпринял попытку разработать систему медведиц подсемейства Arctiinae палеарктической и, частично, ориентальной фаун. Тем не менее, он не стал устанавливать трибы, но выделил несколько родовых групп: *Amerila*, *Utetheisa*, *Callimorpha*, *Arctia*, *Rhyparioides*, *Spilarctia*. Удачной стала попытка Д. Фергюсона разобратся в системе родов, принадлежащих к трибе Micrarctiini. В двух своих основных работах [Ferguson, 1984, 1985] он дал обзор родовых признаков по внешним признакам, строению гениталий самцов и самок для 11 голарктических родов, а также предложил разделять медведиц (триба Arctiini в его смысле) на 5 групп родов – *Neoarctia*–*Grammia* (=Micrarctiini), *Arctia*–*Hypphoraia* (=Arctiini), *Spilosoma* и *Phragmatobia*–*Ocnogyna* (последние две группы соискателем рассматриваются как одна триба), а также *Holomelina*. В 80-е – 90-е годы соискатель разработал свою собственную систему подсемейств [Дубатов, 1990; Dubatolov, 1996], признав существование 4 основных палеарктических триб – Callimorphini, Arctiini, Micrarctiini и Spilosomini и распределив весь родовой состав медведиц с территории бывшего СССР, охватывавшего большую часть Палеарктики, по данным трибам.

4.2. Разработка моделей филогенеза для триб подсемейства Arctiinae. Метод кладистического анализа в модификации К.С. Байкова был использован для разработки филогенетических моделей для разных триб Arctiinae раздельно, чтобы снять очевидные случаи реверсий.

При анализе двух близкородственных триб Callimorphini и Nystemerini для 20 таксонов родового ранга взято 39 признаков внешнего строения тела, строения гениталий и типа рисунка крыльев, для которых удалось выявить эволюционное направление от плезiomорфного состояния к апоморфному. Полученная дендрограмма представлена на рис. 1. Итак, роды триб Callimorphini и Nystemerini сформировали 5 самостоятельных групп: 1) в лентовидными сигналами на бурсе – группа родов, близких к *Callimorpha*, 2) с более или менее гипертрофированным тимпанальным аппаратом – группа родов области Древнего Средиземья: *Axiopoea*–*Carcinopyga*–*Cymbalophora*, 3) с уменьшенными глазами, укороченным хоботком, длинным опушением на голове, коротким кукуллюсом и брахиолой, слитой с вальвой – *Tyria*–*Lacydes*–*Coscinia* и другие, 4) крайне обособленный род *Tinoliodes* с Зондских островов и Филиппин, обладающий большим набором синапоморфий, некоторые из которых, например, наличие жестких волосков на тегументе, напоминают представителей северо- и центральноамериканской группы *Euchaetes*. В последнюю 5-ю группу попали родственные *Utetheisa* и подрод *Orphanos* рода *Nyctemera*; они обладают двумя синапоморфиями – наличие очень сходных ункальных придатков и узкотреугольный выступающий саккус, впрочем эти признаки характерны не для всех *Nyctemerini*. Следует обратить особое внимание на близость родов *Nyctemera* и *Utetheisa*. Благодаря такому морфологическому сходству, если последовательно придерживаться принципов кладизма, можно поставить под сомнение целесообразность выделение классической парафилетической трибы *Nyctemerini*. Тем не менее, по наиболее важным при-

зе акам, например, отсутствию брахиоло и наличию вытянутых ромбовидных сигн, *Nyctemera* резко отличаются от всех остальных Callimorphini и, на наш взгляд, представляют собой особую трибу. Три близких рода *Nikaea*-*Calpenia*-*Sebastia* обладают четкой синапоморфией – наличием характерной выворачивающейся железы на внешней стороне вальвы. Такая же железа развита и в крайне обособленном монотипичном подсемействе *Amerilinae*. Вполне вероятно, что данное подсемейство, возможно имеющее ранг трибы, имеет общее происхождение с группой родов *Nikaea*-*Calpenia*-*Sebastia* и может рассматриваться как парафилетическая группа.

При анализе трибы Arctiini для всех 17 таксонов родового ранга мировой фауны взято 30 признаков внешнего строения тела, строения гениталий самцов и самок, типа рисунка крыльев, для которых удалось выявить эволюционное направление от плезиоморфного состояния к апоморфному. Полученная дендрограмма представлена на рис. 2. Наиболее обособленным среди всех родов трибы оказался *Atlantarctia*, ошибочно рассматриваемый европейскими систематиками в качестве синонима рода *Arctia*. Этот род, наряду с довольно примитивным строением уплощенных вальв, а не выпукло-вогнутых, как у большинства родов трибы, обладает и аутапоморфиями, из которых наиболее бесспорны укороченный укус и наличие вытянутого приостренного вентрального угла вальвы. Другие роды образовали две основные клады. В первой из них обособляется группа родов, близких к номинативному роду *Arctia*. Для большинства из них характерен укороченный и расширенный к основа-

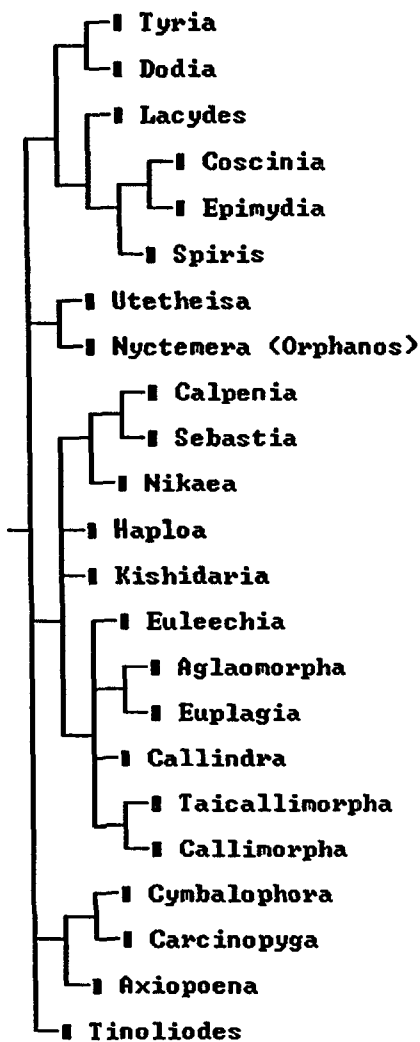


Рис. 1. Модель филогенеза родов трибы Callimorphini мировой фауны и подрода *Orphanos* рода *Nyctemera* (триба Nyctemerini), проникающего на территорию Палеарктики.

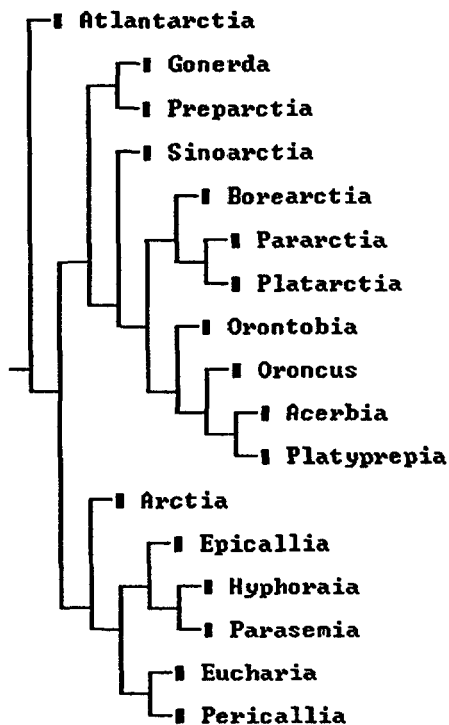


Рис. 2. Модель филогенеза родов трибы Arctiini мировой фауны.

транстиллы, группа *Borearctia*–*Pararctia*–*Platarctia* с волосками на глазах и *Oroncus*–*Orontobia*–*Acerbia*–*Platyprepia* с изогнутым апикальным отростком вальвы.

При анализе трибы *Micrarctiini* для всех 18 таксонов родового ранга взято 47 признаков внешнего строения тела, строения гениталий самцов и самок, а также типа рисунка крыльев, для которых удалось выявить эволюционное направление от плезиоморфного состояния к апоморфному. В процессе работы было сделано единственное допущение, связанное с неполной изученностью строения гениталий короткокрылых самок, которые до сих пор не известны у видов родов *Ebertarctia*, *Micrarctia* и *Tancrea*. Так как у обоих исследованных родов с короткокрылыми самками *Divarctia* и *Hyperborea* происходит редукция передних апофизов, то такое же состояние было экстраполировано для всех неизученных родов. Полученная дендрограмма представлена на рис. 3. Наиболее отличными от всех остальных родов этой трибы оказались роды *Apantesia* и *Amurrrhyparia*. Их объединяет несколько хороших синапоморфий – сильная гиперсклеротизация и перегиб дуктуса, сильная гиперсклеротизация вершины эде-

нию ункус. Эти виды распадаются на четыре основные группы: у *Arctia* предостигальные складки самок с обособленной вершинной лопастью; у *Eucharhia* и *Pericallia* развита сильная гипертрофия тегумена самцов, со своеобразными дорсальными выступами и связанное с этим резкое укорочение ункуса; *Parasemia* и *Hyphoraia* характеризуются целым набором синапоморфных признаков, из которых наиболее яркие – присутствие волосков на глазах. К последней паре близок род *Epicallia*, который сближается с ними по присутствию вытянутого приостренного вентрального угла вальвы и гипертрофии темного рисунка на передних крыльях. Остальные роды трибы, характерные в основном для восточных горных и северных регионов Голарктики, сформировали кладу в виде своеобразной лестницы, среди которых наиболее сходными оказались пара *Gonerda*–*Preparctia*, обладающая, наравне со сходным рисунком, развитыми пеникулами, но без выраженной

агуса, несущая крупные зубы, а также наличие крупного загнутого вентрального края вальвы. К этим родам относительно близок североамериканский род *Notarctia*. У него также развиты длинная юкста и зубцы на вершине эдеагуса. Тем не менее, у этого рода, а также у группы родов *Diacrisia-Rhyarioides-Rhyparia*, есть хороший общий признак — антевагинальная пластинка самок образуется по бокам два склеротизованные пластинки. С другой стороны, три последних рода вместе с родом *Grammia* имеют своеобразную синапоморфию — наличие на внутренней стороне вальвы гарпы у самцов, образованной складкой нижнего края кости. Эта складка небольшая у видов рода *Grammia*, заметно увеличивается у *Diacrisia-Rhyarioides* и достигает максимальной величины у *Rhyparia*. Напротив, у *Notarctia* таковая складка только слегка намечена и почти совсем не видна. Тем не менее, очевидно, что все эти четыре рода, определенно имеют монофилетическое происхождение, однако, какой из двух родов — *Grammia* или *Notarctia* — ближе к комплексу *Diacrisia-Rhyarioides-Rhyparia* пока установить не представляется возможным. На дендрограмме род *Notarctia* образует отдельную ветвь только потому, что из-за почти не выраженной складки на

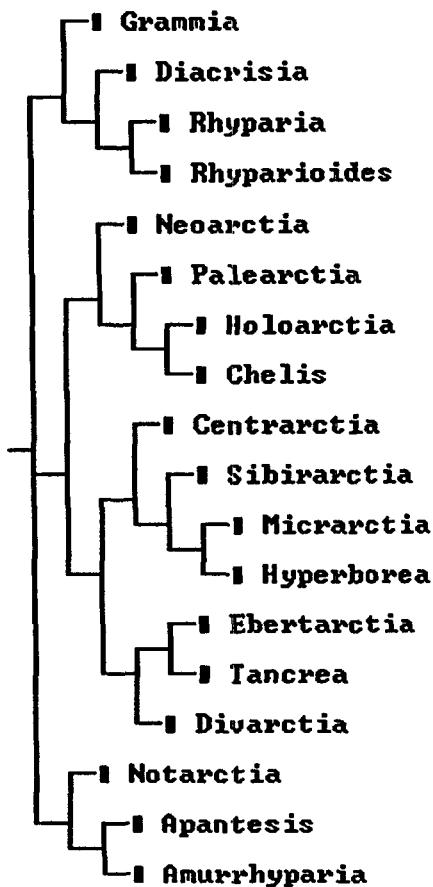
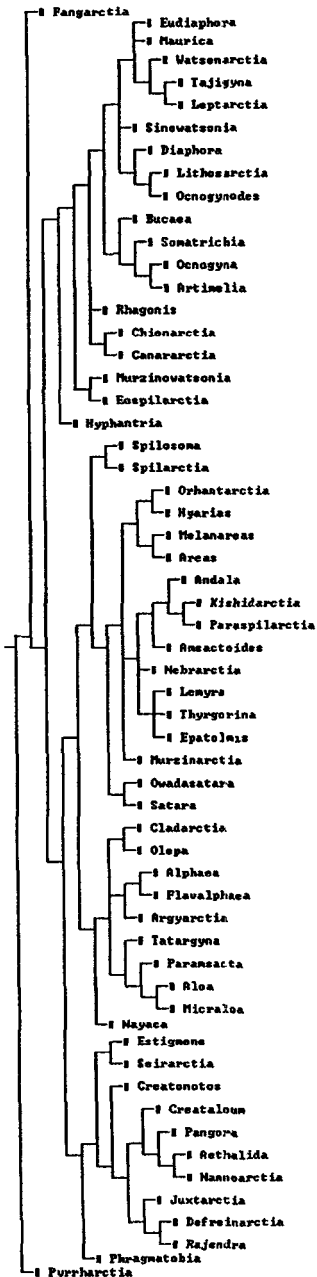


Рис. 3. Модель филогенеза родов трибы Micrarctiini мировой фауны.

внутренней стороне вальвы, ее наличие не было указано в матрице данных. Для всех остальных родов характерно ответвление жилки R_2 от радиального ствола, а не от центральной ячейки. У группы *Neoarctia-Plearctia-Holoarctia-Chelis* редуцируется число сигн на бурсе, оно снижается до двух, или они совсем пропадают. В следующей четверке наиболее своеобразен *Centrarctia*, у которого передние голени несут на вершине голый склеротизованный шип, ункус очень сильно укорочен, а тегумен расширен и несет на дорсальной стороне шишковидный выступ. Из оставшихся наиболее сходны между собой *Hyperborea* и *Micrarctia*, у которых крылья заметно расширены, тело узкое, а вальва двухвершинная. Эта четверка родов характеризуется уменьшенными глазами, что, вероятно, представ-



ляет собой адаптацию к дневной активности имаго, и узким кукуллюсом. Следующие три рода – *Divarctia*, *Ebertarctia* и *Tancrea* обладают брахиптерными самками. Среди этих трех родов *Divarctia* наиболее своеобразен по наличию голых склеротизованных шипов на вершине передних голеней.

При анализе трибы Spilosomini для 59 таксонов родового ранга нами взято 59 признаков внешнего строения тела, строения гениталий самцов и типа рисунка крыльев, для которых удалось выявить эволюционное направление от плезиоморфного состояния к апоморфному. Признаки строения гениталий самок не использовались, так как материал по самкам оказался доступным только не более чем для четверти родов, которые были исследованы по самцам. Полученная дендрограмма представлена на рис. 4. Наиболее плезиоморфным среди всех Spilosomini оказался североамериканский род *Pyrrharcia*, который совмещает в себе признаки двух триб – Arctiini и Spilosomini. У этого рода вальва выпукло-вогнутая, что очень характерно именно для Arctiini. Тем не менее, у *Pyrrharcia* ункус широкий и покрыт на дорсальной поверхности довольно густыми волосками вплоть до самого основания. Другим наиболее своеобразным как по строению гениталий, так и по рисунку крыльев, родом оказался *Fangarcitia*, у которого вентральный край вальвы несет большое количество зубцов (плезиоморфия, отсутствующая почти у всех Spilosomini, и выявленная только у *Pyrrharcia*), а рисунок модифицирован в темные полосы по жилкам. У всех остальных родов трибы число зубцов на вальве редуцируется до трех или даже менее (синапоморфия), которые можно предположительно гомологизировать с зубцами “архетипа”, за который принимается род *Pyrrharcia*. Из этих трех зубцов центральный, по всей видимости, гомологичен апликальному отрост-

Рис. 4. Модель филогенеза родов трибы Spilosomini Палеарктической и Ориентальной областей.

