

## Закономерности географического распределения древоточцев (Lepidoptera: Cossidae) в Старом Свете

Р. В. ЯКОВЛЕВ

*Алтайский государственный университет (Южно-Сибирский ботанический сад)  
660049, Барнаул, просп. Ленина, 61  
E-mail: cossus\_cossus@mail.ru*

Статья поступила 23.07.2013

Принята к печати 28.03.2014

### АННОТАЦИЯ

Рассмотрены особенности географического распространения древоточцев (Lepidoptera: Cossidae) в Старом Свете. Охарактеризованы древоточцы фаун зоогеографических областей Земли. Оценены зоогеографические рубежи, центры видового и родового разнообразия, центры эндемизма в Палеарктической части Голарктического царства, а также в Афротропической, Индо-Малайской и Австралийской зоогеографических областях Земли. Предложено включение Папуасского хорона в Индо-Малайскую область Палеотропики в качестве подобласти; включение Австралийского и Новозеландского хоронов в Палеотропическое царство в качестве Австралийской области; уточнение границы между Голарктическим царством и Индо-Малайской областью и выделение Восточно-Гобийского хорона в качестве отдельной зоогеографической надпровинции.

**Ключевые слова:** древоточцы, Cossidae, зоогеография, зоогеографические рубежи, центры видового разнообразия, центры эндемизма.

Древоточцы (Lepidoptera, Cossidae) – семейство дитризных чешуекрылых насекомых, насчитывающее на сегодняшний момент 971 вид, относящийся к 151 роду [van Neukerkin et al., 2011]. Из них на территории Старого Света выявлено 739 видов, относящихся к 118 родам [Yakovlev, 2011]. Cossidae одно из наиболее примитивных семейств Lepidoptera. Их биология изучена очень слабо. Данные о трофических связях гусениц известны для 8 % видов фауны Старого Света [Яковлев, 2012].

Распространение древоточцев подчиняется основным принципам, определяющим географическое распределение большинства живых объектов. Как и все облигатные фи-

тофаги, Cossidae распространены с высокой зависимостью от наличия кормовых растений. Барьерами в распространении коссид (как и других животных) могут выступать горные хребты, крупные реки, пустынные массивы. Важным лимитирующим распространение фактором является температурный и влажностный градиенты. В работе рассмотрены основные закономерности распределения древоточцев в различных регионах мира.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для данного исследования послужили многочисленные коллекционные материалы, как собранные автором в более чем

50 экспедициях на территории России (Алтайский край, Республики Алтай, Хакасия и Тува, Амурская обл., Хабаровский край, Приморский край), Казахстана (Восточно-Казахстанская и Алма-Атинская области), Монголии (аймаки Улзгейский, Кобдосский, Гоби-Алтайский и Дзабханский), северо-восточного Китая (пров. Хэйлунцзян), Японии (о. Хонсю), Египта, Южно-Африканской Республики (провинции KwaZulu-Natal, Free State и Limpopo), Зимбабве, Мозамбика, Малави и Перу, так и обработанные музейные коллекции. Изучены материалы коллекций музеев России, Великобритании, Германии, Австрии, Венгрии, Украины, Франции, Бельгии, Нидерландов, Швеции, Ирана, Казахстана, Японии, ЮАР. Рассмотрено более 50 000 экземпляров. Для всех видов фауны Старого Света составлены точечные карты ареалов.

Географические рубежи оценивались по методике И. В. Стебаева и М. Г. Сергеева [Стебаев, Сергеев, 1983; Сергеев, 1986, 1988], которая была успешно апробирована на многих группах насекомых, в том числе и на чешуекрылых [Мартыненко, 2005; Дубатов, 2007]. Названия зоогеографических выделов приводятся по О. Л. Крыжановскому [2002].

**Закономерности географического распределения COSSIDAE в Палеарктике.** В данном разделе подробно рассматривается Евразийская часть Голарктического фаунистического царства, которую принято условно называть Палеарктикой, несмотря на то, что как минимум в нашей группе она не является единым биогеографическим хором определенно ранга.

Для Cossidae, как и для других таксонов животных, можно выделить две группы рубежей [Мартыненко, 2005]: эвфитоценоотические и геоморфолого-фитоценоотические рубежи. Основными эвфитоценоотическими рубежами, влияющими на распространение Cossidae в Палеарктике, являются:

– граница степных и экстрааридных комплексов. Переход степи в полупустыни и пустыни является весьма отчетливым рубежом в распространении многих древоточцев. Данный рубеж наиболее мощный, как, впрочем, и остальные в направлении с юга на север.

Мощность с севера на юг – 11 видов, с юга на север – 36 видов. Эффективность данного рубежа составляет 90 %;

– северная граница субтропических лесов в Восточной Азии (проходит в Среднем Приамурье и Приморье России). Мощность с севера на юг – два вида, с юга на север – 22 вида. Эффективность данного рубежа – 83 %.

Геоморфолого-фитоценоотические рубежи приурочены к какому-либо геоморфологическому препятствию (хребту, пустыне, водной преграде) и не всегда связаны с зональными границами.

Зоогеографическими рубежами в распространении коssid являются такие горные системы, как Кавказ, Загрос, Копетдаг, Алтай, горы Средней Азии (Тянь-Шань, Гиссар, Дарваз, Памироалай). В каждой из этих горных систем присутствует и специфический комплекс эндемичных видов, о чем будет сказано ниже в специальном разделе. Коссиды (за исключением рода *Catopta* Staudinger, 1899) являются группой, не освоившей высокогорья, поэтому комплекс горных эндемиков представлен в основном среднегорными видами, не заходящими за пределы 1500–1800 м в русской части Алтае-Саянской горной системы, выше 2500 м в Монгольском Алтае, и 2500–2700 м в горах Средней Азии, Ирана и Турции. Этим объясняется бедность Cossidae фаун Памироалай и Тибетского нагорья.

Cossidae – одна из немногих групп Lepidoptera, где проявляется пустынный эндемизм [Яковлев, Дубатов, 2013]. Даже сравнительно небольшие горные хребты являются непреодолимыми препятствиями для ряда пустынных видов. Например, хр. Байтаг-Богдо, разграничивающий пустыню Джунгарская Гоби на две однородных части (монгольскую Барун-Хурай и китайскую Джунгарскую пустыню) стал препятствием для двух пар vicарных видов коssid: *Deserticossus pullus* (Hua et al., 1990) и *D. beketi* (Yakovlev, 2004), *Phragmataecia roborowskyi* Alpheraky, 1897 и *Ph. anikini* Yakovlev, 2011. В расчленении пустынной биоты важнейшими зоогеографическими рубежами являются хребты Загрос, Копетдаг, Тянь-Шань и Алтай.

Мощность и эффективность Тянь-Шаня как зоогеографического рубежа в настоящий

момент сложно оценить из-за отсутствия сведений о древоточцах Такла-Макана и Турфанской впадины.

Загрос значительно ограничивает распространение многих видов *Cossidae*. Эффективность Загроса как рубежа между фаунами коссид Междуречья и песками Восточного Ирана равна 82 %. Мощность Загросского рубежа с запада на восток составляет 11 видов, с востока на запад – 12 видов.

Эффективность Копетдага (сравнение фауны Каракумов и песков Северо-Восточной части Ирана, в первую очередь на территории провинций Семнан, Эсфахан и Хорасан) равна 60 %. Мощность рубежа Копетдаг с севера на юг – 13 видов, с юга на север – 4 вида.

Алтай как рубеж распространения насекомых исследовался по ряду групп насекомых. Он рассматривается здесь вместе с Гобийским Алтаем. Кроме того, как рубежный хребет включается Байтаг-Богдо, который, как показано выше, разграничивает Джунгарскую Гоби. Данный взгляд не противоречит расширенной трактовке Алтайской горной страны [Малолетко, 1999; Камелин, 1998, 2005]. М. Г. Сергеев [1986], В. В. Дубатовол [2007], Р. В. Яковлев [2003] оценивали показатели данного рубежа в распространении прямокрылых и чешуекрылых (*Arctiidae* и *Papilionoidea*) насекомых. Алтай разграничивает фауну пустынь Джунгарии и более восточных районов Гоби. Эффективность Алтайского рубежа 81 %. Мощность Алтайского рубежа с запада на восток составляет 20 видов, с востока на запад – 11 видов.

Значительным зоогеографическим рубежом является и Кавказ. Мощность Кавказского рубежа – 59 %. Эффективность с севера на юг – 3 вида, в обратном направлении – 13 видов.

Пустынные рубежи в Палеарктике распространены. В распространении коссид наиболее значимым являются пески Джунгарии, отграничивающие фауны Алтая от фауны Джунгарского Алатау и Тянь-Шаня. Эффективность рубежа с севера на юг – 9 видов, с юга на север – 19 видов. Мощность рубежа 90 %.

Не менее значимым рубежом являются Таджикская впадина, а также пески впади-

ны Деште-Лут, разделяющие Гиссар и Дарваз от фауны Паропамиза. Эффективность рубежа с севера на юг 18 видов, с юга на север 10 видов. Мощность рубежа 87 %.

Водные преграды менее ощутимы для островных территорий Палеарктики, таких как острова Западного Средиземноморья, Канарских островов и Японии, но гораздо более эффективны в случаях с восточно-средиземноморскими островами (Крит и Кипр), где отмечаются высокие показатели эндемизма.

Значимы показатели внутриконтинентальных гидрографических рубежей, таких как Каспий, Средиземное и Черное моря. Крупные реки не являются рубежами в распространении древоточцев.

