

**СКАНДИНАВИЯ И КАМЧАТКА: КЛЮЧИ К ПОЗНАНИЮ
ФАУНОГЕНЕЗА В ПАЛЕАРКТИКЕ**

В.А. Мутин

Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет,
г. Комсомольск-на-Амуре
E-mail: valerimutin@mail.ru

Фауны мух-журчалок Скандинавского полуострова и Камчатки рассматриваются как результат фауногенеза, проходившего в голоцене при формировании лесной зоны Палеарктики. Установлено выраженное влияние восточноазиатского лесного рефугиума на становление бореальной фауны и отсутствие суббореальных видов в фауне Камчатки.

Четвертичная история Скандинавии и Камчатки связана с катастрофическими событиями для их наземной биоты. Основатель отечественной школы гляциологов М.Г. Гросвальд (1999) и его сторонники утверждают, что в определенные периоды плейстоцена ледниковые щиты и приледниковые водоемы полностью покрывали оба полуострова. Однако в отношении событий позднего плейстоцена на Камчатке далеко не все исследователи столь единодушны, как в утверждениях о сплошном покровном леднике Фенноскандии. С учетом уровня моря многие реконструкции позднего плейстоцена допускают существование тундровой и лесотундровой растительности по периметру Камчатки, покрытой обширными горно-долинными ледниками (Егорова, 2008; Крестов и др., 2009). Более того, Г. де Латтин (Lattin, 1957) рассматривал юг Камчатки как один из рефугиумов лесной биоты.

За последнее десятилетие проведено немало филогеографических исследований, посвященных реколонизации Северной Европы в голоцене отдельными лесными видами (Schmitt, Varga, 2012). По гаплотипам изученных растений и животных были установлены местоположения их позднеплейстоценовых рефугиумов, направления постгляциальных миграций, их скорости и пр. Значительно меньше подобных публикаций касается биоты Северо-Восточной Азии,

но их результаты также примечательны. Так, генетические исследования можжевельника и лиственницы указывают на отчетливую изоляцию камчатских популяций от популяций Магаданской области и их близость с японскими популяциями можжевельника и приамурскими популяциями лиственницы (Adams, 2014; Семерилов, Полежаева, 2007). Проникновение этих растений на полуостров в постгляциальный период через Курильские острова представляется маловероятным, как и через Западное Охотоморье, заселенное генетически иными популяциями. Остается признать существование рефугиумов этих растений, если не в пределах самой Камчатки, то на прилегающем шельфе, который представлял собой в позднем плейстоцене приморские равнины. Возможность существования скрытых ледниковых рефугиумов, расположенных в приокеанических районах у окраины покровных ледников, доказана на примере эндемичного для Ирландии гаплотипа *Rana temporaria* (Teacher et al., 2009).

Хотя Скандинавский полуостров и Камчатка различаются по ряду физико-географических характеристик и в какой-то мере своей четвертичной историей, оба полуострова представляют интерес для сравнительного фаунистического анализа, как области становления бореальной фауны Палеарктики в ее крайних географических вариантах. Скандинавия и Камчатка различаются по площади, степени изолированности от материка, геологическому возрасту, геоморфологии. С другой стороны, оба полуострова вытянуты в субмеридиальном направлении, а со стороны океана обрамлены высокими горами. При меньшей площади и большей вытянутости Камчатки, климат в ее центральной части имеет выраженный континентальный характер. Северные районы Скандинавии и Камчатки лежат в субарктическом климатическом поясе. Несмотря на более южное положение Камчатки (самая южная точка полуострова – мыс Лопатка находится на 50° 51' 55" с. ш.), в ее пределах господствуют бореальные леса (каменоберезняки и лиственничники). В Скандинавии также обширные пространства занимает тайга, но на юге Швеции (южная оконечность полуострова достигает широты 55° 20') распространены широколиственные леса.

