

На правах рукописи

Монастырский Александр Лазаревич

**Фауна булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea) Вьетнама:
происхождение и современное разнообразие**

03.00.09 – энтомология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва, 2010

Учреждение Российской Академии Наук
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Работа выполнена в Совместном Российско-Вьетнамском Тропическом научно-исследовательском и технологическом центре (г. Ханой, Вьетнам)

Научный консультант:

член-корреспондент РАН
доктор биологических наук, профессор
Белла Рафаиловна Стриганова

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Владимир Александрович Лухтанов
доктор биологических наук
Маргарита Геннадиевна Пономаренко
доктор биологических наук
Сачков Сергей Анатольевич

Ведущая организация:

Палеонтологический институт РАН

Защита диссертации состоится « 20 » _____ апреля 2010 г. в 14 часов на заседании Специализированного совета Д. 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (119071, Москва В-71, Ленинский проспект, 33; факс: 7(095) 954 5534, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33

Автореферат разослан “ ____ ” _____ 2010 г.

Ученый секретарь
Диссертационного Совета
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В условиях прогрессирующего роста антропогенного влияния на окружающую среду в планетарном масштабе постоянно возникают угрозы уничтожения не только отдельных таксонов, но целых уникальных природных комплексов. Процесс выглядит еще более драматичным в условиях продолжающихся сенсационных фаунистических и флористических открытий, в ходе которых познание и попытки сохранения природы часто оборачиваются ее деградацией и исчезновением. Часто новые открытия привлекают инвестиции и новые технологии, которые в первую очередь направлены на решение социально-экономических вопросов, а не на сохранение уникальных очагов природы. Игнорируется такой компонент цивилизованности как культура общения человека и природы, что приводит в конечном итоге к новому витку синантропизации. Отношение человека и природы во Вьетнаме может служить наглядным примером вышесказанного – страдают как первичные нетронутые тропические экосистемы, так и агроэкосистемы.

В этой связи актуальным является не только сохранение исчезающих на глазах отдельных экосистем с их обитателями, но и необходимость изучения истории их возникновения и развития, анализа данных, касающихся палеонтологической летописи, реконструкции фаун и флор прошлых эпох. Булавоусые чешуекрылые представляют собой удобный объект для решения подобных задач, однако до последнего времени они редко использовались, главным образом, по причине отсутствия палеоматериалов. В этом случае основными инструментами становятся филогенетические исследования, анализ ареалов, особенностей биологии и экологии современных таксонов. Огромное значение для моделирования фауногенетических процессов имеют тропические экосистемы с их огромным таксономическим и экологическим разнообразием высокой стабильностью, а также высокой поглощающей и удерживающей способностью.

Современные многолетние натурные исследования тропической биоты позволили получить богатый материал для развития теоретической и методологической базы, которая была сформирована в отечественной науке: например, теория ареалов (А.П. Семенов Тянь-Шанский, В.Г. Гептнер, К.В. Арнольди); эколого-генетические основы популяционной биологии (Н.В. Тимофеев-Рессовский, Ю.П. Алтухов); биогеографическое районирование (А.Л. Тахтаджян, О.Л. Крыжановский); основы эволюционного учения (Л.С. Берг, А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен); исследования по структуре и функционированию

биот (Ю.И. Чернов); теоретические палеоэнтомологические разработки (В.В. Жерихин, А.П. Расницын); теория палеогеографических и палеоклиматических реконструкций (В.М. Сеницын).

Актуальность представляет и район проведения исследований. В течение последних 15 лет Вьетнам остается в сфере интересов зоологов и ботаников всего мира. Открытие на его территории уникальных видов и родов крупных млекопитающих, эндемичных высших таксонов среди различных групп позвоночных вызвало цепную реакцию открытия новых таксонов среди других групп животных и растений, и активизировало поиск уникальных, как оказалось, "затерянных" тропических экосистем. Волна описательных работ инициировала развитие проблемы генезиса тропических флор и фаун, интерпретацию причин и путей их появления и формирования.

Цель исследования. Фауна булавоусых чешуекрылых Вьетнама, выяснение путей ее происхождения и формирования современного разнообразия.

Были поставлены следующие конкретные задачи:

1. Провести инвентаризацию и оценку таксономического разнообразия фауны булавоусых чешуекрылых (Papilionoidea) Вьетнама; выявить фаунистические связи и экологические особенности отдельных таксономических групп.
2. Изучить структуру ареалов булавоусых чешуекрылых Вьетнама и закономерности их эколого-географического распространения; оценить степень эндемизма этой группы в регионе.
3. Провести биогеографическое районирование Вьетнама на примере фауны булавоусых чешуекрылых.
4. Рассмотреть вероятные пути происхождения и формирования современного таксономического состава фауны.
5. Выявить виды (группы видов) булавоусых чешуекрылых, которые могут использоваться в качестве индикаторов состояния естественных тропических экосистем в условиях антропогенного воздействия.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Биогеографический анализ фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама позволил выявить 9 типов ареалов. В основе предложенной классификации лежат размер и ориентированность ареалов. Распределение видов с разными типами ареалов соответствует физико-географической зональности и определяется ландшафтно-климатическими условиями территории страны. Биогеографическое деление Вьетнама включает 7 провинциальных выделов.

2. На территории Вьетнама выявлено 5 центров эндемизма булавоусых чешуекрылых; отмечен высокий уровень видового эндемизма, составляющий около 7% всей фауны. Эндемичные виды образуют комплексы, связанные происхождением с китайско-гималайской, малайской и индо-бирманской фаунами. Автохтонную основу фауны Вьетнама и Индокитая составляют представители индо-малайского и индо-бирманского происхождения, которые доминируют в этом районе Юго-Восточной Азии.

3. Высокое разнообразие и специфичность современной фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама, высокий уровень видового эндемизма являются результатом автохтонных и миграционных процессов (прохореза), происходивших на геоморфологически стабильной территории Индокитая с его реликтовыми экосистемами, а также результатом изменений границ суши и уровня моря с конца неогена до настоящего времени.

4. Реликтовые экосистемы Индокитая населены в целом молодой фауной булавоусых чешуекрылых, состав которой окончательно сформировался в плейстоцене и голоцене.

Научная новизна. За относительно короткий промежуток времени сформировано представление о реальном видовом составе фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама. Современная фауна насчитывает 1087 видов, принадлежащих к 6 семействам, из которых 5 семейств с 829 видами относятся к надсемейству Papilionoidea (Приложение 3). Впервые за последние 50 лет составлен и опубликован новый ревизованный, систематический, иллюстрированный список булавоусых чешуекрылых Вьетнама.

По нашим сборам с территории Вьетнама разными авторами описано 54 новых вида и 33 новых подвида булавоусых чешуекрылых, представляющих семейства Papilionidae (1 вид, 2 подвида), Pieridae (1 вид), Nymphalidae (27 видов, 18 подвинов), Riodinidae (2 вида, 2 подвида), Lycaenidae (3 вида), Hesperidae (20 видов, 11 подвинов). Автором описано 34 вида и 15 подвинов, принадлежащих к 5 семействам надсемейства Papilionoidea. Внесены поправки в статус 12 таксонов.

На базе материала, собранного в более 60 районах Вьетнама, впервые проведен комплексный анализ таксономических, экологических и биогеографических особенностей булавоусых чешуекрылых Вьетнама с учетом природно-климатической зональности этого региона.

Разработаны оригинальные ключи для определения видов, родов и триб семейств Papilionidae и Nymphalidae (Satyrinae) (Monastyrskii, 2005; 2007).

Предложена новая классификация видовых ареалов булавоусых чешуекрылых Вьетнама, в основу которой положены их размер и географическая ориентированность. Выявлены закономерности изменения соотношения видов с разными типами ареалов в зависимости от географической зональности территории страны. Впервые выделены и классифицированы сопряженные ареалы: викарные, интерактивные и миметические; а также установлены варианты конфигурационных ареалов: сплошные, мозаичные, дизъюнктивные.

По характеру распределения фауны булавоусых чешуекрылых по территории Вьетнама предложена схема биогеографического, провинциального районирования страны. По сравнению с известными вариантами деления добавлен ряд новых выделов.

Впервые предложен гипотетический сценарий происхождения современного состава фауны.

Показана возможность использования конкретных видов булавоусых чешуекрылых в качестве индикаторов состояния тропических экосистем Вьетнама.

Апробация результатов исследования. Основные результаты исследований и положения работы были представлены на конференциях Вьетнамского энтомологического общества (Ханой, 2002, 2005); на 3-й государственной научной конференции по экологии и биологическим ресурсам Вьетнама (Ханой, 2009); на региональной конференции по охране карстовых экосистем Юго-Восточной Азии (Бангкок, 1999); на ежегодном форуме Японского лепидоптерологического и энтомологического обществ (Токио, 2005, 2009; Оита, 2005); на рабочем совещании по охране тропических экосистем провинции Тхья Тхиен Хуэ (Хуэ, 2006); на 2-м Международном симпозиуме по инвентаризации насекомых тропической Азии (Фукуока, 2007); на отчетной конференции Тропического центра по вопросам наземной экологии (Нячанг, Вьетнам, 2007).

Публикации по теме диссертации. Результаты исследований опубликованы в 44 научных трудах, включая 5 монографий. 33 работы изданы на английском и 2 статьи на вьетнамском языках. 7 статей опубликованы в изданиях, рекомендованных ВАК РФ. В рамках Вьетнамской Национальной программы “Красная Книга Вьетнама” опубликованы предложения по видам булавоусых чешуекрылых, нуждающихся в охране (Vietnam Red Data Book, Hanoi, 2007).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список цитируемых источников включает 402 работы, из которых 350 на иностранных языках. Текст диссертации изложен на 365 страницах и включает 34 таблицы и 76 рисунков. Систематический

список таксонов булавоусых чешуекрылых (Papilionoidea) Вьетнама, а также справочные материалы о районах исследования вынесены в приложение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы исследования

Исследования проводились в Совместном Российско-Вьетнамском Тропическом научно-исследовательском и технологическом центре (далее Тропический центр) в период с 1993 по 2009 год. Коллекционные материалы собраны автором и коллегами более чем в 60 районах страны от крайних северных до крайних южных. Сборы проводились в составе комплексных зоолого-ботанических экспедиций Тропического центра, а также в ходе экспертных и мониторинговых исследований, организованных различными вьетнамскими научно-исследовательскими учреждениями и международными, неправительственными, природоохранными организациями.

В исследованиях использованы коллекционные материалы ряда ведущих музеев Великобритании, Франции и Японии, коллекции некоторых научно-исследовательских учреждений Вьетнама и других стран, а также материалы частных коллекций. Обработано свыше 40 тыс. экземпляров булавоусых чешуекрылых, принадлежащих к более 1500 видам надсемейства Papilionoidea. В работе подробно анализируются только представители этого надсемейства. Надсемейство Hesperioidea (сем. Hesperidae) разрабатывалось параллельно А.Л. Девяткиным (МГУ).

В работе использовались традиционные стандартные методы, принятые в фаунистических, таксономических и экологических исследованиях, а также ряд специальных методов, адаптированных к условиям тропических экосистем. При проведении статистического анализа данных, использовались методы корреляции и регрессии, кластерный бинарный анализ (коэффициент Жаккара). Статистическая обработка материалов проводилась с использованием программ STATISTICA 7.0 и SPSS.

При реконструкции сценария происхождения современного состава фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама и рассмотрении пространственно-временной истории конкретных групп акцент был сделан на анализ: 1. границ распространения (тип ареала), 2. конфигураций ареалов, а также, 3. характера взаимодействия ареалов у отдельных видов. Описан принцип выбора видов, рекомендованных для оценки состояния тропических экосистем, находящихся на разных стадиях деградации.

Глава 2. Физико-географическая и экологическая характеристика Вьетнама

В кратком обзоре представлены сведения о ландшафтах, геологии и геологической истории района, климате, растительном покрове и экологических системах региона. Рассмотрены геоморфологическое и эколого-географическое деление территории Вьетнама и сопредельных районов по зонально-провинциальному принципу и типам экосистем.

Глава 3. Анализ фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама

3.1. История изучения. Начало исследований фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама восходит к середине 19-го века. Первые серьезные исследования были проведены французскими и швейцарскими энтомологами в конце 19-го и начале 20-го веков в Северном и Центральном Вьетнаме. Об оригинальности и уникальности фауны Вьетнама свидетельствуют первые публикации, содержащие многочисленные описания новых таксонов (Oberthur, 1893; de Joannis, 1901, 1903; Fruhstorfer, 1902-1911). В первом списке булавоусых чешуекрылых Вьетнама приведено 245 видов (Dubois, Vitalis de Salvaza, 1919, 1921, 1924). За последующие 40 лет список расширился до 455 видов (Metaye, 1957, 1958). Исследования были прерваны в связи с многочисленными войнами и возобновлены лишь в 80-х и 90-х гг. прошлого столетия, получив особенно динамичный характер с началом деятельности Тропического центра. За последние 15 лет Тропическим центром были организованы многочисленные комплексные зоолого-ботанические экспедиции в различные районы Вьетнама. Это позволило выявить значительную, прежде неизвестную часть фауны Rhopalocera. Итоги этой работы отражены в отчетах, ревизиях, каталогах и монографиях (Monastyrskii, Devyatkin, 2000; 2003a; Monastyrskii *et al.*, 2000; Uemura, Monastyrskii, 2000; Yago, Monastyrskii, 2002; Monastyrskii, 2004, 2005, 2007 и др.). В результате список булавоусых чешуекрылых страны возрос до 996 видов (Monastyrskii, Devyatkin, 2003b). Новая еще неопубликованная фаунистическая сводка с исправлениями, изменениями и дополнениями, включает 1087 видов.

3.2. Современная система булавоусых чешуекрылых. Для представления фауны булавоусых чешуекрылых нами используется одна из наиболее принятых и прогрессивных в настоящее время систем Rhopalocera, подкрепленная молекулярными исследованиями (Ackery, 1984; Ackery *et al.* 1999; Wahlberg *et al.*, 2003).

3.3 Фауна булавоусых чешуекрылых Вьетнама: сравнительный анализ.

Результаты последней инвентаризации представлены в таблице 1. Данные по семейству *Hesperiidae* здесь и далее цитируются по работе *Monastyrskii, Devyatkin, 2003b*.

Таблица 1. Таксономический состав фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама

n/n	Семейства	Число родов	Число видов	Виды, имеющие во Вьетнаме более 1 подвида
1.	<i>Papilionidae</i>	11	68	8
2.	<i>Pieridae</i>	18	57	3
3.	<i>Nymphalidae</i>	102	391	21
4.	<i>Riodinidae</i>	6	26	2
5.	<i>Lycaenidae</i>	107	287	13
6.	<i>Hesperiidae</i>	82	258	16
	Всего	326	1087	63

В фаунистическом обзоре по каждому семейству, подсемейству и трибе приводятся данные, включающие: общее число видов и родов, а также число новых таксонов, описанных в ходе последней инвентаризации фауны Вьетнама. Рассматриваются наиболее значимые экологические особенности представителей каждого семейства и многих подсемейств. Для сравнения представлены сведения о видовом разнообразии высших и родовых таксонов в фаунах сопредельных и близлежащих районов Восточной и Юго-Восточной Азии. Проведена оценка сходства вьетнамской фауны семейств и подсемейств с фаунами других районов Юго-Восточной Азии. Инструментом в этих исследованиях служил бинарный кластерный анализ (Пузаченко, 2004).

Видовой состав многих семейств оказался наиболее близок к фаунам Таиланда, Южного Китая, Непала и Малаккского полуострова, что объясняется географической близостью территорий, сходством климата и физико-географических зон, а также сходным составом и разнообразием биотопов. Анализ показал, что фауна Индо-Малайской области четко делится на два больших кластера: фауну Индо-Бирмы с большей частью Зондских островов и практически всегда стоящую особняком группу фаун Филиппинского архипелага, островов Тайвань, и Сулавеси, которые отличаются высоким эндемизмом. Такая структура оказалась характерной для всего семейства *Nymphalidae* (рис. 1) и многих его подсемейств.

Первый кластер, в свою очередь, подразделяется на малайскую и индокитайскую группы фаун. Малайская группа включает фауны Малаккского п-ва, о-вов Суматра, Борнео и Ява. Индокитайский кластер объединяет фауны Вьетнама, Таиланда, южного Китая и Непала. Однако фауна нимфалид Индии на дендрограмме занимает переходное положение между кластерами Малайской и Индокитайской групп (рис. 1).