Каспий является преградой в распространении коссид между пустынями Юго-Западного Казахстана, Западного Узбекистана, Западной Туркмении и Южным Поволжьем, Кавказом и Закавказьем. Эффективность рубежа с запада на восток – 14 видов, с востока на запад – 21 вид. Мощность рубежа 80 %.

Средиземное море – один из важнейших рубежей в Палеарктике. Его эффективность с севера на юг – 9 видов, с юга на север – 27 видов. Мощность рубежа – 90 %. Наибольшая общность фаун наблюдается в районе Гибралтара, где на территории европейской Южной Испании встречается, хоть и очень редко *Wiltshirocossus aries* (Püngeler, 1902) и викарный сахарскому *Eremocossus vaulogeri* (Staudinger, 1897) – *E. almeriana* (de Freina et Witt, 1990), который долгое время считался подвидом первого, однако недавно доказан его видовой статус [Yakovlev, 2008].

Черное море – также весьма существенный рубеж в распространении коссид. Фауна Северной Турции (20 видов) отделена от обедненной фауны северного Причерноморья (16 видов). Эффективность рубежа с севера на юг – 5 видов, с юга на север – 9 видов. Мощность рубежа равна 56 %.

Выяснилось, что в бореальном поясе почти везде встречается одинаковое число видов в Европе и Азии (по 3 вида, местами до одного вида). Суббореальная фауна более богата в Западной Палеарктике – 7 видов, против четырех видов в степях Западной Сибири. Несколько богаче фауна коссид в

горах Алтая и Саян – 12 видов (включая Монгольский Алтай).

При продвижении на юг картина резко меняется в плане увеличения числа видов в Западной Палеарктике. Распределение видового богатства в пограничных между субтропическим и тропическим поясах Палеарктики происходит следующим образом: запад Сахары – 19 видов, центральная часть Сахары – 21 вид, восток Сахары – 16 видов. Максимум обилия в Малой Азии (45 видов) и палеарктическом Иране (69 видов), значительное уменьшение видового разнообразия можно отметить в направлении на восток – в центральные районы Палеарктики: Туран (37 видов), Гоби (17 видов).

Островные фауны Западной Палеарктики в целом небогаты. На Канарах отмечено всего три вида, причем один не был исследован и определен лишь до рода [Saldaitis, Yakovlev, 2008]. Для Крита известны пять видов, на Карпатосе – один вид, на Кипре – два вида, на Сицилии – четыре вида.

Довольно богаты в видовом отношении горные страны Центральной и Передней Азии, причем, как уже отмечалось, коssidы демонстрируют высокое разнообразие в низко- и среднегорном поясах. В горах Загроса – 16 видов коssid, на Копетдаге – 25 видов, на Тянь-Шане обитает 27 видов коssid, на Гиссаре – 29 видов, на Дарвазе – 14 видов, на Алае – 16 видов. Значительно обеднены такие горные системы, как Заалай – 7 видов, на Памире и в Бадахшане – всего по 6 видов. Горы Паропамиза значительно богаче, в большей части за счет среднегорных элементов. На Паропамизе отмечено 19 видов. Гиндукуш значительно беднее – 10 видов. На Тибетском нагорье отмечено лишь два вида.

Таким образом, четко прослеживается тенденция к обеднению видовой состава в наиболее приподнятых горных странах. Отсутствие низкогорного и среднегорного поясов приводит к дефицитности фауны древоточцев Заалая, Гиндукуша, Бадахшана, Памира, Кашмира и особенно Тибетского нагорья.

Восточнее фауна обеднена. В Среднем Приамурье 7 видов, в Приморье 10 видов, в Корее 7 видов, в северной части бассейна Янцзы – 9 видов. Надо отметить, что фауна

здесь обеднена не только количественно, но и качественно (отсутствие эндемичных родов и видов, отсутствие субтропических элементов, за исключением *Cossus siniaeivi* Yakovlev, 2004, доходящего до Сычуани).

Южнее отмечается резкое нарастание видового богатства. Богата фауна Сино-Тибетских гор. В Юньнани обитают 23 вида, в Сычуани – 12 видов.

Фауна Гималаев разнородна. В западной части горной страны в Кашмире и Ладаке выявлено четыре вида коssid. В Непале фауна значительно богаче 14 видов. Резкое увеличение числа видов наблюдается в восточной части Гималаев (30 видов).

Островные фауны Восточной Палеарктики очень бедны. В Японии (без Рюкю) обитает 6 видов, на Сахалине – 2 вида. На Курильских островах коssidы не обнаружены.

Таким образом, видовое богатство древоточцев в Палеарктике привязано к аридным регионам и горным системам, где аридные ландшафты представлены в полной мере (Загрос, Тянь-Шань, Гиссар). Факторами снижения видового богатства коssid являются увеличение влажности и высоты над уровнем моря. Нарастание видового многообразия в Сино-Тибетских горах наблюдается за счет эндемиков и включения тропических элементов.

Сходная тенденция отмечена и в плане родового разнообразия. Увеличение родового многообразия постепенно увеличивается от 2–3 в бореальном поясе, 4–5 в суббореальном до 10–13 в субтропическом, достигая максимума в Юньнани (20 родов).

Показатели эндемизма неравномерны. В высоких широтах эндемизм у древоточцев не выражен, в суббореальном поясе отмечается в Южном Поволжье (4 вида) и Алтае-Саянской горной стране (шесть видов, включая Гобийский Алтай). В субтропическом поясе эндемиков гораздо больше. Лидируют такие хороны, как Кавказ – 5 видов, Копетдаг – 5 видов, Загрос – 6 видов, Тянь-Шань – 9 видов, Паропамиз – 10 видов, Гиссар и Дарваз – 14 видов, горы Малой Азии – 20 видов, Гималайско-Тибетский регион – 41 вид (рис. 1).

Как отмечалось выше, среди древоточцев немало пустынных эндемиков. Четыре эндемика в Восточной Гоби, 5 – в Джунгарской

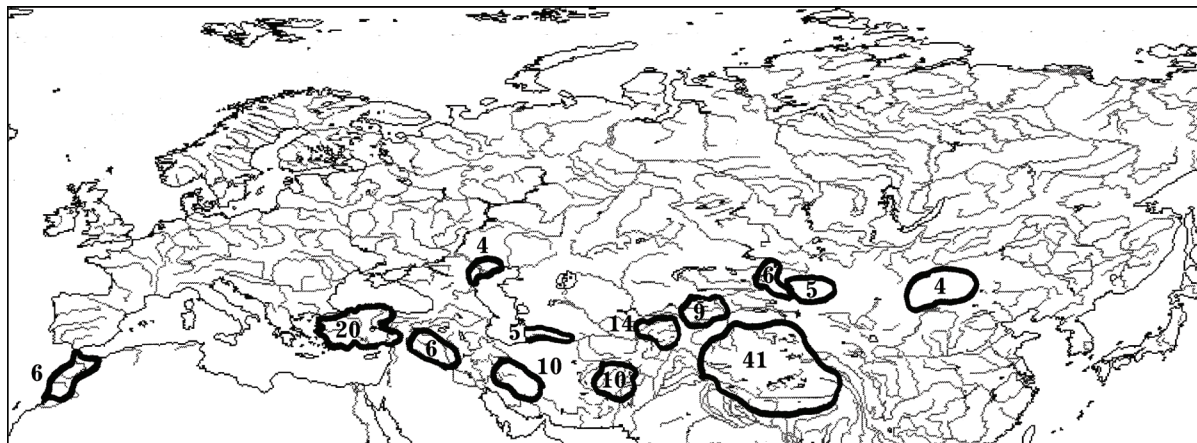


Рис. 1. Центры эндемизма древоточцев в Палеарктике

Гоби, 2 – в южных районах Заалтайской и Захуйин Гоби, 6 – в Кызылкумах, 2 – в Каракумах, 4 – в Двуречье. Важно отметить, что в пустынях Монголии встречается 2 эндемичных рода коссид. В Северной Сахаре число эндемиков также высоко – 12 видов, 6 эндемичных видов (включая два эндемичных рода) отмечены в аридных низкогорьях Атласа.

Важным фактором, определяющим распределение, является островной эндемизм. На Канарских островах один эндемичный вид африканского родства. В Средиземноморье на Сицилии и на Кипре – по одному виду, на Крите – 3 вида. На примере коссид показатели островного эндемизма в Восточной Палеарктике выражены слабо (Сахалин – нет эндемиков; Япония – один эндемик, 14 % от фауны).

Эндемики родового ранга распределены следующим образом: Атлас – 2 рода, Гоби – 2 рода, Гималайско-Тибетский регион – 3 рода.

**Закономерности географического распределения коссид в Индо-Малайской области.**

Древоточцы не столь обильная группа насекомых, чтобы только на основании их распространения говорить о границах Палеарктики с Индо-Малайской и Афротропической областями. Недавно В. В. Дубатовым [2006а, 2007; Dubatolov, 2008а] проведено крупное исследование, направленное на делимитацию южной границы Палеарктики. В целом данные В. В. Дубатолова, полученные на основании анализа распространения медведиц,

убедительны и применимы к рассматриваемой здесь группе.

Граница с Индо-Малайской областью традиционно принимается по южному макросклону Гималаев. Эффективность Гималайского рубежа равна 100 %. Сложнее установить границу для таких территорий, как крайний юго-восток Ирана и юг Пакистана, а также в Восточном Китае, где нет хорошо очерченных зоогеографических барьеров. Вероятно, четкую границу провести невозможно, а более корректно говорить о переходной зоне, где число ориентальных и палеарктических видов примерно равно.