ку вальвы, дорсальный – небольшому зубцу, расположенному у основания апикального отростка, а вентральный – одному из сохранившихся зубцов, расположенных на вентральном крае вальвы. Все оставшиеся роды формируют две большие клады, объединяемые по следующим синапоморфным признакам: первая клада образована группой родов, у которых модифицировано строение VIII стернита брюшка так, что образуются более или менее развитые овальные лопасти, прикрывающие вершину брюшка с боков; однако эти лопасти могут полностью редуцироваться, что было выявлено, например, у *Micraloa*, *Creataloum*, *Phragmatobia*, *Epatolmis*, *Lemyra*, *Thyrgorina*. В эту кладу входят большинство родов трибы, группирующихся вокруг родов *Spilosoma* и *Spilarctia*. В этой кладе неопределенное положение у чрезвычайно полиморфной группы родов *Spilosoma*–*Spilarctia*. От наиболее полиморфного последнего рода можно вывести все основные типы строения гениталий самок рассматриваемой клады и нельзя исключать, что они произошли именно от этой группы или его предка. Характерный пример – трансголарктический род *Phragmatobia*, который из-за редуцированных гребешков на усиках объединился с кладой *Estigmene*–*Rajendra*. Этот род характеризуется сильно вытянутыми, почти палочковидными, вальвами с маленькими дорсальным и вентральным отростками, расположенными напротив друг друга. Таким же строением обладают представители видовой группы *Spilarctia strigatula* из Юго-Восточной Азии; более того, в данной группе передние крылья у ряда видов становятся значительно затемненными, а задние красными, напоминая окраску крыльев видов рода *Phragmatobia*. Тем не менее, последний род, хотя и должен быть признан за парафилетический, обладает характерными аутапоморфиями – развитием паратергальных выростов на винкулюме и модифицированными широкоотреугольными корнутусами, покрывающими значительную часть везики.

У представителей другой филогенетической ветви отсутствует модификация VIII стернита брюшка, при этом редуцируется число зубцов на вальве до двух или они пропадают полностью. Среди них наиболее выделяются роды группы *Ocnogyna*, обладающие уникальной синапоморфией – продольным вдавлением на ункусе и тегумене, а вальвы нередко претерпевают редукцию количества зубцов от одного вентрального до полного его исчезновения и преобразования вальвы в узкую палочковидную. Эта группа наиболее характерна для Средиземноморья и Западной Палеарктики, тем не менее, отдельные ее представители обитают в Средней Азии, Западном Китае и в Калифорнии, но наиболее сильные морфологические преобразования продольного дорсального вдавления на ункусе и тегумене в данной группе обнаружены соискателем в афротропических родах.

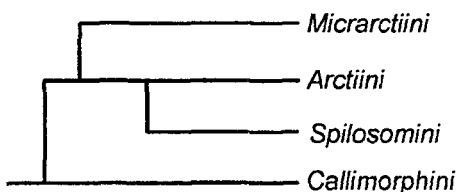


Рис. 5. Предполагаемая филогения триб подсемейства Arctiinae, населяющих Палеарктику.

Итак, общую картину расхождения современных триб подсемейства Arctiinae можно представить следующей дендрограммой, изображенной на рис. 5. Ответвление триб Arctiini, Micrarctiini и Spilosomini связано с редукцией брахиолы, Micrarctiini от Arctiini – с редукцией пеникул и уменьшением апикального отростка вальвы, а также преобразованием последней из выпукло-вогнутой в плоскую ромбовидную; расхождение Arctiini и Spilosomini также связано с редукцией пеникул и образованием отростков на вентральном и дорсальном краях вальвы.

Глава 5. Анализ хорологии и типологии распространения медведиц Палеарктики и сопредельных территорий

5.1. Делимитация южной границы Палеарктики. Принимая аксиоматическое существование Палеарктики как отдельного зоогеографического выдела, следует определить ее реальные границы (рис. 6). Если от Неарктики данная зоогеографическая область отделена океанами, то границы с Афротропиками и Ориентальной областью проходят по суше и должны оговариваться особо. В связи с тем что в пустыне Сахара виды медведиц пока не известны, ее можно считать рубежом между Афротропиками и Палеарктикой. Фауна Аравийского полуострова сильно обеднена из-за значительной аридизации, но на юге и западе заметно присутствие как афротропических родов (*Chiomachla*, *Galtara*, *Teracotona*) и видов, так и некоторых палеотропических, поэтому эта территория должна рассматриваться в пределах Афротропики. Принадлежность Юго-Восточного Ирана к Ориентальной области была показана соискателем [Dubatolov, Zahiri, 2005]. На востоке Азии граница между зоогеографическими областями менее четкая. Для определения ее положения в равнинной и низкогорной Восточной Азии взят широтный градиент, вдоль которого изучено соотношение палеарктических и ориентальных видов. В южной части бассейна Янцзы преобладание ориентальных видов над палеарктическими более чем двукратное. Эта территория, бесспорно, должна относиться к Ориентальной области. В Северном Китае наблюдается такое же бесспорное преобладание палеарктических видов. Только в северной части бассейна Янцзы (провинции Цзянсу, Аньхой, Хэнань и Хубэй) соотношение палеарктических и ориентальных видов примерно равно. Таким образом, эту территорию можно рассматривать как переходную зону между двумя зоогеографическими областями. По той же самой причине архипелаг Рюкю также должен относиться к Ориентальной области. В горном Китае, южнее хребтов Циньлин и Миншань в пределах провинций Сычуань и Юньнань, четкую границу между Палеарктикой и Ориентальной областью провести невозможно, она становится мозаичной и проходит по горным поясам, оставляя за палеарктической фауной высокогорья, в то время как фауны долин и горных котловин, бесспорно, ориентальные. Это касается и Тибета, фауна арктиин которого изучена лучше всего на востоке и западном макросклоне Гималаев и представляет собой набор большей частью ориен-

тельных видов. В Непале, судя по опубликованным данным высотного распределения арктиин [Kishida, 1992-1998], граница между палеарктической и ориентальной фауной медведей проходит примерно на высоте 3600-4000 м н.ур.м. Отсюда можно сделать вывод, что в пределах Юго-Западного Китая соответствующая граница должна проходить примерно на тех же высотах.



Рис. 6. Границы Палеарктики, принятые в настоящей работе.

5.2. Основные типы ареалов медведей Палеарктики. В разделе приводятся группировки ареалов палеарктических медведей, объединенные в 5 основных групп: арктические и аркто-альпийские (голарктические и палеарктические), температурные (голарктические, транспалеарктические, западнопалеарктические суббореальные, западно-центральнопалеарктические, центральнопалеарктические, центрально-восточнопалеарктические, восточнопалеарктические), субтропические (западнопалеарктические, центральнопалеарктические, восточнопалеарктические), тропические (транспалеотропические, трансорлеантальные, индийско-южноафганские) и интродуцированные (успешно интродуцированные и временно интродуцированные).

Основное разнообразие арктиин Палеарктики образовано видами, приуроченными к субтропической зоне и горам, расположенным в ее пределах (около 70 % всего видового состава); если же учитывать все виды, обитающие в Китае вдоль стыка зоогеографических областей (их около 60), это число значительно возрастет. Заметно меньше температурных видов (менее 20 %). Широко распространенные трансголарктические и транспалеарктические виды составляют не более 10 % видового состава; представлены они, прежде всего, арктическими и температурными видами, среди которых составляют значительную часть (менее 40 %). Западнопалеарктический и восточнопалеарктический комплексы представлены как среди температурных, так и среди субтропических видов; по числу видов они различаются довольно слабо. Напротив, западно-центральнопалеарктических видов заметно больше, чем центрально-восточнопалеарктических; представлены они только среди температурных видов.

5.3. Основные закономерности географического распределения.

5.3.1. Закономерности долготного распределения. Если изъять из рассмотрения виды, обладающими небольшими по площади ареалами, можно выделить следующие основные меридиональные рубежи в распространении видов арктиин: уральский, енисейско-кузнецкий, байкальский. Уральский рубеж имеет значение, прежде всего, на севере, где его не переходят на запад арктические и гипоарктические виды, здесь его эффективность 50 %. Напротив, эффективность Южного Урала как рубежа в целом

составляет около 30 %. Енисейско-кузнецкий рубеж, проходящий по западному краю Среднесибирского плоскогорья, также более значим на севере, его эффективность – 25 %. Другой важный меридиональный рубеж – байкальский, значимый исключительно на юге – в Западном Прибайкалье, его эффективность около 8 %. Заметнее рубежи, совпадающие с выклиниванием определенных зон, например, степной. На Украине эффективность такого рубежа менее 5 %, в Западной Сибири – около 20 %. Однако наиболее значим в Северной Палеарктике рубеж, связанный с пределом распространения многопородных широколиственных лесов Среднего Приамурья и сменой их на южнотаежные леса Восточной Сибири, его эффективность превышает 25 %.

5.3.2. Закономерности широтного распределения. Если рассматривать характер распределения видового богатства медведиц в градиенте широт, оно различается достаточно слабо вне зависимости от долготного сектора даже при сильном отличии видового состава. Локальные фауны возрастают от тундры (3-9 видов) до лесостепей и широколиственных лесов запада Палеарктики (20-28 видов) и далее уменьшаясь к пустыням (3-9 видов); при этом видовое богатство к востоку возрастает как в тундре, так и в лесной зоне, и падает к востоку от лесостепи до пустынь. В широколиственных лесах Европы и Приамурья число видов медведиц также очень близко и составляет 23-28 видов. В Китае число отмеченных видов заметно возрастает до 36 в южной части широколиственных лесов, и 64 в субтропических лесах и 73 в тропических. В субтропиках Средиземноморья их количество не превышает 20 видов. Такое видовое богатство в субтропических лесах Восточной Азии объясняется, прежде всего, отсутствием заметных широтных рубежей на востоке Азии. На территории Палеарктики наиболее важный широтный рубеж в средневропейском секторе проходит между лесотундрой и северной тайгой (эффективность – 55 %), в восточноевропейском секторе – между тундрой и лесотундрой (эффективность – 67 %); между северной и средней тайгой (60 %), в последнем секторе, кроме того, между умеренными и субтропическими пустынями (70 %). В западно-сибирском секторе наиболее значим рубеж между лесотундрой и северной тайгой (89 %); в среднесибирском секторе – между лесотундрой и северной тайгой (67 %), между северной и средней тайгой (77 %), между степями и полупустынями (60 %), в восточно-сибирском секторе – между лесотундрой и северной тайгой (64 %), между степью и полупустыней (62,5 %). Наконец, в дальневосточном секторе – между лесотундрой и северной тайгой (69 %), между южной тайгой и многопородными широколиственными суббореальными лесами (62 %) и между последними и субтропическими лесами (75 %). Все остальные рубежи имеют эффективность меньше 60 %. Таким образом, на всей территории Евразии большее значение имеет рубеж между лесотундрой и северной тайгой. Из широтных рубежей южной части Палеарктики наиболее значимы рубежи между широколиственными лесами в Восточной Азии и южной тайгой и между теми же широколиственными умеренными и субтропическими лесами, совпадающий с границей между Палеарктикой и Ориентальной зоо-

географической областью. Целый ряд западно-палеарктических и западно-центральнопалеарктических видов (например, *Diaphora mendica*) в средне-европейском секторе распределены значительно шире, чем в восточно-европейском и азиатских секторах. *Arctia flavia*, наоборот, на востоке Палеарктики распространена от северной тайги до широколиственных лесов и полупустынь, в Восточной Европе – от южной тайги до лесостепи, а в Средней Европе – лишь в горах.

5.3.3. Распределение видовой разнообразия. Видовое богатство арктики различается достаточно слабо вне зависимости от долготного сектора даже при сильноном отличии видового состава. Только в Восточной Азии мы наблюдаем заметное отклонение от этого. Уже в широколиственных лесах Северо-Востока и даже Северо-Восточного Китая число видов медведиц примерно в полтора раза выше, чем в широколиственных лесах Европы. Далее на юг, в субтропических и тропических районах Южного Китая количество видов медведиц увеличивается до 50-60 (в субтропических районах Средиземноморья оно не превышает 30), что даже сравнимо по числу видов с фауной Южной Индии и других приэкваториальных участков. Следует заметить, что в Северной Америке, из-за такого же отсутствия заметных широтных рубежей между тропической и субтропической зонами, фауна последней также сильно обогащена тропическими дериватами. Единственный участок в Евразии со значительно большим видовым богатством – горы от Юго-Восточных Гималаев до Юго-Западного Китая (Сычуань и Юньнань). Так, в горах Западной Сычуани обитает около 80 видов, в Юньнани – более 100 видов, а в Восточной Индии (Сикким, Ассам и Аруначал-Прадеш) – около 90 видов. Это максимальное в Евразии видовое богатство. Такое заметно увеличенное видовое богатство можно объяснить, прежде всего, горным рельефом, сильной увлажненностью, развитием по всему профилю различных ландшафтов, от альпийских до влажных дождевых тропических лесов. Кроме того, в эти места во время похолоданий всегда могла отступать и сохраняться любая теплолюбивая восточноазиатская фауна, возможно, образовавшаяся совсем в других, расположенных значительно севернее, местах. Этот участок мог служить своеобразной “губкой”, впитывающей и сохраняющей все виды, так или иначе попавшие сюда.

5.3.4. Распределение родового разнообразия. В большинстве мест с холодным или аридным климатом число обитающих родов медведиц не превышает 10, даже в горах Средней Азии с заметным уровнем эндемизма, число обитающих там родов изменяется от 7 до 12, в лесной зоне Евразии оно колеблется от 10 до 20, и чуть выше 20 – только в субтропиках Северного Средиземноморья, Малой Азии, лесостепях и степях Восточной Европы, в Альпах, Карпатах, Алтае-Саянской горной области, Северо-Восточном Китае, Центральном и Южном Китае, в Юго-Восточном Тибете, Северо-Западных Гималаях и Индокитае. Напротив, в Западной Сычуани, Непале и Юго-Восточных Гималаях число обитающих родов медведиц превышает 30, достигая максимума в Юньнани (43 рода). Таким образом, этот регион характеризуется наиболее богатым набором родов медведиц во всей Евразии. Для сравнения в Северной Америке свыше 20 родов арктики

обитает только в Кордильерах, с максимумом в тропическом юго-западе США (37 родов), где наиболее сильно влияние Неотропики. Напротив, родовой состав медведей Малаккского полуострова, Зондских островов и Филиппин очень небогатый, всего 10-20 родов, что сравнимо только с бореальными районами Палеарктики.

5.3.5. Центры эндемизма. В нашем случае в анализ включены только относительно узко локально распространенные виды, общая площадь ареала которых менее 50 000 км². Эндемиков такого ранга в высоких и средних широтах Палеарктики (примерно севернее 45° с. ш.) очень немного (рис. 7) – всего восемь, это три эндемика Альп, пять – Алтай, один – Северных Балкан, один – Сихотэ-Алиня. Таким образом, все они приурочены к горам. В сравнительно теплых широтах (южнее 45° с. ш., до северного тропика), соответствующих приблизительно субтропикам и расположенным в их пределах горам, эндемиков значительно больше. Основные центры их концентрации (рис. 7) – Западное Средиземноморье (18 видов, из которых почти половина населяет Атлас), горы Средней Азии (22 вида, из которых две трети обитают на Тянь-Шане), но наибольшее число локальных эндемиков приходится на Гималайско-Тибетский регион, только в палеарктической части которого встречаются около 50 эндемиков, более 1/5 всей палеарктической фауны. Наибольшее их число концентрируется в Северо-Западных Гималаях (около 20 видов) и горах Западной

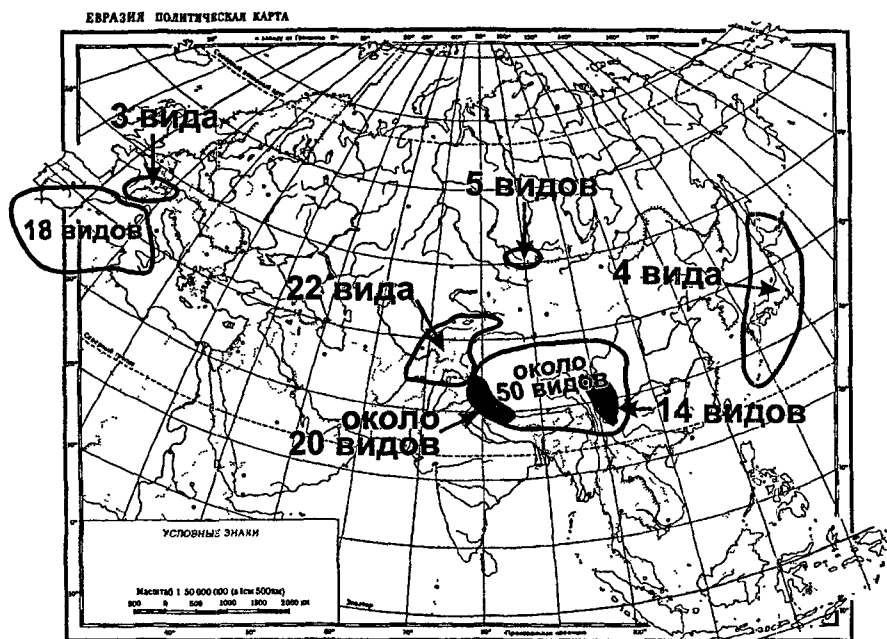


Рис. 7. Распределение узколокальных эндемиков видового ранга в подсемействе *Arctiinae* на территории Палеарктики.