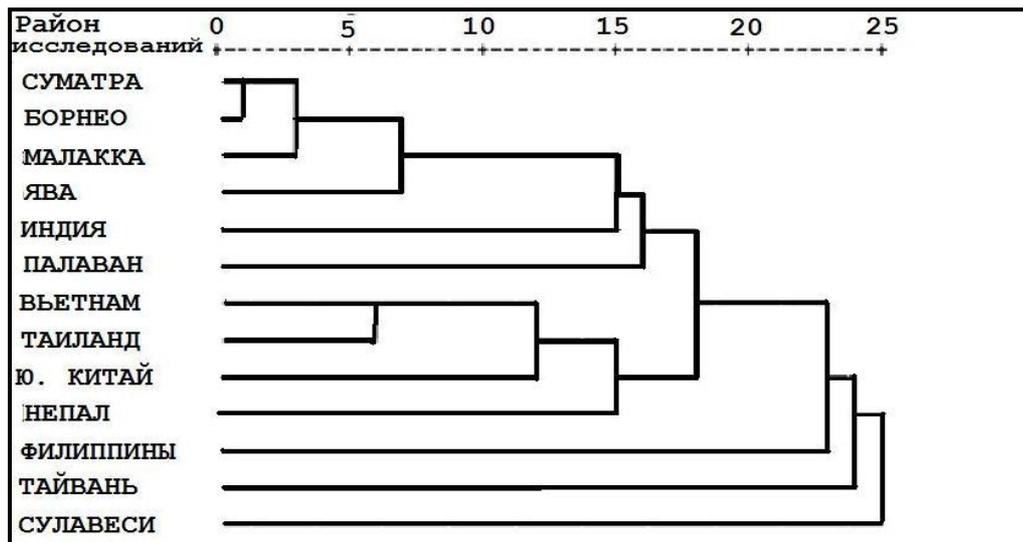


Рис. 1. Сходство фаун нимфалид (*Nymphalidae*) из различных районов Юго-Восточной Азии (с использованием коэффициента Жаккара)

Для некоторых подсемейств *Nymphalidae* фауна Палавана довольно близко стоит к фаунам малайского кластера (*Nymphalinae*, *Satyrinae*, *Charaxinae*, *Danainae*), но для других таксонов (*Heliconiinae*, *Limenitidinae*, *Apaturinae*, *Biblidinae*) фауна этой группы островов обнаруживает большее сходство с фаунами Сулавеси, Филиппин и Тайваня. Похожие паттерны сходства демонстрируют семейства *Papilionidae*, *Pieridae* и *Riodinidae*, хотя по своим связям последнее семейство выглядит более гетерогенным (рис. 2).

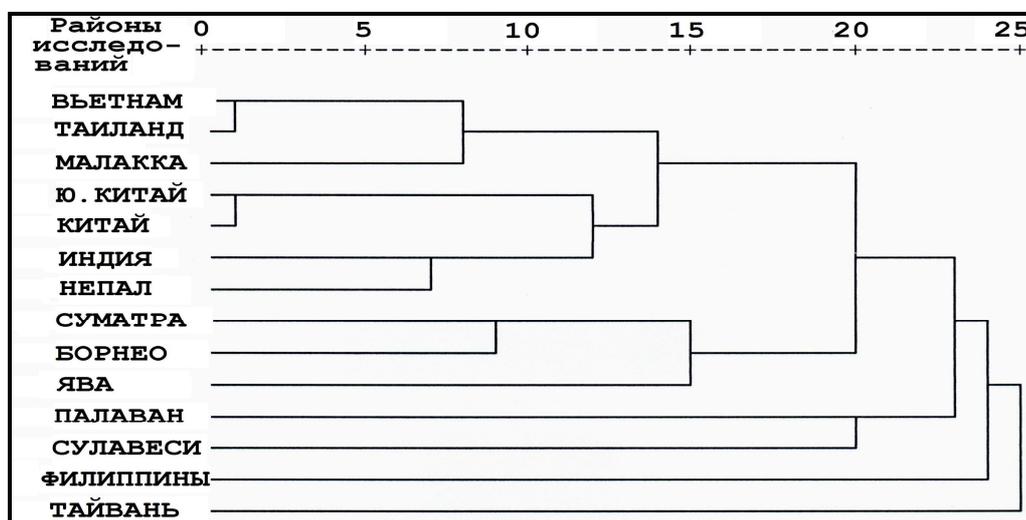


Рис. 2. Сходство фаун риодинид (*Riodinidae*) из различных районов Юго-Восточной Азии (с использованием коэффициента Жаккара)

Глава 4. Биогеографический анализ фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама

На примере булавоусых чешуекрылых показано, что современная тропическая биота Индокитайского полуострова, включая Вьетнам, есть пример одновременного сосуществования исторически разновозрастных ее компонентов

(Sterling *et al.*, 2006; Монастырский, 2009). В качестве критериев, которые, по нашему мнению, могли бы быть использованы при разработке сценариев происхождения местной фауны *Rhopalocera*, были выбраны ареалы составляющих ее видов и характеристики, присущие этим ареалам. В частности, мы рассматривали типы ареалов по их величине и географической ориентированности; конфигурационные варианты ареалов (характер распространения видов внутри их ареалов), а также взаимосвязи ареалов отдельных видов.

Основываясь на общих представлениях о структуре видовых ареалов и распределении особей внутри их границ, К.В. Арнольди (1957) показал, что ареал является существенной характеристикой вида, будучи производным исторического развития видового населения как целого в определенных географических рамках, в зависимости от важнейших биологических особенностей вида:

1. способности использования ресурсов и территории (эврибионтность);
2. способности к физиологической и морфологической дифференцировке - образованию адаптивных изменений или локальных форм.

Нами рассмотрено разнообразие границ распространения всех видов фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама. По географическому положению и масштабности выделено 9 типов ареалов, названия которых соответствуют принятому биогеографическому делению (Емельянов, 1974; Крыжановский, 2002). Показано, что ареалы видов булавоусых чешуекрылых, обитающих на территории Вьетнама, могут быть сгруппированы: 1. по величине – от очень узких до очень широких; 2. по географической ориентированности границ относительно исследуемого района (Монастырский, 2005, 2007; Monastyrskii, 2006).

4.1. Классификация ареалов булавоусых чешуекрылых Вьетнама по размерам и ориентированности границ

Если обозначить все территории, входящие в границы ареалов вьетнамских видов булавоусых чешуекрылых, и привязать их к известным биогеографическим выделам на уровне областей, то получится огромное по поясности и секторности географическое пространство (рис.3). В северном и северо-восточном направлениях от полуострова ареалы вьетнамских видов достигают южных районов Сибири и Дальнего Востока. К северо-западу лежат ареалы видов, простирающиеся до Индокитая от Европы и Средиземноморья. В южном направлении ориентированы ареалы видов, распространенных от Африки до Австралии через южные районы Азии. Данные о границах распространения индокитайских (вьетнамских) видов и родов булавоусых чешуекрылых взяты из многочисленных источников Askery, Vane-Wright, 1984; d'Abreera, 1982-1986; Corbet, Pendlebury, 1992; Eliot, 1969;

Pinratana, 1978-1996; Chou, I., 2000; серия работ под редакцией Tsukada: 1982-1991; Koiwaya, 2007; Monastyrskii, 2005, 2007; Shirozu, Shima, 1979; Smiles, 1982; Uemura, Monastyrskii, 2004; Vane-Wright, de Jong, 2003; Wang Min, Fan Xiaoling, 2002; Yata, 1989-1995; Yagishita *et al.*, 1993; Evans, 1949 и мн. др.

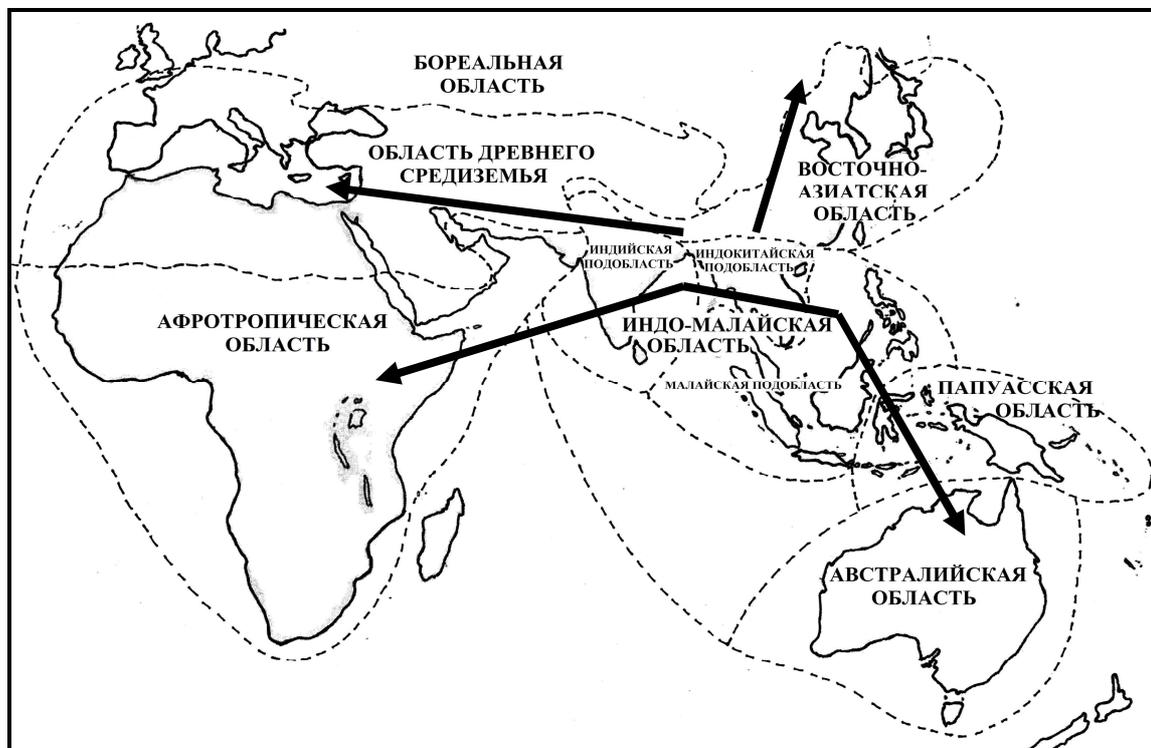


Рис. 3. Биogeографические районы Старого Света (по Крыжановскому, 2002), охватываемые ареалами булавоусых чешуекрылых Вьетнама (Индокитая)

Все представители фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама были распределены по 9 типам ареалов, имеющих следующие географические границы:

1. Ареалы, ограниченные территорией Индокитайского полуострова;
2. Ареалы, охватывающие территории Ортрийской и Стенопейской подобластей Восточноазиатской области;
3. Ареалы, лежащие на территориях Индийской и Индокитайской подобластей Индо-Малайской области;
4. Ареалы, охватывающие большую часть территории Индо-Малайской области;
5. Ареалы, простирающиеся от Индо-Малайской до Австралийской области;
6. Широкие ареалы, включающие территории Восточноазиатской, Индо-Малайской, Папуасской и Австралийской областей;
7. Широкие ареалы, охватывающие большую часть территории Палеотропического царства;
8. Панголарктические;
9. Космополитные - ареалы, охватывающие все материки (1 вид).

Данные, представленные в таблице 2, показывают доли видов с разными типами ареалов, присутствующих в 24 локальных фаунах Вьетнама, расположенных в меридиональном направлении.

Таблица 2. Соотношение видов булавоусых чешуекрылых с разными типами ареалов в локальных фаунах Вьетнама (в %)

nn	Название района исследований	Градус. северн. широты	Тип ареала								
			1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Хоанг Льен	22,2	3,6	44,3	15,8	19,5	4,5	7,7	3,2	0,9	0,5
2	Ван Бан	22,0	2,5	26,4	34,7	26,4	3,3	5,7	0	0	0,8
3	Ба Бе/На Ханг	22,2	4,2	9,9	29,4	38,3	8,9	4,8	3,5	0,6	0,3
4	Хьу Лиен	21,4	5,5	3,5	23,5	45,5	10,3	6,2	5,5	0	0
5	Там Дао	21,3	3,8	11,4	29,1	37,6	9,7	4,6	3,4	0	0,4
6	Кук Фьонг	20,2	2,5	5	24,6	47,9	12,1	4,6	2,9	0	0,4
7	Суан Лиен	19,8	5,4	6,3	26,8	45,5	10,7	3,6	1,8	0	0
8	Пу Хоат	19,5	4,2	6,1	30,7	39,3	11,7	4,9	3,1	0	0
9	Пу Мат	18,7	3,7	6,2	27,5	47,1	10,7	2,1	2,5	0,4	0
10	Хьонг Шон	18,2	4,1	8,6	28,9	39,1	13,2	3,6	2	0,5	0
11	Ву Куанг	18,0	3,2	14,8	26	38,8	10	3,6	3,2	0,4	0
12	Фонг Ня	17,3	4,1	3,6	25,1	43,1	15,9	4,1	3,6	0,5	0
13	Тхья Тхиен Хуэ	16,2	2,6	5,5	24,1	53,1	9,1	2,9	2,3	0,3	0
14	Бак Ма	16,1	3,9	8,7	29,1	45,7	9,6	3,9	2,6	0,4	0
15	Куанг Нам	15,3	3	5,4	25,3	54,2	8,4	1,2	2,4	0	0
16	Нгок Линь	15,1	3	16,1	28	37,3	9,8	2,1	3	0,4	0,4
17	Кон Ка Кинь	14,1	4,4	8,4	26,4	44,5	10,1	3,5	2,6	0	0
18	Чу Янг Син	12,2	1,6	3,2	29,8	49,5	12,2	1,1	2,7	0	0
19	Хон Ба	12,1	4,8	7,4	26,8	44,7	11,9	2,2	2,2	0	0
20	Би Дуп	12,0	3,3	14,6	33,3	26	12,2	4,9	4,9	0	0,8
21	Бао Лам	11,5	2,7	2,7	24,4	54,8	10,1	2,3	2,3	0,5	0
22	Кат Лок	11,4	2	1,6	20,3	59	12,7	1,6	2,3	0,4	0
23	Нам Кат Тиен	11,3	0,7	1,1	18,8	61,3	14,4	1,1	2,6	0	0
24	Ло Го Са Мат	11,2	0	0	22,8	60	11,7	1,4	4,1	0	0

Эндемики Индокитайского полуострова (тип ареала 1). С территории Вьетнама известно более 75 видов булавоусых чешуекрылых, ареалы которых ограничены территорией Индокитайского полуострова, что составляет ~ 7,0% от всей фауны Вьетнама. Ареалы 58 видов (5,4%) не выходят за границы Вьетнама. Это существенно больше, чем число эндемичных видов, обнаруженных на соседнем Малаккском п-ве (~2%) (Corbet, Pendlebury, 1992). Концентрация эндемичных видов наиболее высока в районах 1. Далатского и Даклакского плато (провинции Лам Донг, Кхань Хоа и Дак Лак); 2. Контумского плато (провинции Куанг Нам, Кон Тум и За Лай); 3. Северной части гор Чьонг Шон и Аннамской низменности (провинции Нгхе Ан, Ха Тинь, Куанг Бинь и Куанг Чи), а также 4. Северо-западном (Хоанг Льен Шон) и 5. Северо-восточном секторах Северного Вьетнама (Монастырский, 2003; 2007; Monastyrskii 2006) (рис. 4).

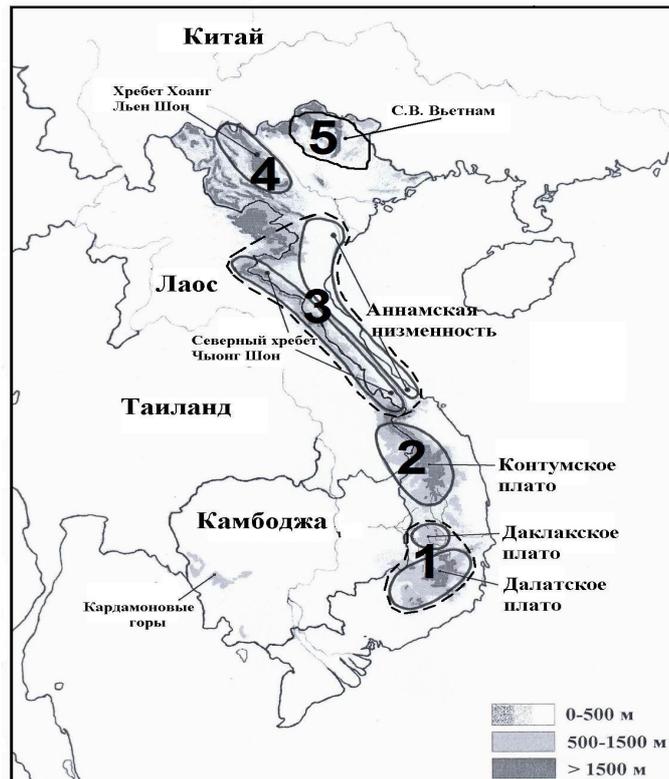


Рис.4. Центры видового эндемизма булавоусых чешуекрылых во Вьетнаме

Доля эндемичных видов в составе фауны возрастает в направлении с юга на север (рис. 5) ($r = 0,532$; $F=8,6$; $df=1,22$ $P<0.007$).

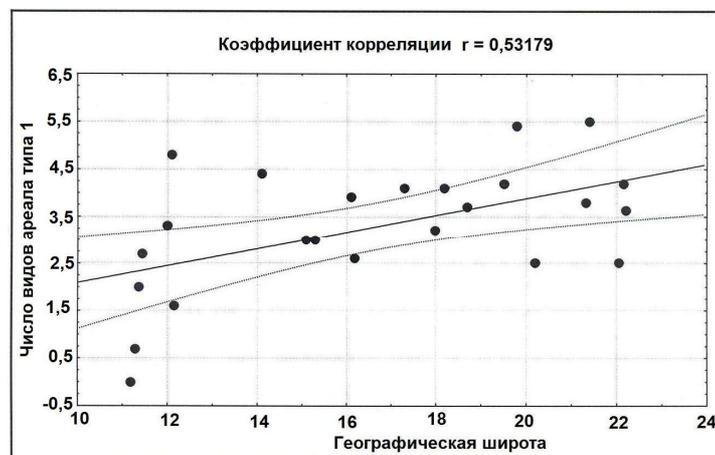


Рис. 5. Корреляционная связь между числом эндемичных видов Индокитая (ось ординат) и значением географической широты (ось абсцисс)

По своим родственным связям эндемичные виды булавоусых чешуекрылых могут быть разделены на три группы. Значительная их часть имеет близких родственников среди представителей китайско-гималайской (тип ареала 2) и индомалайской фаун (тип ареала 4). Распределение видов, принадлежащих к этим двум группам, показано на рисунках ба и бб, соответственно. Третью группу эндемиков составляют виды, характеризующиеся морфологической уникальностью, которые не имеют родственников среди первых двух групп. Эти эндемичные виды, по мнению

ряда исследователей, следует относить к местной, автохтонной, индо-бирманской фауне (тип ареала 3) (Holloway, 1973; Монастырский, 2009) (рис. 6в). Заслуживает внимания характер распределения эндемичных видов (таблица 3).

