

УДК 595.789

**ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ
СЕМЕЙСТВА МОЛЕЙ-ЧЕХЛОНОСОК (LEPIDOPTERA, COLEOPHORIDAE)
В ПАЛЕАРКТИКЕ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ**

В.В. Аникин

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83*

Поступила в редакцию 17.11.03 г.

Возможные пути формирования фауны семейства молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в Палеарктике на территории России. – Аникин В.В. – Затрагивается проблема становления фаун молей-чехлоносок в Палеарктике и дальнейших путей их развития. Отмечается, что фауногенез чехлоносок мог протекать только лишь в рамках флорогенеза на определенной территории. Предложены возможные пути и этапы фауногенеза чехлоносок на территории России. Описана схема становления фаун по центрам видообразования и фаунистическим комплексам тундры, тайги, широколиственных лесов, гор, степей и пустынь. Наиболее молодыми фаунами молей-чехлоносок по времени формирования являются таежная и тундровая.

Ключевые слова: Microlepidoptera, Coleophoridae, фауногенез, Палеарктика, Россия.

Possible ways of the casebearer fauna (Lepidoptera, Coleophoridae) formation in the Russian Palaearctic. – Anikin V.V. – The problem of the casebearer fauna formation in the Palaearctic and further ways of fauna development are discussed. The casebearer faunagenesis is noted to proceed only in the framework of florogenesis on a specific territory. Possible ways and stages of the casebearer faunagenesis on the territory of Russia are suggested. A scheme of fauna formation in several centres of speciation and faunistic complexes of tundra, taiga, deciduous forests, mountains, steppes, and deserts is described. The taiga and tundra casebearer faunas seem the youngest ones.

Key words: Microlepidoptera, Coleophoridae, faunagenesis, Palaearctic, Russia.

Становление современной элементарной фауны Палеарктики происходило в неогене – антропогене под влиянием палеоклиматических и геологических процессов. Неогеновая дифференциация фаун сопровождалась активным процессом видообразования, но и по своему происхождению исторически семейство молей чехлоносок не однородно.

Рассматривая вопрос происхождения как отдельных семейств чешуекрылых, так и отряда в целом, исследователи сталкиваются с крайне скудными палеонтологическими данными по этой группе насекомых (Козлов, 1988). Однако даже наличие такого исходного ископаемого материала не всегда можно трактовать в пользу принадлежности к какому-либо комплексу молевидных чешуекрылых из-за слабой сохранности диагностических признаков или их отсутствия. Отсутствие в палеонтологической летописи анцестральных представителей глоссатно-дитризной ветви может быть следствием также их немногочисленности и условий обитания, что препятствовало сохранению ископаемых остатков (Синев, 1998). Причем, если палеонтологи находят, хотя и редко, окаменелости представителей отряда чешуе-

крылых из палеогена и неогена, то такие данные по плейстоцену отсутствуют (Киселев, 1982). Можно лишь ориентировочно назвать время формирования комплекса гелехиоидных чешуекрылых, которое сопоставимо с нижнемеловым временем (Синев, 1992).

Распространение среди архаичных семейств этого комплекса питания гусениц разлагающимися остатками позволяет предполагать, что изначально для предковых форм была свойственна сапрофагия. Интенсивные процессы видообразования в конце мела и изменения внешних параметров среды обитания привели не только к переходу к фитофагии, но и к дальнейшей специализации в виде эндофагии. На наш взгляд, становление семейства (из-за своей специализации) предположительно произошло к концу палеоцена, хотя считается, что уже к концу мезозоя сложились все основные современные семейства насекомых (Жерихин, 2003). Наличие минирования, как факультативного, так и облигатного, практически у 95% видов с использованием переносного чехлика или постоянного внутреннего нахождения в растении (галлообразователи и бурильщики) у гусениц чехлоносок представляет наглядный пример сильного адаптационеза в пределах не только гелехиоидного комплекса, но и всего отряда. Галлообразователи и минеры – это индикаторы средообразующей роли родов доминантов растений в кайнофите. Способность к образованию галлов или мин связана с ритмом подвижности преимагинальных стадий таксона, что свойственно и для других групп насекомых (Ковалев, 1994, 2002 а). Принцип «ритма подвижности таксонов» у чехлоносок создавал ведущие стратегии в эволюции различных жизненных форм внутри семейства: оседлых и подвижных, растительноядных и подвижных. Кроме того, поступательная эволюция представителей семейства носила направленный характер на приобретение большей устойчивости к дефициту влаги. Это, в свою очередь, способствовало расширению рамок радиации при освоении новых адаптивных зон (освоение новых территорий, кормовых баз, увеличение спектров пищевой специализации и т.п.). Возможность фитофагов участвовать вместе с растениями-хозяевами в экспансии древнейших туранских экосистем имеет подтверждение на примере галлообразователей из орехотворок *Cynipoidea* (Ковалев, 1998, 2002 а; Ковалев, Жилин, 1998).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Затрагивая решение проблемы становления фаун и их дальнейший путь развития, необходимо, в первую очередь, опираться на данные по возникновению и становлению новых типов фитоценозов в процессе сменяющихся сукцессий разного порядка. Основой филогенеза является возникновение и распространение новых видов растений с доминирующим направлением внутри фитоценозов (Каплин, 1999). Фауногенез чехлоносок мог протекать только лишь в рамках флорогенеза на определенной территории. Используя данные по флорогенезу в пределах Палеарктики, эколого-биотопическому распределению молей-чехлоносок в различных типах ландшафтов России (Аникин, 2003), зоогеографическому распространению и элементарным фаунам этого семейства (Аникин, 2002 а, б) и целый ряд других источников по различным группам насекомых и растений, мы предложили возможные пути и этапы фауногенеза чехлоносок исследуемой территории Палеарктики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При рассмотрении вопроса фауногенеза чехлоносок России следует обязательно опираться на данные климатических параметров прошлых геологических эпох. Только абиотические факторы могли привести в диссонанс существовавшие биоты и сформировать совершенно новые с отдельными элементами прошлых фаун. Важной эволюцией климата в кайнозой необходимо считать планетарное похолодание с ростом его дифференцированности – от равномерного теплого океанического к разнообразным контрастным климатическим условиям с учетом формирования горного рельефа. Похолодание, с одной стороны, привело к последовательному формированию влажного тропического, суббореальных, бореальных и арктического поясов с неморальной, таежной и тундровой зонами. С другой стороны, иссушение и дифференциацию ритмики увлажнения «породили» саванны, пустыни, степи и другие типы природных ландшафтов с резкой сезонной динамикой (Емельянов, 2002).