Сычуани и Северной Юньнани (14 только палеарктических видов). Юго-Восточные Гималаи обладают заметно бóльшим эндемизмом, но он приходится в подавляющем большинстве на ориентальную фауну. Значительно меньше эндемиков в Восточном Средиземноморье и Передней Азии (7 видов), а также в Японии (6 видов).

5.4. Типологический анализ неоднородности фауны медведей Северного полушария. Все Северное полушарие, за исключением тропических областей Африки и Центральной Америки, разбито на 200 относительно небольших участков, для которых оказалось возможным выявить достоверный набор обитающих видов медведей. В дальнейшем фауну медведей каждого из этих участков мы будем называть “локальной фауной”.

5.4.1. Результаты кластерного анализа неоднородности фауны медведей в Северном полушарии с использованием коэффициента Жаккара (фаунистического сходства). Полученная матрица данных проанализирована с помощью метода факторной классификации Трофимова, позволяющего работать с такими большими массивами данных, а также разбить матрицу данных на заданное число классов с максимальным сходством внутри класса и минимальным между классами. Таким методом все локальные фауны были объединены в 31 группу (рис. 8). Эти группы приняты в качестве типов фауны. Их объединение в единую схему проведено методом корреляционных плеяд Терентьева, позволяющим отбросить все слабые связи между классами и оставить только значимые. В нашем случае в качестве такого порога принято значение в 17 % сходства. При отсутствии значимых связей использованы наиболее важные запороговые связи, показанные прерванными линиями. Надтипы фауны выделялись при значении выше 15 %.

5.4.1.1. Классификация фаун медведей Северного полушария по сходству. Ниже названия надтипов выделены жирным шрифтом, **типов** – подчеркнутым. В квадратных скобках приводятся сокращенные обозначения соответствующих типов на графе (рис. 8). Пространственное распределение соответствующих надтипов, типов и подтипов фауны представлено на рис. 9-10.

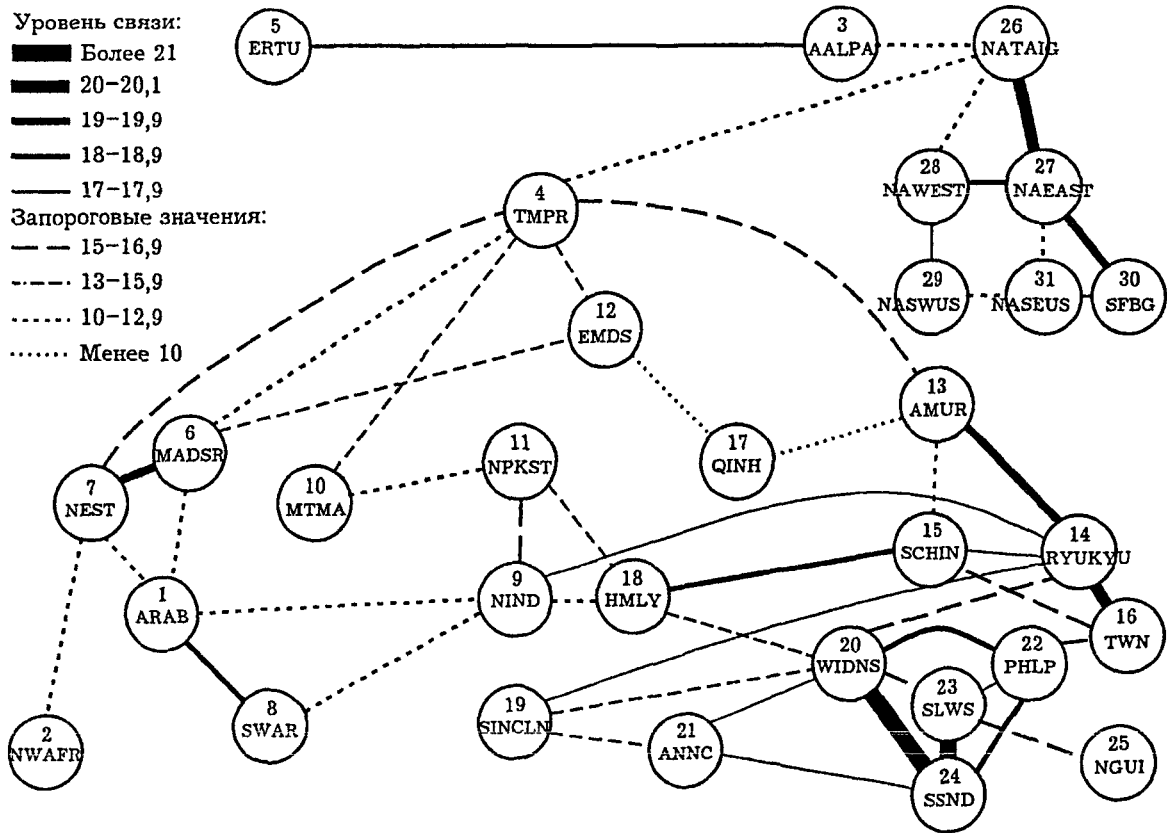
1. Полярный надтип фауны Евразии и Северной Америки, с проникновением в северо-западную часть бореальной зоны последней.
 - 1.1. Полярный тип фауны Фенноскандии, Сибири и Северной Америки [3 AALPA]. Включает 8 подтипов.
 - 1.2. Полярный тип фауны Восточной Европы [5 ERTU].
 2. Бореально-тропический надтип фауны Северной Америки.
 - 2.1. Бореальный тип фауны Северной Америки (Северо-Западных территорий, Квебека и Ньюфаундленда) [26 NATAIG].
 - 2.2. Суббореально-субтропический тип фауны восточной и центральной частей Северной Америки [27 NAEAST]. Включает 4 подтипа.
 - 2.3. Суббореально-субтропический тип фауны западного макросклона Кордильер [28 NAWEST].
- Тропические типы фауны:
- 2.4 – южной части Кордильер (Сонорский) [29 NASWUS].

Уровень связи:

- █** Более 21
- █** 20-20,1
- █** 19-19,9
- █** 18-18,9
- █** 17-17,9

Запороговые значения:

- - - 15-16,9
- · - 13-15,9
- · · 10-12,9
- · · · Менее 10



- 2.5 – Южной Флориды и Багамских островов [30 SFBG];
 2.6 – Юго-Восточного Техаса [31 NASEUS].
3. Субтропическо-тропический надтип фауны Аравийского полуострова, Северо-Восточной Африки и побережья Персидского залива.
- 3.1. Субтропическо-тропический пустынный тип фауны центральной и восточной частей Аравийского полуострова, Северо-Восточной Африки и побережья Персидского залива [1 ARAB].
- 3.2. Тропический тип фауны Южной и Западной Аравии [8 SWAR].
4. Температный надтип фауны Евразии, с проникновением в западную часть субтропического пояса.
- 4.1. Температный (бореально-субтропический) тип фауны Евразии [4 TMPRT]. Включает 11 подтипов.
- 4.2. Субтропический тип фауны Леванта [7 NEST].
- 4.3. Суббореально-субтропический аридный тип фауны Передней и Средней Азии [6 MADSR]. Включает 4 подтипа.
- 4.4. Горный тип фауны Средней Азии [10 MTMA]. Включает 5 подтипов.
- 4.5. Суббореально-субтропический тип фауны Амурского региона, Кореи и Японии [13 AMUR]. Включает 5 подтипов.
5. Субтропический надтип фауны Северо-Западной Африки и Канарских островов.
 Типы фауны:
- 5.1 – Канарских островов (на графе этот тип не показан, потому что выделен экспертным решением);
 5.2 – Северо-Западной Африки (материковый) [2 NWAFR].
6. Суббореальный надтип фауны пустынь Гоби [12 EMDS].

Рис. 8. Граф неоднородности фауны медведиц в Северном полушарии, уровень видов. Сходство фауны между регионами обозначено пропорциональной толщиной линии. Порог принят в 16%. Запороговые значения обозначены прерывистой линией. Сокращенно обозначены фауны следующих регионов: 1. ARAB – центральной и восточной частей Аравийского полуострова и Персидского залива; 2. NWAFR – Северо-Западной Африки; 3. AALPA – заполярной Евразии и Северо-Запада Северной Америки, гор Северо-Востока Сибири; 4. TMPRT – температурная фауна Евразии; 5. ERTU – тундр Европейской России; 6. MADSR – аридных районов Средней Азии и Прикаспия; 7. NEST – Ближнего Востока и Южной Турции; 8. SWAR – Юго-Западной Аравии; 9 – NIND – Северной Индии; 10. MTMA – гор Средней Азии; 11. NPKST – гор Северного Пакистана, Кашмира и Юго-Восточного Афганистана; 12. EMDS – пустынь Гоби; 13. AMUR – Среднего Амура, Северного Китая и Японии; 14. RYUKYU – Рюкю; 15. SCHIN – Центрального, Восточного и Южного Китая; 16. TWN – Тайвань; 17. QINH – Цинхай и Северного Тибета; 18 – HMLY – Гималаев и Индокитая; 19. SINCLN – Южной Индии и Шри-Ланки (Цейлона); 20. WIDNS – Малакки и Больших Зондских островов; 21. ANNC – Андаманских и Никобарских островов; 22. PHLP – Филиппин; 23. SLWS – Сулавеси (Целебеса); 24. SSND – Малых Зондских островов; 25. NGU – Молуккских островов и Новой Гвинеи; 26. NATAIG – тайги Северо-Западных Территорий, Квебека и Ньюфаундленда; 27. NAEAST – восточных и центральных плато Северной Америки; 28 – NAWEST – западного склона Кордильер; 29. NAWUS – юго-запада США; 30. SFBG – Южной Флориды и Багамских островов; 31. NASEUS – Юго-Восточного Техаса.

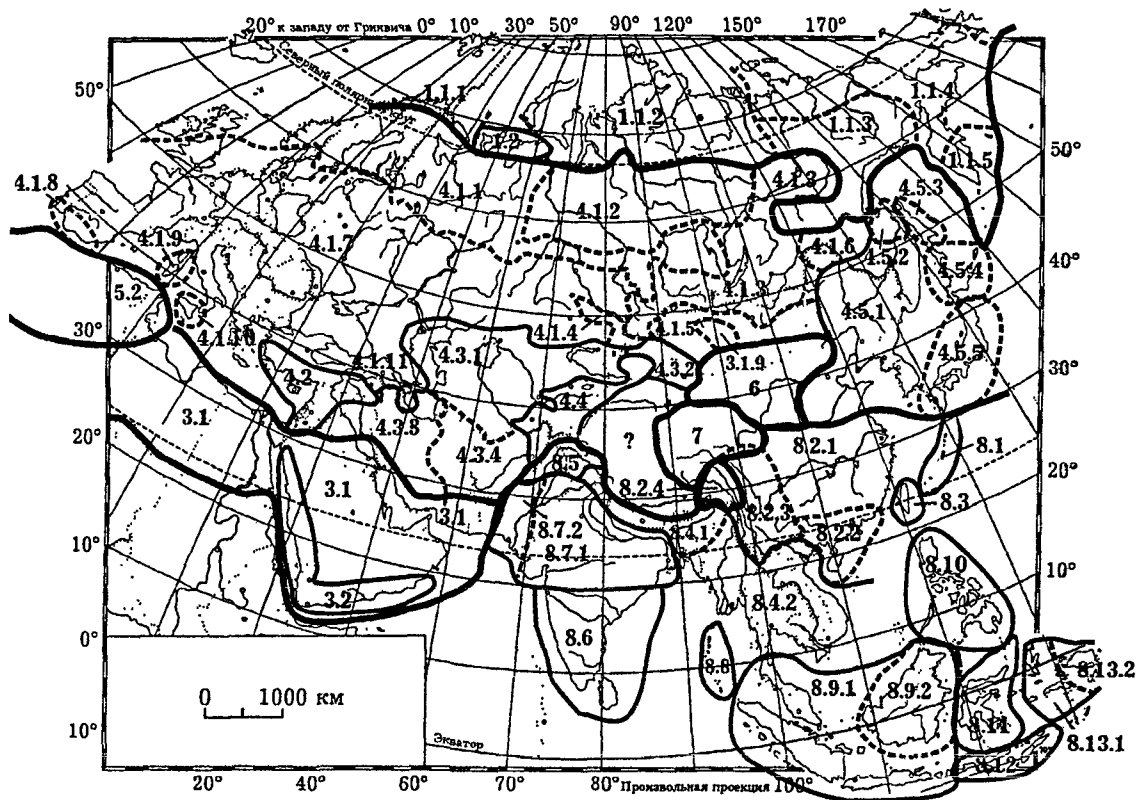


Рис. 9. Типы фауны медведей в Евразии. Уровень видов.

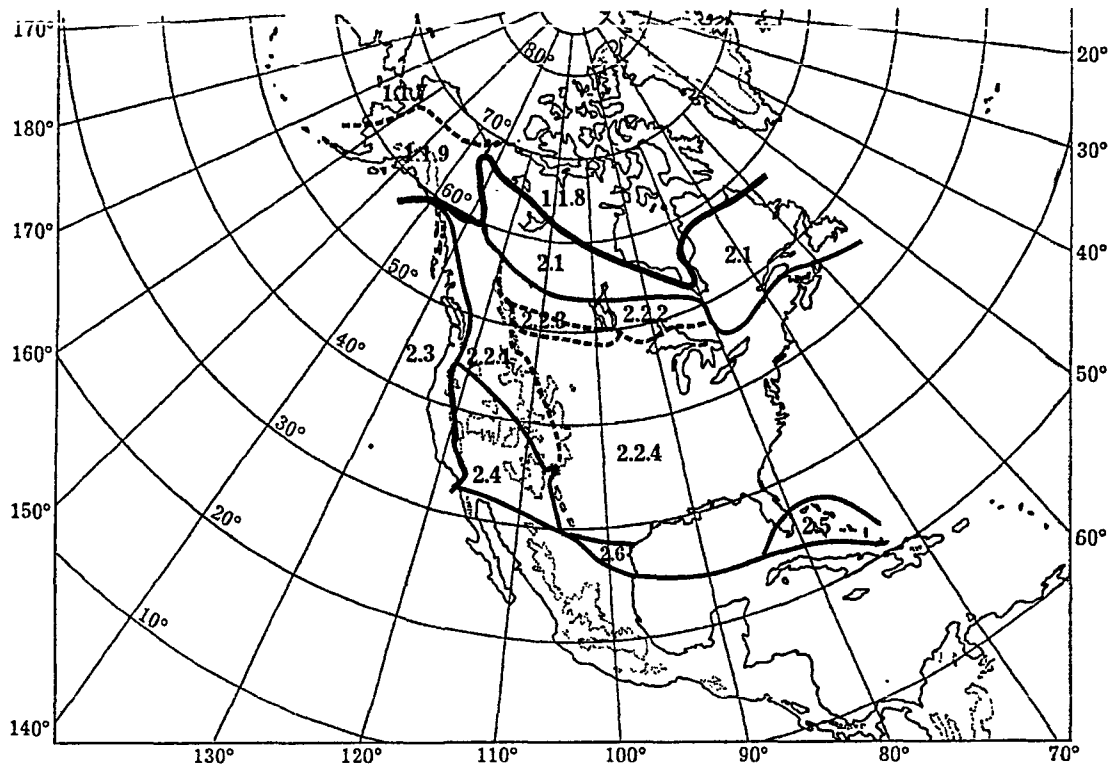


Рис. 10. Типы фауны медведей в Северной Америке. Уровень видов.