Таблица 3. Распределение по территории Вьетнама эндемичных видов, демонстрирующих родство с представителями разных фаунистических элементов

n/p	Районы Вьетнама (Центры эндемизма)	Среднее значение северной широты	Общее число эндемич. видов	Фаунистический элемент		
				Китайско-гималайский 25 эндемичных видов	Индо-бирманский 34 эндемичных вида	Малайский (Сунданский) 13 эндемичных видов
1.	Далатское плато	11.5	24	6	6	12
2.	Контумское плато	14.5	14	1	10	3
3.	Сев. Чьонг Шон	18	26	4	19	3
4.	Хоанг Льен Шон	22	14	9	5	0
5.	С.В.Вьетнам	21	26	7	18	1

Характеристика основных центров эндемизма булавоусых чешуекрылых

Далатское и Даклакское плато. Обнаруженные здесь эндемичный парусник *Chilasa imitata*, нимфалиды *Euthalia hoa*, *E. strephonida*, *Phaedyma armariola* и *Neptis transita*, (рис.6а) демонстрируют тесное родство с обитателями Тибета, восточных Гималаев, Западного и Центрального Китая. Другая группа эндемиков Далатского плато - белянка *Delias vietnamensis*, нимфалиды *Euploea orontobates*, *Tanaecia stellata*, *Cylogenes milleri*, *Zeuxidia sapphirus*, *Discophora aesteta* и *Ypthima daclaca* имеют малайские связи (рис. 6б). Популяции этих видов также отделены значительным расстоянием от их ближайших родственников, обитающих на Малаккском п-ве и Зондских о-вах. Список эндемиков этого района может быть дополнен такими индо-бирманскими видами как *Aemona falcata*, *Stichophthalma uemurai*, *Dodona speciosa*, *Pintara capiloides*, некоторые из которых простирают свои ареалы до Контумского плато и далее, до районов Северного Чьонг Шона (рис. 6в).

Контумское плато. Состав эндемичных видов в несколько ином соотношении сходен с композицией эндемиков Далатского плато (Монастырский, 2007, 2009). Вместе с тем, здесь значительно меньше эндемичных представителей с малайскими связями, занимающих преимущественно малые и средние высоты (до 1500 м) (*Delias vietnamensis*, *Zeuxidia sapphirus*) (рис. 6б) и заметно преобладание местных индо-бирманских эндемиков (рис. 6в): *Lethe konkakini*, *L. melisana*, *Aemona kontumei*, *A. simulatrix*, *Dodona speciosa*, *D. katerina*, *Stichophthalma eamesi*, *S. uemurai*, *Pintara capiloides*. Многие из эндемичных индо-бирманских таксонов обнаружены пока только в этом районе Индокитая.

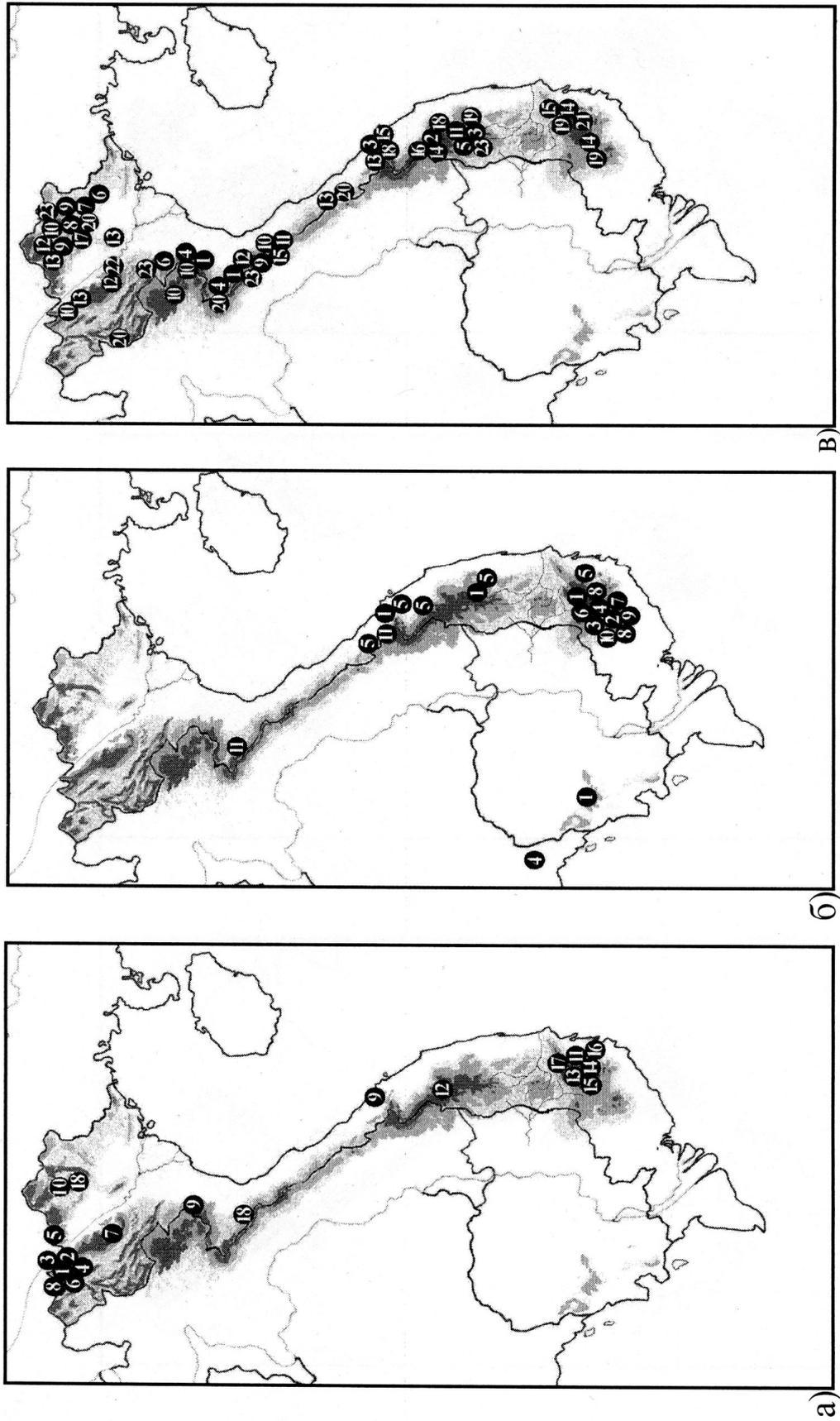


Рис. 6. Распределение эндемичных видов булавоусых чешуекрылых Индокитая с китайско-гималайскими (а), малайскими (б) и индо-бирманскими (в) связями. Примечание: цифрами обозначены эндемичные виды булавоусых чешуекрылых.

Особенностью эндемичной фауны *Rhopalocera* Контумского плато является ее связь с горными обитателями Юго-Восточного Китая, включая островные фауны Тайваня и Хайнаня. Здесь были обнаружены голубянки: *Ravenna nivea*, *Yamamotozephyrus kwantungensis*, представители родов *Chrysozephyrus* и *Euaspa*, характеризующиеся узкими, прерывистыми ареалами.

Северный хребет Чыонг Шон. В этом районе отмечается крайне низкая численность эндемичных таксонов, связанных родством с Зондской фауной. Вместе с тем, единичные представители эндемиков малайского происхождения впечатляют своей оригинальностью, как например, бархатница *Elymnias saola*, голубянка *Neomyrina* sp. nov., что открывает перспективы для реконструкции прошлых событий.

Северный Вьетнам. Эта территория находится в известной ландшафтно-климатической изоляции, а обнаруженные здесь эндемичные виды либо пока больше нигде не найдены, как, например, *Lethe philemon*, *L. philesanoides* *L. huongii*, *Penthema michallati*, либо обнаружены в карстовых зонах северной части хребта Чыонг Шон (*Lethe philesana*, *Ypthima pseudosavara*).

Виды китайско-гималайского распространения (тип ареала 2). Эту группу составляют представители родов, центры наибольшего разнообразия которых расположены в районах Западного (провинции Сычуань, Юньнань), Южного и Юго-Восточного Китая. Ареалы этих видов проходят, преимущественно, по Восточно-гималайской и Южно-китайской провинциям Ортрийской, вечнозеленой подобласти, охватывая северные и центральные районы Индо-Малайской области. Между значениями географической широты и относительным числом китайско-гималайских видов установлена тесная положительная корреляция ($r = 0,480$; $F=5,27$; $df=1,21$; $P<0.03$).

Виды индо-бирманского распространения (тип ареала 3). Большинство видов с этим типом ареала сосредоточено на территориях Бирмы, Таиланда и Индокитая. Меньшее число видов этой группы встречаются на Малаккском полуострове и в южных районах Китая, включая Тайвань. Бирманский фаунистический элемент рассматривается нами как историческое ядро всей Индо-малайской фауны, поскольку именно на обозначенной выше территории, включая Вьетнам, распространены роды булавоусых чешуекрылых, которые в других частях Индо-Малайской области, либо отсутствуют либо не столь многочисленны. Это – представители родов, *Atrophaneura*, *Byasa* (Papilionidae), *Pareronia*, (Pieridae), *Ragadia*, *Penthema*, *Ethope* (Satyrinae); *Aemona*, *Stichophthalma* (Amathusiinae); *Zinaspa*, *Neomyrina*, *Ancema*, *Azanus*, *Talicada* (Lycaenidae). Индо-бирманские виды

распределены по территории Вьетнама достаточно равномерно; их доля в локальных фаунах страны составляет 20 - 35%.

Индо-малайские ареалы (тип 4) охватывают большую часть территории Индо-Малайской области и простираются в ряд южных провинций Ортрийской подобласти. Это - самая большая группа, включающая 390 видов, что составляет около 40% всей фауны страны. Относительное богатство вьетнамских видов *Rhopalosега*, ареалы которых лежат в границах Индо-Малайской области, возрастает в направлении с севера на юг ($r = -0,579$; $F=11.07$; $df = 1,22$; $P < 0.003$).

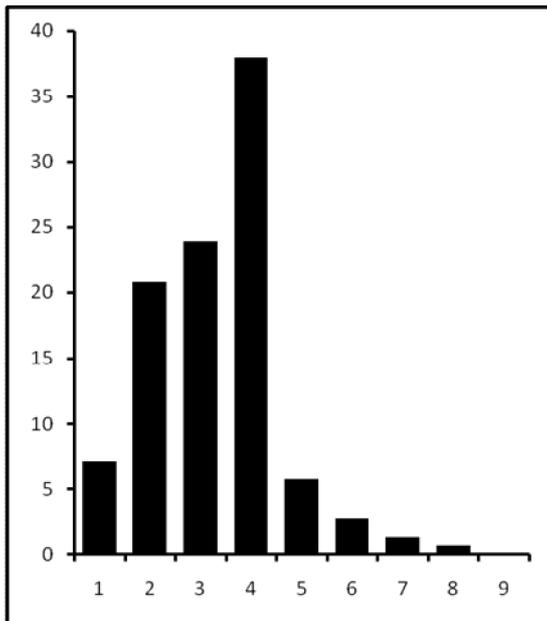


Рис. 7. Общий ареалогический состав булавоусых чешуекрылых Вьетнама.

Ось абсцисс – тип ареала; ось ординат – процент видов от общего числа

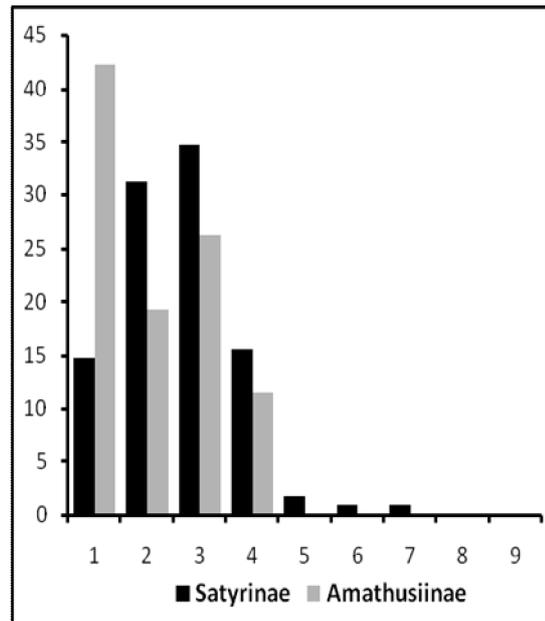


Рис. 8. Ареалогический состав фауны сатиридного комплекса *Nymphalidae*.

Таким образом, впервые показано, что видовой состав булавоусых чешуекрылых Вьетнама включает элементы различных фаун, представители которых характеризуются широким диапазоном распространения – от узких эндемиков до космополитов (рис. 7). Большую часть фауны составляют индо-малайские (~40%), индо-бирманские (~25%) и китайско-гималайские (~20%) виды. Такое соотношение ареалов оказалось наиболее типичным для голубянок, парусников, белянок и многих нимфалид. Сатиридный комплекс семейства *Nymphalidae* (*Satyrinae* и *Amathusiinae*) демонстрирует иное соотношение ареалов, выражающееся в более высоком уровне индокитайских эндемиков, а также видов китайско-гималайского и индо-бирманского распространения (рис. 8).

4.2. Конфигурационные варианты ареалов булавоусых чешуекрылых Вьетнама

В одном из положений теории ареала, К.В. Арнольди (1956), принимая во внимание центробежное репродуктивное давление вида, формулирует одно из

широко распространенных представлений о том, что вид стремится занять на территории ареала все местообитания, пригодные для его популяций. Однако на практике мы сталкиваемся с тем, что даже в естественной, ненарушенной обстановке, виды занимают далеко не все места, где условия для них благоприятны. Объясняется это тем, что различные преграды (барьеры) ограничивают сплошное распространение и способствуют образованию межпопуляционных разрывов (дизъюнкций) в пределах ареала. Это касается видов практически со всеми типами ареалов, рассмотренными выше. Мы выделяем два типа ландшафтных барьеров, разъединяющих и изолирующих популяции фаун и флор (рис. 9).

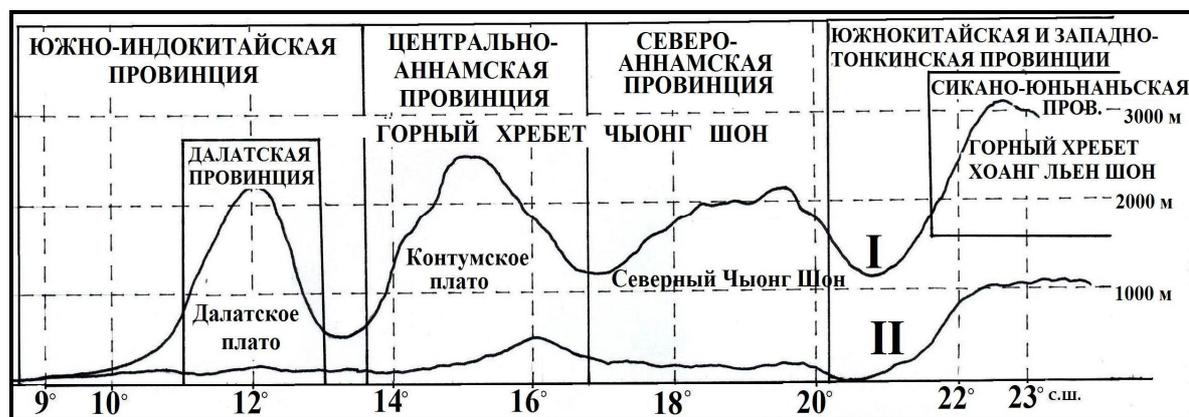


Рис. 9. Схема ландшафтных срезов территории Вьетнама в меридиональном направлении, проведенных по линии горных хребтов (I) и по линии приморской низменности (II) Ось абсцисс – широта; ось ординат – высоты

Первый составляют разрывы в цепи меридиональных хребтов Чыонг Шон, с выделением изолированных горных плато, разделенных руслами и поймами крупных рек. Второй тип барьера формирует полоса относительно непрерывных хребтов, которые отделяют биотопы приморской равнины Вьетнама от других низменностей Индокитайского п-ова.

Доминирующей природной зональностью на территории Вьетнама является физико-географическая поясность (по Емельянову, 1974), выражающаяся в грациях теплообеспеченности. Что касается секторности, то практически вся территория страны естественным образом (за счет естественных горных, западных границ), представляет собой один восточно-индокитайский сектор полуострова, четко отделенный от следующего, центрально-индокитайского сектора. Такие мозаичные паттерны ландшафтов составляют факторы, определяющие конфигурацию ареалов видов и распределение населения вида внутри ареала. Помимо уже рассмотренных точечных эндемичных ареалов, для булавоусых чешуекрылых Вьетнама выделены: сплошные, мозаичные и дизъюнктивные конфигурации границ распространения.