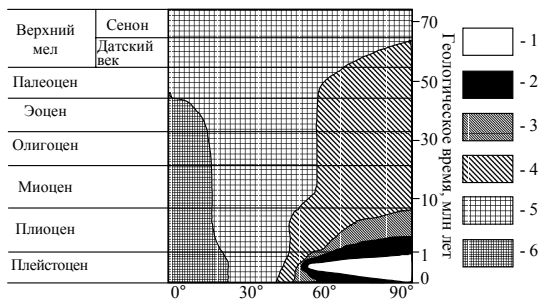
Смена климатического режима в конце палеогена и появление неогеновых трав вызвали взрыв формообразования олигофагов насекомых (Ковалев, 2002 б). Отголоски этих событий подтверждаются высокой долей олигофагов в фауне Палеарктики, в частности по России на эту экологическую группировку приходится 90% всех видов чехлоносок. Образование новых и молодых биот (пустынь, степей, саванн и тундр) сопровождалось вытеснением симпластных и установлением доминирования апопластных растений с упрощенным транспортом межклеточного обмена. Для каждого семейства насекомых с преобладанием узких олигофагов оказывались доминирующими 3 – 4 семейства растений, роды которых являются апопластными эдификаторами растительных формаций этих биот. Проведенный нами анализ показал, что для семейства молей-чехлоносок ведущими компонентами пищевых связей выступают именно такие семейства растений – маревые, сложноцветные и бобовые (таблица).

В результате криогенеза в высоких широтах Северной Америки и Евразии образовалась листопадная флора, в Евразии обозначаемая как тургайская. Образованная ею зона, реликты которой составляют сейчас нашу подзону термофильных летнезеленых лесов, уже в палеоцене оттеснила лавролистную верхнемеловую флору (полтавскую) до линии Южная Англия – Кенигсберг – Башкирия – Целиноград – Южный Сахалин (Разумовский, 1999). В этом положении граница зон находилась в течение палеоцена, эоцена, олигоцена и миоцена. В самом конце миоцена она быстро передвинулась далеко на юг до линии Центральная Франция – Румыния – Северный Кавказ – Северная Корея. В начале плиоцена на территориях к северу от 60° с.ш. (рисунок) в результате криогенеза произошло резкое обеднение тургайской флоры, создавшее нынешнюю флору подзоны криофильных летнезеленых лесов. В конце плиоцена, перед самым началом ледникового периода северная часть этой криофильной подзоны испытала новое криогенное преобразование, превратившись в зону темнохвойных лесов. В плейстоцене уже не происходило флороценогенетических преобразований, а сформировавшиеся к ее началу зоны и подзоны были быстро (в масштабах геологического времени) оттеснены на юг ледником, а затем начались их обратные географические смены к северу (Разумовский, 1999), что не могло не сказаться на динамике фауногенеза чехлоносок.

Распределение гусениц олигофагов по семействам растений на территории России

№ п/п	Семейство растений	Кол-во молей- чехлоносок по		Кол-во видов чехлоносок по типам питания		
		родам	видам	Филлофаги	Карпофаги	Прочие группировки
1	Chenopodiaceae	7	39	9	26	4
2	Amaranthaceae	1	2	-	2	-
3	Asteraceae	4	52	35	16	1
4	Fabaceae	8	56	37	16	3
5	Caryophyllaceae	5	41	33	7	1
6	Lamiaceae	7	12	12	-	-
7	Rosaceae	12	33	33	-	-
8	Juncaceae	1	8	-	8	-
9	Poaceae	1	4	-	-	4
10	Polygonaceae	3	4	1	2	1
11	Tamaricaceae	1	1	1	-	-
12	Ericaceae	6	17	17	-	-
13	Betulaceae	5	12	12	-	-
14	Fagaceae	4	9	9	-	-
15	Cistaceae	1	3	-	-	3
16	Brassicaceae	2	3	-	3	-
17	Salicaceae	2	4	4	-	-
18	Ulmaceae	1	2	2	-	-
19	Pinaceae	1	3	3	-	-
20	Boraginaceae	2	3	3	-	-
Итого		74	308	211	80	17

Учитывая вышеперечисленные исходные параметры третичных биот, можно говорить, что первые представители чехлоносок были мезофильными видами, которые освоили древесно-кустарниковую кормовую базу третичных широколиственных лесов (архаичные роды трибы *Coleophorini*), а в дальнейшем часть из них



Изменения растительности Северного полушария с конца мела до конца плейстоцена (для плиоцена и плейстоцена масштаб времени увеличен) (по Разумовскому, 1999): 1 — ледник; 2 — зона темнохвойных лесов; 3 — подзона криофильных летне-зеленых лесов; 4 — подзона термофильных летне-зеленых лесов; 5 — подзона лавролистных субтропических лесов; 6 — зона тропических лесов

довому богатству и разнообразию молей-чехлоносок Палеарктики очень сильно выделяется территория области Древнего Средиземья. На ее долю приходится 82% видов всей палеарктической фауны и 96% родов. Таким образом, первичным центром видообразования семейства можно считать область Древнего Средиземья, откуда в дальнейшем представители чехлоносок осваивали новые эколого-ландшафтные территории и пространства.

Рассматривая вопрос фауногенеза чехлоносок России, следует исходить из установленных

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ

нами данных: хотя фауна и разделяется на 9 элементарных фаун, но им соответствует всего 4 фаунистических центра – стенопейский, алтай-гобийский, туранский и анатолийский. Каждый из них является центром разнообразия и (или) видообразования, который сформировался в разные исторические времена и в разных климатических условиях (Аникин, 2002 б). Исходя из этого была предложена схема становления фаун по центрам видообразования и фаунистическим комплексам тундры, тайги, широколиственных лесов, гор, степей и пустынь.

По времени формирования центров видообразования наиболее древними следует считать анатолийский и туранский, далее – алтай-гобийский и стенопейский (с учетом распределения наиболее архаичных и специализированных триб и родов семейства). По времени становления фаунистических комплексов природных зон можно принять следующую схему распределения: наиболее древней и мало специализированной группой является неморально-средиземноморская (олигоцен); древней и специализированной – пустынная (миоцен). Далее идет неморальная стенопейская и горная (неоген), степная и таежная (плиоцен – плейстоцен). Наиболее молодой представляется тундровая фауна (плейстоцен – голоцен). Безусловно, каждая из ныне существующих элементарных фаун несет в себе различный процентный состав исконных и привнесенных группировок чехлоносок.

Рассмотрим более подробно этапы формирования фаун чехлоносок России.