7. Горный надтип фауны Цинхая [17 QINH].
8. Субтропическо-экваториальный надтип фауны Восточной и Южной Азии.
- 8.1. Тропический тип фауны островов Рюкю [14 RYUKYU].
- 8.2. Субтропическо-тропический тип фауны Китая [15 SCHIN]. Включает 4 подтипа.
- 8.3. Тропический тип фауны Тайваня [16 TWN].
- 8.4. Горный тип фауны Гималаев и Индокитая [18 HMLY]. Включает 2 подтипа.
- 8.5. Горный тип фауны Юго-Восточного Афганистана, Северного Пакистана и Кашмира [11 PKST].
- Тропические типы фауны:
- 8.6 – Южной Индии и Цейлона [19 SINCLN];
- 8.7 – Северной Индии, Южного Пакистана и Южного Ирана [9 NIND]. Включает 2 подтипа.
- Экваториальные типы фауны:
- 8.8 – Андаманских и Никобарских островов [21 ANNC];
- 8.9 – полуострова Малакка и Больших Зондских островов [20 WIDNS]; включает 2 подтипа;
- 8.10 – Филиппин [22 PHLP];
- 8.11 – Сулавеси [23 SLWS];
- 8.12 – Малых Зондских островов [24 SSND];
- 8.13 – Новой Гвинеи и Молуккских островов [25 NGUI]. Включает 2 подтипа.

Полученная классификация, основанная на сходстве локальных фаун медведей, позволила выявить особенности их распределения в Северном полушарии. Самым заметным является значительное обособление на уровне надтипа циркумполярной фауны, характеризующейся как относительно бедным составом (не более 10 видов в локальных фаунах), так и наличием некоторых эндемиков, не встречающихся даже в альпийском поясе в расположенных южнее горах (*Pararctia subnebulosa*, *Arctia olschwangi* и др.). В этой фауне очень мало видов, населяющих также лесную и более южные зоны, к ним можно отнести только *Phragmatobia fuliginosa*.

Бореально-тропический надтип фауны медведей Северной Америки объединил шесть тесно связанных между собой типов. Характерным оказалось некоторое, хотя и запороговое, сходство бореальной фауны Северной Америки и циркумполярной. Это обусловлено присутствием бореально-арктического вида *Dodia albertae*, не обнаруженного в таежной зоне Европы, Западной и Средней Сибири, а также наличием как трансбореального неарктического эндемика *Platarctia parthenos*, так и ряда температурных видов из родов *Grammia* и *Holomelina*, благодаря чему эта фауна оказалась сравнительно близкой к таежно-аляскинской и юконской и, через них, к арктическим фаунам.

Другая важная особенность неоднородности локальных фаун медведей заключается в крайне слабом ее изменении в пределах бореального, суббореального и западных частей субтропического пояса в Евразии, где видо-

вой состав относительно богат (от 15 до 30 видов). Так сформирован единый температурный (бореально-западнотропический) надтип фауны, включающий пять типов фауны.

Напротив, тропический тип фауны медведиц Юго-Западной Аравии не образовал отдельный надтип, несмотря на участие в фауне Юго-Западной Аравии заметного числа характерных афротропических видов, из-за заметного сходства его фауны с фауной Центральной Аравии и через нее с фауной Леванта. Даже если в анализ были бы включены афротропические области, они все-равно обособились бы в отдельный надтип из-за заметного их богатства даже по сравнению с фауной Юго-Западной Аравии. Поэтому фауну южной части Аравийского полуострова целесообразно рассматривать как переходную между афротропической и палеарктической. Этот тип фауны наиболее близок к субтропическо-тропическому пустынному переднеазиатскому типу.

Субтропическая фауна Северо-Западной Африки, обособленная на уровне надтипа, сформировала два резко отличающихся друг от друга типа фаун: материковый, относительно небогатый (от 12 до 16 видов), но с высоким уровнем эндемизма, и островной канарский. Последний из-за сильной обедненности (лишь 2 вида – субкосмополит *Utetheisa pulchella* и эндемик родового ранга *Canararctia rufescens*), при автоматической классификации вошел в заметно обедненный субтропическо-тропический пустынный тип фауны Передней Азии, но выделен в особый тип и перенесен в данный надтип экспертным решением.

Еще одна особенность настоящей классификации – сильная обособленность двух центрально-азиатских (в узком смысле) фаун, формирование совершенно особых надтипов – гобийской (два вида, широко распространенный *Phragmatobia fuliginosa* и эндемик Гоби *Centrarctia mongolica*), и цинхайской, куда попала также фауна гор Ганьсу. Последняя характеризуется относительной бедностью (около 20 видов) по сравнению с окружающими богатыми фаунами Северного Китая (36 видов), Восточной Сычуани (52 вида) и Западной (горной) Сычуани (82 вида).

Но наиболее важной особенностью настоящей классификации оказалось объединение всей ориентально-палеарктической фауны Восточной Азии в единый, тесно связанный внутри себя кластер (рис. 6). Это определяется отмеченным ранее (стр. 13) постепенным переходом между фауной неморальных лесов суббореального пояса, с одной стороны, и субтропических и тропических лесов (при значительном различии их видового состава), с другой, а также наличием широкой зоны смешанной фауны в бассейне реки Янцзы и в Южной Японии. Такой постепенный переход не позволил четко обособиться в отдельные надтипы фаунам различных зоогеографических областей.

Таким образом, наиболее согласуется с классической схемой О.Л. Крыжановского [2002] выделение особой арктической фауны, распространенной большей частью в Заполярье и обособлением особой Гиперборейской (Арктической) подобласти Бореальной области. Однако как североамериканская, так и евразийская температурные фауны имеют лишь крайне не-

значительное сходство и с арктической фауной, и между собой (не более 10-15 %). Поэтому выделение единой Европейско-Канадской подобласти Бореальной области О.Л. Крыжановским [2002] не подтверждается на фауне медведей. Возможно, следует повысить ранг цинхайско-тибетской горной фауны, даже выделив соответствующий регион в особую область, ведь общность данного типа фауны и любых других палеарктических фаун значительно меньше, чем между температурными фаунами Палеарктики и Неарктики.

5.4.2. Результаты кластерного анализа неоднородности фауны медведей в Северном полушарии с использованием коэффициента Шимкевича-Симпсона (включения одной фауны в другую). Коэффициент Шимкевича-Симпсона часто используется для анализа неоднородности фауны. Основной его особенностью является расчет отношения числа общих видов не к общей фауне, а к наименьшей. Вследствие этого при его применении совсем не учитывается обеднение как характерная особенность фауны. Все 200 локальных фаун медведей Северного полушария после использования той же программы объединены в 18 групп (кластеров). Объединение их в единую схему проведено тем же методом корреляционных плед. В качестве порога значимости принято значение в 25 % включения. Полученные данные показывают значительное обособление и циркумарктической фауны медведей, и внеарктической североамериканской. Напротив, локальные фауны медведей южной части Азии оказались тесно связанными из-за того, что существует обедненная фауна Южного Ирана, являющаяся переходной между ориентальной и аравийской (включая западно- и южно-аравийскую, относящуюся к Афротропикам). Поэтому она, имеющая сильное сходство как с ориентальной, так и с аравийской фаунами, связала эти неродственные фауны вместе.

5.5. Основные родовые комплексы медведей Северного полушария. Для целей зоогеографического анализа многие зоогеографы, например, О.Л. Крыжановский, в качестве основной единицы рекомендуют использовать роды. Действительно, неоднородность фауны на уровне родов в пространстве должна хотя бы примерно отражать зоогеографические выделы (таксоны) высокого порядка, особенно если учитывать не только присутствие рода, но и его многообразие в данном географическом районе.

При типологическом анализе локальных фаун на уровне родов использован коэффициент сходства Жаккара-Наумова для количественных признаков. При этом оценивалось не просто сходство родового состава, но и количество видов каждого рода в данном месте (формальный аналог численности вида). Было проанализировано распределение родов медведей в Северном полушарии в основном в тех же рамках что и при анализе фауны на видовом уровне. Хотя система родов медведей, населяющих юг и восток Азии и Зондский архипелаг, еще окончательно не установлена, соискателем, при участии японского коллеги Я. Кишиды, исследовано большое число ориентальных видов и выделено около десятка новых родов. Помимо уже исследованных родов, при анализе в качестве таксонов родового ранга выделены также и те группы видов, особый родовой статус которых очень вероятен.

Для анализа также взяты те же 200 локальных фаун на уровне рода. Кластерный анализ попарных коэффициентов сходства Жаккара-Наумова методом факторной классификации Трофимова (рис. 11) показал наличие 13 основных типов, более или менее совпадающих с основными зоогеографическими областями и подобластями. Объединение их в единую схему проводилось при помощи метода корреляционных плеяд. При этом были приняты два уровня порога связи, 1-го порядка в 10 % сходства и 2-го порядка в 12 % сходства. Распределение этих типов фауны по земной поверхности показано на рис. 12-13. Наиболее обособленными оказались фауны Палеарктики, включая циркумполярную, и Ориентальной области, а также внеарктической Северной Америки (уровень фаунистического

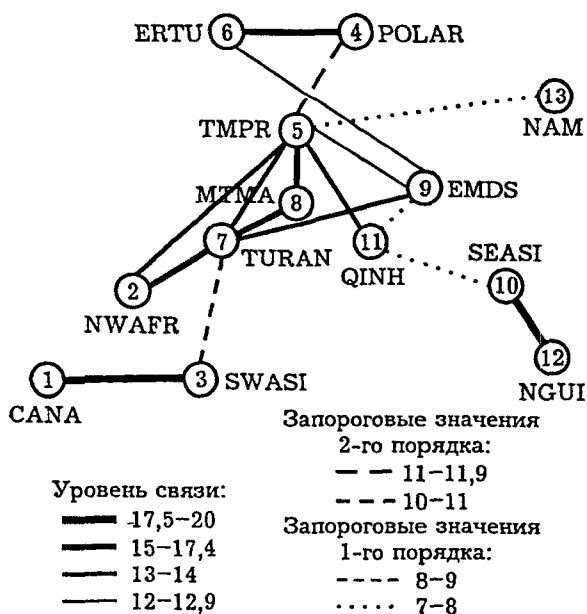


Рис. 11. Граф неоднородности фауны медведей в Северном полушарии, уровень родов. Сходство фауны между регионами на уровне родов обозначено пропорциональной толщиной линии. Порог принят в 12%. Запороговые значения обозначены прерывистой линией. Сокращениями обозначены фауны следующих регионов: 1. CANA – Канарских островов; 2. NWAFR – Северо-Западной Африки; 3. SWASI – Юго-Западной Азии; 4. POLAR – полярных районов, включая горы Северо-Восточной Азии и тагу Северной Америки; 5. TMPRT – температурная фауна Евразии; 6. ERTU – тундры Европейской России; 7. TURAN – пустынь Турана и низких аридных гор Передней Азии; 8. MTMA – гор Средней Азии (без Северного и Западного Тянь-Шаня); 9. EMDS – пустынь Гоби; 10. SEASI – Юго-Восточной Азии; 11. QINH – Цинхая и Северного Тибета; 12. NGUI – Молуккских островов и Новой Гвинеи; 13. NAM – внеполярной и внебореальной Северной Америки.

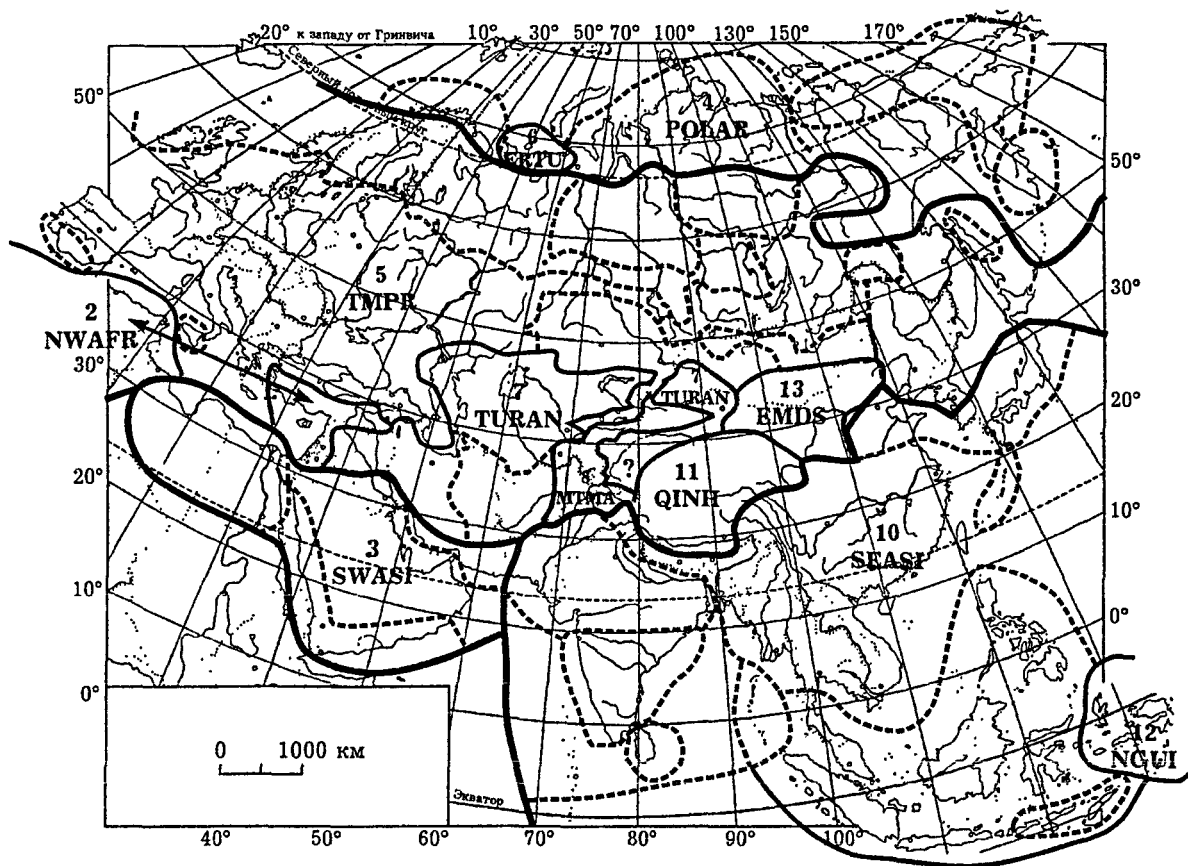


Рис. 12. Типы фауны медведиц в Евразии. Уровень родов.