Сплошные ареалы. Сплошной характер распространения встречается у индо-бирманских (8,2% от общего числа видов, имеющих этот тип ареала), индо-малайских (12,6%), индо-австралийских (29,3%), австрало-палеарктических (17,9%) и палеотропических таксонов (38%). Наоборот, отсутствуют примеры сплошного распространения у видов с китайско-гималайскими и голарктическими ареалами. Для них на территории Вьетнама более характерны мозаичные и дизъюнктивные конфигурации ареалов. Несмотря на кажущуюся возможность формирования сплошного ареала в тропическом поясе, такая конфигурация встречается не чаще, чем узкие или фрагментированные варианты ареалов. Более того, процесс массового сведения лесов и пресс хозяйственной деятельности оказали серьезное влияние на фрагментацию сплошных ареалов у многих обычных видов.

Среди видов, сохранивших в этих условиях сплошную форму ареала можно выделить бархатницу *Ypthima baldus* (Satyrinae). Массовая деградация естественных биотопов практически не повлияла на распространение этого очень обычного и высокоадаптивного индо-малайского вида, цикл развития которого происходит на многочисленных Роасае. Вид демонстрирует нередкий для сплошных ареалов пример клинальной изменчивости. Длина переднего крыла у самцов *Y. baldus* незначительно варьирует в центральных и южных районах страны (рис. 10).

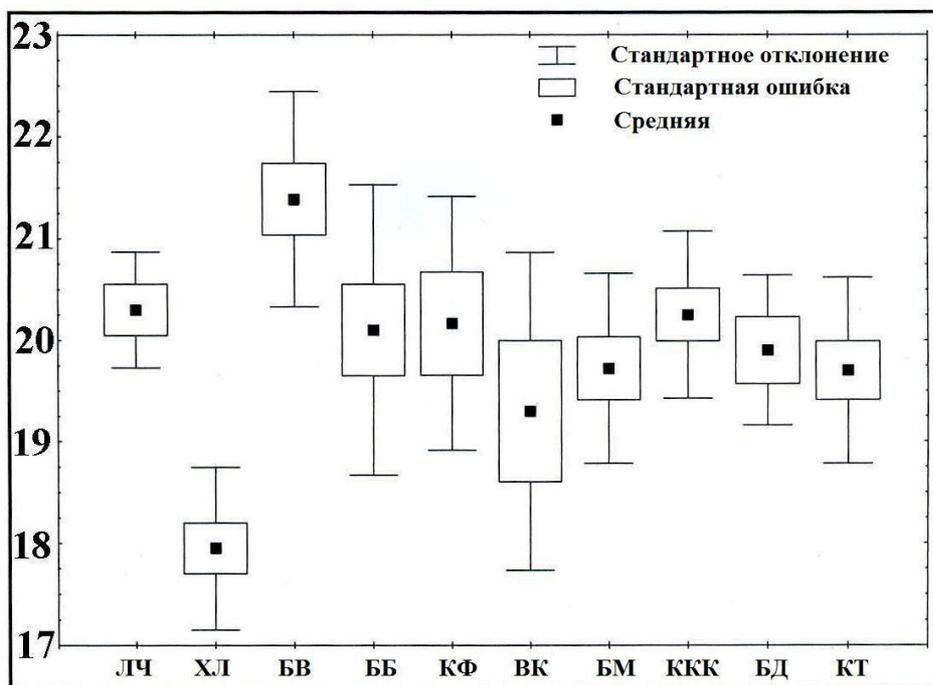
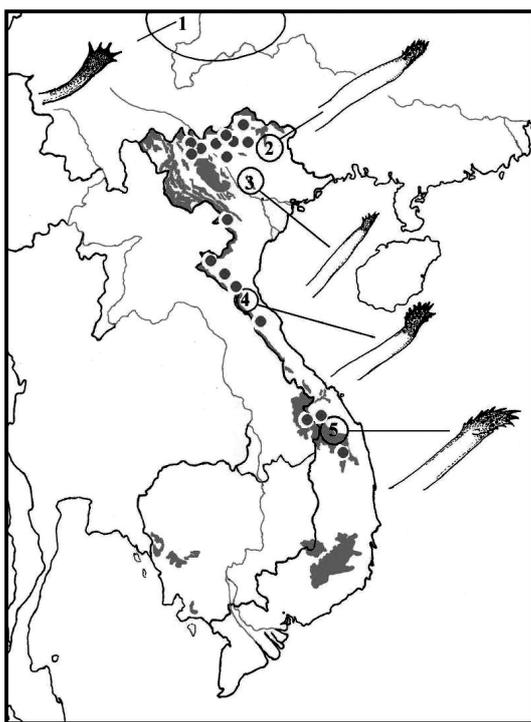


Рис. 10. Географическая изменчивость длины переднего крыла *Ypthima baldus* (Satyrinae). Ось абсцисс – районы исследований, расположенные в направлении с севера на юг с указанием градуса северной широты: ЛЧ – Лай Чау (21°50'); ХЛ – Хоанг Льен (22°08'); БВ – Ба Ви (21°01'); ББ – Ба Бе (22°21'); КФ – Кук Фьонг (20°14'); ВК – Ву Куанг (18°09'); БМ – Бать Ма (16°05'); ККК – Кон Ка Кинь (14°09'); БД – Би Дуп (12°00'); КТ – Кат Тиен (11°21'); ось ординат – длина переднего крыла (в мм)

На севере Вьетнама наблюдаются существенные отличия по этому признаку, связанные, главным образом, с ландшафтным местоположением биотопов. Популяции, обитающие в горных районах Хоанг Льен Шон и северной части хребта Чьонг Шон (рис. 4), характеризуются меньшей длиной переднего крыла. Однако, если в массиве Хоанг Льен Шон популяции представлены однородными по размерам мелкими особями, то в районе Национального парка Ву Куанг (северный Чьонг Шон) длина переднего крыла варьирует в широком диапазоне, что, возможно, объясняется влиянием популяций приморской низменности, характеризующихся более крупными размерами. Обращаясь к ландшафтной схеме Вьетнама (рис. 9) на примере данного вида можно предположить наличие во Вьетнаме, непрерывной зоны интерградации, расположенной между биотопами горных ландшафтов и низменностей.

Мозаичные ареалы. Ареалы, характерные главным образом для стенобионтных видов булавоусых чешуекрылых, приобрели специфическую конфигурацию, сопряженную с топографией местности и составом растительности, демонстрируя при этом мозаичный рисунок с образованием множества пятен.



Примером мозаичных ареалов является характер распространения некоторых видов по карстовым территориям северного Вьетнама и северной части центрального Вьетнама. Известно, что, известняки с их специфическими по составу почвами определяют и специфический состав растительности (Rundell, 1999; Averyanov, 2003). Среди групп Rhopalocera, имеющих мозаичные ареалы, можно выделить представителей подсемейств Satyrinae (роды *Lethe*, *Zipetis*, *Ypthima*) и Amathusiinae (роды *Thauria*, *Stichophthalma*), развивающихся на многочисленных однодольных.

Рис. 11 Форма апикальной части валв гениталий самцов *Faunis aerope*: 1 – ssp. *aerope* (центральный и Южный Китай); 2, 3 – ssp. *excelsa* (Северный Вьетнам); 4 – ssp. *excelsa* (Северный Чьонг Шон); 5 – ssp. *centrala* (Конгумское плато)

У видов с мозаичными ареалами хорошо выражена клинальная изменчивость признаков, которая проиллюстрирована на примере локального, сезонного горного вида *Faunis aerope* (Nymphalidae, Amathusiinae). Ареал этого вида проходит узкой

полосой по горным хребтам восточного Индокитая, расположенным выше 1500 м н. ур. м., а обусловленные ландшафтом разрывы между популяциями привели к формированию морфологических различий отдельных структур полового аппарата самцов (рис. 11), тогда как окраска и рисунок крыльев изменились незначительно. Известно, что клинальная изменчивость признаков, как правило, проявляется в случаях ориентации ареалов в меридиональном направлении (Майр, 1974), но степень ее проявления выражена по-разному.

Дизъюнктивные ареалы. Естественные причины возникновения межпопуляционных дизъюнкций представляют значительный интерес в плане лучшего понимания эволюционных процессов, определивших современный состав фауны. Это отмечалось особенно при формировании систем взглядов на связь распределения таксонов с их эволюционным возрастом (Жерихин, 1970; Мейен, 1987; Чернов, 1988). Среди представителей фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама обнаружены виды, разрывы в ареалах которых достигают многих сотен и тысяч километров. Подобно распространению эндемиков Индокитая, проникших на территорию Вьетнама как из южных фаун Индо-Малайской области, так и северных китайско-гималайских фаун, ориентация дизъюнкций в ареалах вьетнамских видов *Rhopalosera* повторяет эти направления. Вместе с тем, большинство примеров ареалов с дизъюнкцией характерно для видов аллохтонной части фауны, особенно для видов, вселявшихся со стороны Восточноазиатской области Голарктики.

Другой разновидностью дизъюнктивного ареала у булавоусых чешуекрылых Вьетнама являются разрывы, не превышающие нескольких десятков километров. Влияние факторов, вызвавших длительное репродуктивное разобщение между популяциями у некоторых видов (климат, долины рек, горный барьер и т.д.), оказалось достаточно действенным для начала дивергентных процессов.

Фрушторфер (Fruhstorfer *in* Seitz, 1910) обнаружил, что популяции многих видов *Rhopalosera* из северных, центральных и южных районов страны представляют морфологически обособленные подвиды. На сегодняшний день у более чем 60 видов булавоусых чешуекрылых Вьетнама, представляющих все известные в стране семейства, известно два и более хорошо обособленных подвидов. Установлено, что смена подвидов в границах ареала в большинстве случаев происходит в соответствии с поясной зональностью (рис. 9). Ниже показано число видов булавоусых чешуекрылых, популяции которых имеют подвидовые различия на стыке физико-географических поясов:

1. Горы Хоанг Льен Шон – остальная часть северного Вьетнама – 5 видов;
2. Северный Вьетнама – северная часть хребта Чьонг Шон – 16 видов;
3. Северная часть хребта Чьонг Шон – Контумское плато – 9 видов;

4. Контумское плато – Далатское плато – 16 видов;
5. Далатское плато – Южно-Индокитайская низменность – 12 видов.

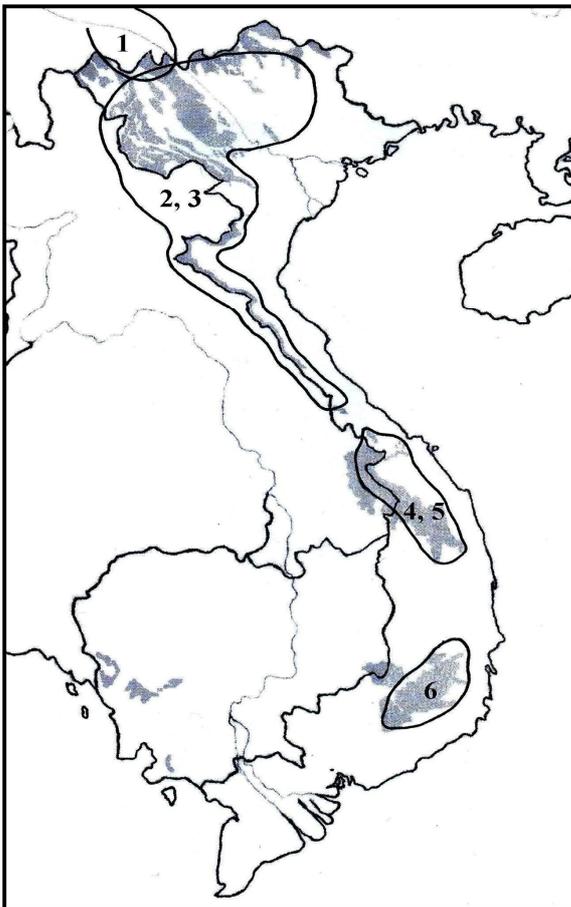
До сих пор не отвергнуто мнение, что долина Красной реки также является барьером между фаунами северных районов Вьетнама, лежащих к востоку и западу от русла. У некоторых видов, например, *Meandrusa lachinus* (Papilionidae), *Delias pasithoe* (Pieridae) и *Elymnias hypermnestra* (Satyrinae) на территории страны обнаружено по 3 подвида с четкими различиями в окраске и развитии элементов рисунка крыльев, а также отдельных морфологических структур (гениталии).

4.3. Сопряженные ареалы булавоусых чешуекрылых Вьетнама

В.Г. Гептнер (1936) впервые выделил в отдельную группу ареалы, которые, по его мнению, “логически принадлежат к иной категории”, определяемой не столько формой, сколько обусловленностью этой формы. Эти ареалы было предложено именовать *сопряженными* или *связанными*. Под приведенным термином он предложил понимать те ареалы, очертания которых обусловлены границами ареалов других видов, с которыми первый вид связан экологически. Причем эти связи касаются также взаимодействия ареалов животных и растений. Выделенная Гептнером новая группа ареалов органично дополняет и расширяет наши представления о структуре ареала, как многоуровневой характеристике таксонов. Это в полной мере согласуется с формулировкой К.В. Арнольди (1957), что «становление и оформление ареала отражает видовую эволюцию вообще, приводящую к определенной структурно-популяционной картине» распространения таксонов. Например, викарные ареалы не являются демонстрацией разнообразия форм пространственного распределения таксона, будь то подвиды, виды или роды. Говоря о географическом замещении таксонов, мы рассматриваем взаимное соотношение ареалов при смене природно-климатических поясов или других экологических условий. Помимо викарных ареалов, мы рассматриваем также ареалы видов, образующие между собой зоны вторичного контакта (зоны вторичной интерградации), названные нами *интерактивными*. В отдельную подгруппу выделены *миметические* ареалы видов, связанных друг с другом процессами развития мимикрии (модели и мимики).

Викарные ареалы. Ареал каждого из викарирующих таксонов может быть отнесен к одному из рассмотренных выше географических типов и конфигурационных вариантов. Однако, сам факт викарирования представляет иной уровень ареалогической организации фауны, связанный не столько с вагиальностью таксонов, сколько с их экологической валентностью – способностью приспособливаться к различным сочетаниям условий. Примеры географического

замещения выявлены среди различных групп представителей фауны Rhopaloscega Вьетнама. На рисунке 12 представлены границы ареалов шести видов рода *Aemona* (Nymphalidae, Amathusiinae), обитающих во Вьетнаме. Ареалы расположены в соответствии с поясной зональностью. В частности, вид *A. berdyevi* на севере Вьетнама (горы Хоанг Льен Шон) замещает вид *A. oberthurii*, ареал которого охватывает районы Западного (Сычуань, Юньнань) и Юго-Восточного (Фуцзянь) Китая. К югу (горы Северного и северной части Центрального Вьетнама) расположены ареалы симпатричных видов *A. tonkinensis* и *A. implicata*. Оба вида встречаются в сходных биотопах, имеют одинаковые окраску и рисунок на обоих крыльях, но обладают существенными отличиями в строении гениталий. Ареалы



этих видов во многом совпадают и достигают центральной части страны (провинции Тхья Тхиен Хуэ и Куанг Нам), где в горных биотопах они уступают место *A. kontumei* и *A. simulatrix*. Еще более южная территория Далатского плато занята *A. falcata*. Картина замещения ареалов у представителей этого рода может быть продолжена в северо-западном от Вьетнама направлении, то есть в соответствии с секторным делением Индокитайского полуострова. Сходным образом выглядит замещение ареалов у представителей рода *Stichophthalma*, принадлежащего к тому же подсемейству.

Рис. 12. Викарные ареалы представителей рода *Aemona*: 1 – *A. berdyevi*, 2 – *A. tonkinensis*, 3 – *A. implicata*, 4 – *A. kontumei*, 5 – *A. simulatrix*, 6 – *A. falcata*.

Интерактивные ареалы. Разобшение популяций многих видов булавоусых чешуекрылых региональной фауны происходило в разное геологическое время, что, отчасти, демонстрирует разнообразие масштабов их ареалов. После завершения процесса формирования новых видов, границы их ареалов флуктуировали, с одной стороны, в зависимости от характера дальнейшего изменения климата, а с другой – от таких видоспецифичных характеристик как вагильность и экологическая валентность. В результате влияния многих факторов, границы ареалов видов

постоянно изменялись (в частности расширились) так, что в настоящее время наблюдаются массовые случаи перекрывания ареалов некогда разобщенных, близкородственных таксонов, с образованием зон вторичного контакта.

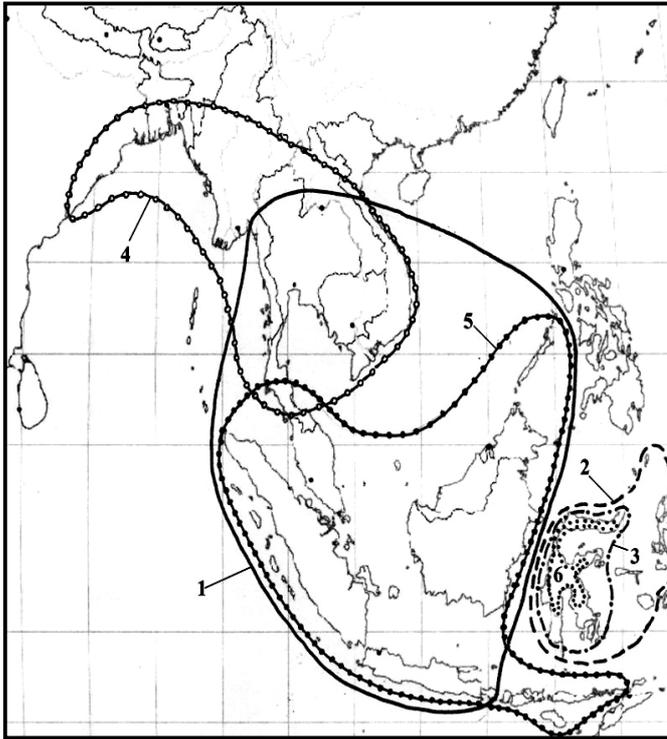
Особого внимания заслуживает сам факт симпатрии двух сходных видов. Характер расположения их ареалов может оказать существенную помощь при разработке сценариев формирования фауны. На примере такой многочисленной и фенотипически разнородной группы, как булавоусые чешуекрылые, мы получили возможность выявить различные варианты взаимодействия ареалов видов, связанных общностью происхождения: от потенциального сближения их ареалов до уже слившихся и составляющих значительные по площади зоны вторичного контакта.