Материалы и методы

С целью выяснения особенностей фауногенеза на Камчатке и в Скандинавии нами выбраны мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae), представляющие одно из наиболее изученных семейств насекомых. Как объект биогеографических исследований, кроме хорошей изученности, журчалки обладают рядом преимуществ. Они разнообразны в таксономическом отношении, ярко характеризуют отдельные фауны, имеют значительный геологический возраст. По спектру жизненных форм и трофическим связям, в первую очередь личинок, сирфиды существенно превосходят другие процветающие семейства насекомых. Сложная хронологическая структура локальных фаун мух-журчалок отражает их исторические связи и, следовательно, специфику фауногенеза. Наравне с процветающими родами, которые объединяют неоэндемиков крупных зооохронов, среди сирфид немало палеоэндемиков – реликтов третичного времени.

К последним принадлежат, прежде всего, монотипические роды и представители из родов (подродов) с широкими дизъюнкциями их ареалов.

Помимо хорологического анализа для выяснения особенностей становления фаун мух-журчалок Скандинавского полуострова и Камчатки был использован сравнительно-фаунистический метод. Сходство фаун рассчитывалось по коэффициенту Сьеренсена. В кластерный анализ наряду со списками видов мух-журчалок Скандинавии и Камчатки были включены списки сирфид, полученные для прилегающих территорий материка и территорий, где в позднем плейстоцене существовали ближайшие рефугиумы лесной биоты. Список мух-журчалок Финляндии и севера-запада европейской части России (Карелия, Кольский полуостров и Ленинградская область) составлен с учетом последних фаунистических сводок (Bartsch et al. 2009 a,b; Naarto, Kerppola, 2007). Список сирфид Франции (Sarthou et al., 2010) рассматривается нами как максимально отражающий их таксономический состав в позднеледниковых рефугиумах Средиземноморья, откуда происходила реколонизация современной лесной зоны в Западной Европе. Наши собственные данные по сирфидам Северо-Восточной Азии были дополнены информацией из монографии А.К. Багачановой (1990).

Результаты и обсуждения

О молодости сирфидофауны Скандинавии говорит фактическое отсутствие эндемичных видов на этой территории. Ее фауна полностью состоит из аллохтонных элементов, которые мигрировали на полуостровов в голоцене. Колонизация происходила весьма быстро, о чем свидетельствуют исследования по *Fagus sylvatica*; уже 3,5 тыс. лет тому назад неморальные леса с этой породой существовали на крайнем юге Швеции (Magri, 2007). За последующий период ареал лесного бука расширился весьма незначительно. Вероятно, эти тенденции реколонизации были характерны для всей биоты неморальных лесов.

В фауне Камчатки среди сирфид также нет эндемиков, за исключением единственного подвида – *Cheilosia illustrata magnifica* (Hellen, 1930), личинки которого трофически связаны с борщевиком и другими зонтичными. Популяция *Ch. illustrata*, номинативный подвид которого ныне распространен к западу от Центральной Якутии, могла пережить поздний плейстоцен на приморских лугах южной Камчатки или северных Курил, где поныне обитает автохтонный подвид *Ch. i. magnifica*. Впрочем, в фауне Камчатки выявлен по самкам еще один вид *Cheilosia* из подрода *Floccocheila*. Степень родства *Ch. illustrata* и *Ch. motodomariensis* Matsumura, 1911 могут прояснить генетические исследования. Возможно, *Ch. illustrata magnifica* является всего лишь географической меланистической формой *Ch. motodomariensis*. В приокеанических районах меланизм у насекомых довольно обычное явление, что связано с низкими летними температурами и существенным снижением прямой солнечной радиации. У сирфид меланизм, как фенотипическая реакция, проявляется также в весенний период, в горах и в высоких широтах (Мутин, 2002).