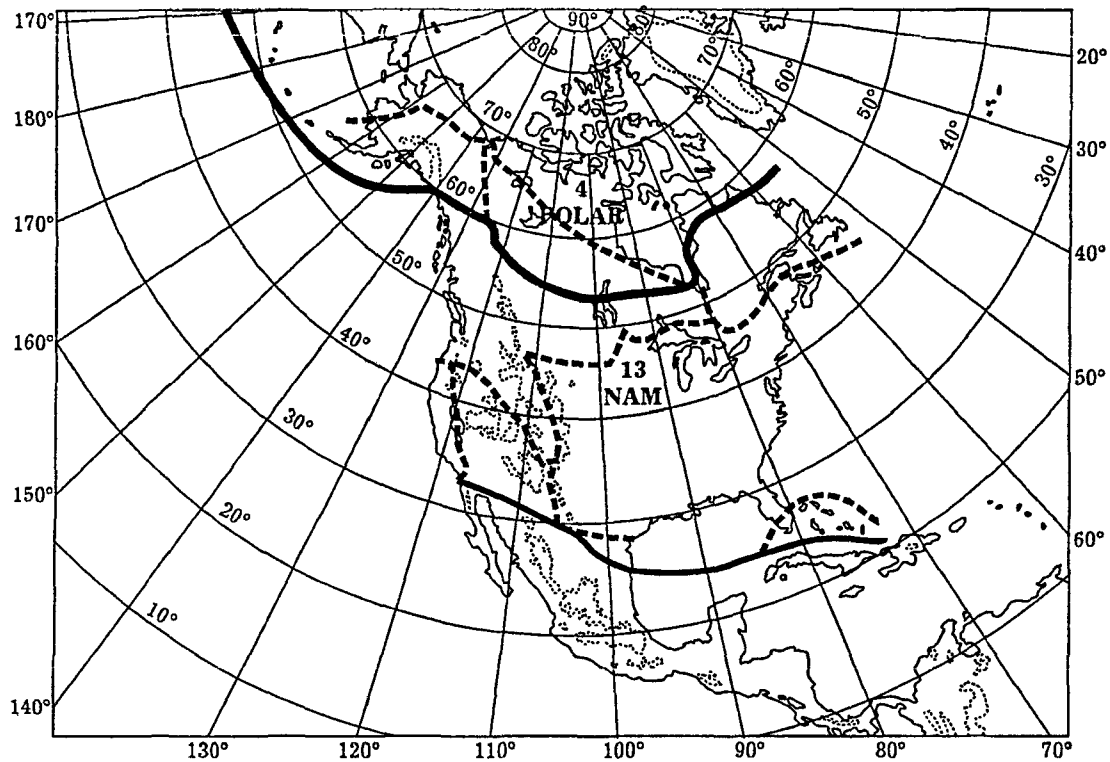


Рис. 13. Типы фауны медведей в Северной Америке. Уровень родов.

сходства около 6-8 %). Их можно считать самостоятельными зоогеографическими подразделениями высокого порядка. При этом основная смена фауны с циркумполярной на североамериканскую проходит между северной и южной частями тайги на северо-западе континента, южнее и восточнее уже сильно проявляется проникновение эндемичных для Америки (в том числе Центральной и Южной) родов, причем на западе Северной Америки циркумполярный тип фауны проникает на юг сильнее, чем на востоке, где вся таежная фауна попала во внеполярный класс. Такое резкое обособление полярной и внеполярной фаун в Северной Америке можно объяснить тем, что в плейстоцене Берингийский мост могла пересекать только арктическая и лишь частично – бореальная и температурная фауны. Напротив, центрально- и южноамериканские роды, попавшие в Северную Америку после начала Великого американского обмена, происходившего в течение плейстоцена, не смогли освоить бореальный пояс, распространившись на север в основном не далее широколиственных и подтаежных лесов.

Фауна медведиц Ориентальной области на уровне родов отличается от фаун сопредельных регионов Палеарктики на уровне сходства в пределах от 6 до 8 %, а с более отдаленными районами этой области, а также с Северной Америкой на уровне сходства в 2-5 %. В Восточной Азии в ориентальный класс при автоматическом разбиении попала фауна Хонсю, Южной Кореи, Северного Китая и более южных регионов. Поэтому можно рассматривать территорию от Северного Китая до р. Янцзы, а также острова Хонсю, Сикоку и Кюсю, как переходную между двумя зоогеографическими областями. Китай к югу от Янцзы, а также субтропическая часть Сычуани, несомненно, относятся к Ориентальной области. В Северо-Западных Гималаях картина не настолько четкая, что связано с меньшей изученностью вертикального распределения видов, однако фауна горных регионов Северного Пакистана, Кашмира и Юго-Восточного Афганистана оказалась в целом палеарктической. Менее изолирована от палеарктической, но также очень своеобразна фауна Юго-Западной Азии (включающая Южный Иран, Южный Ирак, всю Аравию, а также сопредельную Северо-Восточную Африку). Родовой состав медведиц этих регионов довольно бедный (от 2 до 7 родов), но с участием эндемичного *Creataloum*. Поэтому уровень ее сходства с основными регионами Палеарктики оказался только чуть выше 10 %. Фауну этой территории имеет смысл рассматривать как переходную, поскольку уже в Южном Иране заметно проникновение палеотропических родов.

5.6. **Порегионные характеристики фаун медведиц основных зоогеографических областей Земного шара.** В данном разделе для удобства рассмотрения в основном принято зоогеографическое деление, предложенное О.Л. Крыжановским [2002], за исключением некоторых изменений, корректнее отражающих распространение *Arctiinae*: Южнокитайско-восточногогималайская подобласть рассматривается нами в составе Ориентальной (Индо-Малайской) области. Фауна гор Кашмира и Северного Пакистана (рассматривавшаяся О.Л. Крыжановским в составе западно-гималайско-

гс хорона) из-за сильного сходства с памиро-алайской отнесена к Сахаро-Гобийской подобласти Области Древнего Средиземья. Австралийская и Новозеландская области, а также Океания, рассматриваются в Палеотропическом царстве исключительно потому, что фауна *Arctiinae* этих хоронов, особенно Австралийской области, почти не отличается по родовому составу и очень слабо – по видовому – от фауны Ориентальной (Индомалайской) области.

1. **Голарктическое царство.** Около 110 родов, из них 57 эндемичных (более 50 %), видов – 430-440, из них эндемичных – около 300 (около 70 %). При этом подавляющее большинство эндемиков родового ранга приходится на палеарктическую часть (свыше 87 %), среди видов наблюдается также специфика – около 60 % эндемиков Голарктики приходится на палеарктическую часть. Для территории данного хорона эндемична триба *Arctiini* и субэндемична *Micrarctiini*, проникающая также и в Центральную Америку.

1.1. **Бореальная область.** Границы этой области принимаются с некоторыми изменениями по сравнению с О.Л. Крыжановским [2002]. Так, в данную область следует относить Европейскую горно-лесную подобласть из-за значительно большего сходства ее фауны с бореальной, чем со средиземноморской. Однако в Северной Америке ее южная граница принимается несколько севернее – между средней и южной тайгой. В таком объеме отсюда известно 70 видов 39 родов. Эндемичными и субэндемичными являются 34 вида (около 50 %) и 8 родов (около 20 %). Из них чисто американскими являются только 4 вида. Основной эндемизм видового уровня относится к аркто-альпийским видам.

1.2. **Область Древнего Средиземья.** Одна из наиболее своеобразных территорий. Отсюда известно около 149 видов 55 родов медведиц, из которых 21 род и 110 видов эндемичны. По родам процент эндемичных родов достигает 38 %, а видов – 74 %.

1.3. **Восточноазиатская область.** Включает территорию от Среднего Приамурья и Приморья до Северного Китая включительно, причем южная граница хорона прослеживается между бассейнами Хуанхэ и Янцзы и по хребту Циньлин. Далее на восток она переходит в высотно-поясную, поднимаясь к юго-западному макросклону Гималаев до 3600-4000 м. На данной территории известно 53 вида 29 родов *Arctiinae*, из них 7 эндемиков видového ранга, 4 из которых приурочены к Японским островам, и 6 субэндемичных видов. Таким образом, эндемики составляют не более 25 % всего видового состава, причем значительное число из них приходится на Японские острова. Эндемики на уровне родов отсутствуют полностью. Поэтому, если основываться исключительно на фауне *Arctiinae*, данный хорон не обладает достаточной самобытностью для статуса отдельной области.

1.4. **Сонорская область.** Обитает около 180 видов, относящихся к 53 родам. Из них эндемичных для области очень немного – 7 родов. Достоверные эндемики видového ранга довольно трудно выявить, так основное разнообразие видов области находится в Соноре, большинство из них проходят в Мексику, но насколько далеко на юг по современным данным

выяснить не представляется возможным, так как фауна медведиц Мексики очень слабо изучена. Тем не менее, к числу достоверных эндемиков можно отнести не менее 80 видов (более 40 %). Северная граница области хорошо прослеживается между южной тайгой, куда проникает довольно большое число видов из чисто американских групп *Phaegopterinae*, *Pericorinae*, группы *Euchaetes*, и классической бореальной тайгой (подзоны средней и северной тайги), где преобладают голарктические виды. Практически все эндемичные для Америки роды из этих групп далеко проникают в Центральную и Южную Америку, особенно из первых двух подсемейств, поэтому, вполне вероятно, что при типологическом анализе фауна медведиц Сонорской области может объединиться с центрально- и южноамериканской в единый кластер. К сожалению, недостаток сведений о распространении медведиц в Центральной и Южной Америке пока не позволяет решить эту проблему.

2. Палеотропическое царство. Фауны медведиц различных областей этого царства сильно отличаются друг от друга, поэтому их характеристики дается только по областям.

2.1. Ориентальная (Индо-Малайская) область. Известно более 370 видов, принадлежащих примерно к 80 родам, однако количество эндемичных оценить крайне трудно, так как основное их многообразие приходится на переходную территорию Гималаев и Центрального Китая, на остальную часть области (Индостан, Шри-Ланка, Зондский архипелаг, Филиппины) приходится более 13 эндемичных и субэндемичных родов; соискателем описано 10 родов и 3 подрода, населяющих данную область.

2.2. Папуасская область. При относительно богатстве видового состава (вероятно, более 110 видов), количество известных с данной территории родов незначительно (около 20 родов). К сожалению, систематическое положение практически многих видов не исследовано, работа с ними только начинается, соискателем ревизованы только три рода, из которых один (*Aethalida*) субэндемичен, а два рода (*Satara* из Сулавеси и *Orhantarctia* с островов Ломбок и Флорес) – эндемичны. Некоторые группы видов из Новой Гвинеи заслуживают выделения в особые роды, но до сих пор не описаны. Напротив, как показало исследование гениталий большого числа разнообразных по рисунку крыльев и эндемичных для Новой Гвинеи видов, любезно предоставленных голландским коллегой Р. де Восом (R. de Vos), они образуют очень компактную видовую группу в роде *Spilarctia*, вероятно, не встречающиеся за пределами области. В остальной фауна медведиц данного региона слабо отличается от фауны западной части Больших Зондских островов, здесь наиболее широко представлены те же крайне широко распространенные роды *Nyctemera* и *Spilarctia*, s. lat., дающие наибольшее разнообразие на самом крупном острове – Новая Гвинея.

2.3. Австралийская область. Каталог чешуекрылых опубликован Е. Д. Эдвардсом [Edwards, 1996], в этом каталоге указано 32 вида арктиин, объединенных в 13 родов, из которых 2 так и не были описаны. После просмотра фотографий типового материала по видам этих двух “родов” (*Spilosoma cosmeta* Lower, 1907 и *Heliocaes xanthotupa* Turner, 1940) соис-

кателем было обнаружено, что они образуют один новый род, пока еще не описанный, и показана самостоятельность австралийского эндемичного рода *Arctices*, включающего 3 эндемичных вида [Dubatolov, 2005]. Другие обитающие в Австралии роды широко распространены по всей Палеотропике и даже выходят за ее пределы. Достоверно эндемичными для Австралии является также очень интересная группа горных родов *Phaos* и *Cheliosea*, обитающих на юго-востоке Австралии и в Тасмании.

2.4. Новозеландская область. Всего 6 видов, из которых три образуют эндемичный горный род *Metacrias* (родственный австралийским *Phaos*, *Arctices* и восточноазиатско-австралийскому *Lemyra*), один – эндемичный представитель палеотропического рода *Nyctemera* и два вида относятся к космополитному роду *Utetheisa*, оба последних вида широко распространены в Палеотропике.

2.5. Океания. Фауна медведиц крайне бедная, известны немногие эндемики видового ранга из широко распространенных родов *Utetheisa*, *Nyctemera*, *Pitasila*, *Amerila*. Лишь *Spilosoma lifuensis* Rothsch. и *S. lateritica* Holl. из Новой Каледонии, судя по своеобразному строению укуса, расщепленному на вершине [Holloway, 1979], заслуживают выделения в особый эндемичный род.

2.6. Афротропическая область. Каталог видов опубликован Т. Гудгером и А. Ватсоном [Goodger, Watson, 1995]. К сожалению, система родов афротропических Arctiinae практически совсем не разработана, в каталоге приводится 404 вида (позднее описаны еще 9), объединенных в 48 родов. Соискателем описаны с территории данной области еще 11 новых родов, 1 подрод, показана самостоятельность еще 4 родов. Из всего этого многообразия только 6 родов выходят за пределы Афротропики, почти все виды также эндемичны для данной области, только 1 вид рода *Argina* и 2 вида рода *Utetheisa* широко распространены в Палеотропике.

3. Неотропическое царство. Каталог видов этого хоруна опубликован А. Ватсоном и Т. Гудгером [Watson, Goodger, 1986], более поздние сведения взяты из различных первоописаний. Основное таксономическое разнообразие царства приходится на Неотропическую область, поэтому его характеристика приводится ниже.

3.1. Неотропическая область. Крайне своеобразная фауна, состоящая из нескольких субэндемичных подсемейств: Stenuchinae (по оценке П. Оплеза, около 2000-3000 видов, однако, эта группа нуждается в кардинальной ревизии), Pericorinae (не менее 37 родов, не менее 374 видов), Phaegopterinae (не менее 142 рода, не менее 1639 видов), группы "*Euchaetes*", представляющей, вероятно, особую трибу (5 родов, 45 видов), группы *Holomelina-Virbia* (3 рода, 66 видов), входящей в Arctiinae, но не имеющей близких родственников в Палеарктике, и ряда представителей трибы Spilosomini. В Центральную Америку проникают и немногочисленные Micrarctiini (5 родов, из которых 2 эндемичны для Мексики). Южноамериканские роды трибы Spilosomini не имеют близких родственников в Старом Свете, но два из них – *Hypercompe* и *Arachnis* широко распространены и в Северной Америке. Также в Южной Америке встречается космо-

политный род *Utetheisa* (триба Callimorphini), представленный одним трансамериканским видом. Помимо этого, здесь обитает несколько родов невыясненного таксономического положения. Однако наиболее отличны от остальной части царства Галапагосские острова, откуда известны только представители рода *Utetheisa* – 3 эндемичных вида и 1 трансамериканский.

3.2. Чилийско-Патагонская область. Изучена очень плохо, есть две работы, откуда можно взять информацию по данной области, это ревизия медведиц Чили [Ruiz Rodriguez, 1989], а также каталог А. Ватсона и Т. Гудгера [Watson, Goodger, 1986] по Неотропике. Очень бедная фауна, представленная 4 видами транснеотропического горного рода *Paracles* и одним видом эндемичного для Чили рода *Mallocephala*. Оба рода относятся к космополитной трибе Spilosomini, но их родственные связи еще не определены. Тем не менее, принимая во внимание заметную ее общность с фауной медведиц Неотропики, следует воздержаться от объединения этой области с Австралийской и Новозеландской в Нотогейское царство.

Итак, Палеарктика, хотя и не является наиболее богатой по видовому составу зоогеографической областью (фауна Ориентальной области ее превосходит в полтора раза, а фауна Неотропики значительно богаче), она наиболее богата по родовому составу. Кроме того, здесь обитает три субэндемичные трибы – Arctiini, Callimorphini и Micrarctiini. Существенно, что почти все трибы представлены здесь максимальным или близким к максимальному числом родов.

Глава 6. Основные пути формирования фауны медведиц Палеарктики

В этой главе делается попытка на основе анализа современных ареалов арктиин и эволюции палеоландшафтов предположить вероятные пути формирования современного таксономического разнообразия медведиц Палеарктики и сопредельных с ней территорий.