Миметические ареалы. В работах по мимикрии булавоусых чешуекрылых рассматривались разнообразные аспекты этого явления, однако вопросы биогеографии и, в частности, ареалогия этих коадаптивных связей изучены недостаточно. Например, как соотносятся границы ареалов мимиков и их моделей и как географически распределены представители обеих групп? Еще реже этот аспект мимикрии использовался при рассмотрении путей происхождения фаун. В Юго-Восточной Азии моделями для подражательства являются практически все представители подсемейства *Danainae* (*Nymphalidae*), трибы *Troidini* (*Papilioninae*), а также рода *Delias* (*Pieridae*), гусеницы которых развиваются на растениях, содержащих специфические алкалоиды, что обеспечивает их имаго защитные свойства. Комплекс предполагаемых мимиков включает представителей *Papilionidae* (*Papilio*, *Chilasa*, *Graphium*), *Pieridae* (*Aporia*, *Prioneris*, *Pareronia*), многие виды нимфалоидного комплекса (*Satyrinae*, *Apaturinae*, *Calinaginae*, *Cyrestinae*), а также некоторые группы дневных разноусых чешуекрылых (*Heterocera*), представляющих семейства *Zygaenidae* и *Epicoreiidae*.

Миметические связи данаин указывают на районы происхождения и направления распространения мимикрически связанных с ними видов, что было продемонстрировано при анализе ареалов моделей рода *Parantica* и их предполагаемых мимиков. Ареал *P. aspasia* охватывает территорию Больших Зондских островов и юго-восточную часть Азиатского континента, включая Малаккский п-ов (рис. 13). В его южной, большей, части мимиком является самка белянки *Pareronia valeria*. Похожую пару *P. aspasia* образует в северной части своего ареала, включающей Вьетнам, с белянкой того же рода - *Pareronia anais*. Ареал этого вида простирается севернее и западнее ареала модели. В роли мимика

выступает самка *P. anais*, которая одновременно имитирует и другие модельные виды, в частности *Parantica agleoides* и *P. aglea*.

На Сулавеси три вида мимиков из разных семейств – *Graphium deucalion* (Papilionidae), *Pareronia tritaea* (Pieridae) и *Hestinalis divona* (Nymphalidae, Apaturinae) имитируют окраску и элементы рисунка крыльев двух видов *Parantica* – *P. cleona* и *P. menadensis*. Согласно кладогенетическим исследованиям (Ackery, Vane-Wright, 1984) *P. cleona* обнаруживает сходство и образует один клад с *P. aspasia*, тогда как *P. menadensis* более обособлен. На данном примере можно увидеть



проявление гомологии: развитие у модельных видов сходных признаков ведет к развитию тех же признаков у разных групп мимиков. Аналогичные примеры касаются других островных и континентальных представителей рода *Parantica*.

Рис. 13. Миметические ареалы моделей *Parantica aspasia* (1), *P. cleona* (2), *P. menadensis* (3) и их мимиков: *Pareronia anais* (4), *P. valeria* (5) и *P. tritaea* (6)

Рассмотрев ареалогический аспект примеров мимикрии, в которых участвуют виды этого рода, можно утверждать, что местом происхождения этого таксона является обширная область Больших Зондских о-ов. Утверждение базируется на фактах обилия палеоэндемичных представителей рода, а также на сходстве паттернов мимикрии по обе стороны линии Уоллеса, являющейся границей, разделяющей индо-малайскую и австралийскую фауны.

4.4. Биогеографическое районирование Вьетнама

Козволюционный аспект отношений между такими группами как высшие растения и булавоусые чешуекрылые является существенным моментом для универсализации биогеографического районирования. Сравнительное изучение фаун и флор разных географических районов вызвало необходимость выделения специализированных (фаунистических или флористических) биогеографических единиц, объединенных в систему, которая, по мнению основоположников

современной биогеографии В.Г. Гептнера (1936) и А.Л. Тахтаджяна (1978), представляет собой иерархическую классификацию соподчиненных хоронов. Выделению крупных хоронов уровня царств и областей уделялось заметно больше внимания, чем более мелким биогеографическим подразделениям (провинции, округа). Детальные схемы районирования разработаны далеко неодинаково для разных районов земного шара, включая Юго-Восточную Азию. Предшествующие схемы биогеографической зональности Индокитайского п-ова, включая территорию Вьетнама, отражены в серии работ, посвященных, главным образом, исследованию флористической провинциальности (Тахтаджян, 1978, Averyanov *et al*, 2003, Vidal, 1979 и др.). Принимая во внимание характер широтно-зонального и ландшафтного распределения фауны булавоусых чешуекрылых, а также результаты ареалогического анализа, нами предложены следующие первичные провинциальные биогеографические выделы (Монастырский, 2007) (рис. 14).

1. Сикано-Юньнаньская (СЮ) горная провинция принадлежит к Ортрийской подобласти Восточноазиатской области и охватывает большую часть западной Сычуани, включая Сычуаньские Альпы, Юньнаньское нагорье и прилегающие районы гор Северо-Восточной Бирмы. Территория провинции языками заходит в Северный Лаос и северо-западные территории Северного Вьетнама.

2. Южнокитайская (ЮК) смешанная провинция включает территории, Северного Вьетнама, лежащие к востоку от русла Красной реки и простирающиеся до морского побережья южно-китайских провинций Гуанси и Гуандун.

3. К Западнотонкинской (ЗТ) смешанной провинции принадлежат территории, лежащие к западу и юго-западу от русла Красной реки. К этому выделу мы также относим тропические районы Южного Юньнана, восточную оконечность Бирмы, Северный Таиланд и некоторые районы Северного Лаоса.

Три следующие провинции прежде объединялись в одну Аннамскую (Тахтаджян, 1978; Vidal, 1960), но недавно были представлены как самостоятельные провинциальные выделы (Аверьянов, 2003).

4. Североаннамская (СА) горная провинция включает территорию простирающуюся от северных границ провинции Нгхе Ан до южных границ провинции Тхья Тхиен Хуэ, захватывая тянущиеся вдоль основного хребта Чыонг Шон горные районы Лаоса.

5. Центральноеаннамская (ЦА) горная провинция расположена на территории, ограниченной северными границами провинции Куанг Нам, и южными границами провинции За Лай на юге. Западная граница провинции проходит вдоль Аннамского хребта по лаосской территории и включает изолированный горный массив Боловен.

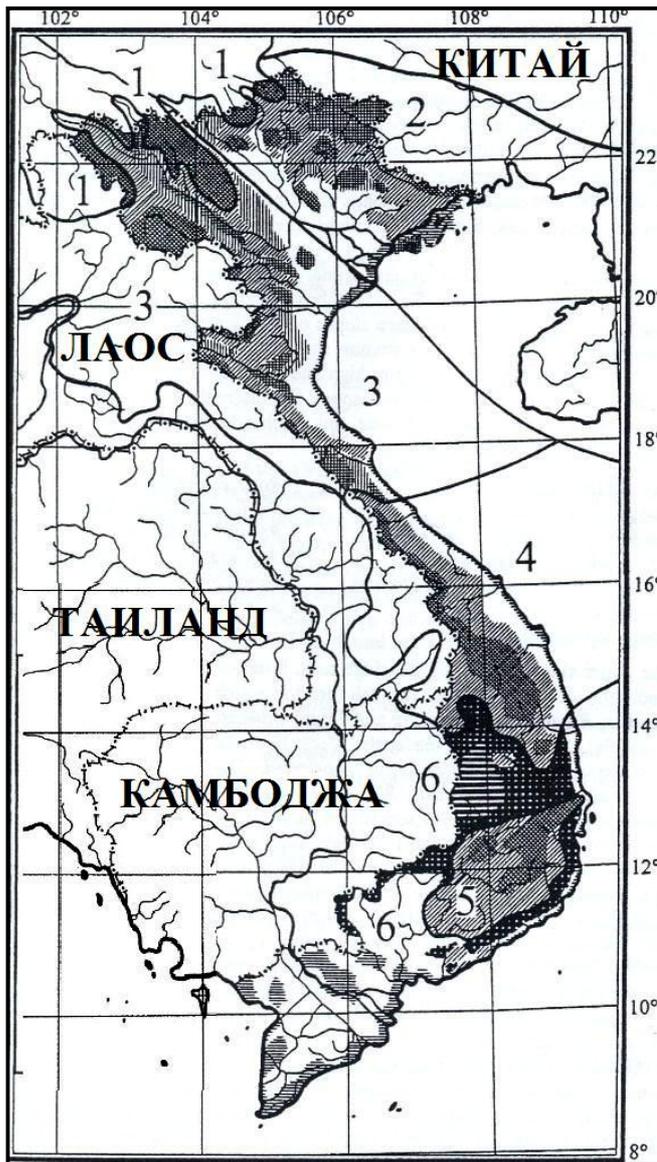


Рис. 14. Биogeографическое провинциальное районирование Вьетнама. 1. Сикано-Юньнаньская; 2. Южнокитайская; 3. Западнотонкинская; 4. Североаннамская; 5. Центральноаннамская; 6. Далатская; 7. Южноиндокитайская (Аверьянову и др., 2003).

Показано, что видовые составы группируются по провинциальному признаку и характер группировки во многом связан с ландшафтом местности. Например, видовой состав крайней северной, горной точки – массива Хоанг Льен (Сикано-Юньнаньская провинция), во многом обнаруживает сходство с районом Ван Бан, расположенным в том же провинциальном выделе. Вместе с тем, к ним близки составы фаун горных районов Центральноаннамской (Кон Плонг) и Далатской (Би Дуп) провинций. Большинство фаун других мест, входящих в состав каждой из этих провинций группируются в кластеры, демонстрируя сходство видовых композиций.

Тесно сгруппированы видовые составы фаун из большинства районов Южноиндокитайской (ЮИ) и Североаннамской провинций (СА). В меньшей

6. Далатская (Д) горная провинция, представляет изолированную территорию в южной части центрального Вьетнама, границы которой совпадают с южными пределами Аннамской флористической провинции.

7. Южноиндокитайская (ЮИ) равнинная провинция (Vidal, 1960), входит в состав Кампучийской флористической провинции (Meusel *et al.*, 1965; Takhtajan, 1986) и включает обширные равнинные территории южного Вьетнама и Камбоджи.

Оценка сходства фаун булавоусых чешуекрылых первичных выделов проводилась с использованием кластерного анализа (коэффициент Жаккара) по 37 районам Вьетнама (рис. 15).

степени сгруппированы фауны районов Западнотонкинской (ЗТ) и Южнокитайской (ЮК) провинций. Населяющие их видовые составы обнаруживают значительное сходство с фаунами Североаннамской провинции. Причем это сходство касается в первую очередь фаун низменностей. Фауны горных районов проявляют заметное сходство на всей территории страны. Таким образом, хорошо различимы фаунистические группировки Сикано-Юньнаньской, Североаннамской, Центральноаннамской, Южноиндокитайской и Далатской, провинций. Большинство фаун Южнокитайской и Западнотонкинской провинций демонстрируют близость.

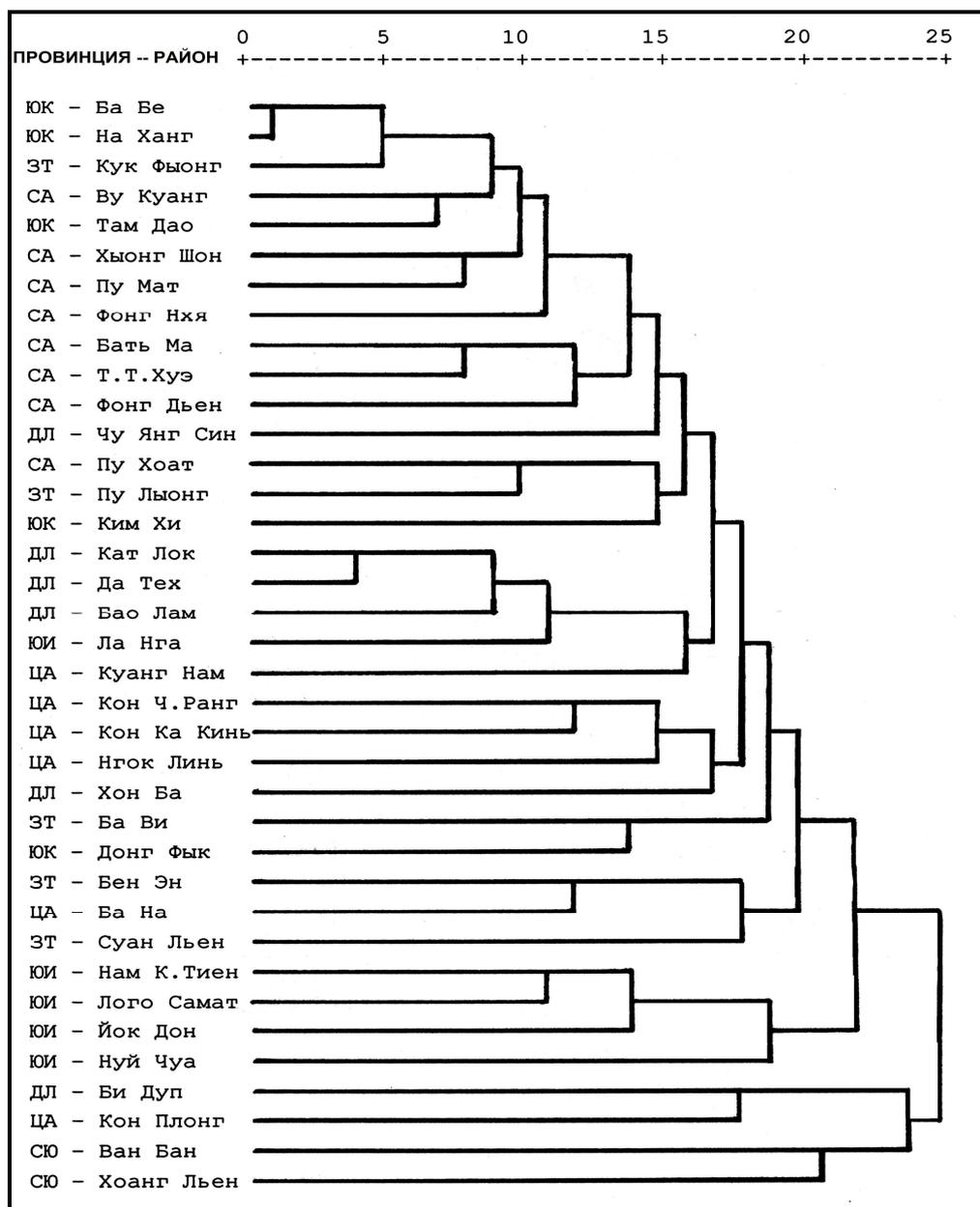


Рис. 15. Близость составов фаун булавоусых чешуекрылых из разных биогеографических провинций Вьетнама (с использованием коэффициента Жаккара)

Критерием верификации предлагаемой зональности являются композиции видовых ареалов в каждой из провинциальных фаун (таблица 4). Не вызывает

сомнения, правомерность выделения Сикано-Юньнаньской и Южноиндокитайской провинций. Эти провинции характеризуются диаметрально противоположными значениями для большинства рассматриваемых типов ареалов. Значительно отличаются фауны булавоусых чешуекрылых Южнокитайской провинции в северной части страны и горной Далатской провинции на юге. Первую характеризует высокий уровень эндемичной фауны и несколько большая насыщенность индо-бирманскими видами, а вторую – уникальный видовой состав эндемиков.

Таблица 4. Композиции видовых ареалов булавоусых чешуекрылых в предложенных провинциальных выделах (в %).

Название провинции	Тип ареала								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Сикано-юньнаньская	3,0	30,9	20,7	28,6	5,9	5,6	3,0	2,0	0,3
Южнокитайская	8,2	10,8	29,0	37,2	7,6	4,2	2,2	0,6	0,2
Западнотонкинская	5,6	14,0	23,7	42,0	8,4	3,3	1,9	0,8	0,2
Североаннамская	7,0	10,1	25,1	44,3	8,5	3,0	1,9	0,2	0,2
Центральноаннамская	5,2	11,2	25,6	45,5	7,6	2,4	1,8	0,6	0,2
Далатская	4,8	6,3	26,0	49,6	8,6	2,3	2,1	0,2	0,9
Южноиндокитайская	1,3	1,3	23,4	58,8	11,8	1,1	2,2	0,0	0,0

Подтверждением правильности предложенных биогеографических выделов, также может служить *показатель уникальности* - число видов, найденных только в одной провинции и число эндемичных видов (рис. 16).