Первые фауны. От исходной группы мезофильных чехлоносок отделилось несколько ветвей, которые в ходе эволюции значительно отделились друг от друга и в морфологическом, и в экологическом плане. К первой группе мы относим виды третичных широколиственных лесов. Они сохранили мезофильный образ жизни, связанный с кустарниково-древесными кормовыми объектами. Их гусеницы минируют листья в течение всей жизни и строят листовые чехлики или переходят на травянистые растения с утратой облигатного минирования (трибы *Casasini*, *Coleophorini* и *Razowskiini*). Исходные предковые элементы послужили в качестве основы для становления и формирования родов вышеперечисленных триб, связанных с мезофильными широколиственными лесами на Тяньшанско-Казахстанской суше. Позднее, когда в конце палеогена (средний и верхний олигоцен) климат стал суше, эти леса превратились в субтропические редколесья и саванны, что привело к формированию исходных групп неморальных родов (*Agapasina*, *Coleophorina*, *Systrophoecina*). Вторая группа смогла освоить более засушливые участки побережья океана Тетис и «перейти» в группу ксерофильных видов, развивавшихся на многолетних травянистых и кустарниковых растениях. Схожие этапы эволюции для этого периода отмечаются и для дневных бабочек Средней Азии (Корб, 1997). К середине олигоцена данная группа представляла исходную часть видов, которые в дальнейшем эволюционировали в псаммофильную фауну. Но говорить, что она сразу стала формироваться как пустынная туранская, нельзя. Вся территория Турана с мела и до середины олигоцена, за исключением небольшой территории Кызылкумов, была под водами моря (Федорович, 1975). С середины олигоцена участки суши на территории Казахстана и Средней Азии стали подниматься и освобождаться от воды, а море стало откатываться в сторону Каспия. Только со второй половины миоцена, когда в Туране стали складываться континентальные условия осадконакопления и формировалась аллювиальная равнина, заселяемая соответст-

вующими фитоценозами, произошло зарождение современной туранской фауны чехлоносок. Широкое распространение в Азии получают полусубтропические полупустыни, которые в первой половине плиоцена сменились на полусубтропические пустыни, а к концу плиоцена переформировались в теплоумеренные пустыни (Федорович, 1975). Ведущим направлением в Сахаро-Гобийской области стал переход мезо- и эуксерофильных растений с щербистых, песчано-щербистых, песчано-галечных субстратов равнин и предгорий к жизни на песках. К появившимся новым условиям существования на эоловых песчаных массивах были «готовы» основные компоненты фитоценозов. Они занимали аллювиальные и морские песчаные отложения побережий древнего моря (Каплин, 1999) так же, как и чехлоноски, развивавшиеся на растениях из родов *Haloxylon*, *Salsola*, *Caroxylon* и др. Виды, заселившие эти территории вслед за растительностью, послужили в качестве основы в эволюции пустынной фауны, приведшей к значительной радиации в спектре потребляемых органов и частей растений, строительству шелковинных чехликов, появлению галлообразователей и карпофагов (трибы *Papyrosiphini*, *Aporipturini*, *Apacoptini*, *Carpochenini*). Необходимо отметить следующий факт: наибольшая часть вновь образуемых видов чехлоносок (на основе увеличения спектра жизненных форм) коэволюционировала вместе с экологической группой фреатофитов – растений, которые используют неглубоко залегающие грунтовые области в пустынных ландшафтах. Они представлены широким спектром жизненных форм, имеют различную морфологию и ритм развития. Среди них есть деревья, кустарники, однолетние и многолетние травянистые растения. Основослагающий спектр этих растений состоит из 56% видов трех семейств: *Chenopodiaceae*, *Fabaceae* и *Roaceae* (Новикова, 1996), что сопоставимо с численным преобладанием видов чехлоносок на данных растениях в современных фаунах аридных территорий. Кроме того, эти семейства растений представляют собой группу наиболее продвинутых в эволюции – апопластных семейств цветковых (Ковалаев, 2002 а), что позволяет расценивать представителей чехлоносок-олигофагов указанных семейств растений как коэволюционистов высокого ранга.

Таким образом, в олигоцене – миоцене сформировались базовые элементы двух фаун: анатолийской (средиземноморско-неморальной) и туранской пустынной.

Последующие фауны. Однако наиболее интенсивно процессы видообразования шли в неогене при альпийском горообразовании. Территории суши принимали современные очертания, стали появляться внутриконтинентальные аридные пространства (современные пустыни и полупустыни), что привело к еще большей специализации пустынных родов. Зарождение алтай-гобийской фауны, как и тургайской (давшей впоследствии основу для становления туранской фауны), происходило в олигоцене – миоцене, когда в экстразональных условиях уже должны были существовать чисто пустынные местообитания (Емельянов, 1972). Однако условия формирования пустынь на западе и востоке Палеарктики сильно различались. В западной части, которая находится ныне в континентальном секторе, более теплые подзоны сохранялись при отступлении на юг. Для восточной части, т.е. для Центральной Азии, которая находится ныне в резко континентальном подсекторе, пустыни могли перерождаться только на месте, так как уже с олигоцена они были отрезаны от южных территорий Тибетом. Таким образом, связь между Централь-

ноазиатскими пустынями и более западными была прервана на очень раннем этапе. Кроме того, наиболее древние теплолюбивые пустынные элементы Центральной Азии преимущественно вымерли из-за изменившихся условий существования. Обратившись к дендрограмме фаунистического сходства по элементарным фаунам (Аникин, 2002 б), можно увидеть, что связь между северотуранской и монголо-алтайской фаунами минимальная (всего 17% сходства) по кластерам, но общие виды все же есть: *Polystrophia calligoni*, *Aporiptura ochroflava*, *Aporiptura eurasiatica*, *Symphypoda parthenica*, причем все они являются представителями архаичных родов. Данные по этим видам на территории Тувы (Anikin, 1999) свидетельствуют в пользу доледникового появления полупустынь в Тувинской котловине и автохтонного переживания ими ледниковых эпох. В западных же пустынях такие элементы отступили на юг, так как здесь наблюдается весь спектр южных подзон. В дальнейшем, когда скорость надвигания все более холодных условий на востоке возрастала, степень вымирания теплых элементов достигла максимума, и наравне с формированием биоты северных подзон происходил процесс видообразования комплекса ксерофильных степных равнинных и горных видов молей-чехлоносок на фоне сохранившихся остатков первичной пустынной фауны.

К середине плейстоцена следует отнести завершающие этапы формирования алтай-гобийской фауны, когда произошло полное разделение теплоумеренной подзоны Сахаро-Гобийской пустынной области и в эволюции пустынь преобладал процесс провинциальной дифференцировки фаун (Емельянов, 1972), что находит свое подтверждение в фаунах чехлоносок. Основным пусковым моментом новообразования в фауне чехлоносок алтай-гобийской территории послужило похолодание климата, приведшее к замене слагающих фитоценозов региона. Только новообразование абиотических условий способствует новообразованию флор (Криштофович, 1946). Для пустынной биоты лишь неоген мог быть тем временем, когда происходили направленные изменения среды, повлекшие за собой эволюцию этой группы чехлоносок.

