

Scandinavia and Kamchatka: keys to understand the genesis of the fauna of the Palaeartic

V.A. Mutin

Amur Humanitarian and Pedagogical State University, Komsomolsk-on-Amur
E-mail: valerimutin@mail.ru

The fauna of the Scandinavian peninsula and Kamchatka are considered to be the result of faunogenesis which took place in the Holocene during the formation of the forest zone of the Palaeartic. The influence of East Asian forest refugium on the formation of the boreal fauna and the absence of sub-boreal species in the fauna of Kamchatka is established.

Introduction

The Quaternary history of Scandinavia and Kamchatka is connected with catastrophic events for their terrestrial biota. The founder of the national school of glaciologists M.G. Groswald (1999) and his supporters claim that in certain periods Pleistocene glacial shields and glacial reservoirs completely covered both peninsulas. However, not all researchers are as unanimous with respect to these Late Pleistocene events in Kamchatka as they are with respect to the claims of a continuous cover glacier in Fennoscandia. At the supposed sea level, many late Pleistocene reconstructions allow for the existence of tundra and forest tundra vegetation along the perimeter of a Kamchatka covered with extensive mountain valley glaciers (Egorova, 2008; Krestov et al., 2009). Moreover, G. de Lattin (Lattin, 1957) considered the south of Kamchatka as one refuge for forest biota.

Over the last decade, many phylogenetic studies have been conducted on the recolonization of Northern Europe in the Holocene by individual forest species (Schmitt and Varga, 2012). The haplotypes of the studied plants and animals were used to determine the locations of their Late Pleistocene refuges, directions of post-glacial migrations, speeds of migration, etc. Significantly fewer such publications concern the biota of Northeast Asia, but their results are also remarkable. For example, genetic studies of juniper and larch indicate a clear isolation of Kamchatka populations from those of the Magadan region, and their proximity to Japanese juniper and Amur larch populations (Adams, 2014; Semerikov, Polezhayeva, 2007). These plants are unlikely to have entered the peninsula in the post-glacial period through the Kuril Islands, or through the Western Okhotsk Sea region, which is inhabited by genetically different populations. It remains to be recognized whether there are refugia for these plants if not within Kamchatka itself then on the adjacent continental shelf, which represented late-Pleistocene coastal plains. The possible existence of hidden glacial refugia located in pre-oceanic areas near the margins of glaciated cover has been proved by the example of the endemic *Rana temporaria* haplotype in Ireland (Teacher et al., 2009).

Although the Scandinavian peninsula and Kamchatka differ in a number of physiographic characteristics and to some extent in their quaternary history, both peninsulas are of interest for comparative faunistic analysis as areas of formation of the boreal Palaeartic fauna in its extreme geographical variants. Scandinavia and Kamchatka differ in area, degree of isolation from the mainland, geological age and geomorphology. On the other hand, both peninsulas stretch out in the submeridian direction, and are framed by high mountains from the ocean side. With the smaller area and greater elongation of Kamchatka, the climate in its central part has a pronounced continental

character. The northern regions of Scandinavia and Kamchatka lie in the subarctic climate belt. Despite the southerly position of Kamchatka (the southernmost point of the peninsula, Lopatka Cape, is located at 50° 51' 55" N), it is dominated by boreal forests (stone-birch *Betula ermanii* and larches *Larix*). In Scandinavia, the taiga also occupies a large area, but in southern Sweden (the southern tip of the peninsula reaches a latitude of 55 ° 20'), broad-leaved forests are common.

Materials & Methods

In order to find out the peculiarities of faunogenesis in Kamchatka and Scandinavia, we have selected syrphid flies (Diptera, Syrphidae), which represent one of the most studied families of insects. As an object of biogeographic research, in addition to a good study, syrphids have a number of advantages. They are diverse in terms of taxonomy, they clearly characterize individual faunas and have a significant geological age. In terms of the spectrum of life forms and trophic connections, primarily in the larvae, syrphids are significantly superior to other Dipteran families of insects. The complex chorological structure of local syrphid faunas reflects their historical connections and consequently the specificity of faunogenesis. Among syrphids, along with proliferating genera, which unite neo-endemics of large zoochories, there are many paleo-endemics - relicts of the Tertiary. The latter include, first of all, monotypic genera and representatives of genera (subgenera) with widely disjunct ranges.