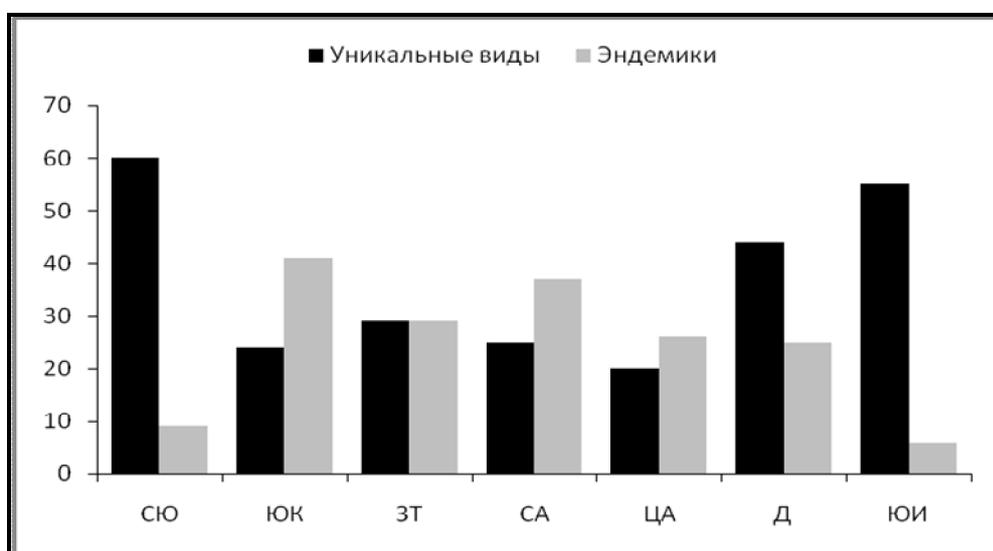


Рис. 16. Характеристика биогеографических районов Вьетнама по уникальным и эндемичным видам булавоусых чешуекрылых. По оси абсцисс провинции: СЮ – Сикано-Юньнаньская; ЮК – Южнокитайская; ЗТ – Западнотонкинская; СА – Североаннамская; ЦА – Центральноаннамская; Д – Далатская; ЮИ – Южноиндокитайская; по оси ординат – число видов.

Наибольшей уникальностью характеризуются Сикано-Юньнаньская (60 видов), Далатская (44 вида) и Южноиндокитайская (55 видов) провинции (черные

столбцы). Паттерн провинциального распределения видов, являющихся эндемиками Индокитая (светлые столбцы), является полной противоположностью графику, отражающему число уникальных видов. Преобладание эндемиков наблюдается в Южнокитайской и во всех центрально-вьетнамских провинциях.

Глава 5. Происхождение фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама.

На основе изучения состава современной фауны *Rhopalosera* Вьетнама, ее экологических и географических характеристик, а также по результатам сравнения с фаунами других районов Индо-Малайской области, можно предложить вариант интерпретации истории ее происхождения. Ранее предпринимались попытки решения сходных задач на примере отдельных таксономических групп отряда (Горбунов, 2004; Ackery, Vane-Wright, 1984; Braby, Pierce, 2007; Miller, 1968; Miller, 1987; Munroe, 1961; Hancock, 1983; Shirozu, Shima, 1979; Eliot, 1969; Smiles, 1982; Vane-Wright, 2004 и др.). Значительно меньшее число работ посвящено фауногенезу чешуекрылых конкретного географического района. Одним из подходов при изучении происхождения локальных фаун, является ареалогический анализ составляющих ее таксонов. Например, весьма показательным может быть анализ связей эндемиков с родственными видами, имеющими другие ареалы. Важную информацию по истории конкретной фауны дают виды с ареалами, выходящими за пределы изучаемого биогеографического региона, которые либо вселялись в данный регион или выходили за его пределы. Судя по результатам ареалогического анализа, фауна булавоусых чешуекрылых Индокитая, включая Вьетнам, представляет собой комбинацию таксонов автохтонного происхождения и прохореза – проникновения таксонов на новые территории за счет расширения границ их ареалов.

5.1. Автохтонная фауна булавоусых чешуекрылых Вьетнама.

Одной из предпосылок автохтонного развития фаун или флор и связанного с ним возникновения центров происхождения, является длительная стабильность физико-географических условий рассматриваемой территории. Начиная с середины мезозоя, и, даже раньше, на юго-востоке Евразийского материка возник географически устойчивый участок суши (Катазия), очертания которого изменялись, не нарушая общих контуров, в течение весьма продолжительного периода – не менее 150 млн. лет (Синицын, 1965). Такая стабильность границ ландшафтов и климатов способствовали формированию слабо дифференцированной фито- и зоогеографической зональности, которая не претерпевала серьезных изменений даже в период глобальных климатических перемен, как, например, всеобщее похолодание, начавшееся в конце палеогена (середина олигоцена). Чтобы оценить

состав и разнообразие автохтонной фауны булавоусых чешуекрылых Индокитайского полуострова мы обратились, в первую очередь, к тем родам, которые, во-первых, не выходят за пределы Индокитайской подобласти и Индо-Малайской области, а, во-вторых, не обнаруживают или имеют слабые родственные связи с таксонами других биогеографических выделов данного уровня.

В рамках предложенной нами классификации ареалов, автохтонная фауна Индокитая включает представителей индо-бирманских (*Byasa*, *Meandrusa*, *Cyllogenes*, *Ethope*, *Penthema*, *Ragadia*, *Aemona*, *Stichophthalma* и др.) и индо-малайских (*Troides*, *Ixias*, *Cepora*, *Euploea*, *Elymnias*, *Lethe*, *Melanitis*, *Neope*, *Neorina*, *Faunis*, *Discophora*, *Zeuxidia*, *Arhopala* и др.) родов. Например, в родах индо-бирманского происхождения сконцентрировано около 60% видов. Виды индо-малайского происхождения составляют лишь 30% от видового состава сосредоточенного на всей территории области. Вместе с тем, эти показатели намного выше доли видов аллохтонных родов, проникших на территорию Индокитайского полуострова во время развития ледникового процесса. На примере распределения представителей аборигенного подсемейства *Amathusiinae* показано высокое видовое и ареалогическое разнообразие группы на Индокитайском полуострове, в Таиланде и Бирме (рис. 17).

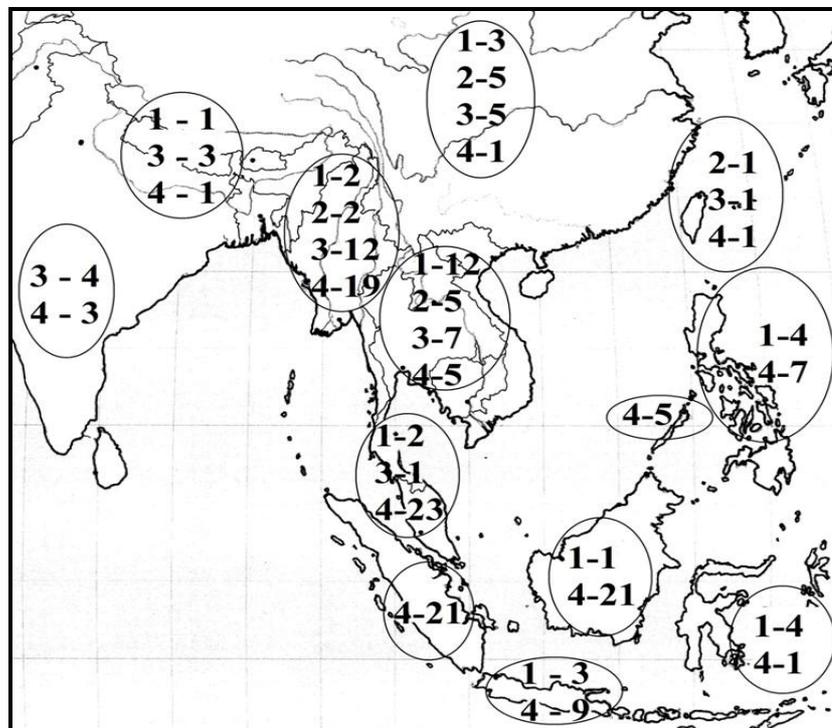


Рис. 17. Распределение видов *Amathusiinae* с разными типами ареалов по районам Индо-Малайской области: левые значения в колонках – типы ареалов: 1 – эндемичные; 2 – китайско-гималайские; 3– индо-бирманские; 4 – индо-малайские; правые значения – число видов

На большей территории континентальной части Юго-Восточной Азии виды подсемейства характеризуются более высоким разнообразием типов ареалов. Для Больших Зондских островов, а также Малаккского полуострова, характерно разнообразие только малайских видов. Доминирующими эндемиками Индокитайского п-ова являются представители родов *Aemona* и *Stichopthalma*. Единично представлены роды *Zeuxidia* и *Discophora*. На островах наоборот, эндемики представлены главным образом родами *Zeuxidia*, *Discophora*, а также *Faunis* и *Amathusia*. По-видимому, эндемичные виды континентального участка Индо-Малайской области следует рассматривать как часть индо-бирманского фаунистического элемента, не имеющего родственных таксонов ни среди китайско-гималайской фауны, ни среди зондской.

5.2. Аллохтонная фауна булавоусых чешуекрылых Вьетнама.

Аллохтонные сообщества являются прямым свидетельством нестабильности условий среды в прошлом, что сопровождалось массовыми перемещениями фаун и флор и изменениями ареалов таксонов (Арнольди, 1957). Значительную долю современной аллохтонной фауны Rhoralosega Вьетнама составляют роды и виды, центры таксономического разнообразия которых расположены значительно севернее – в Ортрийской и Стенопейской подобластях юга Палеарктики. Центры происхождения китайско-гималайского фаунистического элемента (ареалы типа 2) расположены на территориях Северо-Восточной Индии, Гималаев, Западного Китая и Юньнана. Среди представителей этого элемента, распространенных по территории Вьетнама, можно выделить роды *Byasa*, *Delias* (группа *belladonna*), *Graphium* (подрод *Pazala*), комплекс родов *Zephyrus*, *Neptis*, *Aporia*.

На территорию Вьетнама (Индокитая) также шло проникновение видов и родов из еще более удаленных северных, западных и восточных районов Евразии. Относительно слабым было вселение в Индокитай представителей Восточноазиатской области Палеарктики. Горные районы Северного Индокитая были освоены такими палеарктическими таксонами как: *Papilio xuthus*, *Neptis philyra*, *N. philyroides*. Единичными, редкими таксонами представлены во Вьетнаме палеарктические Rhoralosega, центром происхождения которых является Средиземноморье, Ближний Восток и Малая Азия (например, *Pontia daplidice*), а также высокогорные районы центральной Азии, включая северо-западные районы Гималаев и Памир (*Neptis sappho*). В фауне Индии присутствует значительно большее число видов этих групп (18 и 9 видов соответственно). Вместе с тем 6 широко распространенных Палеарктических видов, характеризующихся миграционной активностью, присутствуют в горных районах как Индии, так и

северного Индокитая (*Pieris brassicae*, *P. napi*, *P. rapae*, *Colias fieldi*, *Gonepteryx amintha*, *Papilio machaon*).

Часть аллохтонной фауны Индокитая включает ряд видов с огромными австрало-палеарктическими, палеотропическими, голарктическими и космополитными ареалами. Благодаря высоким адаптационным способностям эти виды освоили наиболее подходящие местообитания на всей территории полуострова.

5.3. Вероятный сценарий фауногенеза булавоусых чешуекрылых Индокитая.

При конструировании сценария фауногенеза учитывалось расположение центров происхождения родов, составы фаунистических элементов, предложенные в литературе (Holloway, 1969; 1974), а также ареалы видов, демонстрирующие характер исторического развития (эндемичные, дизъюнктивные, сплошные, викарные, интерактивные и миметические). Гипотетическое преобразование состава фауны рассматривалось для разных периодов Кайнозойской эры, охватывающих вторую половину палеогена (эоцен, олигоцен), неоген (миоцен, плиоцен), а также четвертичный период (плейстоцен и голоцен).

5.3.1. Третичный период (палеоген). В соответствии с предлагаемыми моделями фауногенеза отдельных групп насекомых, включая чешуекрылых, в середине палеогена сформировался состав современных высших таксонов, а возможно и многих родов (Жерихин, 1970). В отсутствии палеоматериалов практически невозможно достоверно воссоздать состав фауны булавоусых чешуекрылых Юго-Восточной Азии палеогена. Можно лишь предполагать, что к началу изменений климата, связанных с глобальным похолоданием, в Индо-Малайской географической зоне, включавшей Юго-Восточную Азию, сложился автохтонный комплекс Ориентальных родов. Дальнейшее развитие этого комплекса строилось на базе связей с высшими сосудистыми растениями.

Не исключено, что именно в это время сложились ареалы палеотропических таксонов. На это, в частности, указывает тот факт, что представители разных таксономических групп имеют сходную окраску крыльев и элементы рисунка, например, *Danaus chrysippus* (Danainae), *Hypolimnas misippus* (Nymphalinae) и *Argyreus hyperbius* (Heliconiinae), а также то, что все они развиваются на сходном комплексе широко распространенных растений (Vane-Wright, Ackery, Smiles, 1977).

5.3.2. Третичный период (неоген: миоцен, плиоцен). Общее похолодание, охватившее в неогене северную часть Азии, было причиной больших изменений в ее растительном покрове. Однако в тропической Азии климат в течение этого времени

существенно не менялся, а потому значительных изменений в таксономическом составе растительности также не происходило: она в основном сохранила древний, (палеогеновый) облик (Синицын, 1962). В неогене, под влиянием холодных воздушных масс со стороны Гималаев, некоторые группы булавоусых чешуекрылых смещались к юго-востоку. Одни из них достигли гор Чыонг Шон, а другие переместились в горы Южной Бирмы, в частности, Тенассерима. Доказательством такого разделения служат примеры дизъюнкций в ареалах некоторых стенобионтных видов, например, горных представителей рода *Ypthima* (Satyrinae).

До последнего времени было принято мнение, что происхождение рода *Delias* связано с континентальной Азией и именно отсюда род распространился за линию Уоллеса и далее в Австралию (Talbot, 1928-1937; Røpke, 1955; Holloway, 1969, 1974, 1986; Vane-Wright, de Jong, 2003). Однако недавние филогенетические исследования с привлечением молекулярного анализа показали, что центром происхождения рода была Австралия (Braby, Pierce, 2007). Согласно гипотезе, развитие и распространение рода включает 4 периода, продолжавшихся от позднего олигоцена до плейстоцена. В условиях нарастающей аридизации, отдельные группы рода, по возникшим мостам от Австралии до Азиатского материка, пересекли линию Уоллеса и оказались в умеренных влажных горных биотопах Индо-Малайской области (рис. 18), оставив за собой цепь викарирующих видов (Braby, Pierce, 2007). Таким образом, современное разнообразие видов рода *Delias* (группа *belladonna*) на всем протяжении от Непала через Южный Китай, Индокитай до Малаккского полуострова и Суматры, было сформировано в неогене (средний миоцен-плиоцен).

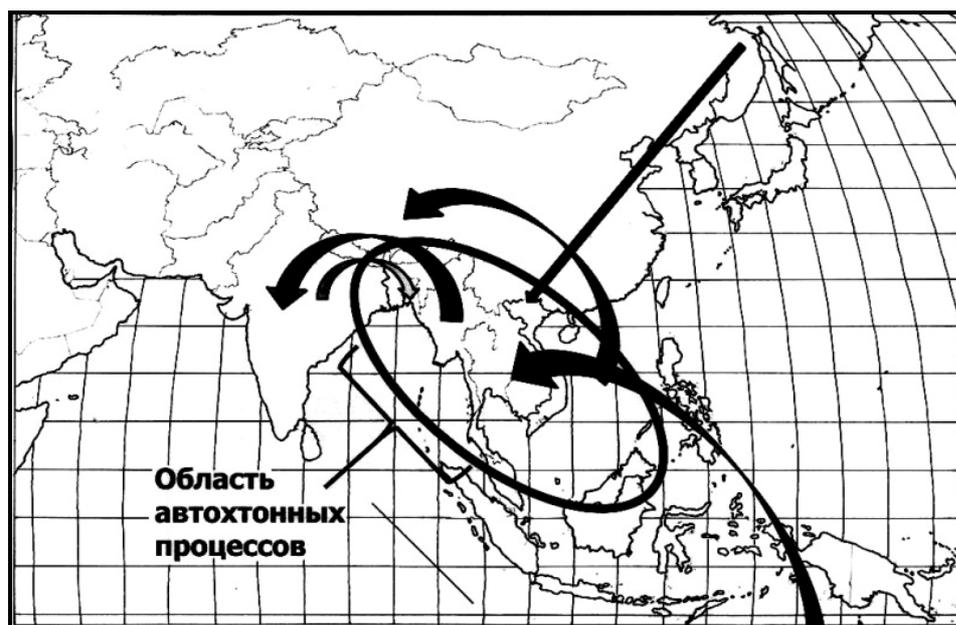


Рис. 18. Гипотетический сценарий фауногенеза булавоусых чешуекрылых Индокитая (Третичный период, неоген)

Гипотеза формирования фауны Индокитайской подобласти за счет Австралийской фауны возникла относительно недавно на базе исследований трибы *Troidini* (Papilionidae) (Braby *et. al.*, 2005), и рода *Taractrocera* (Hesperiidae) (de Jong, 2004). Одним из последних примеров прохореза в направлении юг (Австралия) – север (Индо-Малайская область) стало исследование по молекулярной систематике и биогеографии палеотропического рода *Zizina* (Lycaenidae, Polyommatainae) (Yago *et al.*, 2008). Результаты показывают, что предковые представители рода долгое время были изолированы на территориях Австралийского региона, а затем за короткое время достигли Индо-Малайской области, распространились по ее территориям и проникли в Африку. Плиоцен – вероятное время этих событий.