6.1. Происхождение подсемейства Arctiinae. Из-за отсутствия достаточного палеонтологического материала в настоящее время не представляется возможным достоверно выяснить место происхождения группы. Если принимать во внимание морфологию тела, наиболее примитивные представители Arctiinae характерны для южной половины Северной и Центральной Америки, это представители особой “клады *Euchaetes*” sensu Jacobson et Weller, 2002. Другой относительно примитивной трибой является Callimorphini, широко распространенная в Евразии. Кажется маловероятным происхождение этой группы ранее начала палеогена, так как фауны медведиц Австралии [Nilsen et al., 1996] и Мадагаскара [de Toulgoët, 1984], обособившихся или в конце мезозоя (Австралия), или в палеогене (Мадагаскар), крайне бедны в родовом отношении, заселены эволюционно продвинутыми родами и представлены только очень небольшим количеством эндемичных видов и родов трибы Spilosomini, а также хорошо мигрирующими видами. Эндемичных триб подсемейства Arctiinae на этих территориях нет. Фауна медведиц Южной Америки, напротив, чрезвы-

чажно своеобразна, сформирована большей частью представителями особых субэндемичных подсемейств Phaegopterinae и Pericorinae, широко распространенных также в Центральной и, частично, Северной Америке. Тем не менее, нельзя предполагать возникновение подсемейства Arctiinae в Южной Америке, так как эволюция фауны этого материка на протяжении всего третичного периода проходила почти в полной изоляции от внешнего мира [Симпсон, 1983]. Более вероятно, что возникновение таких своеобразных групп проходило в Южной Америке условиях изоляции от немногочисленных вселенцев, как было установлено для млекопитающих Д. Симпсоном [1983]. Другой возможный сценарий – происхождение этих групп в Центральной Америке (наиболее близкой к Южной Америке территории, откуда шел основной миграционный поток на этот материк), после чего отдельные их представители попадали в Южную Америку, и там не только сохранились, но и претерпели радиацию. Представляется вероятным, что предки подсемейств Phaegopterinae и Pericorinae, а также кледы “*Euchaetes*” подсемейства Arctiinae попали в Южную Америку из сопредельной Центральной Америки давно, возможно в начале палеогена, в период первоначального становления подсемейства Arctiinae и претерпели там радиацию таксонообразования. Группа родов *Euchaetes-Cyrcia* (клада “*Euchaetes*”), исходя из морфологических признаков [Jacobson, Weller, 2002] может рассматриваться в качестве предковой группы для Callimorphini, наиболее примитивной трибы среди населяющих Старый Свет.

6.2. Происхождение современных триб и пути формирования их ареалов. Трибы арктиин распространены большей частью очень широко, по крайней мере в пределах нескольких смежных зоогеографических областей. По всей видимости, дивергенция триб, а также основных филогенетических ветвей внутри триб, у арктиин могла происходить в палеогене. Этому не противоречат такие косвенные свидетельства, что в олигоцене (конец палеогена) среди чешуекрылых встречались практически только дендрофаги, а хортофаги возникли уже в миоцене (неоген) [Сукачева, 1980]. Обязательными дендрофагами являются как раз представители сестринских подсемейств Pericorinae и Phaegopterinae [Cowell, 1984], а все Arctiinae – широкие полифаги, прежде всего на травах.

Евразийское происхождение можно предположить для Callimorphini. Роды этой трибы широко распространены в суббореальных, субтропических и тропических областях Евразии и слабо представлены в Северной Америке, образуя только два центра разнообразия – в Южной Европе и Передней Азии, а также в Юго-Восточных Гималаях–Юньнани. В Африке характерные представители этой трибы, кроме хорошо мигрирующих *Utetheisa* и видов сестринской а, возможно, парафилетической по отношению к Callimorphini, палеотропической трибы Nuctemerini, не известны. В широколиственных лесах Северной Америки из этой трибы известен только один очень компактный род *Naploa*, приуроченный к восточной части материка.

Вероятно, Arctiini s. str. также не имеет американского происхождения, ведь подавляющее большинство ее родов характерны как раз для Палеарктики, хотя триба ярко выраженных центров разнообразия не об-

разуэт. Если принять во внимание морфологический анализ, наиболее примитивный представитель трибы обитает в Западном Средиземноморье, это – *Atlantarctia*. Тем не менее, два основных эволюционных направления развития родов трибы Arctiini можно связать с изоляцией их в палеогене в Европе (предки родов клады *Arctia–Pericallia*) и азиатско-североамериканском материке (предки клады *Gonerda–Platyrepia*). Хотя в трибе Arctiini известно несколько голарктических родов и видов, проникнуть в Северную Америку они могли и в плейстоцене во время оледенений и возникновения моста в Берингии. Наиболее южную приуроченность из североамериканских Arctiini имеет эндемичный суббореальный род *Platyrepia*, таксономически очень близкий к трансголарктическим *Platarctia* и *Pararctia*. Вероятно, его предки, первые представители трибы, проникли в Северную Америку в неогене.

Представители трибы *Miscrarctiini* в настоящее время населяют Евразию, в основном умеренный пояс азиатской части, где наиболее богато родовое разнообразие этой трибы (приходящееся на Южную Сибирь–Северный Китай), 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; этому не противоречит и данные кладистического анализа, ведь наиболее рано дивергировавшие клады трибы распространены как раз на востоке Азии и в Северной Америке. Это косвенно подтверждает и тот факт, что многие представители этой трибы населяют открытые ландшафты, активно развивавшихся как раз на этих материках.

О месте возникновения трибы *Spilosomini* можно делать предположения только исходя из кладистического анализа, наиболее примитивные ее представители известны из Северной Америки (*Pyrrharctia*) и Восточной Азии (*Fangarctia*), имеющие некоторое сходство с родами трибы Arctiini. Вероятно обособление трибы *Spilosomini* от Arctiini произошло в палеогене на месте азиатско-североамериканского материка, после чего, в течение неогена–плейстоцена представители трибы расселились практически всесветно.

6.3. Происхождение современных родов и пути формирования их ареалов. Анализ родовых ареалов позволяет в отдельных случаях предположительно восстанавливать события неогена. Ведь с этого времени, в миоцене, появляются первые роды высших чешуекрылых, дожившие до нашего времени [Козлов, 1988]. Характерный пример – ситуация с голарктическими родовыми ареалами. По геологическим данным известны временные отрезки, когда был контакт между Северной Америкой и Азией по Берингийскому мосту, существовавшем в палеогене и временами в неогене, когда и Азия, и Северная Америка были покрыты широколиственными лесами, а фауны Восточной Азии и Северной Америки были сходными, что подтверждается существованием общих неморальных родов между Восточной Азией и востоком Северной Америки [Dubatolov, Kosterin, 2000]. Вполне резонно предположить, что фауна арктики этих материков в неогене была также сходной, по крайней мере, на родовом уровне. Образование амфиоцифического разрыва суббореальных и температурных ро-

дов, например *Platarctia*, *Spilosoma*, *Phragmatobia*, среди которых по разные стороны Пацифики обитают значительно различающиеся по морфологии виды, можно относить к плиоцену, в середине которого разорвался Берингийский мост [Фрадкина, 1995], и, самое главное, из-за похолодания климата суббореальные группы ушли из Берингии, пересекать Пацифику им было уже крайне сложно.

Для арктических и северных бореальных родов *Dodia*, *Parasemia*, *Pararctia*, *Acerbia*, *Platarctia*, *Arctia*, *Holarctia*, *Hyperborea*, *Phragmatobia* можно предполагать азиатское или евроазиатское происхождение [Дубатов, 2004]. С другой стороны, явно североамериканское происхождение из обитающих в Палеарктике родов имеет только род *Grammia*. Он включает несколько десятков видов и ряд подродов из Северной Америки, населяя весь спектр местообитаний от тундр до тропических пустынь и лесов, и только 3 вида в той или иной мере проникают в Евразию, при этом заселяя исключительно тундро-степные местообитания.

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 западно-палеарктическую неморальную фауну от палеархеоарктической. С возникновением этого разрыва можно связать изоляцию западных родов *Callimorpha*, *Euplagia* от близких восточных родов *Callindra*, *Taicallimorpha*, *Aglaomorpha*.

Западный центр родообразования у медведиц (рис. 14) связан со Средиземноморьем, то есть с территорией, в меньшей степени затронутой оледенениями, где широколиственные леса могли сохраняться даже в самое холодное время. Здесь, вероятно, возникло до 10 палеарктических родов. Не исключено, что многие ныне западно-палеарктические роды также возникли или пережидали оледенения в этом месте. Предки таких западно-палеарктических средиземноморско-переднеазиатских родов могли иметь значительно более обширные ареалы. Например, виды рода *Attatha* (Lepidoptera, Noctuidae), распространенные в тропиках Старого Света, обладают рисунком крыльев, сходным с видами рода *Euplagia*, особенно это относится к *A. regalis*, обитающему в Юго-Восточной Азии. Такое удивительное сходство вполне можно объяснить и тем, что предки *Attatha* и *Euplagia* когда-то обитали в одном месте.

Другой центр родообразования (рис. 14) связан с аридными районами Внутренней Евразии, где, по всей видимости, возникли роды *Lacydes*, *Tancreu*, *Eudiaphora*, *Centrarctia*. Однако наиболее активно родообразование шло в горных районах от Передней Азии до Гималаев и Западного Китая; здесь в различных местах образовалось более 15 родов. В степных районах Сибири, Монголии и Северного Китая, когда, начиная с плиоцена, общестепная фауна разделилась на западную и восточную [Сергеев, 1986], также возникло несколько обособленных родов: *Epimydia*, *Sibirarctia*.

Заметным очагом родообразования была восточная часть Палеарктики, но здесь образовалось не так много родов (рис. 14) – к ним можно

ЕВРАЗИЯ ПОЛИТИЧЕСКАЯ КАРТА

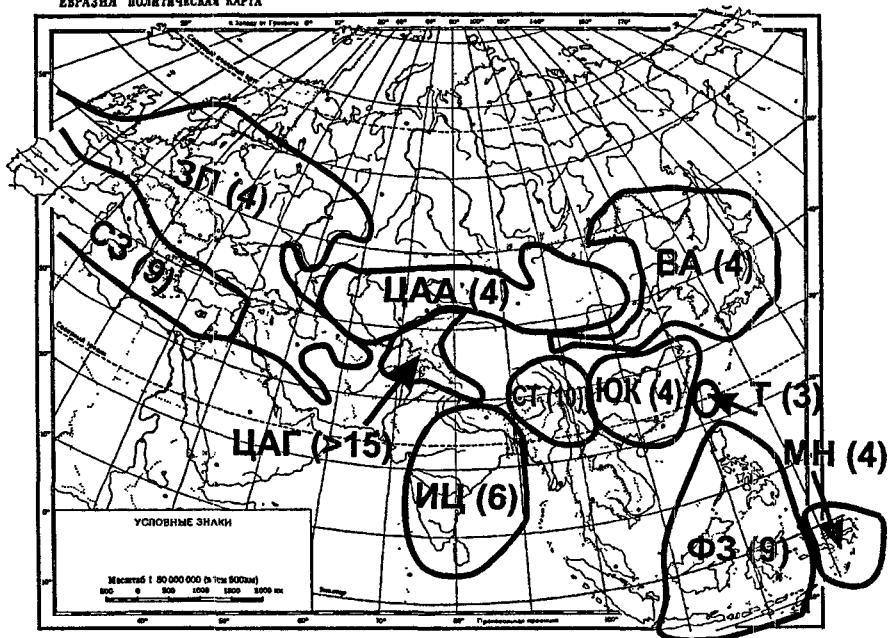


Рис. 14. Центры образования родов медведиц Евразии: в Палеарктике: ЗП – Западнопалеарктический, СЗ – Средиземноморский, ЦАА – Центральноазиатский аридный, ЦАГ – Центральноазиатский горный, ВА – Восточноазиатский; в Ориентальной области: ИЦ – Индийско-Цейлонский, СТ – Синотибетско-Восточогималайский, ЮК – Южнокитайский, Т – Тайваньский, ФЗ – Филиппинско-Зондский, МН – Молукко-Новогвинейский. В скобках указано число сформировавшихся в регионе родов.

отнести лишь *Aglaomorpha*, *Amurhyaria*, *Chionarctia* и, возможно, ныне амфипалеарктический род *Rhyarioides*, а также 7 родов, выходящих за пределы Палеарктики в Ориентальную область. Возможно, такое незначительное количество возникших родов связано с тем, что при похолоданиях теплолюбивая фауна могла отступать к югу на территорию современной Ориентальной области по большей части равнинной местности без изоляции в рефугиумах, что было характерно для западной части современной Палеарктики. После потеплений южная фауна легко вновь занимала прежние места обитания.

В Ориентальной области (рис. 14) к важным центрам родообразования относятся Индия с Цейлоном, где сформировалось 6 родов, но самыми значительными центрами являются центральная часть Зондского архипелага и Филиппины, а также Сино-Тибетские горы с Юго-Восточными Гималаями, где в каждом из центров образовалось около десяти родов.

На западе наблюдается совсем иная картина. Здесь во время оледенений возникали рефугиумы на юге Европы (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова), в горах Северо-Западной Африки и Передней

Азии, способствовавшие таксонообразованию. А наличие важных широтных рубежей – Средиземного моря и Сахары – в значительной мере изолировало палеарктическую фауну от афротропической. Поэтому на востоке количество общих родов с сопредельной частью Ориентальной области (не менее 14 родов) во много раз больше, чем на западе с Афротропической (=Эфиопской) областью (только 3 рода).

Появление во второй половине плейстоцена в Берингии и широкое развитие в плейстоцене равнинных тундровых ландшафтов привело к освоению этой территории видами, которые ранее населяли только высокогорья и впоследствии обособились в отдельные роды. Сюда можно отнести *Hyperborea*, ближайший к которому род *Micrarctia* (с единственным видом *M. trigona*) обитает в горах Юго-Западного Китая; роды *Acerbia*, *Pararctia*, *Holarctia*, близкие роды, или другие виды которых населяют горные районы Средней и Центральной Азии. 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.

Транспалеарктические роды, например *Pericallia*, которых нет в Северной Америке, вероятно, могли возникнуть на западе Евразии (отдаленно близкий род – трансстепной *Eucharia*), чему не противоречат данные кладистического анализа, ведь эти роды входят в группу, наиболее богато представленную на западе Евразии. И только в плейстоцене они, вероятно, смогли стать транспалеарктиками. Можно предполагать западное происхождение родов типа *Hypophoraia*, входящего в одну родственную группу с *Arctia-Pericallia*. В этом роде большая часть видов обитает в Западной Европе и только один из них достиг впоследствии востока материка. Род *Chelis*, по-видимому, также имел западное происхождение, где в настоящее время сосредоточено основное его видовое богатство. Напротив, для трансбореального *Borearctia* более вероятно восточное происхождение, ведь ближайшие его родственники населяют прежде всего горы Северной и Восточной Азии, а также Северной Америки.

6.4. Происхождение современных видов и пути формирования их ареалов. Анализ современных ареалов видов, облигатно связанных с дубом, а также палеодинамики ареала этого рода растений, показал, что таксоны, изолированные со времени климатического оптимума позднего плейстоцена на западе и востоке Палеарктики, успели образовать близкие, но самостоятельные виды [Dubatolov, Kosterin, 2000]. Принимая это во внимание, при обсуждении генезиса ареалов современных видов имеет смысл опираться только на события голоцена и позднего плейстоцена.

Наиболее яркий пример – миграции через Берингийский пролив, который осушался в периоды оледенений. Очевидно, что в это время мигрировала через него в основном арктическая и субарктическая фауны. Частично могла мигрировать бореальная и температурная фауна, но только те виды, которые широко распространялись по всей бореальной зоне. Сейчас в Северной Америке и Евразии известно более 11 общих видов, не считая завезенных человеком. Виды, распространенные в Америке только в пределах

Берингии, почти без сомнения, попали сюда из Азии в последнее оледенение. К ним относятся 4 вида медведиц ⁻² *Dodia kononenkoi*, *Acerbia alpina*, *Holarctia puengeleri*, *Hyperborea czekanowskii*. Еще 2 вида (*Dodia albertae*, *Pararctia lapponica*) распространены по всему северу Америки. С другой стороны, североамериканское происхождение можно предполагать для видов рода *Grammia*, три из которых имеют современные голарктические ареалы (*G. quenseli*, *G. philipiana*, *G. obliterated*). Ведь дивергенция этого рода, наиболее вероятно, происходила в Северной Америке [Дубатовов, 2004]. Все эти 3 вида, в отличие от других представителей рода, приурочены к тундровым и тундро-степным ландшафтам. Показательно проникновение через Берингию бореальных, а в ряде случаев температурных видов. Таких немного: *Arctia caja*, *Phragmatobia fuliginosa* и *Parasemia plantaginis*. Эти виды сейчас распространены сравнительно далеко на север, например, в Сибири до верхнего течения р. Колымы. Они могли попасть в Северную Америку по южной части Берингии где, в том числе и в ледниковье, были распространены таёжные лесные массивы, хотя и островного типа [Кожеников, 1996]. И только после схождения основного ледового щита в Северной Америке они могли широко распространиться в более южные районы, что не смогли сделать арктические и субарктические виды.