In addition to a chorological analysis, a comparative faunistic method was used to elucidate the peculiarities of the formation of the faunas of Scandinavia and Kamchatka. Faunal similarity was calculated using Sorensen's coefficient. The cluster analysis included, along with the lists of species of Scandinavian and Kamchatka hoverflies, lists of syrphids obtained for the adjacent territories of the mainland and territories where the nearest refugia of forest biota existed in the late Pleistocene. The list of the syrphids of Finland and northwest European Russia (Karelia, the Kola peninsula and the Leningrad Region) was compiled taking into account the latest faunistic reports (Bartsch et al. 2009 a,b; Haarto & Kerppola, 2007). The list of syrphids from France (Sarhou et al., 2010) is considered by us as a maximal reflection of their taxonomic composition in the late glacial refuges of the Mediterranean, from which the modern forest zone in Western Europe was recolonized. Our own data on the syrphids of north-eastern Asia were supplemented with information from the monograph of Bagachanova (1990).

Results & Discussion

The youth of the Scandinavian syrphid fauna is evidenced by the total absence of endemic species in this area. Its fauna consists entirely of allochthonic elements that migrated to the peninsula in the Holocene. Colonization was very rapid, as evidenced by studies on *Fagus sylvatica*; already 3,500 years ago, forests with this species existed in the extreme south of Sweden (Magri, 2007). Since then, the beech area of forest has expanded very little. It is likely that these recolonization trends were characteristic of the entire forest biota.

In the fauna of Kamchatka, there are no syrphid endemics except for a single subspecies - *Cheilosia [Floccocheila] illustrata magnifica* (Hellen, 1930), the larvae of which are trophically connected with hogweed [*Heracleum sphondylium*] and other umbellifer species. The population of *Ch. illustrata*, the nominal subspecies of which now occurs to the west of Central Yakutia, could survive the late Pleistocene in the coastal meadows of southern Kamchatka or the northern Kurils, where the autochthonous subspecies of *Ch. i. magnifica* still lives. However, in the fauna of Kamchatka the female of another species of *Cheilosia (Floccocheila)* has been identified. The degree of kinship between *Ch. illustrata* and *Ch. motodomariensis* Matsumura 1911 may be

clarified by genetic studies. It is possible that *Ch. illustrata magnifica* is just a geographical melanistic form of *Ch. motodomariensis*. Melanism in insects is quite common in pre-oceanic regions, associated with low summer temperatures and a significant decrease in direct solar radiation. In the case of syrphid melanism, as a phenotypic reaction it is also manifested in spring, in the mountains and in high latitudes (Mutin, 2002).

The current syrphid fauna of Scandinavia is much richer than that of Kamchatka, as well as of the syrphid fauna of all north-eastern Asia (Table 1). The high taxonomic diversity of the Scandinavian peninsula is due to the milder climate in general, and the existence in the southern peninsula of comfortable conditions for thermophilic woodland species, as well as the greater accessibility of the peninsula for migrants. In the extreme southern part of the peninsula there are more than 20 species not noted elsewhere in Fennoscandia. Their ranges lie in the sub-boreal and often subtropical latitudes of the Western and, to some extent, Central Palaeartic. Their refuges in the Pleistocene cannot always be guessed, but in any case it can be argued that like beech forest in south Scandinavia they were trapped in the territory of Denmark. Among the "southerners" in the fauna of Scandinavia there is the monotypic genus *Caliprobola* and a single representative of *Myolepta*.