В то же время мезофильные широколиственные леса в северной части континента стали уступать место более влажным широколиственным лесам, что и привело к первичной разорванности исходной неморальной фауны. К данному периоду сформировались основные элементы стенопейской неморальной фауны, которые в значительной степени были сходны с европейскими неморальными элементами.

Молодые фауны. В Евразии к концу миоцена произошел окончательный разрыв единого поля южных лесов, возникло разделение фауны на средиземноморскую, европейско-неморальную и бореальную. Оставшиеся широколиственные леса сохранялись в Средиземноморье и на Дальнем Востоке, которые практически не были затронуты оледенением, что дало возможность «переждать» оледенение целой группе неморальных видов.

За время плейстоцена произошло несколько циклов оледенений и межледниковых периодов. Во время оледенений неморальная фауна чехлоносок вместе с широколиственными лесами откатывалась в рефугиумы, расположенные в Южной Японии и Корее, на Кавказе и Южном Приуралье. Это подтверждают наши исследования по фаунам данных регионов (Anikin, Falkovitsh, 1997; Anikin, 1998 a, b, c;

Anikin et al., 1999), а также установление степени схожести элементарных фаун данных районов (30 – 45% фаунистического сходства) (Аникин, 2002 б). В межледниковье в Евразии часто устанавливался непрерывный пояс широколиственных лесов. Так, в казанцевское межледниковье ильм, липа и дуб доходили в Сибири до Подкаменной Тунгуски, о чем свидетельствуют палинологические работы ряда авторов (Белова, 1985; Архипов, Волкова, 1994). Такой пояс широколиственных лесов, существовавший около 130 – 100 тыс. лет тому назад, позднее распался на две отдельные части с мелкими рефугиумами и с эдификатором в виде дуба, которые существуют и в настоящее время (Смирнова, Турубанова, 2002). Дальнейшая изоляция в 100 тыс. лет привнесла дивергенцию только на видовом уровне и, по всей видимости, только у макрочешуекрылых (Dubatolov, Kosterin, 2000), но не затронула молевидных чешуекрылых.

Степные пространства континента были освоены мезофильно-ксерофильной группировкой видов широколиственных лесов саванного типа. Это были лугово-степные виды, развивавшиеся изначально на травянистых растениях или перешедшие с древесно-кустарниковых пород деревьев. Вопрос о времени образования именно степной фауны пока остается открытым, так как у ботаников до сих пор нет единого мнения о времени и путях происхождения самой степи. Мы принимаем следующую точку зрения: основа флоры степи, или, вернее сказать, степных растительных формаций, была уже сформирована в конце миоцена и с плиоцена она разделилась на «западную» и «восточную» (Толмачев, 1955). Степные элементы флоры в Палеарктике имеют совершенно разные исходные ксерофильные роды, подроды или секции. Первая большая группа («западная») была сформирована из средиземных флорогенетических элементов, к которым относятся *Ephedra*, *Crambe*, *Ferula*, *Stipa*, *Bromus* и др. Вторая группа («восточная») была образована из голарктических флорогенетических элементов: *Poa*, *Festuca*, *Spiraea*, *Helichrysum* и др. (Лавренко, 1942; Гофман, 1951). Основными эдификаторами степей Евразии являются ковыли гондвано-средиземного происхождения. Гондванская стадия развития ковылей более древняя, а средиземная – молодая. Если судить по времени образования ковылей, то фауна чехлоносок должна была быть богатой по видам, связанным с этими растениями. Мы же наблюдаем обратную картину.

Показательным и убедительным является тот факт, что на Роасеае развиваются представители только одного рода чехлоносок – *Eupista*. Для одного из крупнейших и ведущих семейств степной растительности отсутствуют специализированные виды чехлоносок. Пищевые связи установлены для трех видов из одного рода *Eupista* – *Eupista ornatipennella*, *E. lixella* и *E. samarensis*. Гусеницы только старших возрастов питаются листьями *Anthoxanthum*, *Holcus*, *Alopecurus*, *Avena*, *Koeleria*, *Briza* и *Bromus*. Гусеницы младших возрастов до зимовки питаются плодами растений из семейства губоцветных, а весной продолжают свое развитие на злаках. С одной стороны, мы наблюдаем переход с карпофагии на филлофагию, а с другой – наличие двудомности: смену кормовых растений после зимовки гусениц в пределах одного поколения. Наличие двудомности наглядно подтверждает возможность освоения чехлоносками не только ранее несвойственных им ботанических семейств, но и органов растений (Фалькович, 1996). Это свидетельствует об эволюционной пластичности отдельных «молодых» родов у чехлоносок. При этом

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ

внутри отдельных степных видовых группировок чехлоносок наблюдаются микроэволюционные явления. Очень схожие морфологические структуры имеют отдельные внутривидовые группы чехлоносок. Сюда можно отнести представителей родов: *Multicoloria*, виды секций *ditella* и *caelebipennella*, на что в свое время обращал внимание известный зоосистематик Э. Майр (1971); *Casignetella* – секция *stepposa*; *Ecebalia* – секция *virgaurea*. Ускоренный темп эволюции у таких видов подтвержден исследованиями по кариологии рода «*Coleophora*» (Лухтанов, 1999). Быстрая хромосомная эволюция у этих видов сопровождалась неточным удвоением числа хромосом.

Тем не менее, для скифской степной области характерен высокий видовой показатель фауны чехлоносок России (248 видов). Он складывается из видов, развивающихся на других степных компонентах, которые свойственны степям. Гусеницы этих видов живут на различных видах астрагалов, полыней, губоцветных, гвоздичных и других степных растениях. По всей видимости, главенствующую роль в формировании двух центров видообразования (средиземноморского и центральноазиатского) «степных» видов чехлоносок играли флорогенетические элементы из двудольных «первых доисторических степей» саванного типа, где доминирующими еще не выступали представители злаковых. Но уже в конце плиоцена произошел заметный сдвиг в сторону выпадения чуждых элементов современной «воронешской» степной растительности (Комаров, 1951).