Другим направлением экспансии булавоусых чешуекрылых в неогене становится проникновение ориентальной фауны в Индию и, в частности, в южную ее часть. Полное соединение Индийской и Евразийской плит произошло в позднем плиоцене и именно с этого момента сюда начинается вторжение азиатской фауны (Holloway, 1974). Вместе с тем, соединение Индии с континентом, практически не отразилось на автохтонных процессах развития фауны Индокитая, которая долгое время оставалась независимой от влияния со стороны других фаунистических элементов. Процессы их вселения на территорию полуострова и смешения с Ориентальной фауной начались позже, в плейстоцене. В эту же эпоху неуклонного усиления и распространения похолодания, началось вторжение представителей китайско-гималайских и китайско-японских фаунистических элементов.

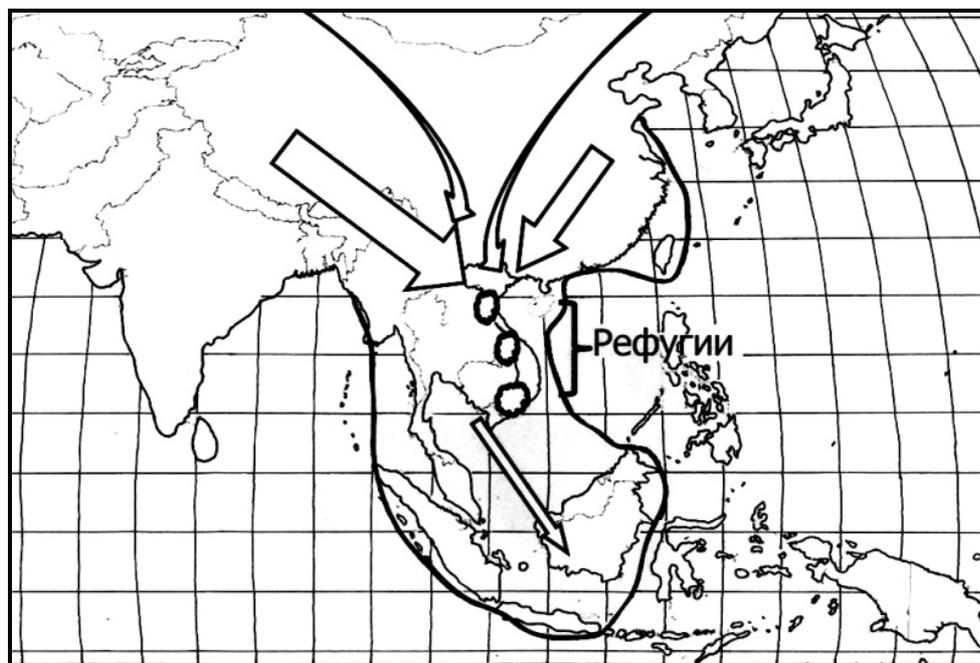


Рис. 19. Гипотетический сценарий фауногенеза булавоусых чешуекрылых Индокитая (Четвертичный период, плейстоцен)

5.3.3. Четвертичный период (плейстоцен, голоцен). Ухудшение климатической обстановки в плейстоцене и, следовавшие одна за другой волны похолоданий, сопровождались накоплением ледяных масс и началом массовых миграций представителей флоры и фауны с севера на юг (Синицын, 1965). Из групп сосудистых растений, которые, по-видимому, одними из первых отреагировали на начало похолоданий, были наиболее древние обитатели умеренных широт магнолиевые, лавровые, анноновые, аристолохиевые, дубовые. Их реакция на похолодание сопровождалась расширением ареалов на юг с оккупацией всего пространства от Восточной и Северо-Восточной Индии до Индокитая. Вслед за хозяевами или вместе с ними, на новые территории проникли представители булавоусых чешуекрылых (рис. 19).

Проникновение во Вьетнам элементов китайско-гималайской фауны. В настоящее время несомненным свидетельством плейстоценовой экспансии древних китайско-гималайских видов булавоусых чешуекрылых на территорию Вьетнама и Индокитая, могут, в первую очередь, служить эндемичные виды, возникшие в изолированных горных районах центрального Вьетнама. Другим доказательством прошлых миграций из северных областей восточной Азии, являются многочисленные дизъюнкции в ареалах видов и родов. По мнению Жерихина (1970), каждая отдельно взятая дизъюнкция представляет частный интерес. Однако, если тот или иной вариант разрывов встречается в ряде групп, он может быть использован при палеогеографических реконструкциях. Особого внимания заслуживают дизъюнкции в ареалах многих китайско-гималайских групп. Одними из первых могли начать расширять ареалы наиболее древние парусники, как, например, представители трибы *Teinopalpini* – реликтовые виды *Teinopalpus imperialis* и *T. aureus*, характеризующиеся примитивной морфологией и биологией. Вслед за своими кормовыми растениями (семейство *Magnoliaceae*) эти виды проникли в самые отдаленные горные районы Индокитая. Нынешний, пятнистый характер распространения представителей этого рода может означать, что процесс их вселения в Индокитай носил многоазовый характер. Аналогично продвигались в южном направлении горные представители родов *Meandrusa*, *Papilio*, *Graphium* (подрод *Pazala*).

Разный по значимости вклад в формирование фауны *Rhopalocera* Индокитая внесли китайско-гималайские нимфалиды. Стенотопные представители *Satyriinae* умеренных широт (*Ypthima*, *Neope*, *Callerebia*) в ходе аридизации климата в плейстоцене активно мигрировали, меняя лесные биотопы на открытые пространства, занятые травянистой и саванновой растительностью (Miller, 1968). Для этой группы нимфалид, освоивших территорию Вьетнама, характерны как

видовой эндемизм, так и дизъюнкции в ареалах видов, включающих подвиды с хорошо выраженными отличиями. Большинство примеров касается разрывов между популяциями горных видов бархатниц Западного Китая и гор Хоанг Льен Шон (северный Вьетнам). Необходимо отметить, что в целом проникновение китайско-гималайских бархатниц - обитателей открытых биотопов, в горные районы центрального Вьетнама не носило массовый характер. Более активными в этом отношении оказались лесные виды. В высокогорных районах Контумского плато китайско-гималайские *Ypthima*, *Lethe*, *Neope*, *Neorina*, *Mandarinia*, *Orinoma*, *Callerebia* уже не так многочисленны. На территории Далатского плато число видов этих родов еще более сокращается. Здесь появляются представители индо-бирманских горных группировок (*Cyllogenes*, *Ethope*, *Coelites*, *Erites*, *Ragadia*), освоившие эти районы в значительно более раннее время и даже проникшие в более южные районы, например на Малаккский п-ов, Суматру и Борнео .

Другой нимфалоидной группой, активно осваивавшей в плейстоцене территорию Индокитая, были представители подсемейства Limenitidinae. Миграционную активность следует отметить у таких родов как *Neptis*, *Phaedyma*, *Limenitis*, *Auzakia*, *Neurosigma*. Многие виды перечисленных родов образуют хорошо различающиеся подвиды, а в ряде случаев и виды, возникшие в центральных нагорьях страны и отделенные протяженными дизъюнкциями от их ближайших родственников в Западном и Центральном Китае. Особый интерес представляет распространение видов древнего подрода *Limbusa* (триба *Euthaliini*). В изолированных горных районах Вьетнама и Лаоса обнаружены представители этого подрода в большинстве своем родственные ныне живущим китайско-гималайским видам из Северной Бирмы, Западного и Центрального Китая и Тибета. Все они представлены хорошо различающимися подвидами, а в ряде случаев и самостоятельными видами, но являются молодой группировкой.

Значительной оказалась экспансия в горные районы Вьетнама и Индокитайского п-ва голубянок (Lycaenidae), представляющих комплекс родов *Zephyrus* (подсемейство Theclinae). Расширению ареалов многих представителей этой группы способствовало широкое распространение растений семейств Fagaceae (*Quercus*, *Lithocarpus*) и Ericaceae, являющихся кормовыми растениями. На примере этой группы видов подтверждается существование южного направления распространения: ее представители на уровне самостоятельных монотипических родов обнаружены на Малаккском полуострове, Борнео и Суматре.

Миграции ориентальной фауны. В ходе общих плейстоценовых флуктуаций климата и накопления ледяных масс, автохтонная ориентальная фауна булавоусых чешуекрылых не могла не отреагировать на глобальную аридизацию территорий Восточной и Юго-Восточной Азии, расширение площадей суши и образование

новых биотопов. Судя по характеру распределения современной фауны, на территории Вьетнама возникали рефугиумы, которые позволили определенной части аборигенной фауны обосноваться вблизи теплого океанического течения. К таким рефугиумам можно отнести практически весь хребет Чыонг Шон и особенно северную его часть, расположенную от южных районов провинции Тхья Тхиен Хуэ до провинции Нгхе Ан. Этот район интересен тем, что здесь распространены эндемики, например, с редкими для этой местности связями с зондской фауной (*Elymnias saola*, *Zeuxidia sapphirus*, *Z. masoni*, *Neomyrina* sp. nov.). Подтверждением могут служить факты, полученные по другим группам животных. Так, горы Чыонг Шон стали местом выживания и эволюции некоторых позвоночных с зондскими связями - копытные *Pseudoryx nghetinhensis* и *Sus bucculentus*, представитель зайцеобразных *Nesolagus timminsi* и ряд других эндемичных млекопитающих. Генетический анализ показывает, что эти виды дивергировали приблизительно 8 тыс. лет назад (Sterling *et al.*, 2006). Вероятно, сохранившиеся популяции являются остатками реликтовых видов, прежде широко распространенных на всем протяжении шельфа Сунды и оказавшихся в изоляции под влиянием климатических изменений.

Процесс потепления, начавшийся около 25-30 тыс. лет назад, вызвал подъем уровня моря на 120-150 м, что сопровождалось затоплением и разобщением многих участков суши и образованием современного облика Зондского архипелага (Voris, 2000). В ходе этого процесса начали меняться широтные границы некоторых групп, оттесненных во время похолодания к экватору. В частности, оттесненная к экватору индо-бирманская и индо-малайская фауны возвращаются в районы Индокитая, Бирмы, Северной Индии и Южного Китая. В результате, во многих районах этой территории континента возникли зоны вторичного контакта, что просматривается в настоящее время в виде массовых примеров попарного сходства ориентальных видов. Наоборот, китайско-гималайские иммигранты вместо возвращения в более высокие широты изменили высотность, что окончательно разобщило их с предковыми китайско-гималайскими таксонами. Это разобщение выразилось в оформлении эндемизма с китайско-гималайскими корнями и массовых дизъюнкциях.

Таким образом, в кайнозое в фауне Индокитая преобладали аллохтонные процессы. По мере усиления похолодания происходило смещение более обширных ареалов из Палеарктики в пределы Индокитая и Зондского архипелага. Наряду со смещением на юг экваториального элемента шел также процесс обмена с соседними фаунами. Такой обмен, мог быть несимметричным, что можно показать на примере анализа распространения отдельных таксонов при сопоставлении с их таксономической структурой и филогенией.

Исторический анализ происхождения современного состава фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама (Индокитая) на репрезентативном числе примеров позволяет выделить основные стратегии фауногенеза, в условиях глобального изменения среды: 1) приспособление к новой экологической обстановке или 2) миграция в местообитания, которые наиболее соответствуют экологическому стандарту вида. Первый путь оказался более характерным для групп автохтонной ориентальной фауны, включая, в первую очередь, индо-бирманские роды. Виды этих групп сохранились и дивергировали в рефугиумах на территории Вьетнама (Индокитая), образовав при этом новые эндемичные таксоны. По второму пути шли аллохтонные виды с китайско-гималайскими и палеарктическими центрами происхождения, предпочитающие более умеренные широты, а также часть малайской аборигенной фауны, которая расширила границы своих ареалов до Ортрийской подобласти, а затем вынуждена была мигрировать в южном направлении. Представители этих групп быстро изменяли конфигурацию своих ареалов.

Согласно предлагаемой гипотезе происхождения современного состава фауны булавоусых чешуекрылых Индокитая предки многих современных групп появились в палеогене. Их развитие и распространение было связано в первую очередь с растительностью местных реликтовых экосистем. В неогене на территории Индо-Бирмы, включая Индокитай, происходили автохтонные процессы; заметным было влияние Австралийской фауны. Особенно сильные изменения в составе фауны булавоусых чешуекрылых полуострова произошли в плейстоцене под влиянием многочисленных климатических флуктуаций, которые привели к значительному его омолаживанию.

Глава 6. Реакция сообществ булавоусых чешуекрылых Вьетнама на изменения тропических экосистем

Влияние хозяйственного землепользования на фауну булавоусых чешуекрылых во Вьетнаме, относительно слабо изучено. В целом ситуация совпадает с общей картиной, наблюдаемой в других районах Юго-Восточной Азии (Sayer, Whitmore, 1991; Dunn, 2005). Известно, что представители *Rhopalocera* характеризуются высокой чувствительностью к разрушению природных биотопов. Прежде они использовались как индикаторные таксоны при проведении экологических исследований (Kremen, 1994; Koh, Sodhi, 2004). На примере

собственных данных мы попытались выявить реакции фаунистических комплексов булавоусых чешуекрылых на изменения тропических экосистем во Вьетнаме.

6.1. Особенности фаунистических комплексов булавоусых чешуекрылых антропогенных ландшафтов Вьетнама и способы оценки их разнообразия

Нами определен видовой состав сообществ булавоусых чешуекрылых антропогенных ландшафтов в 25 районах Вьетнама (урбанизированные территории, сельскохозяйственные угодья, территории, пострадавшие от вырубок и других, факторов уничтожения растительности) и выявлены индикаторные виды для всей территории страны.

Таблица 5. Булавоусые чешуекрылые антропогенных ландшафтов Вьетнама

Семейство/ подсемейство	Виды антропогенных ландшафтов		
	Виды антропогенных и естественных ландшафтов	Виды населяющие преимущественно антропогенные ландшафты	Общее число видов, встречающихся в антропогенных ландшафтах
Papilionidae	11	12	23
Pieridae	10	15	25
Danainae	2	10	12
Satyrinae	3	9	12
Amathusiinae	2	2	4
Другие Nymphalidae	19	23	42
Riodinidae	0	2	2
Lycaenidae	26	13	39
Всего	73	86	159

В таблице 5 показано число видов, строго приуроченных к деградированным и окультуренным экосистемам (сельскохозяйственные угодья, плантации), а также число видов, которые помимо окультуренных и деградированных биотопов встречаются в природных экосистемах, находящихся на разных стадиях трансформации (вторичный лес; восстанавливающийся лес; лес насыщенный вырубками и т.д.). Антропогенные комплексы булавоусых чешуекрылых составляют виды, характеризующиеся своеобразием своего поведения и биологии. Здесь, в частности, заметное место занимают оппортунисты – солнцелюбивые виды открытых пространств из семейств Papilionidae (рода *Papilio*, *Graphium*), Pieridae (*Appias*, *Prioneris*, *Cepora*, *Hebomoia*) и Nymphalidae (Danainae). В антропогенных местообитаниях обнаружен обедненный видовой состав stenotopных Satyrinae и Amathusiinae, а также представителей Riodinidae, характерных для вечнозеленых лесов. Наиболее тесно с антропогенными ландшафтами связаны виды, характеризующиеся наиболее широкими ареалами (Таблица 6: типы ареалов 4, 5, 6 и

7). Виды, населяющие одновременно и естественные биотопы, чаще имеют более узкие ареалы типа 3.

Таблица 6. Ареалогический анализ 159 видов булавоусых чешуекрылых (Papilionoidea), населяющих антропогенные ландшафты Вьетнама

Семейство	Общее число видов во Вьетнаме	Тип ареала					
		3	4	5	6	7	8
Papilionidae	68	4	13	5	1	0	0
Pieridae	57	6	11	4	1	3	0
Danainae	31	3	5	3	0	1	0
Satyrinae	123	9	7	1	0	1	0
Amathusiinae	29	2	2	0	0	0	0
Другие Nymphalidae	208	5	25	3	3	3	1
Riodinidae	26	0	2	0	0	0	0
Lycaenidae	287	4	28	5	1	1	0
Всего	829	33	92	21	6	9	1
%	х	20,8	57,9	13,2	3,8	5,7	0,6

По таксономической принадлежности к наиболее широко распространенным видам относятся представители семейств Papilionidae, Pieridae, Danainae. Их относительное представительство (34 - 43%) от общего числа видов семейства во Вьетнаме, значительно превышает долю видов Satyrinae и Amathusiinae (по 14%), других представителей семейства Nymphalidae (19%), семейства Riodinidae (7,7%), а также участие в антропогенных ландшафтах такого крупного семейства, как Lycaenidae (13,5%).

6.2. Количественная оценка разнообразия фаунистических комплексов булавоусых чешуекрылых антропогенных местообитаний.

Оценка разнообразия локальных фаун Rhopalocera и доля обитателей антропогенных ландшафтов проводилась в 25 районах Вьетнама на примере четырех типичных экосистем: 1. Тропического первичного вечнозеленого леса; 2. Вторичного леса (естественно восстанавливаемый лес); 3. Вторичной околородной (пойменной) растительности; 4. Сельскохозяйственных угодий - пустоши, плантации. Определяли отношение числа видов в антропогенных и антропогенно модифицированных местообитаниях к общему видовому богатству природных экосистем (в %). Несмотря на заметное варьирование доли обычных видов в каждой из экосистем, можно отметить существенные различия между биотопами первичного вечнозеленого леса ($25,36 \pm 3,15$), вторичного леса и вторичной околородной растительности (соответственно $38,98 \pm 3,10$ и $44,36 \pm 6,47$) и деградированными экосистемами ($62,08 \pm 7,96$). Эти данные могут быть использованы в качестве шкалы при оценке состояния естественных лесных экосистем Вьетнама.