Современная фауна сирфид Скандинавии существенно богаче таковой Камчатки, как и сирфидофауны всей Северо-Восточной Азии (табл. 1). Высокое таксономическое разнообразие сирфид Скандинавского полуострова обусловлено более мягким климатом в целом и существованием на юге полуострова комфортных условий для теплолюбивых неморальных видов, а также большей доступностью полуострова для мигрантов. К крайнему югу полуострова приурочено более 20 видов, не отмеченных в других местах Фенноскандии. Их ареалы лежат в суббореальных и нередко в субтропических широтах Западной и, отчасти, Центральной Палеарктики. Места их пребывания в плейстоцене угадывается далеко не всегда, но в любом случае можно утверждать, что на юг Скандинавского полуострова они попали через территорию Дании, подобно лесному буку. Среди «южан» в фауне Скандинавии присутствуют монопический род *Caliprobola* и единственный представитель рода *Myolepta*.

Таблица 1

Количество таксонов мух-журчалок родового и видового ранга в отдельных регионах Западной и Восточной Палеарктики

Ранг таксонов	Регион и количество таксонов в нем					
	Скандинавия	Северо-Восточная Европа	Франция	Камчатка	Северо-Восточная Азия	Приамурье
Роды	81	76	86	45	48	92
Виды	395	379	504	137	192	463

Значительное число видов, приуроченных к неморальным лесам Швеции, известны также на юге Финляндии, то есть в Северной Европе они экологически связаны с широколиственными и хвойно-широколиственными лесами. Ареалы некоторых из них (*Brachypalpus laphriformis* (Fallén, 1816), *Sphegina elegans* Schummel, 1843) полностью лежат в Европе, что однозначно указывает на их расселение из позднеплейстоценовых рефугиумов Средиземноморья и его северной периферии. Однако большинство неморальных видов, обитающих в Скандинавии, да и в Западной Палеарктики в целом, достигают южной Сибири и гор Средней Азии. Векторы их расселения из ледниковых рефугиумов могут быть выявлены популяционными генетическими исследованиями, но о местоположении рефугиумов лесной биоты можно судить также по явно

выраженным областям (центрам) видового разнообразия того или иного рода или подрода. Так, из 6 видов рода *Callicera*, известных в Южной Европе, включая Францию, только *C. aenea* (Fabricius, 1781) и *C. aurata* (Rossi, 1790) заселили юг Скандинавии. Первый из них по югу Сибири достигает Японии. Из остальных только два вида проникают восточнее Закавказья (Туркмения, Таджикистан). На примере *C. aenea* можно предположить, что некоторые суббореальные виды при расселении в голоцене из Средиземноморья достигли восточной окраины Евразии. Учитывая протяженность миграционного пути, Япония могла быть заселена этим видом уже после ее полного отделения от материка. Возможен другой сценарий, широкое расселение этой журчалки произошло до вюрма, а в голоцене ее ареал, ставший дизъюнктивным в позднем плейстоцене, восстановился вновь до транспалеарктического. У единичных видов сирфид подобные позднелайстоценовые дизъюнкции в распространении сохранились до сих пор. К ним относятся *Fagisyrphus cincta* (Fallén, 1817) и *Tropidia scita* (Harris, 1780). Дизъюнкция первого из них могла сформироваться в голоцене в результате похолодания в бореале, как это предполагается в отношении некоторых бабочек (Дубатов, Костерин, 1998). Однако *T. scita* в Восточной Азии встречается только на островах Япономорского региона, и вряд ли могла иметь транспалеарктический ареал в голоцене.