Становление суббореальных степей в плиоцене, а позднее и субарктических в предледниковый и послеледниковый периоды привели к смешению первичных и вторичных «степных» фаун чехлоносок. Для фауны России более существен процент видов центральноазиатского происхождения и менее – средиземноморских видов, что прослеживается в обособлении степных фаунистических элементов на западнопалеарктические и восточнопалеарктические. Нахождение в настоящее время таких видов чехлоносок связано с разбросанными реликтовыми ландшафтными комплексами в степях русской равнины. Они представляют собой особую форму палеоландшафтов, существующих не в ископаемом состоянии, а наблюдаемых визуально в настоящее время (Бережной, 1997). Одним из таких примеров служит обитание *Ecebalia bagorella* на территории уникального рефугиума с реликтовыми участками степи – Самарской Луки (Аникин, 1999).

В силу своей приспособленности к резким сменам ландшафтно-климатических условий комплекс степных видов чехлоносок оказался более мобильным и смог закрепиться практически в любых вновь сформировавшихся типах ландшафтов уже в четвертичное время (лесотундре, тундро-степи и т.п.). Это подтверждается находками восточномонгольских видов чехлоносок в сохранившихся степных реликтовых участках Якутии: *Multicoloria ignobilis*, *M. caragana*, *M. astragalella*, *M. stachi* (Anikin, 1998 c), а также видов из других семейств, например совков (Конonenko и др., 1989), представителей из отряда полужесткокрылых (Винокуров, 1979), жесткокрылых (Алфимов и др., 2003) и др. Кроме того, мобильность и пластичность чехлоносок, возможно опосредованно, связаны с основной особенностью доминирующих групп степных растений – способностью быстро реагировать на колебания влагообеспеченности усиленной транспирацией, невысокой обводненностью листьев и т.п. (Бобровская, 1998).

Фауна широколиственных лесов послужила своеобразным звеном в становлении таежной фауны. Следует отметить, что и горные фауны были важным звеном при её формировании. В четвертичный период процессы изменения границ природных зон очень усилились и именно к плейстоцену необходимо относить период формирования границ таежной фауны. Говорить о новой волне эволюционировавших видов из числа существовавших во время событий ледникового периода пока преждевременно – это очень незначительный временной отрезок, чтобы смогли сформироваться представители новой биоты из числа чехлоносок. Это подтверждается результатами исследований по другим группам насекомых тайги (Фролов, 1955).

Однотипность и относительная бедность фауны чехлоносок тайги, распространенных на всей ее территории, без подразделения на подвиды, показывает, что существующий в настоящее время зональный тип сложился в геологически короткий срок из видов, существовавших в доледниковый период. Произошла лишь выборка форм более приспособленных к таким условиям существования из числа уже существовавших. Показательным примером могут служить виды, которые являются характерными элементами таежной фауны. Так, представители только одного рода чехлоносок (*Protocryptis*) заселяют лишь один род семейства сосновых (*Larix*) из класса хвойных. На хвое лиственниц питаются *Protocryptis maturella*, *P. obducta* и *P. sibiricella*. Эти виды развиваются на разных видах лиственниц и имеют разные ареалы, что можно объяснить коэволюцией двух составляющих – «растение – фитофаг» (Аникин, 1998 в). Причем момент перехода предкового вида с древесных двудольных растений, на которых развиваются другие представители *Agapalsina*, произошел еще в миоцене, когда на смену широколиственным лесам стали спускаться с севера более влажные, в состав которых и входила лиственница. Эти северные третичные леса хвойных соприкасались с одной стороны с елово-пихтовой тайгой, а с другой – с теми широколиственными лесами, которые покрывали не только долинную часть, но и основную часть равнин северной Палеарктики.

Аналогичный пример такого перехода есть и по другим группам насекомых. Так, усач из рода *Xylotrecthus* – *Xylotrectus altaicus* – единственный представитель рода, который развивается на хвойном дереве (остальные виды, как и в случае с представителями п/трибы *Agapalsina* у чехлоносок, являются олигофагами лиственных деревьев) (Фролов, 1955). Представляется очевидным, что это не случайное явление, а результат опосредованных физико-географических условий, создавшихся на севере Голарктики начиная с миоцена. Чехлоноски, как одна из наиболее экологически пластичных групп насекомых, смогли совершить такой переход намного раньше (критерий большего числа видов и монотипичность рода), нежели чем это сделали другие насекомые, например усачи (переход состоялся на уровне плейстоцена всего одного вида).

Смогли освоить новый тип биоты и чехлоноски (также из п/трибы *Agapalsina*), заселяющие вересковые, которые в растительном покрове таежной зоны играют существенную роль. Все обитатели вересковых – филлофаги. Это семейство растений с господством древесно-кустарниковых форм позволило сформировать олигофагию у чехлоносок путем сужения круга кормовых растений, начиная с полифагии, которая была распространена у предшествующих видов, связанных с

формациями широколиственных лесов (примером такого широкого полифага служит *Tollisia violacea* – этот вид заселяет как широколиственные, так и мелколиственные деревья). Вересковые имели значение в развитии пищевых связей лишь для одной п/трибы чехлоносок – *Agapalsina* – в пределах таежной зоны и тундры (Фалькович, 1996).

Истоки современных флор тундро-арктической области по результатам палеоботанических изысканий следует относить к существовавшим и господствовавшим на огромной территории Северной Евразии третичным фитоценозам в олигоцене и миоцене (Дорофеев, 1972). Они заметно преобразились и сменились на горно-арктические и тундровые сообщества к концу плиоцена (Фрадкина, 1994). За этот период произошло формирование первых элементов современных арктических местных флор, которые сохранились до наших дней только в Китае, Северной Японии и на юге Приморья. Дальнейшие палеоклиматические события привели к поэтапной смене и отходу на юг хвойных и смешанных лесов с массой листопадных пород деревьев, кустарников и трав, что способствовало проникновению арктических видов чехлоносок на юг в горные районы. Все эти виды бабочек встречаются в Европе только на Крайнем Севере или Северо-Востоке и отсутствуют в Альпах, на Карпатах и Кавказе. К ним относятся: *Phylloscheme murinella*, *Kasyfia unigenella*, *Kasyfia obscuripalpella*, *Tollisia potentillae*, *Casignetella derasofasciella*. В Азии же они распространены на Крайнем Севере, в Якутии, в горах Южной Сибири, Алтая и Монголии. Все эти виды, вероятно, имеют северное происхождение и могут служить одним из доказательств теории происхождения арктической фауны чешуекрылых с ангарского участка Восточной Сибири, которую предложил в свое время известный лепидоптеролог Н.Я. Кузнецов (1939).