Авторы О. Л. Крыжановский [2002], В. В. Дубатов и Р. Захири [2005] указывают на принадлежность Южного Ирана и Южного Пакистана к Индо-Малайской области. Данные по Cossidae из этих территорий, на мой взгляд, достаточно полны. По моим сведениям здесь обитают 17 видов. Распределение видов по фаунистическим группировкам представлено в табл. 1.

Представленные данные помогают понять, что Южный Иран является сложной для зоогеографической оценки территорией. Ряд видов, отмеченных в Южном Иране (Макран), имеются также и Восточной Аравии (Оман). Другие являются широко распространенными палеарктическими видами, проходящим от Запада Сахары через Аравию до различных рубежей в Туране.

Проведенный анализ показывает, что в фауне юго-восточного Ирана и Южного Пакистана присутствуют 17 видов Cossidae: из

них четыре тропических (23,5 %), а видов палеарктического происхождения 13 (76,5 %), поэтому юг Ирана можно определить как переходную зону между Палеарктикой и Индо-Малайской областью.

Подобный анализ и по низкогорьям и равнинам Восточного Китая представлен в табл. 2.

Таким образом, данные по распространению древоотццев в Восточной Азии практически полностью совпадают с данными по распространению медведей подсемейства *Arctiinae* [Дубатовлов, 2006а, 2007; Dubatolov, 2008а]. Переходная зона между Палеарктикой и Индо-Малайской областью – бассейн Янцзы. Севернее Янцзы еще сохраняется небольшой перевес в пользу палеарктических видов, южнее Янцзы доля палеарктов резко снижается (с пяти до двух видов), а число тропических видов нарастает (с четырех до семи видов). Эндемичные виды также относятся к родам, имеющим ориентальное происхождение.

Основными эвфитоценоотическими рубежами (рис. 2), влияющими на распространение *Cossidae* в Индо-Малайском регионе являются:

– граница экваториальных лесов на крайнем севере полуострова Малакка. Эффективность данного рубежа равна 62,5 %. Мощность рубежа с севера на юг – 22 вида, с юга на север – 3 вида;

– граница сухих саванн Северо-Западной Индии с более увлажненными регионами на северо-востоке Индии (юго-восточный макросклон Гималаев) и юге Индии (в южной части Деканского плоскогорья). Эффективность данного рубежа 66,6 %. Мощность с северо-запада на юго-восток – 3 вида, с юго-востока на северо-запад – семь видов. Данный рубеж ограничивает проникновение гигрофильных видов в сухие саванны северо-западной Индии. Надо отметить, что данные выводы являются предварительными из-за очень слабой изученности *Cossidae* фауны Деканского нагорья, Ориссы, Мадхья- и Андхра-Прадеша.

Геоморфолого-фитоценоотические рубежи в Индо-Малайской области также представлены различными видами преград, но следует отметить, что очень большую роль в данном регионе играют водные преграды.

Из горных хребтов можно выделить Шаньские горы в Мьянме. Эффективность данного рубежа довольно высока и составляет 82,5 %. Его мощность с запада на восток – 23 вида, с востока на запад – 10 видов. Шаньский рубеж отграничивает фауну Восточного Индостана от фауны Южного Индокитая.

Вероятно, высока рубежная роль пустыни Тар, однако изученность этого хорона крайне низкая, и мы воздержимся здесь от оценок его значимости.

В расчленении биоты Юго-Восточной Азии велико значение водных преград:

1. Пролив Палк отделяет фауну Южной Индии от Цейлона. Его эффективность равна 61,1 %. Мощность со стороны Индии – семь видов, со стороны Цейлона – шесть видов. Возможно, показатели по данному рубежу будут меняться в дальнейшем, так как Южная Индия до сих пор исследована весьма фрагментарно.

2. Малаккский пролив между полуостровом Малакка и Суматрой – достаточно значимая биогеографическая преграда. Эффективность этого рубежа 40,7 %. Со стороны Малакки мощность – один вид, со стороны Суматры – 10 видов.

3. Пролив Каримата между Суматрой и Борнео является также достаточно значимой границей в распространении коssid. Эффективность рубежа равна 51,1 %. Мощность с суматранской стороны – девять видов, со стороны Борнео – 14 видов.

4. Пролив Макассар, разделяющий Борнео и Сулавеси – очень мощный зоогеографический рубеж (северная часть линии Уоллеса). Его эффективность по данным о распространении древоотццев равна 85,4 %. Со стороны Борнео мощность – 26 видов, со стороны Сулавеси – 15 видов.

5. Южная часть линии Уоллеса – Ломбокский пролив между Бали и Ломбоком также весьма значимый рубеж в распространении коssid. Его эффективность 87,5 %, мощность с запада – 19 видов, а с востока – 9 видов. Общими для фаун по обе стороны линии Уоллеса являются широко распространенные виды крупных древоотццев из подсемейства *Zeuzerini*.

6. Моря Церам и Хальмахера являются существенной водной преградой между Мо-

Т а б л и ц а 1

## Соотношение числа Палеарктических и тропических элементов из юго-восточного Ирана и Южного Пакистане

Ориентальные	Палеарктические	Афротропические
<i>Chinocossus acronyctoides</i> Moore, <i>Dervishiya cadambae</i> Moore	<i>Cossus cossus</i> L., <i>Holcocerus gloriosus</i> Ersch., <i>H. zarudnyi</i> Gr.-Gr., <i>H. holosericeus</i> Stgr., <i>Vartiania zaratustra</i> Yak., <i>V. senganensis</i> Dan., <i>Eremocossus vaulogeri</i> Stgr., <i>E. foedus</i> Hps., <i>Cossulus zoroastres</i> Gr.-Gr., <i>Barchaniella mus</i> Gr.-Gr.	<i>Azygophleps scalaris</i> H.-Sch. <i>Azygophleps larseni</i> Yak. & Sald.
Всего 2 вида.	<i>Isoseras bipunctatum</i> Stgr., <i>Phragmacossia territa</i> Stgr., <i>Meharia incurvariella persica</i> Wiltsh. Всего 13 видов	Всего 2 вида

Т а б л и ц а 2

## Соотношение числа палеарктических и ориентальных видов в Восточной Азии

Регион	Палеарктические виды	Ориентальные виды	Эндемичные виды
Южное Приамурье (Хабаровский край и Амурская обл.), Хэйлунцзян (Китай) и Приморье (РФ) Всего 11 видов	<i>Catopta albonubila</i> , <i>Acossus terebrus</i> , <i>Cossus cossus</i> , <i>C. siniaeivi</i> , <i>C. orientalis</i> , <i>Deserticossus tsingtauana</i> , <i>Streltziella insularis</i> , <i>Eogystia sibirica</i> , <i>Phragmataecia pygmaea</i> , <i>Ph. geisha</i> . Всего 10 видов	<i>Zeuzera multistrigata</i> . Один вид	Нет
Северо-Восточный Китай (Гирин, Ляонин, Хэбэй, Шаньдун, Шаньси), Корея. Всего 10 видов	<i>Catopta albonubila</i> , <i>Acossus terebrus</i> , <i>Cossus cossus</i> , <i>C. siniaeivi</i> , <i>C. orientalis</i> , <i>Deserticossus tsingtauana</i> , <i>Streltziella insularis</i> , <i>Eogystia sibirica</i> , <i>Phragmataecia pygmaea</i> . Всего 9 видов	<i>Zeuzera multistrigata</i> . Один вид	Нет
Север бассейна Янцзы: Цзянсу, Аньхой, Хэнань, Хубэй. Всего 10 видов	<i>Catopta albonubila</i> , <i>Cossus cossus</i> , <i>C. siniaeivi</i> , <i>Deserticossus tsingtauana</i> , <i>Streltziella insularis</i> . Всего 5 видов	<i>Chinocossus acronyctoides</i> , <i>Yakudza vicarius</i> , <i>Zeuzera multistrigata</i> , <i>Polyphagozerra coffeae</i> . Всего 4 вида.	<i>Chinocossus hunanensis</i> . Один вид
Юг бассейна Янцзы: Чжэцзян, Фуцзянь, Цзянси, Хунань. Всего 12 видов	<i>Cossus cossus</i> , <i>C. siniaeivi</i> . Всего 2 вида	<i>Chinocossus acronyctoides</i> , <i>Yakudza vicarius</i> , <i>Zeuzera multistrigata</i> , <i>Polyphagozerra coffeae</i> , <i>Phragmataecia innotata</i> , <i>Ph. cinnamomea</i> , <i>Xyleutes persona</i> . Всего 7 видов	<i>Paracossus longispinalis</i> , <i>Chinocossus hunanensis</i> , <i>Azygophleps confucianus</i> . Всего 3 вида
Южный Китай: Гуанси и Гуандун Всего 14 видов	Нет	<i>Chinocossus acronyctoides</i> , <i>Frantsdanielia likiangi</i> , <i>Wittocossus mokanshenensis</i> , <i>Phragmataecia innotata</i> , <i>Ph. impura</i> , <i>Ph. gummata</i> , <i>Zeuzera multistrigata</i> , <i>Zeurrora indica</i> , <i>Polyphagozerra coffeae</i> , <i>Xyleutes strix</i> , <i>X. persona</i> , <i>Chalcidica minea</i> . Всего 12 видов	<i>Chinocossus hunanensis</i> , <i>Neurozerra flavicera</i> . Всего 2 вида