Помимо видов, связанных с лесными экосистемами, а зачастую на стадии личинки непосредственно с древесными породами, к «южанам» Скандинавии относятся представители родов *Paragus*, *Eumerus* и *Merodon*, населяющие преимущественно открытые пространства, занятые ксерофитной и мезоксерофитной растительностью. Центром видового многообразия этих родов является Средиземноморье и Центральная Азия. Часть видов скандинавской фауны по своему распространению являются полизональными. Некоторые из них не без участия человека стали полирегиональными. Это луковые (*Eumerus funeralis* Meigen, 1822, *E. strigatus* (Fallén, 1817)) и нарциссовая (*Merodon equestris* (Fabricius, 1794)) журчалки. На востоке Азии, кроме этих же полизональных полирегиональных видов, существует небольшое число восточноазиатских эндемиков в родах *Paragus* и *Eumerus*. Более широко в Восточной Палеарктике распространен *Paragus leleji* Mutin, 1986, филогенетически близкий к некоторым центральноазиатским эндемикам. Нарциссовая журчалка появилась в фауне Кореи и Японии, вероятно, только в XX столетии. В 2005 г. *Merodon equestris* был обнаружен в Петропавловске-Камчатском; его интродукции явно благоприятствовал мягкий морской климат восточного побережья Камчатки. Эта инвазия ярко демонстрирует наличие на полуострове адаптивной зоны для суббореальных видов. Добавим, что на Камчатке отмечена только одна из луковых журчалок – *Eumerus funeralis*.

Реколонизация Скандинавии лесными видами происходила как с юга полуострова, так и с востока, через Финляндию. Филогеографические исследования свидетельствуют о том, что одни виды реализовали оба направления (Koskinen et al., 2000), другие – только восточное или южное (Schmitt, Varga, 2012). При

встрече разнонаправленных миграционных потоков в средней части полуострова сформировалась «шовная зона», которая разделяет не только разные ассамблеи видов, но и популяции с разными гаплотипами, и в последнем случае представляет собой зону гибридизации (Taberlet et al., 2000). Из этой картины реколонизации несколько выбиваются те виды журчалок, находки которых приурочены к юго-восточной части полуострова, или населяющие весь юг Швеции, но при этом все они широко распространены на юге Финляндии (*Cheilosia angustigena* (Becker, 1894), *Sphiximorpha subsessilis* (Illiger, 1805), *Ceriana conopsoides* (Linnaeus, 1758)). Учитывая их отсутствие в Дании, можно предположить, что эти виды проникли в Скандинавию либо вдоль побережья Ботнического залива, либо через его острова. Среди журчалок Скандинавии немало западнопалеарктических видов, ареалы которых обрамляют Ботнический залив. Подобное распространение может быть как проявлением их зональной приуроченности, так и отражением восточного вектора заселения Скандинавии.

Изучение гаплотипов различных животных показало, что в реколонизации Скандинавского полуострова участвовали выходцы из восточноазиатских ледниковых рефугиумов, которые в голоцене быстро расселились по всей таежной зоне (Fedorov et al., 2008; Painter et al., 2007). Данное направление миграционного потока демонстрируют также сирфиды, широко распространенные на Дальнем Востоке и в Сибири и известные в центральных и северных районах европейской части России. В Скандинавии их ареалы захватывают обычно южнотаежные и смешанные леса. Мы связываем их появление на севере Европы с формированием таежной зоны, которую они быстро заселяли из восточноазиатских лесных рефугиумов как более холодоустойчивые виды (*Epistrophe annulitarsis* (Stackelberg, 1918), *Sphegina spheginae* (Zetterstedt, 1838), *Blera eoa* (Stackelberg, 1928), *Chalcosyrphus nigripes* (Zetterstedt, 1838), *Pseudopipiza notabila* (Violovitsh, 1985), *Mallota megilliformis* (Fallén, 1817), *Xylota suecica* (Ringdahl, 1943)). Некоторые из них достигли только Финляндии, другие проникли в центральные районы Швеции, но Скандинавские горы они не преодолели. У некоторых холодоустойчивых видов существуют изолированные популяции в Карпатах или Альпах, куда они могли проникнуть в холодные периоды голоцена вместе с другими элементами таежной биоты.