Характер палеогеновых флор северной полярной области (при очевидности того, что они произрастали именно под теми широтами, под которыми находят их остатки) исключает предположения о существовании где-либо на Земле в течение палеогена флоры арктического типа. Но этим не исключается возможность очень древнего формирования некоторых исходных элементов современной арктической флоры как компонентов интразональных растительных группировок раннетретичного времени и особенно – как компонентов горных флор, которые могли формироваться в разных частях Голарктики (Толмачев, 1986). Ряд представителей горноксерофитных чехлоносок демонстрируют такую возможность вхождения в состав арктической фауны с заметным расширением границ ареала уже после отступления ледника в равнинной части. В нее входят транспалеарктические виды, которые обитают как в горах Европы, так и Азии (*Frederickoenigia flavipennella*, *Haploptilia serratella*, *Kasyfia orbitella*, *Tollisia violacea* и др.). Анализируя спектр кормовых связей, можно прийти к заключению, что половина видов чехлоносок является группой уже сложившихся ореофитов. Развитие на автохтонных элементах ореофитов может косвенным образом выступать в пользу первоначального формирования этих горных элементов из числа чехлоносок и параллельно сопоставляться с одним из путей формирования горных флор за счет исконных видов (Толмачев, 1986).

Образование в плейстоцене циркумбореальной тундровой области привело к освоению этой территории видами чехлоносок, которые ранее населяли и таежно-неморальные, и степные ландшафты материка Северной Евразии. Обращает на

себя внимание следующая особенность тундры. Это – территория, на которой благодаря высокому коэффициенту увлажнения, равнинности и низменности рельефа, а также близости горизонта вечной мерзлоты преобладают по площади безлесные ассоциации. Причем флористическая общность тундровой полосы с лежащими к югу от нее таежными пространствами не вызывает сомнений (Разумовский, 1999). Это, в свою очередь, накладывает отпечаток и на состав фауны данной природной зоны, которая очень бедная и представлена отдельными элементами таежной области – чехлоносками, развивающимися на низко стелющихся кустарниковых формах вересковых. Эндемики из числа представителей Coleophoridae отсутствуют полностью, а их доля из других групп не превышает 2 – 3% (Винокуров, 1979).

Единственной аномалией для тундро-арктической области в плане видового разнообразия являются острова Врангеля и Геральда (Стишов, 2001). Особенности ландшафта позволили сохраниться плейстоценовым элементам флоры и фауны, распространенным ранее на осушенных шельфах Берингской области и обитавшим намного южнее. К числу таких видов из чехлоносок следует отнести *Klimeschja tundrosa* и *Ecebalia kolymella*, которые по своему происхождению являются горно-тундро-степными восточно-центральноазиатскими видами. По всей видимости, это остаточные элементы тундростепи, существовавшие в перигляциальное время в среднем и верхнем плейстоцене на больших пространствах суши и обладавшие обширными ареалами, простиравшимися от современных тундр до степей. Такие элементы выявлены и среди полужесткокрылых (Винокуров, 1979), и жуков (Алфимов и др., 2003). Относительно большая часть криоксерофитных видов среди представителей чешуекрылых известна из числа дневных бабочек (Горбунов, Ольшванг, 1991), а среди чехлоносок – пока единицы. Искать их нужно в альпийских горно-тундровых ксерофильных растительных сообществах Карелии, Сибири и Урала, где сохранились эти остатки тундростепных фитоценозов.

Подтверждением того, что такие ценозы господствовали на обширных территориях, являются данные по установлению палеосообществ. Среди них господствовали мелкокустарничковые формы *Ephedra*, *Dryas* и однолетние и многолетние травы – *Artemisia*, *Chenopodium*, *Salsola*, *Kochia*, *Plantago* и др. (Елина, 1998). То, что такие растительные элементы существуют и ныне, говорят данные по бобовым видам из секции *Orobia* (Положий, 1972). В настоящее время распространены лишь отдельные реликтовые популяции этих видов в тундро-арктических ландшафтах. Большинство остролодочников этой секции сосредоточено в горно-степных районах Алтая и Саян. Сравнительно-морфологический анализ и изучение онтогенеза боба показали, что все эти виды имеют общее происхождение.

Уже в раннем голоцене на равнине произошли мезофилизация и заболачивание тундростепи, вызванные непосредственным влиянием изменяющейся среды. Пыльцевые диаграммы, опубликованные В.П. Гричуком (1982), демонстрируют постепенную смену широкораспространенных термофильных и криофильных видов растений на мезофильные с образованием новых ценозов. Остатки прежних ценозов как раз и сохранились в своеобразном рефугиуме – на острове Врангеля. Детальное и направленное обследование с целью выявления его «островной» фауны чехлоносок также сможет установить существование большего числа криоксерофитных видов этой группы гелехиоидных чешуекрылых.

Современные фауны. Возвращаясь к тому, что формирование фаун чехлоносок происходило в неогене – антропогене, мы не можем не сказать о том, что современные фауны чехлоносок несут следы последних геологических эпох.

Во время оледенений в Европе сформировался ряд рефугиумов (Пиренейский, Апеннинский, Балканский полуостров, горы Северо-Западной Африки, Передняя Азия), сохранявшие комплекс автохтонных видов многих групп насекомых (Лопатин, 1989). Благодаря этому часть неморальных видов чехлоносок смогла в дальнейшем освоить освободившееся от ледника пространство в европейской части России и слиться с группой «молодых» таежных и степных видов. Наличие широтных преград в виде Средиземного моря и Сахары позволило сильно разграничить палеарктическую фауну от эфиопской, и поэтому становление современных фаун чехлоносок России в предледниковые и постледниковые времена шло только за счет своих палеарктических видов.

Северотуранская современная элементарная фауна на территории России была сформирована в относительно недавнее время с учетом геологических процессов, которые происходили в Волго-Уральском регионе и по происхождению основных элементов является одной из наиболее древних. Больше половины видов имеют туранское происхождение. Учитывая, что становление современных условий существования в Туране происходило в последние 10 млн лет, то, следовательно, и значительная часть видов имеет соответственный возраст, а ряд других архаичных представителей – еще более ранний. Ландшафты Прикаспийской низменности относятся к числу наиболее молодых в пределах Европейской части России. Основные черты их современного рельефа начали складываться во второй половине миоцена. К этому времени относится начало поднятия южной части Уральских гор, которое особо мощно развилось в плиоцене в связи с общим опусканием Каспия и распространением далеко на северо-запад Акчагыльской трансгрессии. Эпоха рисского оледенения коснулась Прикаспия лишь косвенно, вызвав резкое похолодание и увлажнение климата. Последовавшие затем Хвалынские трансгрессии дважды вызывали затопление Прикаспийской низменности, хотя они имели значительно меньшие площади, чем при Акчагыльской (Синицин, 1962). Таким образом, хотя современный ландшафт севера Прикаспийской низменности начал развиваться еще в плиоцене, его основные особенности оформились лишь в позднечетвертичное время, после Хвалынской трансгрессии, примерно за последние 5 – 8 тыс. лет. В настоящее время здесь обитают не только пустынные виды, но и целый ряд степных и лесостепных видов, поскольку эта территория включает в свой состав и область полупустынного экотона южных рубежей степей (Николаев и др., 1997). Более подробно состав фаун рассматривался нами в предыдущей статье по географическому распространению молей-чехлоносок России (Аникин, 2002 б).