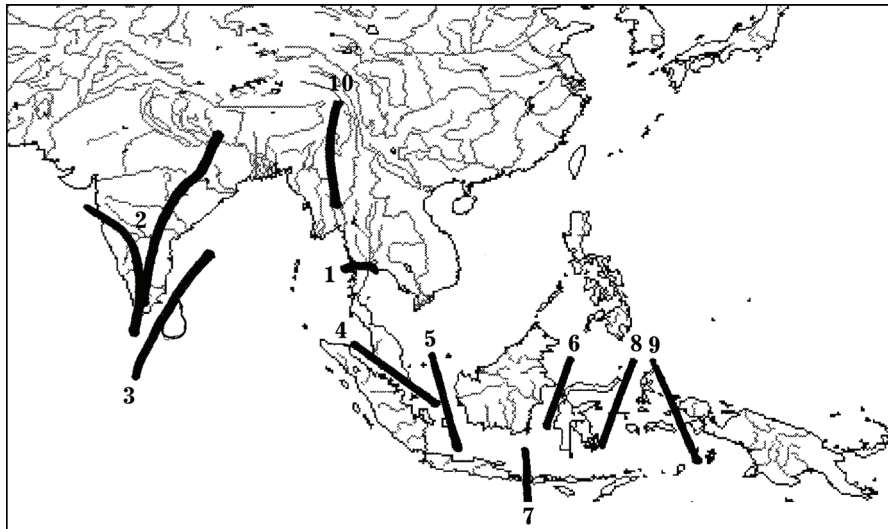


Рис. 2. Зоогеографические рубежи, влияющие на распространение Cossidae в Ориентальном регионе: 1 – граница экваториальных лесов на полуострове Малакка; 2 – граница сухих саванн Индии; 3 – пролив Палк; 4 – Малаккский пролив; 5 – пролив Каримата; 6 – пролив Макаassar; 7 – Ломбокский пролив; 8 – моря Церам и Хальмахера; 9 – Молуккское море; 10 – Аннамские горы

луцкими островами и Новой Гвинеей. Как и предыдущие два рубежа, этот барьер очень значим. Его эффективность 83,3 %, мощность от Молуккских островов – 11 видов, от Новой Гвинеей – 19 видов.

7. Молуккское море находится между Сулавеси и Молуккскими островами. Эффективность его как зоогеографического барьера 83,7 %. Мощность от Сулавеси – 19 видов, от Молуккских островов – 12 видов.

Одним из центров видовой разнообразия в Индо-Малайской области являются (рис. 3) горы Северного Индокитаея (до восточного склона Сычуаньских Альп). Здесь отмечен

41 вид древооточцев. Этот же регион является самым богатым и по представленности родов (27 родов). В данный район (горы Фансипанг) проникают представители двух палеарктических родов *Catopta tropicalis* Yakovlev et Witt, 2009 и *Streltzoviella owadai* Yakovlev, 2011.

В Южном Индокитае 35 видов. На полуострове Малакка лишь 18 видов. Фауна Индостана также небогата (всего 14 видов), что связано с плохой изученностью западной и южной частей полуострова, в частности пустыни Тар.

Острова северной части Индо-Малайской области довольно бедны по числу видов

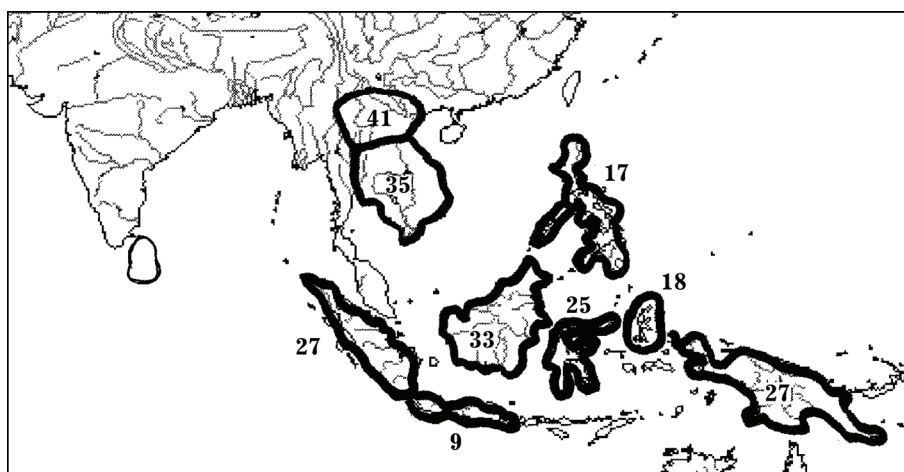


Рис. 3. Центры видовой разнообразия в Ориентальной области



Cossidae (на Филиппинах 17 видов, на Цейлоне 11, на Тайване и Андаманских островах по девять видов, на Рюкю всего три вида).

Гораздо богаче фауна крупных островов юго-восточной части региона. Островные фауны Lepidoptera в последние десятилетия активно изучаются и анализируются [Золотухин, 2009; Holloway, 1987, 1997]. На Калимантане отмечено 33 вида древоотщепов, на Суматре 27 видов, на Яве 18 видов, на Бали девять видов; на Сулавеси фауна резко отличается и составляет 25 видов, на Зондских островах (на дистанции от Ломбока до Сумбавы включительно) отмечено семь видов. Фауна Комодо, Флореса и Сумбы несколько богаче. Здесь встречается девять видов. На Молуккских островах – 18 видов Cossidae. На Новой Гвинее известно 27 видов.

Следует отметить резкое уменьшение числа родов в островных фаунах по направлению к Новой Гвинее. На Борнео число родов коссид максимально (21 род, из них 6 родов номинативного подсемейства); на Сулавеси число родов уже значительно меньше (15, 3 из них относятся к Cossidae). На Флоресе и Сумбе лишь один род относится к Cossidae (общее число родов – семь). На Молуккских островах и на Новой Гвинее отмечены только представители Zeuzerinae. На Моллуках обитает девять родов, на Новой Гвинее 10 родов. Наиболее богатым родом, давшим широкую радиацию на Новой Гвинее и Молуккских островах, является род *Trismelasmos* Schoorl, 1990.

В материковой части Индо-Малайской области наиболее богатым является Северный Индокитай (как в отношении числа видов Cossidae, так и представленности родов), а в островной – фауны Калимантана, Суматры, Целебеса и Новой Гвинее. Отмечается уменьшение родового разнообразия древоотщепов по направлению от Борнео к Новой Гвинее более чем в два раза и резкое уменьшение числа родов из номинативного подсемейства.

Большое число эндемичных видов коссид в Индо-Малайской области отмечено в горах Северного Индокитая (20 видов, что составляет 48,7 % от фауны).

Основное же число центров эндемизма сконцентрировано на островах. На островах севера региона эндемиков немного: Тайвань – один вид, 11 % от фауны; Хайнань – один вид, 14 % от фауны, Андаманские острова – три вида, 33,3 % от общего числа видов.

Показатели эндемизма (число эндемиков и процентное соотношение эндемиков от общего числа видов в фауне) значительно увеличиваются на юге региона (Цейлон – 5 видов, 45 % от фауны; Филиппины – 7 видов, 41 % от фауны; Ява – 4 вида, 17 % от фауны; Суматра – четыре вида, 15 %; Борнео – 11 видов, 33 % от фауны). Наибольшие показатели эндемизма по семейству мы видим (рис. 4) на Сулавеси (15 видов, 60 % от фауны) и Молуккских островах (11 видов, 55 % от фауны), а также на островах Сумба, Флорес и Тимор (шесть видов, 54,5 %). Максимальные показатели эндемизма на Новой

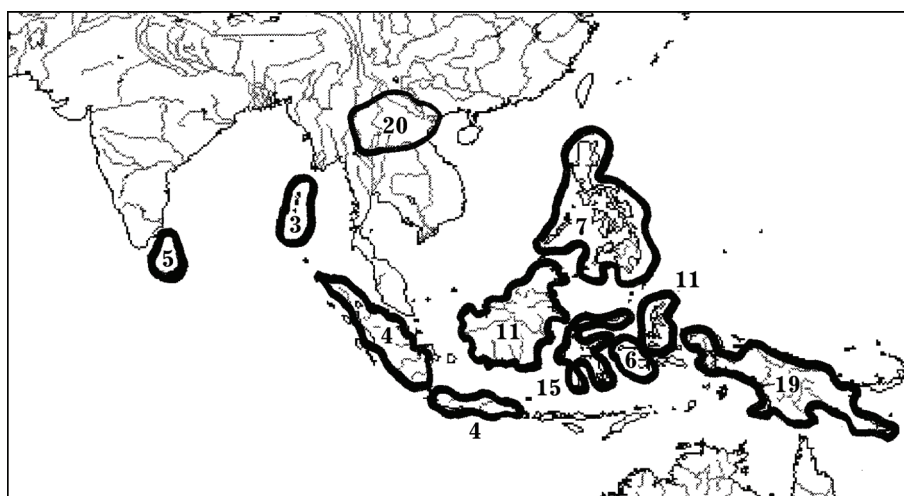


Рис. 4. Центры эндемизма древоотщепов в Ориентальной области

Гвинею (19 видов, 70 % от фауны). На Соломоновых островах один эндемик (14,3 %), на островах Новой Британии эндемики отсутствуют. Восточнее (на Вануату, Фиджи, Новой Каледонии, Маршалловых островах и др.) древоточцы не отмечены.

**Закономерности географического распределения Cossidae в Австралии.** В настоящий момент для фауны Австралии известно 74 вида, относящихся к девяти родам двух подсемейств древоточцев. Данные по фаунистике коssid Австралии весьма фрагментарны. Наиболее богатыми являются прибрежные леса Австралии, из которых наиболее богаты территории Квинсленда, откуда приводятся 53 вида. Данных о пустынных регионах, включая Северные Территории, крайне мало. Пока достоверно известны лишь три вида коssid. Очевидно, что наиболее значимым рубежом, сдерживающим распространение коssid внутрь Австралийского континента является градиент влажности. Для лесов юга и запада Австралии известно 30 видов, для Нового Южного Уэльса (юго-восточная часть Австралии) – 15 видов.