Около десяти видов мух-журчалок скандинавской фауны отмечены только в Лапландии, либо в безлесных районах Скандинавских гор. Это широко распространенные в тундровой зоне и северной тайге виды. Их проникновение на полуостров с востока в авангарде тундровой биоты не вызывает особого сомнения. С юга полуостров в начале голоцена заселяли в основном эврибионтные виды. Ныне они населяют почти всю Субарктику. Именно эти виды формируют сирфидофауну Исландии, тогда как истинно субарктические и арктоальпийские виды там практически отсутствуют.

Фауна сирфид Камчатки почти в 3 раза беднее скандинавской на уровне видов и почти в 2 раза на родовом уровне (табл. 1). Это можно только отчасти

отнести на счет недостаточной ее изученности или связать с меньшей территорией полуострова. Причина низкого таксономического разнообразия Камчатки кроется, прежде всего, в суровости ее современного климата, который существенно сузил спектр пригодных для существования сирфид условий. Климатический фактор отразился на биоразнообразии всей Северо-Восточной Азии, через которую Камчатка связана с Евразией. Если некоторое обеднение таксономического состава сирфид Финляндии относительно Скандинавского полуострова можно объяснить суровость климата Северо-Восточной Европы, то на Камчатке климат мягче, чем в Северо-Восточной Азии, да и расположена она в целом южнее. Тем не менее, разнообразие сирфид на полуострове заметно ниже. Причину этого явления мы видим в ограничении возможностей реколонизации Камчатки лесными видами. Вероятность миграций лесных видов с юга, через Курильскую гряду, сведена фактически к нулю (Мутин, 2003). Для мигрантов из бореальных лесов Северо-Восточной Азии серьезным фильтром является Паропольский дол. Этот узкий перешеек, связывающий Камчатку с материком, представляет собой географический барьер для лесных видов. Очевидно, его смогла преодолеть лишь дюжина видов ксилофильных сирфид, широко распространенных в таежных лесах Палеарктики. Даже во время голоценового оптимума Камчатка оставалась недоступной для активно расселявшихся в Евразии выходцев из позднелайстоценовых лесных рефугиумов Восточной Азии. Конечно, требуются генетические исследования ксилофильных сирфид из современных камчатских популяций для подтверждения их появления на полуострове уже в ходе его голоценовой реколонизации, но морфологическая однородность этих сирфид в пределах обширных видовых ареалов указывает на их недавнее быстрое расселение.

Типичных обитателей бореальных лесов Евразии из числа сирфид можно разделить на 3 группы. Большинство среди них имеют ксилофильных личинок, и все они представляются выходцами из восточноазиатских лесных рефугиумов. Первые из них максимально сближаются по экологическим требованиям с суббореальными эндемиками Япоморского региона, поэтому они не ушли далеко за его пределы. Ареалы этих видов помимо северной части Восточноазиатской области захватывают Забайкалье и отчасти юг Якутии (*Chalcosyrphus amurensis* (Stackelberg, 1925), *Chrysotoxum coreanum* Shiraki, 1930, *Volucella abdita* Violovitsh, 1978). Вторая группа сформирована видами, которые за пределами Восточноазиатской области заселили юг Сибири. В западном направлении их ареалы простираются до Алтая (*Mallota bicolor* Sack, 1910). Лишь немногие из них встречаются в Северо-Восточной Азии (*Sphegina kurenzovi* Mutin, 1984, *Blera violovitshi* Mutin, 1991, *B. judini* Barkalov, 1991). Из сирфид Камчатки к этой группе принадлежат *Xylota nartshukae* Bagatshanova, 1984 и *X. pseudoignava* Mutin, 1984. Третья группа восточноазиатских мигрантов в ходе реколонизации лесной зоны Палеарктики в голоцене проникла за Урал. Более теплолюбивые (фактически суббореальные) виды по смешанным лесам достигли Карпат (*Mallota rossica* Portschinsky, 1877, *Spheginoides obscurus* Szilady,