Следует отметить, что в голоцене в западных пустынях Палеарктики происходило закрепление субстрата растительностью, его задернение и замоховение. Это привело к усилению процессов эфемеризации растительного покрова, а с учетом увлажнения климата в Средней Азии и тенденцией проникновения на этом фоне степных растительных элементов (Каплин, 1999) – к привнесению «новой» фауны чехлоносок из скифской области. Намного раньше такой вариант событий произошел в центральной Азии. Кажущаяся глобальная аридизация центральной и

внутренней Азии на современном этапе (последние 100 лет) имеет как раз обратную тенденцию (Селиверстов, Чистяков, 1996). Исследования этих авторов подтверждают взгляды и мнения ученых первой половины XX столетия (Берг, 1950; Марков, 1954 и др.), которые отрицали наличие доказательств в пользу высыхания Центральной Азии. Ими было верно отмечено, что очень часто возникает путаница в этом вопросе, когда процессы вторичного опустынивания, вызванные деятельностью человека, принимаются за первичные абиотические изменения. Наглядным примером является работа по опустыниванию Устюрта (Викторов, 1996).

Свои изменения претерпели и другие основообразующие фауны: алтай-гобийская и стенопейская неморальная. Усиление выпадения осадков в северных территориях Центральной Азии и похолодание привели к заметному снижению ведущей роли в фауне пустынного комплекса и увеличению доли степных и горно-таежных элементов, продвинувшихся с севера на юг из скифской и бореальной зон.

Не осталась без изменений и стенопейская неморальная фауна, которая обогатилась за счет горных степных и лугово-степных видов западноскифских элементов. Несмотря на высокую степень эндемизма, в стенопейской фауне существует достаточно много евросибирских неморальных видов. Отсутствие «европейских» рефугиумов при похолодании могло компенсироваться откатыванием к югу на территорию Ориентальной области значительной доли фауны с обратным возвратом после потепления. Только выявление соответствующих реликтов молей-чехлоносок из числа неморальных видов в Ориентальной области сможет доказать это предположение. Наиболее молодыми фаунами по своему времени формирования являются таежная и тундровая.

В заключение отметим, что современные (за последние 100 – 150 лет) изменения отдельных элементарных фаун (еврокавказской, монголо-алтайской) произошли в связи с интенсивной хозяйственной деятельностью человека на территориях, занятых степными и лесостепными растительными сообществами (Аникин, 1996, 1998). Наличие коллекционного материала в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург) и Берлинском музее им. А. Гумбольдта свидетельствует о широком распространении и относительно высокой плотности популяции чехлоносок целого ряда видов (*Valvulonia falcigerella*, *Apista impalella*, *Multicoloria stachi*, *Casignetella occatella*, *Klinzigedia phlomidella* и др.) в недалеком прошлом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимов А.В., Берман Д.И., Шер А.В. Тундростепные группировки насекомых и реконструкция климата позднего плейстоцена низовий Колымы // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 281 – 300.
- Аникин В.В. Влияние аридизации климата и антропогенного воздействия на видовой состав чешуекрылых юга Среднего Поволжья // Бюл. «Самарская Лука». 1996. №7. С. 19 – 48.
- Аникин В.В. К вопросу о географической изменчивости популяций *Ecebalia vestianella* (L.) (Lepidoptera, Coleophoridae) // Вопросы биоценологии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1998. С. 93 – 96.
- Аникин В.В. Первая находка моли чехлоноски *Ecebalia bagorella* (Falkovitsh, 1977) (Lepidoptera, Coleophoridae) в России // Бюл. «Самарская Лука». 1999. № 9/10. С. 272, 273.
- Аникин В.В. Фауна молей чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) России // Тез. докл. XII съезда Рус. энтомол. о-ва / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2002 а. С. 13.

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ

- Аникин В.В.* Эколого-географические особенности распространения чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) фауны России // Поволж. экол. журн. 2002 б. №3. С. 187 – 198.
- Архинов С.А., Волкова В.С.* Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1994. 106 с.
- Белова В.А.* Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 160 с.
- Берг Л.С.* Усыхают ли наши степи // Почвоведение. 1950. №10. С. 636 – 642.
- Бережной А.В.* Реликтовые ландшафтные комплексы и их разнообразие в степях Русской равнины // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем: Материалы Междунар. симп. / Ин-т степи УрО РАН. Оренбург, 1997. С. 7, 8.
- Бобровская Н.И.* Об особенностях утилизации воды и водообмена растений степных и пустынных экосистем Монголии // Проблемы ботаники на рубеже XX – XXI веков: Тез. докл. / Ботан. ин-т РАН. СПб., 1998. Т. 1. С. 226.
- Викторов С.В.* Опустынивание Устюрта // Аридные экосистемы. 1996. Т. 2, №4. С. 18 – 23.
- Винокуров Н.Н.* Насекомые полужесткокрылые (Heteroptera) Якутии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 58 с.
- Горбунов П.Ю., Ольшванг В.Н.* Опыт ценогенетического подхода к охране регионального таксономического многообразия насекомых (на примере дневных бабочек Урала) // Изучение редких животных в РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1991. С. 4 – 24.
- Гофман Г.Д.* [Послесловие] // Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. 1951. Т. 13. С. 275 – 309. Послесловие к статье: Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей.
- Гричук В.П.* Флора и растительность // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. – М.: Недра, 1982. Полутом 1. С. 337 – 374.
- Дорофеев П.И.* Третичные флоры бассейна р. Омоя // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. С. 41 – 63.
- Елина Г.А.* Систематизация палеосообществ позднеледниковья – голоцена // Проблемы ботаники на рубеже XX – XXI веков: Тез. докл. / Ботан. ин-т РАН. СПб., 1998. Т. 1. С. 248.
- Емельянов А.Ф.* Обзор взглядов на историю формирования биоты Центральноазиатских пустынь // Насекомые Монголии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. Т. 1. С. 11 – 49.
- Емельянов А.Ф.* Расселение и эволюция сухопутной биоты в свете биогеографии // Тез. докл. XII съезда Рус. энтомол. о-ва / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2002. С. 112, 113.
- Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2003. 542 с.
- Каплин В.Г.* Биоразнообразие, структура, функционирование и эволюция растительных сообществ в первичной псаммогенной сукцессии восточных Каракумов // Бюл. «Самарская Лука». 1999. № 9/10. С. 3 – 51.
- Киселев С.В.* Насекомые // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1982. Полутом 1. С. 241 – 245.
- Ковалев О.В.* Универсальная модель эволюции биосферы и эволюции сознания // Энтомол. обзор. 1994. Т. 73, вып. 4. С. 753 – 776.
- Ковалев О.В.* Членистоногие-олигофаги как индикаторы первичных ареалов анцестральных родовых группировок растений // Проблемы энтомологии в России / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1998. Т. 1. С. 194, 195.
- Ковалев О.В.* Козволюционные связи растений и насекомых – олигофагов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002 а. 52 с.
- Ковалев О.В.* Эволюция олигофагии у насекомых – фитофагов // Тез. докл. XII съезда Рус. энтомол. о-ва / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2002 б. С. 162, 163.