Австралия является центром эндемизма. Из 82 видов – только четыре, кроме Австралии, встречаются еще и на Тасмании и в Новой Зеландии. Из восьми родов пять эндемичны.

Важнейшим зоогеографическим рубежом в распространении древоточцев в восточном полушарии являются водные преграды, отделяющие Малые Зондские острова и Новую Гвинею (Папуасскую зоогеографическую область Палеотропики [Крыжановский, 1980, 2002]) от Австралии. Эффективность морей Тимор, Арафура и Торрессова пролива равна 100 %. Мощность со стороны Малых Зондских островов и Новой Гвинеи – 38 видов, от Австралии – 82 вида.

Род *Culama* Walker, 1856, точное систематическое положение которого до сих пор не ясно, очень своеобразен морфологически и наиболее близок к патагонским *Chilecomadinae* Schoorl, 1990. У представителей *Culama* и *Chilecomadinae* в основании вальв развиты специфические листовидные пластинчатые структуры. Хотя не вполне понятно – гомология ли это, или конвергенция.

Крупный род *Endoxyla* Herrich-Schaffer, [1854] (в Австралии 61 вид) субэндемичен для Австралии. Всего в роде 63 вида (кроме авст-

ралийских представителей один вид обитает на Сулавеси, а второй – эндемик Лузона). При дальнейшем исследовании коssid Австралии, вероятно, наиболее богатыми областями будут прибрежные влажные тропические леса по востоку Большого Водораздельного хребта, однако эта гипотеза требует подтверждения.

**Закономерности географического распределения коssid в Афротропической области.** Обсуждение границ Палеарктики и Афротропической области ведется давно. Границу в Северной Африке мы принимаем условную по тропику Рака. Аравия является переходной зоной между Афротропикой и Палеарктикой, что было показано на примере *Papilionoidea* Т. Ларсеном [Larsen, 1984, 1991] и *Cossidae* Р. В. Яковлевым и В. В. Дубатовым [2013]. Результаты по распространению *Cossidae* на территории Аравии демонстрируют, что Йемен и юго-западная часть Саудовской Аравии относятся к Афротропическому региону, а восток и север Аравии следует рассматривать в составе Палеарктики.

Основными эвфитоценоотическими рубежами (рис. 5), определяющими распростра-

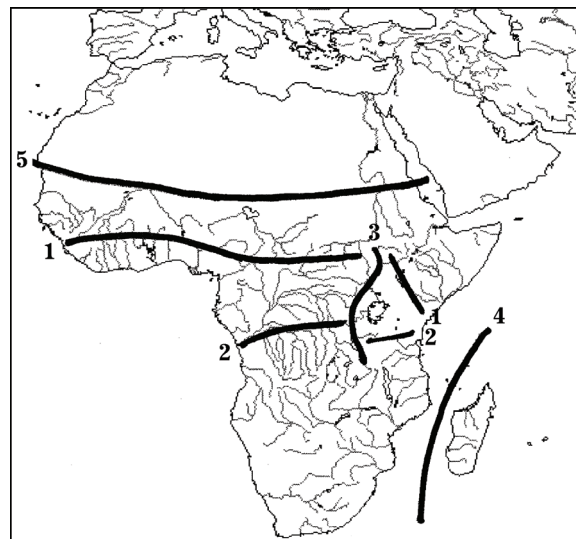


Рис. 5. Зоогеографические рубежи, влияющие на распространение *Cossidae* в Афротропике: 1 – северная граница вечнозеленых экваториальных лесов; 2 – южная граница вечнозеленых экваториальных лесов; 3 – горная цепь Киву-Рувензори и озера Виктория, Альберт, Эдуард, Киву и Танганьика; 4 – Мадагаскарский пролив; 5 – Сахара

нение коssid в Афротропике, являются северная и южная границы экваториальных лесов.

Северная граница экваториальных лесов является важным рубежом, южнее нее не проходят сахельские виды, а севернее в Сахель не проникают лесные виды Западной и Центральной Африки. Эффективность рубежа равна 91 % (мощность с севера на юг – 8 видов, с юга на север – 58 видов).

Южная граница экваториальных лесов также является естественным барьером в распространении лесных влаголюбивых видов на юг в саванны Южной Африки, а специфические виды, населяющие саванны, не проникают в леса на севере. Эффективность рубежа равна 66 % (мощность с севера на юг – 35 видов, с юга на север – 23 вида).

Геоморфолого-фитоценологические рубежи в Африке, как и в других регионах представлены горными хребтами, пустынями и водными преградами.

Основной горный массив, являющийся зоогеографическим рубежом на территории Африки – горная цепь Киву-Рувензори, которая при поддержке таких гидрографических преград, как озера Виктория, Альберт, Эдуард, Киву и Танганьика, образует мощный заслон для обмена фаунами между увлажненными районами Западной Африки и более засушливыми регионами Восточной Африки. Эффективность рубежа равна 77,5 %, мощность с запада – 33 вида, с востока – 32 вида. Кроме того, горы Малави (массив Муланджа), а также восточных районов Заира и Замбии, возможно, представляют весомый центр видового разнообразия и эндемизма, однако пока данный регион Африки исследован крайне фрагментарно и неравномерно, что не позволяет сделать окончательные выводы.

Оценить другие горные рубежи на территории Африки пока не представляется возможным из-за недостатка фаунистического материала.

Сахара как зоогеографический рубеж в распространении видов *Cossidae* непроницаема. Эффективность сахарского рубежа равна 100 %.

Мадагаскарский пролив как зоогеографический рубеж обеспечивает 100%-ную изоля-

цию мальгашской фауны от континентальной на видовом уровне.

В Афротропическом регионе наиболее богата фауна коssid экваториального пояса, где видовое разнообразие распределяется следующим образом: Западная Африка – 40 видов, Центральная и Восточная Африка по 51 виду. Достаточно богаты древоточцами фауны пустынь Намиб и Калахари, где отмечено суммарно 25 видов. Весьма богаты коssidами Намаквалэнд – 21 вид и Драконовые Горы – 25 видов. На Эфиопском нагорье обитает 20 видов. На Мадагаскаре – 33 вида коssid.

Наиболее богата родами фауна экваториальной (21 род) и Южной Африки (11 родов). В фауне Мадагаскара 7 родов.

В Афротропической области можно выделить несколько центров эндемизма (рис. 6).

Наиболее богат эндемичными видами экваториальный пояс Африки. Здесь довольно много эндемиков и из таксонов надвидового уровня (одно подсемейство, 7 родов).

По регионам картина следующая: 1) Западная Африка – 13 видов, один род; 2) в экваториальном секторе Восточной Африки обитает 28 эндемиков, один эндемичный род; 3) Центральная Африка (данные, преимущественно по Конго) населена 20 эндемичными видами.

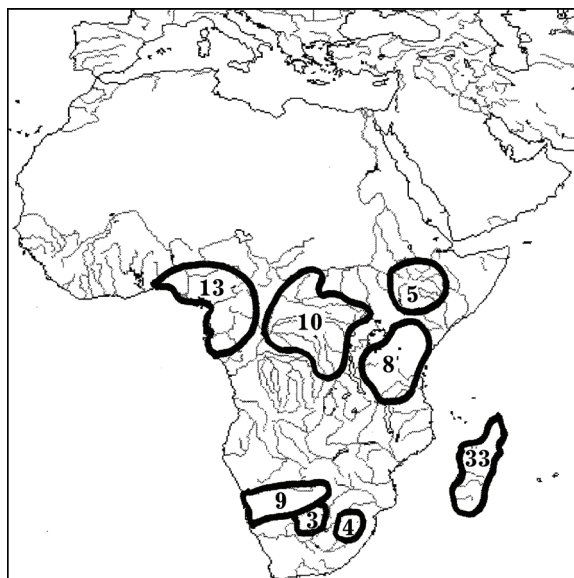


Рис. 6. Центры эндемизма древоточцев в Афротропике

В настоящий момент довольно сложно говорить о центрах эндемизма в экваториальном поясе Афротропики, так как фаунистических данных не так много, как по Ориентальному региону или по Палеарктике. Больше число эндемиков из этих мест происходит с Кенийского нагорья (8 видов).

Пустыни и полупустыни Афротропики беднее по числу эндемичных таксонов, причем в южной части Африки центры эндемизма можно рассмотреть более подробно, чем в других областях региона.

В Калахари и Намибе 9 видов, причем 5 из них, вероятно, узколокальные эндемики ультрааридных пустынь Берега скелетов в Намибии. Узколокальными эндемиками Дракенсберга являются 4 вида, Намаквалэнда – 3 вида.

По числу эндемичных таксонов бесспорно лидирует Мадагаскар. Здесь обитает 33 вида (100 % эндемики), 4 эндемичных рода (из семи известных) и одно эндемичное подсемейство – *Pseudocossinae* Heppner, 1984.

#### **Зоогеографическое районирование земли на основании фаун древоточцев (Cossidae).**

##### **1. Голарктическое царство**

В фауну коссид Голарктики входят 310–320 видов 60 родов (из 6 подсемейств). Из них 31 род и примерно 290 видов – эндемики Голарктики. На долю Палеарктики приходится 83,9 % (26) эндемичных голарктических родов. По подсемействам *Cossinae* и *Zeuzerinae* доля эндемичных палеарктических видов составляет более 90 %. Наиболее крупные эндемичные палеарктические роды: *Dyspessa* Hübner 1820 (59 видов), *Cossulus* Staudinger, 1887 (26 видов) и *Deserticossus* Yakovlev, 2006 (19 видов).