1939), другие (почти бореальные) по таежным лесам проникли в Скандинавию (*Chalcosyrphus* (*Xylotina*) *nigripes* (Zetterstedt, 1838)). В третью группу мы включаем также виды, неизвестные западнее Урала (*Blera nitens* (Stackelberg, 1923)), европейской части России (*Mallota eurasiatica* Stackelberg, 1950) или Лапландии (*Blera eoa* (Stackelberg, 1928)). На Камчатке найдено 12 ксилофильных видов из данной группы (например, *Chalcosyrphus nitidus* (Portschinsky, 1879), *Ch. jacobsoni* (Stackelberg, 1921), *Ch. rufipes* (Loew, 1873), *Criorhina brevipila* Loew, 1871 и *Xylota caeruleiventris* Zetterstedt, 1838). Половина из них не обнаружена пока за пределами Камчатки в лесах Северо-Восточной Азии, что допускает возможность существования изолированных камчатских популяций этих видов в позднем плейстоцене. Более широкое распространение восточноазиатских мигрантов в Европе, вероятно, сдерживают их географические викарианты и неродственные конкуренты. Сама конфигурация ареалов этих видов указывает вектор их недавнего расселения. Ярким подтверждением миграции восточноазиатских сирфид в Европу стал *Sphegina sibirica* Stackelberg, 1953, который буквально на глазах одного поколения энтомологов превратился в типичного транспалеаркта, широко распространенного в умеренных широтах Евразии. К сожалению, время появления этого вида на Камчатке вряд ли удастся установить столь точно, как в странах Западной Европы (Мутин, 2006), но на Камчатке он обнаружен только в 2008 г. Известно, некоторые звери (рысь, белка, бурундук) проникли на Камчатку только в XX столетии.

В отличие от Скандинавского полуострова Камчатка оказалась недоступной для неморальных видов. По сравнению с Парапольским долом Курильская гряда оказалась фактически непроходимой для лесных видов. Если фауна Кунашира насыщена ксилофильными журчалками, то уже на Симушире известен лишь один представитель этой экологической группы (*Sphegina violovitshi* Stackelberg, 1956). Экстремальные условия островов Средних Курил оказались неприемлемыми даже для многих «северян», населяющих Парамушир, Шумшу и, естественно, Камчатку. Тем не менее, миграция «северян» через Камчатку явно оказала влияние на фауногенез Японии. В Приамурье отсутствуют некоторые журчалки, которые обычны по всей Европе и в таежной зоне Сибири. Они известны на Северо-Востоке Азии, на Камчатке, Курильских островах и в Японии. Находки некоторых из них сделаны на севере Амурской области (*Sphaerophoria philantha* (Meigen, 1822)) и в Нижнем Приамурье (*Helophilus pendulus* (Linnaeus, 1758)). Эти виды, вероятно, были широко распространены еще в позднем плейстоцене вдоль основных водосборов из предледниковых водоемов Субарктики. В какой-то период они расселились из Берингии через Камчатку и Курилы до Японии, но заселить Корею и Приморье им не позволили географические викарианты. В фауне Камчатки присутствует еще несколько видов, которые по своему распространению сближаются с упомянутыми выше «северянами». По сути это обычные в Европе транспалеаркты, через Сибирь они распространены до Северо-Восточной Азии и Камчатки, но отсутствуют на юге Дальнего Востока России (*Parasyrphus vittiger* (Zetterstedt, 1843)).