Недавно К. Миккола и др. [Mikkola, Lafontaine, Kononenko, 1991] высказали гипотезу, что виды, попавшие в Северную Америку в последнее оледенение, не распространились далее Юкона, так как южнее располагалось ответвление ледового щита. Такие отличия между фаунами Аляски Юкона и остальной территорией Северной Америки, не покрывавшейся ледовым щитом, могли быть ярко выражены в период оледенения. Но такая гипотеза не учитывает миграционные возможности многих чешуекрылых, которые отнюдь не такие слабые. Более того, многие широко распространенные в Северной Америке бореальные виды, например, *Nymphalis antiopa* и *Clossiana selene* (Lepidoptera, Nymphalidae), *Arctia caja* и *Parasemia plantaginis* (Lepidoptera, Arctiidae) сформировали местные подвиды, слабо отличающиеся от палеарктических. За время изоляции после оледенений нижнего и среднего плейстоцена прошло уже достаточно времени для более существенной морфологической изоляции (что, например, произошло в роде *Phragmatobia*). Возможно, что современные трансголарктические температурные виды попали в Северную Америку в последнее оледенение, но широко распространились здесь только виды со значительными миграционными способностями.

Также исчезавший во время оледенений пролив между Балканским полуостровом и Малой Азией 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 или доходят только до крайнего юго-запада полуострова, и поэтому в более прохладное время их ареалы должны были располагаться еще южнее.

На западе Палеарктики значительно более узкий, но все время существовавший пролив – Гибралтарский – играл роль более существенного

рубжежа. Не все виды смогли его пересечь – только около трети видов, ныне облетающих на северо-западе Африки и на Пиренейском полуострове. Такая изолированность Северной Африки помогла образоваться большому количеству местных эндемичных таксонов на всех уровнях, от рода до подвида.

Характерный пример формирования островных фаун в пределах Палеарктики – Японские острова. Проникновение арктики на эту территорию могло идти двумя путями – северным, через Хоккайдо и Сахалин и южным, через Цусимский пролив, который осушался в периоды оледенений. Однако, если по северному пути в Японию могла мигрировать арктическая, бореальная и частично температурная фауна (например, арктический *Grammia quenseli* и температурный *Hypophoraia aulica*), то южным путем могла мигрировать как суббореальная, так и субтропическая фауна.

Для арктических и субарктических видов наиболее благоприятным временем расширения ареалов был период оледенения. В это время они смогли освоить и Евразию, и Северную Америку. В последледниковые началось сильное сокращение этих ареалов и в ряде случаев их фрагментация, приведшая и к обособлению видов, например, арктических викарриантов *Arctia caja* – сибирского *Arctia olschwangi*, американских *A. opulenta* и *A. brachyptera*. С последледниковым временем, вероятно, можно связать изоляцию, повлекшую обособление альпийского *Holarctia cervini* от арктическо-южносибирского *H. puengeleri*. К климатическому оптимуму голоцена, возможно, следует приурочить образование дизъюнкции ареала бореального *Arctia flavia*, когда могло произойти отделение альпийской популяции от остальной трансевроазиатской части ареала.

Ныне широко распространенные транспалеарктические, западнопалеарктические и восточнопалеарктические суббореальные или неморальные виды во время оледенений могли сохраняться в серии рефугиумов Южной Европы, а также в большом рефугиуме юга Дальнего Востока, располагавшемся на территории нынешнего Китая [Назаренко, 1992; Dubatolov, Kosterin, 2000]; при потеплении они смогли значительно расширить ареалы. В атлантическое время леса с участием широколиственных пород были широко развиты на юге Сибири, но уже к суббореальному времени произошел разрыв этого пояса в районе Восточного Саяна, и такие леса стали отступать к западу и востоку. Поэтому среди всех высших чешуекрылых наблюдается значительно больше неморальных видов, которые пришли с востока на запад Палеарктики, чем наоборот. К выходцам с востока Евразии, например, можно отнести *Rhyarioides metelkana*. Позднее, из-за похолодания такие виды образовали дизъюнктивные ареалы.

Более благоприятна ситуация была для видов, распространенных и в южной тайге. Для них возможности миграции с востока на запад и с запада на восток почти уравнивались. Среди таких видов к выходцам с востока Евразии можно отнести *Spilarctia lutea*, *Spilosoma lubricipeda*, имеющие близких родственников и центр формирования родов на юге Дальнего Востока; к выходцам с запада – *Hypophoraia aulica*, центр формирования рода которого находился в Европе. О его западном происхождении может

говорить и тот факт, что он не проникает в Северный Китай, хотя широко распространен в том числе в субтропиках Южной Европы, Малой Азии и Кавказа.

Вопрос формирования изолированных популяций средиземноморских видов на юге Крыма, например, у *Phragmatobia placida*, долго дискутировался как среди зоологов, так и среди ботаников [Гроссет, 1979]. Принимая во внимание незначительный возраст рефугиума, в котором изоляты не обособились даже до подвидового статуса, а также обстоятельные факты, приведенные по формированию флоры Крыма [Гроссет, 1979], соискатель считает время проникновения таких видов в Крым – климатический оптимум голоцена, а проникнуть они могли или через Перекопский перешеек, или через Керчинский пролив.

Выводы

1) Установлено обитание на территории Палеарктики 216 видов медведей подсемейства Arctiinae, объединяемых соискателем в 71 род и 5 триб. Из них автором описаны 13 новых родов (не сведенных в синонимы) и 2 подрода (еще 21 род и 5 подродов описаны из сопредельных ориентальной и афротропической фаун), 20 новых видов (из сопредельных фаун – 7 новых видов), 18 новых подвидов. На основании выявления существенных морфологических различий доказана самостоятельность 2 ранее описанных родов, 13 видов и 5 ранее сведенных в синонимы подвидов, 16 таксонов признаны синонимами; для 8 таксонов найдены старшие названия, 31 вид перенесен в другие роды; проведены обзоры 16 родов (*Borearctia* Dubat., *Micrarctia* Seitz s.lat., *Sibirarctia* Dubat., *Chelis* Rbr., *Axiopoenia* Mén., *Sinowatsonia* Dubat., *Palaearctia* Ferg., *Lithosarctia* Dan., *Eudiaphora* Dubat., *Pericallia* Hb., *Ebertarctia* Dubat., *Alphaea* Wlk., *Callindra* Röber, *Preparctia* Hmps., *Aethalida* Wlk., *Tatargina* Btl.).

2) Составлены диагнозы 108 родов арктиин, населяющих Палеарктическую, Неарктическую и Ориентальную области. Выявлены морфологические признаки, их характеризующие. В результате изучения морфологии тела, включая генитальный аппарат, построена оригинальная система подсемейства для Палеарктической области.

3) Построены филогенетические модели для всех родов триб Callimorphini, Arctiini, Micrarctiini мировой фауны и всех евразийских родов трибы Spilosomini.

Наиболее примитивной трибой среди палеарктических Arctiinae следует считать Callimorphini; от этой трибы, наиболее вероятно, произошли Arctiini, от последних – Micrarctiini и Spilosomini. К примитивным Arctiinae других зоогеографических областей следует относить также распространенную в Северной и Центральной Америке явно обособленную группу родов *Euchaetes*. Эта группа, наиболее вероятно, произошла от общего предка с американским подсемейством Phaegopterinae.

Наиболее примитивным в трибе Callimorphini следует считать род *Callimorpha*, наиболее продвинутой – группу родов *Coscinia*–*Spiris*–

Epimydia. В трибе Arctiini наиболее примитивным родом следует считать *Atlantarctia*, наиболее продвинутой – группу родов *Acerbia-Platarctia*. В трибе Micrarctiini наиболее примитивен род *Divarctia*, наиболее продвинутый – *Amurrhyparia*. В трибе Spilosomini наиболее примитивным оказался североамериканский род *Pyrharctia*, самым продвинутым – *Sonatrachia*.

4) Анализ распространения Arctiinae показывает, что из долготных рубежей в Палеарктике для них наиболее значимы только те, которые совпадают с выклиниванием определенных зон и подзон, например, степей на Украине и в предгорьях Алтая, или широколиственных лесов в Среднем Приамурье.

5) Большое число западно-центральнопалеарктических видов в западном секторе Палеарктики имеют более широкое широтно-зональное распространение, чем в среднем и восточном ее секторах. Реже наблюдается обратная ситуация для центрально-восточнопалеарктических видов.

6) Число видов медведей в локальных фаунах внутри зон почти не меняется по территории Палеарктики, возрастая от 2-10 в тундрах до 23-28 в широколиственных лесах и более 50 в тропических лесах. Исключение составляет южная половина Восточной Азии, фауна которой примерно в полтора-два раза богаче, чем в других секторах.

7) В Палеарктике наиболее богаты эндемиками Западное Средиземноморье, горы Средней Азии, а также Гималайско-Тибетское нагорье, в палеарктической части последнего сосредоточено более 20 % всех эндемиков региона.

8) Фауна медведей широколиственных лесов палеарктической части Восточной Азии образует единый кластер с лесами ориентальной ее части при всех использованных коэффициентах сходства; циркумарктическая фауна обособляется в особый надтип в классификациях также при всех использованных коэффициентах фаунистического сходства. Фауна арктии и Сино-Тибетских гор также имеет значительное отличие как от восточноазиатской, так и от остальных палеарктических регионов. Границу между Палеарктической и Ориентальной зоогеографическими областями, исходя из распределения видов медведей, следует проводить по бассейну р. Янцзы, причем эта территория должна рассматриваться как переходная. В горах Юго-Западного Китая и Гималаев соответствующая граница становится высотной и поднимается до высот 3500-3800 м над ур. моря.

9) Анализ современного распространения медведей позволяет предполагать, что этот таксон как подсемейство сформировался относительно недавно, скорее всего, в начале палеогена, так как изолированные до этого времени осколки Гондваны (Австралия, Мадагаскар) не имеют богатой автохтонной фауны медведей. Предполагаемые территории формирования: основных групп следующие: Phaegopterinae и Pericorinae – Южная Америка, Callimorphini – Евразия, Arctiini s.str. – Евразия, Micrarctiini – Восточная Азия и Северная Америка, Spilosomini – Восточная Азия и Северная Америка.

10) 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. Берингийская суша в конце позднего плейстоцена могла служить мостом для миграций не только арктических и субарктических видов, но даже и некоторых температурных, которые сейчас имеют трансглоарктическое распространение.

11) Роды *Dodia* Dyar, *Parasemia* Hb., *Pararctia* Sotav., *Borearctia* Dubat., *Acerbia* Sotav., *Arctia* Schr., *Holarctia* Ferg., *Hyperborea* Gr.-Gr., *Phragmatobia* Stph. предположительно имеют евроазиатское происхождение, род *Grammia* Rbr. – североамериканское, *Pericallia* Hb., *Arctia* Sch., *Eucharia* Hb., *Hyphoraia* Hb., *Parasemia* Hb., *Chelis* Rbr. – западнопалеарктическое.

12) Установлены основные центры образования родов медведиц в Евразии: в Палеарктике – Средиземноморский (10 родов), Центрально-азиатский аридный (4 рода) и горный (более 15 родов), Восточно-азиатский (4 рода); в Ориентальной области – Индийско-Цейлонский (6 родов), Филиппинско-Зондский (около 10 родов), Синотибетско-Восточногоималайский (10 родов). Значительность Средиземноморского центра, по сравнению с Восточно-азиатским, заключается в наличии ряда важных широтных рубежей – Сахары и Средиземного моря, предотвращавших смещение афротропической и западнопалеарктической фаун. Напротив, отсутствие значительных широтных рубежей в Восточной Азии способствовало перемешиванию фаун и замедляло формообразование.

13) Формирование арктического комплекса медведиц произошло в конце плиоцена главным образом за счёт нагорноазиатских родов; некоторые предки таковых сохранились в Юго-Западном Китае, горах востока Средней Азии и Сибири.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Журналы списка ВАК, рекомендованные для публикации основных материалов докторских диссертаций:

1. Дубатовов В.В. *Borearctia* gen. n. – новый род для медведицы *Callimorpha menetriesi* (Ev.) (Lepidoptera, Arctiidae) // Энтомологическое обозрение. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 336-339.
- 1а. Дубатовов В.В. (Dubatolov V.V.) *Borearctia* gen.n., a new genus for the tiger moth *Callimorpha menetriesi* (Ev.) (Lepidoptera, Arctiidae) // Entomological Review. 1984. Vol. 63, No. 2. P. 157-161. (Перевод предыдущей статьи).
2. Дубатовов В.В., Чистяков Ю.А. Новый вид рода *Palaearctia* (Lepidoptera, Arctiidae) – интересный пример конвергентного сходства у медведиц // Зоологический журнал. 1989. Т. 68, вып. 11. С. 141-143.
3. Дубатовов В.В. Каталог типовых экземпляров палеарктических медведиц (Lepidoptera, Arctiidae, Arctiinae), хранящихся в коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) // Энтомологическое обозрение. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 338-356.

- 3а. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) A catalogue of type specimens of Palaearctic Tiger Moths (Lepidoptera, Arctiidae, Arctiinae) preserved in the collection of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (St. Petersburg) // Entomological Review. 1996. Vol. 76, No. 3. P. 373-390. (Перевод предыдущей статьи).
4. Дубатовол В.В. Опыт анализа горных фаун Палеарктики на примере чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae) // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 12, вып. 6. С. 1085-1090.
5. Дубатовол В.В. Опыт анализа распределения насекомых в Северном полушарии на примере чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). Сообщение 1. Уровень родов // Сибирский экологический журнал. 2006. Т. 13, вып. 3. С. 285-297.
6. Дубатовол В.В. Опыт анализа распределения насекомых в Северном полушарии на примере чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). Сообщение 2. Уровень видов // Сибирский экологический журнал. 2006. Т. 13, вып. 4. С. 469-481.
7. Дубатовол В.В. Построение филогенетической модели родов трибы Arctiini (Insecta, Lepidoptera, Arctiidae) методом SYNAP // Энтомологическое обозрение. 2007. Т. 86, вып. 1. Принята к печати.

Статьи в журналах и сборниках, части монографий, материалы конференций:

8. Дубатовол В.В. Заметки по систематике медведиц (Lepidoptera, Arctiidae) группы родов *Diacrisia* Hb. – *Rhyparia* Hb. // Систематика и биология членистоногих и гельминтов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1985. С. 66-71. (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 18).
9. Дубатовол В.В. Высшие медведицы (Lepidoptera, Arctiinae) гор Южной Сибири. Сообщение 1 // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1985. С. 134-159. (Серия “Фауна Сибири”).
10. Дубатовол В.В. *Rhyparioides metelkana* (Lederer, 1861) (Lepidoptera, Arctiidae) в Сибири // Вестник зоологии. 1985. Вып. 5. С. 7. (Повтор: 1986. Вып. 5. С. 86.)
11. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) Notes on the *Holoarctia cervini* complex (Lepidoptera, Arctiidae). I. *Holoarctia marinae* sp. n. from Altai // Annales Entomologici Fennici. 1985. Vol. 51, No. 2. P. 57-58.
12. Дубатовол В.В. К систематике рода *Micrarctia* Seitz, s. l. (Lepidoptera, Arctiidae) // Насекомые, клещи и гельминты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1985. С. 30-47. (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 19).
13. Дубатовол В.В. *Arctia rueckbeili* Pungeler (Lepidoptera, Arctiidae) в фауне СССР // Вестник зоологии. 1987. Вып. 3. С. 87.
14. Дубатовол В.В. Обзор видов рода *Chelis* Rbr. (Lepidoptera, Arctiidae) фауны СССР // Таксономия животных Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1988. С. 80-98. (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 20).