1.1. Бореальная область чрезвычайно бедна по фауне *Cossidae*. Здесь отмечены 11 видов из семи родов. В бореальной области распространены представители трех подсемейств – номинативного, *Zeuzerinae* и *Catorpinae*. Единственным специфическим для Бореальной области (субэндемично) является род *Acossus* Dyar, 1901, представители которого встречаются в бореальных районах Северной Америки (3 вида), а также довольно широко (от Скандинавии и Южной Якутии на севере до Израиля и Центрального Китая на юге) в Евразии (один вид – *Acossus*

*terebra*). Еще один хорошо обособленный вид – *A. viktor* Yakovlev, 2004 – локальный эндемик северной части Котловины Великих озер – не относится к бореальной фауне. *Acossus* – единственный род древоточцев, имеющий голарктическое распространение [Yakovlev, 2007]. Кроме *Acossus* в Старом и Новом Свете встречается лишь *Zeuzera pyrina* Linnaeus, 1761, однако неоднократные ее находки в различных районах США обусловлены инвазией. Эндемичных видов для Бореальной области 4 – это 3 северо-американских вида рода *Acossus* и эндемик бореальной части Алтае-Саянской горной страны – *Catopta perunovi* Yakovlev, 2008.

1.2. Область Древнего Средиземья очень своеобразна по фауне *Cossidae*. В этом регионе отмечено 244 вида (232 – эндемики) из 39 родов (22 эндемичны), относящихся к пяти подсемействам. На данной территории обитают 3 субэндемичных рода: *Dyspessa* (доходит до Средней Европы), *Paracossulus* Schorl, 1990 (единичные находки есть на юге Западно-Сибирской равнины) и *Deserticossus* Yakovlev, 2006 (*D. consobrinus* Pungeler, 1898) доходит до Забайкалья, а *D. tsingtauana* Bang-Naas, 1912 распространен в Восточной Палеарктике [Яковлев, 2006].

1.2.1. Средиземноморская подобласть. Достаточно богата *Cossidae* – отмечены 45 видов 20 родов, в том числе эндемичные роды: *Semitocossus* Yakovlev, 2008 (Восточное Средиземноморье); *Wiltshirocossus* Yakovlev, 2008 (пансредиземноморский род). Эндемичных видов 60 – из них большая часть является узкими эндемиками Канарских островов (один вид), гор Атласа (семь видов), различных районов Восточного Средиземноморья (19 видов) и т. д.

1.2.2. Сахаро-Гобийская подобласть наиболее богата по фауне *Cossidae* в Палеарктике. С учетом некоторых расхождений понимания дифференциации Сахаро-Гобийской подобласти Древнего Средиземья с предложенными схемами О. Л. Крыжановского [2002] и В. В. Дубатолова [2006б, 2007; Dubatolov, 2008б], считаю необходимым более подробно характеризовать надпровинции, входящие в данный хорон.

1.2.2.1. Сахаро-Аравийская надпровинция. Довольно специфический по фауне *Cossidae*

хорон, где в Западной и Центральной частях Сахары отмечены два эндемичных рода: *Mahommedella* Yakovlev, 2011 и *Brachygystia* Schoorl, 1990 (Марокко), и, кроме того, субэндемичный *Camellocossus* Yakovlev, 2011.

1.2.2.2. Ирано-Туранская надпровинция весьма богата Cossidae. Здесь отмечены эндемичные роды: *Gobibatyr* Yakovlev, 2004, *Plyustchiella* Yakovlev, 2006 и *Barchaniella* Yakovlev, 2006, а также субэндемичный род *Vartiania* Yakovlev, 2004, который встречается также и на крайнем юге Ирана и в Восточной части Аравии (Оман).

1.2.2.3. Горный Туркестан, Гиндукуш, Паропамиз и Северный Пакистан. В данной надпровинции один родовой эндемик – *Cryptoholcocerus* Yakovlev, 2006, и значительное число эндемических видов (38), большинство из которых относятся к родам *Kotchevnik* Yakovlev, 2004, *Cossulus* Staudinger, 1887, *Semagystia* Schoorl, 1990 и *Dyspessa*. Стоит отметить высокий эндемизм гор Тянь-Шаня (девять видов), Гиссаро-Дарваза (пять видов), Памиро-Алая (пять видов), Паропамиза (четыре вида), Бадахшана (два вида) и т. д.

1.2.2.4. Восточно-Гобийская надпровинция. Следует отметить с одной стороны, обедненность фауны, с другой – высокий родовой эндемизм (*Chingizid* Yakovlev, 2011, *Kerzhnerocossus* Yakovlev, 2011), а также наличие четырех видов-эндемиков: *Chingizid transaltaica* (Daniel, 1971), *Ch. gobianus* (Daniel, 1971), *Kerzhnerocossus sambainu* Yakovlev, 2011 и *Cossus kerzhneri* Yakovlev, 2011 позволяет на основании вышеприведенных расчетов рассматривать Восточную Гоби в ранге отдельной надпровинции.

1.2.2.5. Тибетская надпровинция. В данный хорон, вслед за В. В. Дубатовым, мы включаем территорию от Миншаня и гор Западной Сычуани до Алтынтага, Тибета и высокогорных Гималаев. Следует заметить, что, как верно отметил В. В. Дубатов (личное сообщение), палеарктическая фауна данного района – исключительно высокогорная, тогда как долины и низкогорья региона заняты специфичной (переходной к Палеотропической) фауной. В фауну этого района входят ряд эндемичных видов из рода *Catopta*, *Chiangmaiana qinlingensis* Hua et al., 1990, *Cossus tibetanus* Hua et al., 1990, *Dyspessa*

*ruckbeili* Yakovlev, 2007, *Azygophleps confucianus* Yakovlev, 2006 и др. Фауна древоотцов Тибета изучена еще очень слабо, потому однозначно говорить о ранге данного хорона пока рано.

1.3. Восточноазиатская область. Границы восточноазиатской области по нашим данным совпадают с выделенными В. В. Дубатовым [2006а, 2007; Dubatolov, 2008а]. Действительно, южная граница данного выдела проходит по хр. Циньлинь и по водоразделу рек Хуанхэ и Янцзы, где обитает переходная фауна между Палеарктикой и Палеотропикой. Северная граница области проходит по Среднему Приамурью и Приморью России. В Гималаях граница области идет по южному макросклону на высоте 3500–4000 м. Это подтверждают свежие материалы из различных участков Гималаев, обработанные автором. Например, материал из разных провинций Непала, собранный на разных высотах, показывает присутствие в поясе выше 3500 м нагорноазиатского вида *Catopta cashmirensis* Moore, 1879, а ниже в горах данный вид не отмечается, уступая большому числу ориентальных элементов. Напротив, в Бутане обитают лишь два вида Cossidae: *Catopta cashmirensis* и эндемичный *Phragmacossia dudgeoni* (Arora, 1974), также имеющий палеарктическое происхождение. Недавно обработанный материал из штата Аруначал-Прадеш (Северная Индия) показывает его стопроцентную принадлежность к Палеотропике [Яковлев, 2013]. Всего в области отмечено 18 видов из 12 родов. Из них 10 видов – эндемики, эндемичных родов нет. Таким образом, восточноазиатская область по фауне Cossidae малоспецифична.

1.4. Сонорская область. По данным американских авторов [Dyar, 1940; Hodges et al., 1983] на территории Сонорской области обитает 40 видов древоотцов, относящихся к 15 родам из трех подсемейств. Большинство видов (более 30) и пять родов эндемичны для данного региона. Большинство родов имеют своих представителей и южнее – в Центральной и Южной Америке. Следует отметить, что фаунистика Cossidae в Новом Свете изучена пока очень слабо.

2. Палеотропическое царство. Фауна Cossidae Палеотропики очень богата и своеобраз-

на (471 вид, относящийся к 88 родам из семи подсемейств). Из них эндемичными являются два подсемейства, 73 рода и более 450 видов. Фауны древоточцев различных регионов Палеотропики значительно отличаются друг от друга. Из общих черт можно назвать – большое число видов Zeuzerinae.

2.1. Индо-Малайская область. В хороне отмечено 49 родов из трех подсемейств (38 из них эндемичны). Область следует разделять на ряд подобластей.

2.1.1. Малайская подобласть весьма своеобразна по фауне Cossidae. Здесь обитает ряд эндемичных и субэндемичных родов.

2.1.1.1. Малаккская надпровинция весьма близка по фаунистическому составу с фауной Суматры и Борнео, например, наличие общего с Калимантаном рода *Groenendaelia* Yakovlev, 2004, однако тесно связана с более северной индокитайской фауной (род *Relluna* Schoorl, 1990). Фауна Малакки носит переходный характер, однако обилие (более 70 %) эндемичных видов позволяет выделить данный хорон в качестве надпровинции.

2.1.1.2. Калимантанская надпровинция. Фауна коссид Борнео очень хорошо изучена и чрезвычайно своеобразна и богата. Важной ее чертой является очень слабая представленность папуасскими элементами (полное отсутствие в фауне родов *Trismelasmus* Schoorl, 1990), а также большая представленность представителей Cossidae (эндемичный род *Kalimantanossus* Yakovlev, 2004 и ряд эндемичных видов *Isocossus* Roepke, 1957)

2.1.1.3. Филиппинско-Западно-Зондская надпровинция. Фауна данного региона характеризуется появлением представителей рода *Trismelasmus* Schoorl, 1990 и *Endoxyla* Herrich-Schäffer, 1854, которые представлены единичными эндемичными видами, а также почти полным выпадением Cossidae, за исключением единичных видов из родов: *Hollowiella* Yakovlev et Witt, 2009 и *Roepkiella* Yakovlev et Witt, 2009. В целом фауна характеризуется высоким эндемизмом на крупных островах, входящих в хорон, за исключением Явы (что можно связать с почти полным уничтожением естественных местообитаний на Яве).