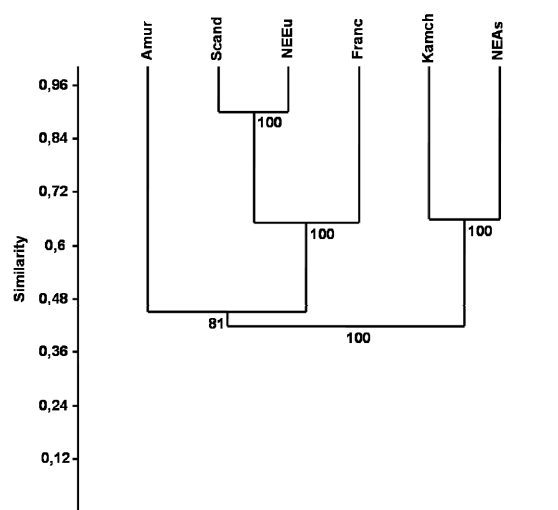


Рис. 1. Дендрограмма сходства палеарктических фаун по видовому составу мух-журчалок. Коэффициент Чекановского-Серенсена, бутстреп 1000. Условные обозначения: Amur – Приамурье и Приморье, Scand – Скандинавский полуостров, NEEu – Северо-восток Европы, Franc – Франция, Kamch – Камчатка, NEAs – Северо-Восток Азии.

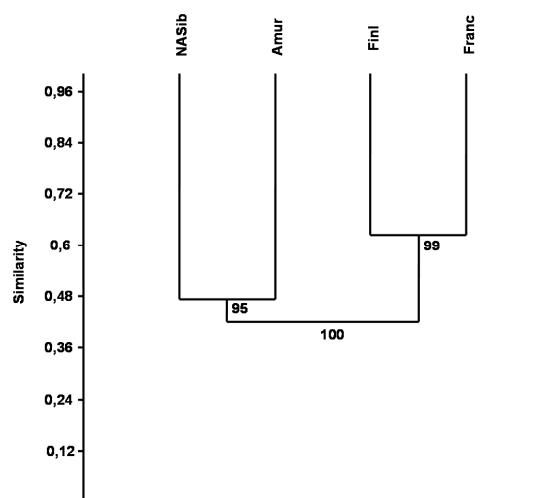


Рис. 2. Дендрограмма сходства фаун Западной и Восточной Палеарктики по видовому составу мух-журчалок. Коэффициент Чекановского-Серенсена, бутстреп 1000. Условные обозначения – см. рис.1.

Кластерный анализ сирфидофаун Скандинавии, Камчатки, соседних с ними материковых территорий и территорий, где в позднем плейстоцене существовали ближайшие к Скандинавии и Камчатке рефугиумы лесной биоты, показал четкую обособленность Западной Палеарктики от северо-востока Азии (рис. 1). Просматривается некоторое сближение восточноазиатской фауны, точнее приамурской, с фаунами Западной Палеарктики, вероятно за счет мигрантов с востока Евразии, проникших в фауны Северной Европы. Кластерный анализ материковых фаун Восточной и Западной Палеарктики однозначно подтверждает их обособленность (рис. 2), а косвенно – влияние на формирование конкретных бореальных фаун ближайших ледниковых рефугиумов лесной биоты.

Таким образом, на молодость фаун Скандинавии и Камчатки указывает отсутствие их собственных эндемиков, что ярко проявляется на примере сирфид. Если суровые климатические условия Северо-Восточной Азии, по-видимому, являются основной причиной скудности ее фауны по сравнению с Северной Европой, то явно выраженное обеднение сирфидофауны Камчатки обусловлено, прежде всего, географическими барьерами, непреодолимыми для суббореальных и многих бореальных сирфид. Просматривается выраженное влияние позднплейстоценовых лесных рефугиумов Восточной Азии на формирование всей бореальной фауны Палеарктики в голоцене.