15. Дубатолов В.В. [Семейство Arctiidae] // Красная Книга Бурятской АССР. Животные и растения. Улан-Удэ: Бурятское кн. изд-во. 1988. С. 224-229.
16. Дубатолов В.В. Ревизия рода *Axiopora* (Lepidoptera, Arctiidae) // Вестник зоологии. 1989. Вып. 1. С. 8-13.
17. Даричева М.А., Дубатолов В.В. Фауна и экология чешуекрылых семейства медведиц (Lepidoptera, Arctiidae) Туркменистана // Известия АН Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1989. Вып. 2. С. 39-44.
18. Дубатолов В.В. Новые таксоны высших медведиц (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) Палеарктики // Редкие гельминты, клещи и насекомые. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1990. С. 79-86. (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири, вып. 21).
- 18а. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) New Taxa of Arctini (Lepidoptera, Arctiidae) from the Palearctic Region // Entomol. Review. 1991. Vol. 70, No. 4. P. 144-149. (Перевод предыдущей статьи).
19. Дубатолов В.В. Новый для фауны СССР вид медведиц – *Carcinopyga lichenigera* C. et R. Felder, 1874 (Lepidoptera, Arctiidae) // Вестник зоологии. 1990. Вып. 2. С. 87.
21. Дубатолов В.В. Новые таксоны высших медведиц (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) Палеарктики. Сообщение 2 // Таксономия насекомых и гельминтов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1990. С. 89-101. (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 22).
22. Дубатолов В.В. Высшие медведицы (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) гор Южной Сибири. Сообщение 2 // Членистоногие и гельминты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. С. 139-169. (Серия “Фауна Сибири”).
23. Дубатолов В.В. Новый род семейства Arctiidae (Lepidoptera) // Новости фаунистики и систематики. Киев: Наукова думка, 1990. С. 89-90.
24. Дубатолов В.В., Золотаренко Г.С. К фауне медведицеобразных чешуекрылых (Lepidoptera: Nolidae, Arctiidae) Западно-Сибирской равнины // Членистоногие и гельминты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1990. С. 122-139. (Серия “Фауна Сибири”).
25. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) Moths from Southern Sakhalin and Kunashir, collected in 1989. Part 1. Macroheterocera, excluding Geometridae and Noctuidae // Japan Heterocerists' Journal. 1991. No. 161. P. 182-187.
26. Дубатолов В.В. Барсовая медведица, *Tancrea pardalina* Pungl. (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) – новый вид для фауны Туркменистана // Известия АН Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1991. Вып. 5. С. 67-69.
27. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) Tiger-moths (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) of the former USSR: the distribution throughout countries and regions // Actias. [1994]. T. 1. Вып. 1-2. С. 11-17.
28. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) *Sinowatsonia*, a new genus of Arctiidae from Tibet (China) (on the systematics of the genus *Micarctia* Seitz s.l., Part 2) // Neue Entomologische Nachrichten. 1996. Bd. 37. P. 5-8, 88-89.
29. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) A review of the genus *Paelearctia* Ferguson (on the systematics of the genus *Micarctia* Seitz s.l., Part 3) // Neue Entomologische Nachrichten. 1996. Bd. 37. P. 9-37, 88-89.

30. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) A list of the Arctiinae of the territory of the former U.S.S.R. (Lepidoptera, Arctiidae) // *Neue Entomologische Nachrichten*. 1996. Bd. 37. P. 39-87.
31. Дубатолов В.В. Сем. Arctiidae – Медведицы и лишайницы // Кадастр генетического фонда Кыргызстана. Т. 3: Надкласс Hexapoda, шестиногие (Entognatha и Insecta). Бишкек. 1996. С. 242-244.
32. Дубатолов В.В., Чистяков Ю.А., Аммосов Ю.Н. Высшие медведицы (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) Северо-Востока СССР // Энтомологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991 [1997]. Вып. 2. С. 48-65.
33. Дубатолов В.В., Костерин О.Э. История и происхождение неморальной фауны чешуекрылых в Сибири // Биологическое разнообразие животных Сибири: Материалы научной конференции. Томск. 1998. С. 50-52.
34. Дубатолов В.В., Бриних В.А. Новые данные по разноусым чешуекрылым (Insecta, Lepidoptera: Macroheterocera) Государственного биосферного заповедника “Даурский” // Насекомые Даурии и сопредельных территорий. Вып. 2. Труды Государственного биосферного заповедника “Даурский”. Новосибирск. 1999. С. 228-240.
35. Дубатолов В.В., Костерин О.Э. (Dubatolov V.V., Kosterin O.E.) Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their disjunctions // *Entomologica Fennica*. 2000. Vol. 11. P. 141-166.
36. Дубатолов В.В., Костерин О.Э., Максименко Е.А., Бессолицына Е.П., Сергеев М.Г., Дудко Р.Ю., Корсун О.В., Гордеев С.Ю., Любечанский И.И., Зинченко В.К., Чернышев С.Э., Стрельцов А.Н. Раздел 7. Насекомые // Красная Книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Животные. Чита: Поиск. 2000. С. 137-209 (всего 216 с.).
37. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) Some notes on the systematics of the genus *Lithosarcia* Daniel, 1954 (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2002. Bd. 33, Heft 1/2. P. 173-176, 236-237 (pl. VII).
38. Дубатолов В.В. [Семейство Arctiidae] // Красная книга Республики Тыва. Животные. – Новосибирск: изд-во СО РАН. 2002. С. 31-35.
39. Дубатолов В.В., Гурко В.О. (Dubatolov V.V., Gurko V.O.) New species of the genus *Palaearctia* Ferguson, 1984 (Lepidoptera: Arctiidae) from Tibet (China) – a sibling species to *P. hauensteini* Kautt, 1996 // *Russian Entomological Journal*. 2002. Т. 11, вып. 2. С. 229-232.
40. Дубатолов В.В. О синонимии *Bombyx honesta* Tauscher, 1806 и *Chelonia mannerheimii* Duponchel, 1836 (Lepidoptera, Arctiidae, Chelis) // Евразийский энтомологический журнал. [2003] 2002. Т. 1, вып. 2. С. 141-142.
41. Дубатолов В.В. Медведица Менетри *Borearctia menetriesi* (Eversmann, 1846) // Красная Книга Ханты-Мансийского автономного округа. Животные, растения, грибы. Екатеринбург: изд. дом “Пакус”. 2003. С. 146.
42. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) Three new genera of Chinese Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae) // *Tinea*. 2003. Vol. 17, No. 5. P. 255-265.
43. Дубатолов В.В., Василенко С.В., Стрельцов А.Н. Новые находки неморальных видов насекомых из отрядов Diptera, Neuroptera, Mecoptera,


- Lepidoptera в Приаргунье (Читинская область) и их возможное зоогеографическое значение // Евразийский энтомологический журнал. 2003. Т. 2, вып. 3. С. 167-180.
44. Дубатовол В.В., Гурко В.О. (Dubatolov V.V., Gurko V.O.) A new subspecies of *Palaearctia gratiosa* (Lepidoptera, Arctiidae) from the Pamirs // *Atalanta*. 2003. Bd. 34, Heft 3/4. P. 401-403, 424.
 45. Дубатовол В.В., Каймук Е.Л. [Семейство Arctiidae] // Красная книга Республики Саха (Якутия). Том 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных (насекомые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). Якутск: ГУП НИПК "Саха-полиграфиздат". 2003. С. 21-28.
 46. Дубатовол В.В. Основные пути формирования и становления таксономического разнообразия медведиц (Lepidoptera, Arctiidae, Arctiinae) Палеарктики и сопредельных территорий // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3, Вып. 1. С. 11-24.
 47. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) Some generic changes in Arctiinae from South Eurasia with description of three new genera (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2004. Bd. 35, Heft 1/2. P. 73-83, colour plate IVa.
 48. Дубатовол В.В. Обзор рода *Eudiaphora* Dubat. (Lepidoptera, Arctiidae) с описанием двух новых подвидов из Туркменистана // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3, вып. 2. С. 151-154, табл. II.
 49. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) A new genus is established for *Bombyx lineola* Fabricius, 1793, with systematic notes on the genus *Aloa* Walker, 1855 (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2004. Bd. 35, Heft 3/4. P. 297-307, colour plate XVIIb.
 50. Дубатовол В.В., Гурко В.О. (Dubatolov V.V., Gurko V.O.) New Arctiinae species from Azad Kashmir, Pakistan (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2004. Bd. 35, Heft 1/2. P. 84-90, colour plate IVb.
 51. Дубатовол В.В., Гурко В.О. (Dubatolov V.V., Gurko V.O.) A new *Oroncus* species from the Pamirs, Tajikistan (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2004. Bd. 35, Heft 3/4. P. 293-296, colour plate XVIa.
 52. Дубатовол В.В., Дудко Р.Ю., Мордкович В.Г., Корсун О.В., Чернышёв С.Э., Логунов Д.В., Марусик Ю.М., Легалов А.А., Василенко С.В., Гришина Л.Г., Золотаренко Г.С., Баркалов А.В., Петрова В.П., Устюжанин П.Я., Гордеев С.Ю., Зинченко В.К., Пономаренко М.Г., Любечанский И.И., Винокуров Н.Н., Костерин О.Э., Маликова Е.И., Львовский А.Л., Максименко Е.А., Малков Е.Э., Стрельцов А.Н., Рудых С.Г., Милько Д.А. Биоразнообразие Сохондинского заповедника. Членистоногие. Новосибирск-Чита. 2004. 416 с.
 53. Дубатовол В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V., Kishida Y.) On a distribution of *Pericallia matronula* L. (Lepidoptera, Arctiidae), with description of a new subspecies, based on the male genitalia structure // *Tinea*. 2004. Vol. 18, No. 3. P. 220-229.
 54. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) On the status of the Australian genus *Ardices* Walker, 1855 with the description of a new subgenus for *A. curvata*

- Dcnovan, 1805 (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2005. Bd. 36, Heft 1/2. P. 173-179, 394-395 (colour plate 10).
55. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) Description of new taxa of tiger moths from China, with some synonymic notes (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2005. Bd. 36, Heft 3/4. P. 526-537, colour plates 13-14.
56. Дубатолов В.В., Гордеева Т.В. [Семейство Arctiidae] // Красная Книга Республики Бурятия. Редкие и исчезающие виды животных. 2-е издание, переработанное и дополненное. Улан-Удэ. 2005. С. 264-273.
57. Дубатолов В.В., Гурко В.О. (Dubatolov V.V., Gurko V.O.) A new *Arctia* species from the Himalayas // *Atalanta*. 2005. Bd. 36, Heft 3/4. P. 538-540, colour plate 15.
58. Дубатолов В.В., Захири Р. (Dubatolov V.V., Zahiri R.) Tiger-moths of Iran (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) // *Atalanta*. 2005. Bd. 36, Heft 3/4. P. 481-525, colour plates 6-12.
59. Дубатолов В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V. Kishida Y.) Review of the genus *Alphaea* Walker, 1855 (Lepidoptera, Arctiidae) // *Tinea*. 2005. Vol. 18, No. 4. P. 241-252.
60. Дубатолов В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V. Kishida Y.) What is true *Chelonia alba* Bremer et Grey, [1852]? (Lepidoptera, Arctiidae) // *Tinea*. 2005. Vol. 18, No. 4. P. 270-275.
61. Дубатолов В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V. Kishida Y.) A review of the genus *Satara* Walker, 1865, with description of a new subgenus and species (Lepidoptera, Arctiidae) // *Tinea*. 2005. Vol. 18, No. 4. P. 276-282.
62. Дубатолов В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V. Kishida Y.) New genera of Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae) from South and East Asia // *Tinea*. 2005. Vol. 18, No. 4. P. 307-314.
63. Дубатолов В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V., Kishida Y.) A review of the genus *Aethalida* Walker, 1865, with description of a new species (Lepidoptera, Arctiidae) // *Tinea*. 2005. Vol. 19, No 1. P. 48-58.
64. Дубатолов В.В., Кишида Я., Фанг Ч. (Dubatolov V.V., Kishida Y., Fang Ch.) Review of the subspecies of *Spilarctia leopardina* (Kollar, [1844]) (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2005. Bd. 36, Heft 1/2. P. 180-188, 394-399 (colour plates 10-12).
65. Дубатолов В.В., Кишида Я., Ву Ч. (Dubatolov V.V., Kishida Y., Wu Ch.) A review of the genus *Preparctia* Hampson (Lepidoptera, Arctiidae) // *Tinea*. 2005. Vol. 19, No 1. P. 28-35.
66. Дубатолов В.В., Шмидт Б.К. (Dubatolov V.V., Schmidt B.C.) A new species of the genus *Grammia* Rambur, 1866 (Lepidoptera, Arctiidae) from Northern Transbaikalia // *Евразийский энтомологический журнал*. 2005. Т. 5, вып. 1. P. 53-54.
67. Дубатолов В.В. Кладогенез чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). Построение филогенетической модели трибы Callimorphini методом SYNAP // *Евразийский энтомологический журнал*. 2006. Т. 5, вып. 2. С. 95-104.
68. Дубатолов В.В. (Dubatolov V.V.) Review of the genus *Tatargina* Butler, 1877, with a description of a new subgenus (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2006. Bd. 37, Heft 1/2. P. 206-215.

69. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) On a generic status of the Afrotropical *Nyctemera* species (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2006. Bd. 37, Heft 1/2. P. 191-205.
70. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) New genera and species of Arctiinae from the Afrotropical fauna (Lepidoptera: Arctiidae) // *Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo*. 2006. Bd. 27, Heft 3. P. 139-152.
71. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) New *Spilarctia* species from Western Indonesia (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2006. Bd. 37, Heft 3/4. P. 399-407, colour plates 510-512 (pl. 9-11).
72. Дубатовол В.В. База данных по медведицам (Insecta, Lepidoptera, Arctiidae) Палеарктики. Интернет-ресурсы по биоразнообразию Сибирского зоологического музея ИСЭЖ СО РАН // *Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование. Интеграционные проекты СО РАН*. Вып. 7. – Новосибирск: изд-во СО РАН, 2006. С. 184, 189-195.
73. Дубатовол В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V., Kishida Y.) *Hollowayana*, a new genus for *Arctia landaca* Moore, 1859 and *Diacrisia sumatrensis javanica* Rothschild, 1910 (Lepidoptera, Arctiidae) from Java // *Tinea*. 2006. Vol. 19, No. 2. P. 104-108.
74. Дубатовол В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V., Kishida Y.) On the rearrangement of the East Asian *Callimorpha* species (Lepidoptera, Arctiidae) // *Tinea*. 2006. Vol. 19, No. 2. P. 111-125.
75. Дубатовол В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V., Kishida Y.) Review of the *Spilarctia hypogora* species group, with description of a new species and two new subspecies (Lepidoptera, Arctiidae) // *Atalanta*. 2006. Bd. 37, Heft 1/2. P. 393-389, colour plates 508-509 (pl. 7-8).
76. Козлов М.В., Куллберг Я., Дубатовол В.В. (Kozlov M.V., Kullberg J., Dubatolov V.V.) Lepidoptera of the Taymyr peninsula, northwestern Siberia // *Entomologica Fennica*. 2006. Vol. 17. P. 136-152.
77. Дубатовол В.В., Кишида Я. (Dubatolov V.V., Kishida Y.) Review of the genus *Argyarcia* Koda (Lepidoptera, Arctiidae) // *Евразийский энтомологический журнал*. 2007. Т. 6, вып. 1. Принята к печати.

Тезисы научных конференций и конгрессов:

78. Дубатовол В.В. (Dubatolov V.V.) Distribution of Arctiinae (Lep., Arctiidae) of the USSR // *Fourth European Congress of Entomology. XIII Internationale Symposium für die Entomofaunistik Mitteleuropas. Gödöllő: Hungarian Natural History Museum. Abstract volume*. 1991. P. 47.



Подписано к печати 29.01.2007 г.
Формат бумаги 60x84 1/16. Усл. печ. л. 3,0. Бумага офсетная.
SchoolBook. Тираж 150 экз. Заказ № 71.

Издательство «Любава», 630090, г. Новосибирск, ул. Академическая 27.
Тел. (383) 333 08 78, моб. 8 913 946 83 45