ВЫВОДЫ

1. Фауна булавоусых чешуекрылых Вьетнама характеризуется высоким разнообразием и, включает 1087 видов, принадлежащих к 326 родам, 6 семейств. В состав 5-ти семейств надсемейства Papilionoidea входит 829 видов из 244 родов. В ходе инвентаризации фауны на территории страны впервые обнаружено более 600 видов. 34 вида и 15 подвидов описаны как новые для науки. Видовой состав каждого из семейств на территории Вьетнама оказался наиболее близок к фаунам Таиланда, Южного Китая, Непала и Малаккского п-ва.

2. Виды, обитающие на территории Вьетнама, характеризуются широким диапазоном распространения. Выделено 9 типов ареалов от узких эндемиков до космополитов. Преобладающими типами являются индо-малайские (40%), индо-бирманские (25%) и китайско-гималайские (20%) ареалы. Однако, для представителей сатиридного комплекса нимфалид (подсемейства Satyrinae и Amathusiinae) характерно высокое представительство эндемичных, китайско-гималайских и индо-бирманских ареалов.

3. По сравнению с другими районами континентальной части Юго-Восточной Азии, фауна булавоусых чешуекрылых Вьетнама характеризуется высоким видовым эндемизмом, составляющим в среднем 7%. Эндемики сконцентрированы в 5 районах (центрах): Далатское плато, Контумское плато, Северная часть хребта Чьонг Шон, Северо-восточная часть Северного Вьетнама и хребет Хоанг Льен Шон.

4. Распределение видов по территории Вьетнама определяется географическим типом ареала, конфигурацией, а также характером взаимодействий ареалов. Сплошные и мозаичные ареалы отмечены у видов с индо-малайскими (13%), индо-австралийскими (29%), австрало-палеарктическими (18%) и палеотропическими (38%) ареалами. Дизъюнктивные ареалы характерны для аллохтонных китайско-гималайских и голарктических видов. Викарные, интерактивные и миметические ареалы наиболее типичны для автохтонной части фауны индо-бирманского и индо-малайского распространения.

5. Схема биогеографического районирования Вьетнама включает 7 провинций: Сикано-Юньнаньская, Южнокитайская, Западнотонкинская, Североаннамская, Центральноаннамская, Далатская и Южноиндокитайская, имеющих поясное расположение. Фауны провинций отличаются по уникальности, определяемой числом видов, встречающихся в границах одной провинции, а также по ареалогическому составу и уровню эндемизма. Наибольшей уникальностью отличаются Сикано-Юньнаньская и Южноиндокитайская провинции.

6. Эндемичные виды булавоусых чешуекрылых Вьетнама различаются по происхождению и характеру распределения. Доминируют эндемики автохтонного индо-бирманского происхождения, более или менее равномерно распределенные по территории страны. Эндемики малайского происхождения сконцентрированы в южной части полуострова (Далатская провинция). Эндемичные виды, связанные родством с китайско-гималайской фауной, преобладают в северных и горных районах Вьетнама.

7. Согласно предложенной гипотезе, предки многих современных групп булавоусых чешуекрылых, обитающих на территории Индокитая и Юго-Восточной Азии, появились в палеогене. Их распространение было связано в первую очередь с богатством и разнообразием растительности местных реликтовых экосистем. В неогене на территории Индо-Бирмы, включая Индокитай, происходили автохтонные

процессы; заметным было влияние Австралийской фауны. Особенно сильное влияние на формирование современного состава фауны оказали климатические преобразования, происходившие в плейстоцене.

8. Установлены две основные стратегии фауногенеза булавоусых чешуекрылых Индокитайского полуострова: 1. приспособление к новой экологической обстановке (реализация емкости экосистем) и, 2. миграция в местообитания, которые наиболее соответствуют экологическому стандарту вида (демонстрация пластичности ареала). Первый путь оказался более характерным для групп автохтонной индо-малайской фауны, включая, в первую очередь, индо-бирманские роды. Виды этих групп сохранились и дивергировали в рефугиях на территории Вьетнама, образовав при этом новые эндемичные таксоны. По второму пути шли аллохтонные виды с китайско-гималайскими и палеарктическими центрами происхождения.

9. 105 политопных видов булавоусых чешуекрылых (86 представителей надсемейства Papilionoidea), широко распространенных по всей территории Вьетнама и Индокитая, являются индикаторами состояния тропических экосистем района. Разработана и апробирована оригинальная шкала оценки состояния и уровня деградации лесных тропических экосистем по присутствию в них индикаторных видов: первичные биотопы - 15 до 30%; вторичные биотопы - 30-60%; обезлесенные территории и сельскохозяйственные угодья – более 60%.

Благодарности

Автор с огромным пиететом вспоминает и благодарит инициатора исследований, академика В.Е. Соколова, который первым увидел и оценил значимость данной темы. Я выражаю искреннюю благодарность академику Д.С. Павлову, за его постоянный интерес к моей работе и поддержку. Исследования не могли быть выполнены без заботы и внимания, которые на протяжении многих лет автор ощущал со стороны генеральных директоров Тропического центра, В.С. Румака и Чинь Куок Кханя. Огромная помощь в изучении вьетнамских булавоусых чешуекрылых была получена от моего самого близкого коллеги, соавтора и друга, сотрудника кафедры энтомологии биофака МГУ, А.Л. Девяткина. Я выражаю сердечную благодарность моему научному консультанту, члену-корреспонденту РАН, профессору Б.Р. Стригановой, оказавшей советами и вниманием неоценимую помощь в подготовке и представлении моей работы.

Объем автореферата не позволяет перечислить всех коллег из России, Вьетнама, Японии, Франции, Великобритании, которых автор благодарит за их вклад в выполнение исследований.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

(выделены статьи из перечня научных журналов и изданий ВАК РФ)

1. Монастырский А.Л., Котлобай А.А. Некоторые биологические особенности *Sericinus telamon* (Papilionidae) и разведение его в лабораторных условиях // Зоол. журн. – 1993. – Т. 72, вып. 5. – С. 142-146.
2. Монастырский А.Л., Сугоняев Е.С. Экологические основы интегрированной системы защиты риса от вредных чешуекрылых (Lepidoptera) в Северном Вьетнаме I // Энтотомол. обозр. – 1995. – Т. 74, вып. 1. – С.16-35.
3. Monastyrskii A.L., Dang Thi Dap, Le Van Trien Faunistic composition and abundance of butterflies (Rhopalocera) in Tam Dao Mountains // J. of Biology. – 1995. – Vol. 17, № 3. – P. 73-84 (на вьетнамском яз.).

4. Сугоняев Е.С., Монастырский А.Л., Ву Куанг Кон. Экологические основы интегрированной системы защиты риса от вредных чешуекрылых (Lepidoptera) в Северном Вьетнаме II // Энтомол. обозр. – 1995. – Т. 74, вып. 2. – С. 280-286.
5. Monastyrskii A.L., Dang Thi Dap (1996). The relationship between habitats and butterfly species (Rhopalocera) in Tam Dao Mountains. // J. of Biology. – 1996. - Vol. 18, № 1. – P. 13-20 (на вьетнамском яз.).
6. Монастырский А.Л. Некоторые особенности фауны булавоусых чешуекрылых горного массива Фансипан / Материалы зоолого-ботанических исследований в горном массиве Фансипан (Северный Вьетнам) / «Биоразнообразие Вьетнама». – М.-Ханой, 1998. – С. 233-244.
7. Monastyrskii, A.L., Hill M.J. Butterfly Fauna of the Hoang Lien Mountains. Collections 1994, 1995 / Biodiversity Value of Hoang Lien Mountains and Strategies for Conservation / (Sobey R.T. ed.) // Proceedings of Seminar and Workshop, 7-9th December, 1997, Sa Pa, Lao Cai province, Vietnam SEE Forest Research Programme, London, 1998. – P. 22-29.
8. Hill, M.J., Monastyrskii A.L. Butterfly fauna (Lepidoptera, Rhopalocera) of protected areas in North and Central Vietnam; collections 1994-1997 // Atalanta. – 1999. – Bd. 29, № ¼. – S. 185-208.
9. Le Trong Trai, Richardson W.J., Le Van Cham, Nguyen Huy Dung, Nguyen Van Sang, Monastyrskii A.L., Eames J.C. An investment plan for Ngoc Linh Nature Reserve, Kon Tum province / Conservation Report № 5. – Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme and the Forest Inventory and Planning Institute, 1999. – 93 p.
10. Le Trong Trai, Richardson W.J., Le Van Cham, Tran Hieu Minh, Tran Quang Ngoc, Nguyen Van Sang, Monastyrskii A.L., Eames J.C. A Feasibility study for the establishment of Phong Dien (Thua Thien Hue Province) and Dakrong (Quang Tri Province) Nature Reserve, Vietnam / Conservation Report №4. – Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme, 1999. – 74 p.
11. Le Trong Trai, Bui Dac Tuyen, Le Van Cham, Tran Hieu Minh, Tran Quang Ngoc, Nguyen Van Sang, Monastyrskii A.L., Eames J.C. Study for the Establishment of Xuan Lien Nature Reserve, Thanh Hoa Province, Vietnam / Conservation Report №7. – Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme, 1999. – 58 p.
12. Uemura Y., Monastyrskii A.L. Descriptions of two species of the genus *Ypthima* Hubner (Lepidoptera: Satyridae) from North and Central Vietnam // Trans. lepid. Soc. Japan. – 2000. – Vol. 51, № 2. – P. 150-156.
13. Monastyrskii A.L., Nguyen T.H., Yokochi T. A New subspecies of the genus *Euthalia* Hubner, 1819 (Rhopalocera, Nymphalidae) from Vietnam // Bull. de la Soc. Ent. de France. – 2000. – Vol. 105, № 2. - P. 209-212.
14. Monastyrskii A.L., Devyatkin A.L. New taxa and new records of butterflies from Vietnam (Lepidoptera, Rhopalocera) // Atalanta. – 2000. – Bd. 31, № ¾. – S. 471-492.
15. Eames J.C., Kuznetsov A.N., Monastyrskii A.L., Nguyen Tien Hiep, Nguyen Quang Truong. A preliminary biodiversity assessment of the Kon Plong forest complex, Kon Tum Province, Vietnam. – Hanoi: WWF Indochina Programme, 2001. – 102 p.
16. Monastyrskii A. L., Nguyen Van Quang. Chapter 3. Butterflies / Pu Mat: a biodiversity survey of Vietnamese protected area. / (A.G. Johns ed.). – Vietnam, Vinh: SFNC Project, 2001. – P. 43-52.
17. Монастырский А.Л. Обзор фауны булавоусых чешуекрылых Национального парка Ву Куанг / Материалы зоолого-ботанических исследований в национальном парке Ву Куанг (провинция Ха Тинь, Вьетнам) / Биоразнообразие Вьетнама. – 2001. – С. 348-382.

18. Monastyrskii A.L. Patterns of Butterfly Fauna Distribution and Variation in Vietnam // Proceeding of the 4th Vietnam National Conference on Entomology. Hanoi, 11-12 April. 2002. - P. 319-326.
19. Yago, M., Monastyrskii A.L. *Heliophorus* (*Kulua*) *smaragdinus* (Description) / Yago, M. Comparative morphology and identification of the subgenus *Kulua*, with description of a new species from Vietnam (Lepidoptera, Lycaenidae, *Heliophorus*) // Tijdschrift voor Entomologie. – 2002. – Vol. 145. – 145-171.
20. Monastyrskii A.L., Devyatkin A.L. Common Butterflies of Vietnam. Field Guide. – Hanoi: Labour and Social Affairs, 2002. - 63 p.
21. Монастырский А.Л. О некоторых биогеографических и экологических особенностях фауны булавоусых чешуекрылых Вьетнама / Исследование наземных экосистем Вьетнама // М.: ГЕОС, 2003. – С. 188-218.
22. Monastyrskii A.L., Devyatkin A.L. Butterflies of Vietnam (Systematic List). – М.: GEOS, 2003a – 63 p.
23. Monastyrskii A.L., Devyatkin A.L. New taxa and new records of butterflies from Vietnam (Lepidoptera, Rhopalocera) 2 // *Atalanta*. – 2003b. - Bd. 34, № ½. – P. 75-109.
24. Monastyrskii A.L., Devyatkin A.L. Butterflies of Vietnam (an Illustrated checklist). – Hanoi: Thong Nhat Printing House, 2003c. – 56 p.
25. Uemura Y., Monastyrskii A.L. A revisional catalogue of the genus *Ypthima* Hübner (Lepidoptera: Satyridae) from Vietnam // *Bull. of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History. Series A (Natural History)*. – 2004. - № 2. – P. 17-45.
26. Monastyrskii A.L. Intraspecific variation in *Faunis aerepe* (Leech, 1890) and the description of a new subspecies from Central Vietnam (Lepidoptera: Nymphalidae, *Amathusiinae*) // *Atalanta*. – 2004. – Bd. 35, № ½. – P. 37-44.
27. Monastyrskii A.L. Two new species of Nymphalidae (Satyrinae) from Vietnam (Lepidoptera: Rhopalocera) // *Atalanta*. – 2004. – Bd. 35, № ½. - P. 45-49.
28. Monastyrskii A.L., Devyatkin A.L. A new species of *Aemona* Hewitson, [1868] from Vietnam (Lepidoptera: Amathusiidae) // *Atalanta*. – 2004. – Bd. 35, № ½. – S. 51-55.
29. Le Trong Trai, Eames J.C., Nguyen Duc Tu, Furey N.M., Kouznetsov A.N., Monastyrskii A.L. et.al. / Biodiversity report on the Ba Be/Na Hang Conservation Complex. – Hanoi: Creating Protected areas for resource conservation using landscape ecology (PARC) Project VIE/95/G31&031, Government of Viet Nam (FPD)/UNOPS/UNDP/Scott Wilson Asia-Pacific Ltd, 2004. – 114 p.
30. Monastyrskii A.L. Butterfly Fauna of Pu Luong Nature Reserve, Thanh Hoa Province, North-central Vietnam. – Hanoi: Pu Luong – Cuc Phuong Limestone Landscape Conservation Project, Fauna and Flora International – Vietnam Programme and the Forest Protection Department of MARD, 2004. – 32 p.
31. Monastyrskii A.L. New taxa and new records of butterflies from Vietnam (Lepidoptera, Rhopalocera) 3 // *Atalanta*. - 2005. – Bd. 36, № ½. – S. 141-160.
32. Yago M., Monastyrskii A.L., Ueshima R. Revision of the genus *Neomyrina* (Lepidoptera: Lycaenidae) based on molecular and morphological data, with phylogenetic implications in the tribe Loxurini // *Report of Insect Inventory Project in Tropic Asia (TAIV)* (O. Yata ed.). – Fukuoka: Kyushu University, 2005. – P. 431-442.
33. Yago M., Wakabayashi M., Tanaka B., Monastyrskii A.L. Species biodiversity and life histories of the genus *Heliophorus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Vietnam // *Report of Insect Inventory Project in Tropic Asia (TAIV)*. (O. Yata ed). – Fukuoka: Kyushu University, 2005. – P. 365-370.
34. Monastyrskii A.L. Butterflies of Vietnam. Nymphalidae: Satyrinae. volume 1. – Hanoi: Dolphin Media, 2005. – 199 p.
35. Monastyrskii A.L. An assessment of the flora and fauna of the Green Corridor Forest Landscape, Thua Thien Hue Province, Vietnam / Butterflies (Technical Report №3). –

- Hanoi: WWF Greater Mekong and Vietnam Country Programme/Thua Thien Hue Forest Protection Department, 2006. – P. 77-87.
36. Monastyrskii A.L. Fauna, ecology and biogeography of butterflies in Vietnam // *Butterflies*. – 2006. - № 44. – P. 41-55.
 37. **Монастырский А.Л. Экологические и биогеографические особенности фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Вьетнама // *Энтомол. обзор*. – 2007. - Т. 86, вып. 1. – С. 43-72.**
 38. Monastyrskii A.L. *Butterflies of Vietnam. Papilionidae, volume 2.* – Hanoi: Dolphin Media, 2007. 158 p.
 39. Monastyrskii A.L. The ranges of Vietnamese butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) / Report on Insect Inventory Project in Tropical Asia (TAIIV). – Fukuoka: Kyushu University, 2008. – P. 21-32.
 40. **Monastyrskii A.L., Vane-Wright D. Identity of *Euploea orontobates* Fruhstorfer, 1910 (Lepidoptera: Nymphalidae), a milkweed butterfly from Thailand and Vietnam // *Zootaxa*. – 2009. - № 1991. – P. 43-50.**
 41. Monastyrskii A.L., Devyatkin A.L. Revisional notes on the genus *Stichopthalma* C. & R. Felder, 1862 (Lepidoptera, Amathusiidae) // *Atalanta*. 2008. – Bd. 39, № ¼. – S. 281-286.
 42. Devyatkin A.L., Monastyrskii A.L. Revisional notes on the *Aemona amathusia* (Hewitson, 1867) complex of taxa (Lepidoptera, Amathusiidae). // *Atalanta*. - 2008. - Bd. 39, № ¼. – S. 287-291.
 43. **Монастырский А.Л. К вопросу происхождения современной фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Вьетнама // *Энтомол. обзор*. 2009. Т. 88, вып. 3 С. 553-580**
 44. **Hayes L., Mann D., Monastyrskii A., Lewis O. Rapid assessments of tropical dung beetle and butterfly assemblages: contrasting trends along a forest disturbance gradient // *Insect Conservation and Diversity*. – 2009. - № 2. – P. 194-203.**