ЛИТЕРАТУРА

- Багачанова А.К. Фауна и экология мух–журчалок (Diptera, Syrphidae) Якутии. Якутск: Якутский научный центр СО АН СССР, 1990. 164 с.
- Гросвальд М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенения Арктики. М.: Научный мир, 1999. 120 с.
- Дубатов 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.
- Егорова И.А. Краткий очерк истории формирования современной растительности Камчатки // Камчатка: события, люди: материалы XXV Крашенинниковских чтений. Петропавловск-Камчатский, 2008. С. 88–93.
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.М., Якубов В.В., Накамура Ю., Сато К. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии // Комаровские чтения. Вып. 56. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 5–63.
- Мутин В.А. Меланизм у мух–журчалок (Diptera, Syrphidae) // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 12. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 43–49.
- Мутин В.А. Фауна и биогеография мух–журчалок (Diptera, Syrphidae) Курильских островов // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 13. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 103–120.
- Мутин В.А. Дальневосточные иммигранты в европейских фаунах: мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) // Энтомологические исследования в Северной Азии: материалы VII Межрегион. совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока (в рамках Сибирской зоологической конф. (Новосибирск, 20–24 сентября 2006 г.). Новосибирск, 2006. С. 108–110.
- Семериков В.Л., Полежаева М.А. Структура изменчивости митохондриальной ДНК листенниц Восточной Сибири и Дальнего Востока // Генетика. 2007. Т. 43, № 6. С. 782–789.

- Adams R.P. Junipers of the World: The Genus *Juniperus*, 4th Edition. 2014. 417 p. [<http://books.google.ru>].
- Bartsch H., Binkiewicz E., Klintbjer A., Rådén A., Nasibov E. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Tråvingar: Blomflugor: Eristalinae & Microdontinae. Diptera: Syrphidae: Eristalinae & Microdontinae. Artdatabanken, SLU, Uppsala, 2009. 478 p.
- Bartsch H., Binkiewicz E., A., Rådén A., Nasibov E. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Tråvingar: Blomflugor: Syrphinae. Diptera: Syrphidae: Syrphinae. Artdatabanken, SLU, Uppsala, 2009. 406 p.
- Fedorov V.B., Goropashnaya A.V., Boeskorov G.G., Cook J.A. Comparative phylogeography and demographic history of the wood lemming (*Myopus schisticolor*): implications for late Quaternary history of the taiga species in Eurasia // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17. P. 598–610.
- Haarto A., Kerppola S. Finnish hoverflies and some species in adjacent countries. Otavan Kirjapaino Oy, Keuruu, 2007. 647 p.
- Koskinen M. T., Ranta E., Piironen J., Veselov A., Titov S., Haugen T. O., Nilsson J., Carlstein M., Primmer C. R. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses // Molecular Ecology. 2000. Vol. 9. P. 1609–1624.
- Lattin G. de. Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt // Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg. 1957. Jahrg. 1956. S. 380–410.
- Magri D. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*) // Journal of Biogeography. 2007. Vol. 35. P. 450–463.
- Painter N., Siitonen J., Hanski I.A. Phylogeographical patterns and genetic diversity in three species of Eurasian boreal forest beetles // Biological Journal of the Linnean Society. 2007. Vol. 91. P. 267–279.
- Sarthou J.P., Fromage P., Genet B., Vinauger A., Heintz W. Et Monteil C. Syrfid. Vol. 4 : Syrphidae of France Interactive Data. 2010. [On-Line URL : syrfid.ensat.fr].
- Schmitt T., Varga Z. Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception? // Frontiers in Zoology. 2012. Vol. 9. P. 22.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., Cossons J.-F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // Molecular Ecology. 1998. Vol. 7, pt. 4. P. 453–464.
- Teacher A.G.F., Garner T.W.J., Nichols R.A. European phylogeography of the common frog (*Rana temporaria*): routes of postglacial colonization into the British Isles, and evidence for an Irish glacial refugium // Heredity. 2009. Vol. 102. P. 490–496. [Published online 21 January 2009].

SCANDINAVIA AND KAMCHATKA: KEYS TO THE KNOWLEDGE OF THE
PALAEARCTIC FAUNA GENESIS

V.A. Mutin

Amur State University of Humanities and Pedagogy,
Komsomolsk-na-Amure, Russia

Hover-flies fauna of Scandinavian Peninsula and Kamchatka are considered as result of the faunogenesis in Palearctic forest zone during the Holocene. Obvious influence of the East Asian forest refugia on both the boreal fauna formation and the absence of subboreal species in Kamchatka fauna are ascertained.