2.1.2. Папуасская подобласть характеризуется рядом эндемичных форм родового уров-

ня, значительным обеднением представленности подсемейств – превалируют Zeuzerinae. В настоящий момент фауна коссид данного региона изучена вполне удовлетворительно, потому можно отдельно рассмотреть районы входящие в него. Папуасский хорон рассматривался как зоогеографическая область Палеотропики [Крыжановский, 2002], однако фауна древоточцев региона не столь оригинальна и включает ряд общих родов и видов с Индо-Малайской областью, потому (на основании распространения Cossidae) Папуасский хорон следует рассматривать в ранге подобласти.

2.1.2.1. Новогвинейская надпровинция характеризуется полным выпадением Cossinae. На Новой Гвинее обитают 27 видов из 10 родов, из которых 15 видов относится к роду *Trismelasmus*. Эндемичных родов Cossidae на Новой Гвинее не выявлено.

2.1.2.2. Целебесско-Молуккская надпровинция населена 28 видами древоточцев, причем выявлен значительный родовой эндемизм (на о. Сулавеси). Монотипные роды *Ronaldocossus* Yakovlev, 2006, *Reticulocossus* Yakovlev, 2011 и *Schoorlea* Yakovlev, 2011 – являются эндемичны для данного хорона.

2.1.2.3. Тимор-Флоресская надпровинция. Здесь отмечены 11 видов древоточцев, причем недавно выявлен один эндемичный род *Sundacossus* Yakovlev, 2006 (единственный род номинативного подсемейства), включающий два вида – эндемики Флореса и Сумбы. Остальная часть фауны коссид представлена эндемичными *Bergaris* Schoorl, 1990, *Trismelasmus* Schoorl, 1990 и широко распространенными крупными видами из родов, близких к *Xyleutes* Hübner, 1820.

2.1.3. Индийская подобласть изучена достаточно плохо. На основании имеющегося материала можно говорить об общности Южной Индии (Тамилнад и Керала) и Цейлона, которые могут быть рассмотрены в качестве отдельной надпровинции. Кроме того, в качестве надпровинции можно выделить Андаманские острова, где при весьма бедной фауне около 50 % эндемичных видов. Характерным обликом фауны северо-восточной части данной подобласти является наличие ряда сходных форм с фауной Индокитая (*Lakshmia* Yakovlev, 2004, *Sansara* Yakovlev,

2004, *Chinocossus* Yakovlev, 2006). А на западе встречаются виды африканского родства, например *Azygophleps pusilla* (Walker, 1856). Есть и род, общий с Палеарктикой – *Derivishiya* Yakovlev, 2006

2.1.4. Индокитайская подобласть. Чрезвычайно богата эндемичными формами Cossidae. Из 47 видов – 35 эндемики. Говорить о подразделении данной подобласти на более мелкие хороны пока рано, однако можно четко сказать об обособленности высоких гор Северного Вьетнама (хорошо изученный массив Фансипан), где еще нередки виды палеарктического происхождения: *Catopta tropicalis*, *Streltzoviella owadai*, а также гор южной Сычуани и Юньнани (видимо, до Аруначал-Прадеша), изобилующими эндемичными видами, также частично палеарктического происхождения, например представители рода *Catopta*, а также самыми северными находками рода *Panau* Schoorl, 1990 (*P. borealis* Yakovlev, 2004 и *P. brandstteri* Yakovlev, 2013). Требуют обособления в отдельный хорон горные районы северного Таиланда, северной Камбоджи и Лаоса, где обитает ряд эндемичных видов из родов *Lakshmia* и *Sansara*.

2.2. Австралийская область. В хорон, кроме Австралии мы включаем Тасманию и Новую Зеландию. Область характеризуется высочайшим эндемизмом. В фауне 75 видов, из которых 74 эндемики. Из девяти родов пять эндемики. Основная масса в Австралии *Zeuzerini*, из которых большую часть составляют многочисленные (63 вида) представители рода *Endoxyla*. Древоточцы в Тасмании и Новой Зеландии чрезвычайно бедны – отсутствуют эндемичные формы, представлены двумя видами из рода *Endoxyla*. Фаунистика Cossidae в Австралии пока опубликована очень фрагментарно, особенно по *Endoxyla*, хотя первые шаги сделаны в обстоятельной статье австралийских коллег [Kallies, Hilton, 2012].

2.3. Афротропическая область. Чрезвычайно богатая по фауне коссид область. Несмотря на весьма фрагментарную изученность, с территории непалеарктической Африки уже известно 30 родов (22 эндемичны) 152 вида (из которых 144 эндемики). Кроме того, в Афротропике обитает одно эндемичное под-

семейство – *Politzariellinae* Yakovlev, 2011, включающее 2 монотипных рода. Фауна области очень разнородна. Область подразделяется на ряд хоронов, однако провести четкие границы пока невозможно из-за слабой изученности. Коротко охарактеризуем подобласти, выделенные О. Л. Крыжановским [2002], на основании распространения коссид.

2.3.1. Западноафриканская подобласть. Отмечено одно эндемичное подсемейство *Politzariellinae*, пять эндемичных родов из трех подсемейств, 16 эндемичных видов.

2.3.2. Фауна Судано-Замбезийской подобласти весьма специфична – есть несколько эндемичных родов: *Koboldocossus* Yakovlev, 2011 и *Acosma* Yakovlev, 2011. Интересно проникновение родов, имеющих палеарктическое или аравийское происхождение, в глубь Восточной Африки: до центрального Судана доходит *Eremocossus* Hampson, 1892 до севера Кении (оз. Туркана) доходит род эремического происхождения – *Mormogystia* Schoorl, 1990. Самым южным проникновением рода Cossidae (отмеченного и в Палеарктике) является обнаружение эндемичного представителя рода *Meharia* Chrétien, 1915, собранного на Ньясе [Yakovlev et al., 2013]. Северные представители рода известны из Северного Ирана и Южного Поволжья. Кроме того, есть общий род с Мадагаскаром (*Zeuzeropecten* Schoorl, 1990).

2.3.3. Южно-Африканская подобласть. Имеет ряд специфических таксонов, в первую очередь, в виде эндемичных для региона родов номинативного подсемейства: *Rethona* Walker, 1855, *Arctiocossus* Felder, 1874 и подрода *Meyoarabiella* Yakovlev, 2008. В регионе большое число эндемичных видов, чаще всего локальных эндемиков тех или иных регионов Южной Африки (Калахари и Намиб – 10 эндемиков, Намаквалэнд – 3, Дракенсберг – 5, Карру – один). Несомненно, что южноафриканский хорон должен подразделяться на ряд надпровинций, но сейчас пока сложно говорить об этом из-за недостатка материала, однако провизорно можно отметить обособленность таких регионов, как Намиб и Калахари, Намаквалэнд, Дракенсберг, область между Лимпопо и Замбези, где довольно высока доля (более 75 %) центральноафриканских форм. Кроме того, воз-

можно выделение в качестве отдельной биогеографической надпровинции района Карру.

2.4. Мадагаскарская область. На территории Мадагаскара обитает одно эндемичное подсемейство – Pseudocossinae, 33 вида (все эндемики), относящиеся к семи родам (пять эндемичны, кроме широко распространенного, связанного трофически с тростниками *Phragmataecia* Newman, 1950 и отмеченному и в Восточной Африке – *Zeuzerpecten*). Среди эндемичных родов преобладают Cossinae (четыре рода), из которых выделяется своеобразный внешне и морфологически недавно описанный монотипный род *Rambuasalama* Yakovlev et Saldaitis, 2008. Говорить о более детальном делении Мадагаскара пока рано из-за недостатка фаунистических данных. На Маврикии, Реюньоне и Сейшелах древоточцы пока вообще неизвестны.

3. Неотропическое царство. Cossidae фауны на Неотропике изучены слабо. Общие черты фауны можно описать следующим образом [Gentili, 1989; Schoorl, 1990; Davis, Gentili-Poole, Mitter, 2008]:

Распространены 5 подсемейств, из которых одно (Chilecomadinae) эндемично, а два (Hypoptinae и Cossulinae) эндемичны для Нового Света, и не проходят севернее южных штатов США, имеющие, по всей видимости, неотропическое происхождение.

Число родов коssid в фауне Неотропике следующее: Cossinae – три рода, Zeuzerinae – семь, Hypoptinae – восемь, Chilecomadinae – два, Cossulinae – пять.

Число описанных видов около 100, что составляет, по нашему мнению, около четверти реально обитающих в Неотропике Cossidae.

Пока можно судить лишь о весьма грубом зоогеографическом разделении Неотропике на области на основании распространения древоточцев.

Неотропическая область включает некоторое число эндемичных родов: *Allocryptobia* Viette, 1951, *Givarbella* Clench, 1956, *Psychogena* Schaus, 1911, *Puseyia* Dyar, 1940, а также субэндемичные *Langsdorfia* Hübner, 1821 и *Morpheis* Hübner, 1820.

Антильско-Центральноамериканская область изучена крайне слабо. Можно отметить

присутствие в области нескольких эндемичных родов: *Psychidocossus* Fletcher, 1982, *Voousia* Schoorl, 1990, *Psychonoctua* Grote, 1865. Из них род *Voousia* – эндемик Антильских островов. Видовой эндемизм очень высок, что показала ревизия Cossulinae Коста-Рики [Davis, Gentili-Poole, Mitter, 2008], где из Центральной Америки было описано 9 новых для науки видов. Два вида – эндемики Кубы [Aguila, Sañamero, 2012].