- Ковалев О.В., Жилин С.Г. Позднемиоценовая миграция аридных экосистем из Азии в Африку и формирование биоты ранних Hominidae // Проблемы ботаники на рубеже XX – XXI веков: Тез. докл. / Ботан. ин-т РАН. СПб., 1998. Т. 2. С. 234, 235.
- Козлов М.В. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida // Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 16 – 69.
- Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей // Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. 1951. Т. 13. 274 с.
- Кононенко В.С., Лафонтен Дж. Д., Миккола К.Э. Аннотированный список совков (Lepidoptera, Noctuidae) Берингии // Энтомол. обозрение. 1989. Т. 68, вып. 3. С. 549 – 575.
- Корб С.К. К познанию фауногенеза булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Средней Азии // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 9. С. 1046 – 1058.
- Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. 1946. Т. 2. С. 21 – 86.
- Кузнецов Н.Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1939. Т. 5, вып. 1. 89 с.
- Лавренко Е.М. О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразийской степной области // Сов. ботаника. 1942. № 1 – 3. С. 2 – 56.
- Лопатин И.К. Зоогеография. Минск: Вышэйш. шк., 1989. 318 с.
- Лухтанов В.А. Организация и эволюция кариомов у чешуекрылых (Lepidoptera): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 48 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Марков К.К. Высыхает ли Средняя и Центральная Азия? // Вопр. географии. 1954. Т. 24. С. 98 – 116.
- Николаев В.А., Копыл И.В., Пичугина Н.В. Полупустынный экотон на южных рубежах степей // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем: Материалы Междунар. симп. / Ин-т степи УрО РАН. Оренбург, 1997. С. 31, 32.
- Новикова Н.М. Растения – индикаторы неглубоко залегающих грунтовых вод в Сахаро-Гобийской пустынной области // Аридные экосистемы. 1996. Т. 2, № 4. С. 55 – 61.
- Положий А.В. К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. С. 134 – 144.
- Разумовский С.М. Введение в палеографию растительного покрова // Избранные труды. М.: Изд-во «КМК Scientific Press», 1999. С. 119 – 194.
- Селиверстов Ю.П., Чистяков К.В. Высыхает ли Внутренняя Азия? // Аридные экосистемы. 1996. Т. 2, № 4. С. 7 – 17.
- Синев С.Ю. Система и филогения узкокрылых молей (Lepidoptera, Momphidae s.l.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1992. 51 с.
- Синев С.Ю. Образ жизни гусениц древнейших чешуекрылых (Lepidoptera): детритофагия или минирование // Проблемы энтомологии в России / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1998. Т. 2. С. 120, 121.
- Синицин В.М. Палеография Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 266 с.
- Смирнова О.В., Турубанова С.А. Формирование и развитие восточноевропейских широколиственных лесов в голоцене // Бюл. «Самарская Лука». 2002. № 12. С. 5 – 19.
- Тишков М.С. Приоритеты и организация научно-исследовательской работы в заповеднике «Остров Врангеля» // Заповедное дело. 2001. Вып. 9. С. 108 – 139.
- Толмачев А.И. К истории развития растительности открытых ландшафтов земного шара // Тез. докл. 2-й науч. конф. сектора палеобиологии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1955. С. 67 – 71.
- Толмачев А.И. Вопросы генезиса арктических флор // Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 91 – 188.

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ

- Фалькович М.И.* Пищевые связи чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae). I // Энтомологическое обозрение. 1996. Т. 75, вып. 4. С. 732 – 755.
- Федорович Б.А.* Равнины Средней Азии // Равнины и горы Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1975. С. 7 – 92.
- Фрадкина А.Ф.* Палинostrатиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Северо-Востока России. Новосибирск: Изд-во ин-та геологии, геофизики и минералогии, 1994. 82 с.
- Фролов Д.Н.* Происхождение (становление) энтомофауны тайги // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 4. С. 789 – 799.
- Anikin V.V.* The casebearers of the Volgo-Ural inter-river region (Lepidoptera, Coleophoridae) // Entomofauna Zeit. Entom. 1998 a. Vol. 19, №2. P. 33 – 44.
- Anikin V.V.* A new species of the genus *Amselghia* from the North Caucasus (Lepidoptera: Coleophoridae) // Zoosyst. rossica. 1998 b. Vol. 7, №2. P. 326.
- Anikin V.V.* On the casebearer fauna of the Far-East region of Russia (Coleophoridae) // Japan Heterocerists' J. 1998 c. Vol. 200. P. 424 – 429.
- Anikin V.V.* The species of casebearers moths described from the Volgo-Ural region (Lepidoptera, Coleophoridae) // Atalanta. 1998 d. Vol. 28, №3/4. P. 327 – 334.
- Anikin V.V.* On the casebearer fauna of the Western Mongolia, Republic Tuva and Gornyi Altai. Nature conditions, history and culture of Western Mongolia // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных территорий: Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1999. С. 6, 7.
- Anikin V.V., Falkovitsh M.I.* On the casebearer fauna of the Lower Volga region (Lepidoptera: Coleophoridae) // Zoosyst. Rossica. 1997. Vol. 5, №2. P. 303 – 308.
- Anikin V.V., Sachkov S.A., Zolotukhin V.V.* «Fauna Lepido-pterologica Volgo-Uralensis» 150 years later: changes and additions. Part 4. Coleophoridae, Gelechiidae, Symmocidae and Holcopolgonidae (Insecta, Lepidoptera) // Atalanta. 1999. Vol. 29, №1 – 4. P. 295 – 336.
- Dubatolov V.V., Kosterin O.E.* Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their range disjunctions // Entomologica Fennica. 2000. Vol. 11. P. 141 – 166.