Чилийско-Патагонская область изучена довольно хорошо, благодаря работам П. Гентили [Gentili, 1988, 1989]. Данная область очень специфична по фауне Cossidae. В регионе отмечено эндемичное подсемейство Chilecomadinae, включающее два рода: *Chilecomadia* Dyar, 1940 и *Rhizocossus* Clench, 1957, один эндемичный род *Philiodoron* Clench, 1957 (Hypoptinae), а также около 20 эндемичных видов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в мировой фауне наиболее богатым по числу таксонов всех рангов (подсемейства, роды и виды) является Палеотропическое царство (в рамках его лидирует Индо-Малайская область, вероятно, из-за большей изученности), на втором месте по таксономическому богатству находится Голарктика. Замыкает список Неотропика, что, скорее всего, связано с очень слабой изученностью древоточцев Южной и Центральной Америки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Дубатов В. В. Опыт анализа распределения насекомых в Северном полушарии на примере чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). Уровень родов // Сиб. экол. журн. 2006а. № 3. С. 285–297.
- Дубатов В. В. Опыт анализа распределения насекомых в Северном полушарии на примере чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). Уровень видов // Там же. 2006б. № 4. С. 469–481.
- Дубатов В. В. Чешуекрылые подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae) Палеарктики: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2007. 50 с.
- Золотухин В. В. Особенности островного эндемизма коконопрядов (Lepidoptera, Lasiocampidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 1. С. 35–46.



- Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Азбука, 1998. 240 с.
- Камелин Р. В. Новая флора Алтая (задачи и концепция новой флористической сводки) // Флора Алтая. Барнаул: Азбука, 2005. Т. 1. С. 22–56.
- Крыжановский О. Л. Об объеме и зоогеографическом расчленении Палеотропического доминиона // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 1980. С. 61–81
- Крыжановский О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: КМК-Пресс, 2002. 237 с.
- Малолетко Л. М. Структура Алтайской горной системы и номинация ее частей // География и природопользование Сибири. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1999. Вып. 3. С. 23–45.
- Мартыненко А. Б. Географические аспекты фауны дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) на юге Дальнего Востока и в Забайкалье // Успехи совр. биологии. 2005. Т. 125, № 5. С. 484–508.
- Сергеев М. Г. Закономерности распределения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 238 с.
- Сергеев М. Г. О границах между горными и равнинными фаунами прямокрылых насекомых (Orthoptera) // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 10. С. 1483–1488.
- Стебаев И. В., Сергеев М. Г. Районирование фауны Orthoptera Сибири на основании сопряженности границ видовых ареалов // Там же. 1983. Т. 62, № 6. С. 869–877.
- Яковлев Р. В. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Алтайской горной страны. Экология и зоогеография: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2003. 16 с.
- Яковлев Р. В. Ревизия древоточцев рода *Holocercus* Staudinger, 1884 (s. l.) // Эверсманния. 2006. Отд. вып. 1. 104 с.
- Яковлев Р. В. Трофические связи древоточцев (Lepidoptera, Cossidae) Старого Света // Евразият. энтомол. журн. 2012. Т. 11, № 1. С. 189–194.
- Яковлев Р. В. Первые сведения о Cossidae (Lepidoptera) штата Аруначал-Прадеш в Северо-Восточной Индии с описанием нового вида // Там же. 2013. Т. 12, № 1. С. 98?102.
- Яковлев Р. В., Дубатовол В. В. Особенности распространения древоточцев (Lepidoptera, Cossidae) в пустынях Палеарктики // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 6. С. 682?694.
- Aguila R.N., Cañamero A. B. A list of Cuban Lepidoptera (Arthropoda: Insecta) // Zootaxa. 2012. Vol. 3384. P. 1–59.
- Davis S. R., Gentili-Poole P., Mitter Ch. A revision of the Cossulinae of Costa Rica and cladistic analysis of the world species (Lepidoptera: Cossidae) // Zool. Journ. Linnean Soc. 2008. Vol. 154. P. 222–277.
- Dubatolov V. V. Analysis of Insect Distribution in the Northern Hemisphere by the Example of the Subfamily Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). 1. Genus Level // Contemporary Problems of Ecol. 2008a. Vol. 1, N 2. P. 183?193.
- Dubatolov V. V. Analysis of Insect Distribution in the Northern Hemisphere by the Example of the Subfamily Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). 2. Species Level // Ibid. 2008b. Vol. 1, N 2. P. 194–203.
- Dubatolov V. V., Zahiri R. Tiger-moths of Iran (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) // Atalanta. 2005. Bd. 36, N 3/4. P. 481?525.
- Dyar G. Cossidae. Die Gross-schmetterlinge der Erde / ed. A. Seitz. Stuttgart: Alfred Kernen, 1940. Bd. 6: Die amerikanischen Spinner und Schwärmer. S. 1265–1285.
- Gentili P. Revision sistematica de los Cossidae (Lep.) de la Patagonia Andina // Revista de la Sociedad Entomologica Argentina. 1989. Vol. 86. P. 3–75.
- Hodges R. W., Dominick T., Davis D. R., Ferguson D. C., Franclemont J. G., Munroe E. G., Powell J. A. Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico including Greenland. L.: E. W. Classey Ltd., and The Wedge Entomol. Res. Foundation, 1983. 284 p.
- Holloway J. D. Lepidoptera pattern involving Sulawesi: what do they indicate of past geography? // Biological Evolution of the Malay Archipelago. Oxford: Clarendon Press, 1987. P. 103–118.
- Holloway J. D. Sundaland, Sulawesi and eastwards: a zoogeographic perspective // Malayan Nature Journ. 1997. Vol. 50. P. 207–227.
- Kallies A., Hilton D. J. Revision of Cossinae and small Zeuzerinae from Australia (Lepidoptera: Cossidae) // Zootaxa. 2012. Vol. 3454. 62 p.
- Larsen T. The zoogeographical composition and distribution of the Arabian butterflies (Lepidoptera: Rhopalocera) // J. Biogeogr. 1984. Vol. 11. P. 119–158.
- Larsen T. The butterflies of Kenya and their natural history. Oxford: Oxford University Press, 1991. 456 p.
- Nieuwerkerken van E. J., Kaila L., Kitching I. J., Kristensen N. P., Lees D. C., Minet J., Mitter C., Mutanen M., Regier J. C., Simonsen T. J., Wahlberg N., Yen S.-H., Zahiri R., Adamski D., Baixeras J., Bartsch, D., Bengtsson B. Å., Brown J. W., Bucheli S. R., Davis D. R., De Prins J., De Prins W., Epstein M. E., Gentili-Poole P., Gielis C., Hättenschwiler P., Hausmann A., Holloway J. D., Kallies A., Karsholt O., Kawahara A., Koster J. C., Kozlov M. V., Lafontaine J. D., Lamas G., Landry J.-F., Lee S., Nuss M., Park K.-T., Penz C., Rota J., Schmidt B. C., Schintlmeister A., Sohn J. C., Solis M. A., Tarmann G. M., Warren A. D., Weller S., Yakovlev R. V., Zolotuhin V. V., Zwick A. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 // Zootaxa. 2011. Vol. 3148. P. 212–221.
- Saldaitis A., Yakovlev R. V. Cossidae (Lepidoptera) of the Canary Island // Atalanta. 2008. Bd. 39. P. 396–398.
- Schoorl J. W. A phylogenetic study on Cossidae (Lepidoptera: Ditrysia) based on external adult morphology // Zoologische Verhandelingen. 1990. Vol. 263. 295 S.
- Yakovlev R. V. Taxonomic notes on *Acosus* Dyar and *Parahypopta* Daniel (Cossidae) // Nota lepidopterologica. 2007. Vol. 30, N 2. P. 415–421.
- Yakovlev R. V. Notes about the Genus *Eremocossus* Hampson, 1892 (Lepidoptera, Cossidae) // Atalanta. 2008. Bd. 39. P. 404–411.

Yakovlev R. V. Catalogue of the Family Cossidae of the Old World (Lepidoptera) // Neue Entomologische Nachrichten. 2011. Bd. 66. P. 1–129.

Yakovlev R., Ivinskis P., Rimsaite J., Saldaitis A. Description of two new species of *Meharia* Chrétien, 1915 (Lepidoptera: Cossidae) from East Africa // Zootaxa. 2013. Vol. 3635 (5). P. 587–590.

## **Patterns of Geographical Distribution of Carpenter Moths (Lepidoptera: Cossidae) in the Old World**

R. V. YAKOVLEV

*Altai State University (South-Siberian Botanical Garden)  
656049, Barnaul, Lenina ave., 61  
E-mail: cossus\_cossus@mail.ru*

Geographical distribution of carpenter moths (Lepidoptera: Cossidae) in the Old World was studied. The cossid faunas of different zoogeographical zones of Earth were characterized. Zoogeographical boundaries, centers of species diversity and generic diversity, centers of endemism in the Palearctic part of the Holarctic Kingdom, as well as in the Afro-tropical, Indo-Malayan and Australian zoogeographical regions were specified. The Papuan choron was proposed to be regarded as a subregion of the Indo-Malayan region of the Paleotropical Kingdom. The Australian and the New Zealand chorons were also suggested to be included into the Paleotropical Kingdom as the Australian region. Finally, it was proposed that the border between the Holarctic Kingdom and the Indo-Malayan region should be rectified and that the Eastern-Gobi choron should be considered as the separate zoogeographical superprovince.

**Key words:** carpenter moths, Cossidae, zoogeography, zoogeographical borders, centers of species diversity, centers of endemism.