[Table 1: The number of taxa of hoverflies of generic [1st line] and species rank [2nd line] in separate Western and Eastern Palaeartic regions [left-to-right: Scandinavia, north-eastern Europe, France, Kamchatka, north-eastern Asia, Priamurye]

A significant number of woodland species associated with forests of Sweden are also known in southern Finland, that is, in Northern Europe they are ecologically connected with broad-leaved and coniferous-broadleaved forests. Some of them (*Brachypalpus laphriformis* [Fallén, 1816], *Sphegina elegans* Schummel, 1843) are completely located in Europe, which clearly indicates their colonisation from Late Pleistocene Mediterranean refugia and their northern periphery. However, most woodland species inhabiting Scandinavia and the Western Palaeartic as a whole reach southern Siberia and the mountains of Central Asia. Colonisation vectors from glacial refuges can be identified by population genetic studies, but the location of the refuges of forest biota can also be judged by the distinct areas (centres) of species diversity of some genera or subgenera. For example, of the 6 species of the genus *Callicera* known in southern Europe, including France, only *C. aenea* (Fabricius, 1781) and *C. aurata* (Rossi, 1790) inhabit southern Scandinavia. The first of them reaches southern Siberia and Japan. Of the other species, only two penetrate east of Transcaucasia (Turkmenistan, Tajikistan). For the example of *C. aenea*, it can be assumed that some sub-boreal species from the Mediterranean reached the eastern margin of Eurasia when they colonised in the Holocene. Given the length of the migration route, Japan could have been inhabited by this species after it had been completely separated from the mainland. A different scenario is possible, with widespread colonisation happening before the Würm glaciation, and then the distribution became disjunct in the Late Pleistocene, and in the Holocene was restored back to being transpalaeartic again. In some species, such Late Pleistocene disjunct distributions have survived to this day. These include *Fagisyrphus cincta* (Fallén, 1817) and *Tropidia scita* (Harris, 1780). The disjunction of former might have been formed in the Holocene as a result of cooling in the boreal zone, as supposed for some butterflies (Dubatolov & Kosterin, 1998). However, in East Asia *T. scita* occurs only on islands in the Japanese marine region, and could not have had a trans-Palaeartic range in the Holocene.

In addition to species associated with forest ecosystems, and often at the larval stage directly with tree species, the "southerners" of Scandinavia include representatives of genera *Paragus*, *Eumerus* and *Merodon*, inhabiting predominantly open spaces occupied by xerophytic and mesoxerophytic vegetation. The centre of species diversity of these genera is the Mediterranean and Central Asia. Some of the species of Scandinavian fauna are polyzonal in their distribution. Some of them, not without human participation, have become polyregional. These are the Onion fly (*Eumerus*

funeralis Meigen, 1822, *E. strigatus* [Fallén, 1817]) and the Narcissus fly (*Merodon equestris* [Fabricius, 1794]). In eastern Asia, in addition to these same polyzonal polyregional species, there are a small number of East Asian endemics in the genera *Paragus* and *Eumerus*. More widely distributed in the East Palaearctic is *Paragus leleji* Mutin, 1986, phylogenetically close to some Central Asian endemic species. The Narcissus fly appeared in Korea and Japan probably only in the 20th century. In 2005, *Merodon equestris* was found in Petropavlovsk in Kamchatka; its introduction was clearly favoured by the mild marine climate of the eastern coast of Kamchatka. This invasion clearly demonstrates the presence of an adaptive zone for sub-boreal species on the peninsula. It should be added that only one of the Onion flies, *Eumerus funeralis*, has been recorded in Kamchatka.

Recolonization of Scandinavia by forest species has taken place both from the south of the peninsula and from the east, via Finland. Phylogeographical studies indicate that some [non-syrphid] species have colonised via both routes (Koskinen et al., 2000), others only eastern or southern (Schmitt & Varga, 2012). When multidirectional migratory flows are encountered, a "seam zone" has formed in the middle part of the peninsula that separates not only different assemblages of species but also populations with different haplotypes, constituting a hybridization zone (Taberlet et al., 2000). This pattern of recolonisation is somewhat out of line with syrphid species found in the south-eastern part of the peninsula or inhabiting the whole of southern Sweden, but all widespread in southern Finland (*Cheilosia angustigena* [Becker, 1894], *Sphiximorpha subsessilis* [Illiger, 1805], *Ceriana conopsoides* [Linnaeus, 1758]). Given their absence in Denmark, it can be assumed that these species have entered Scandinavia either along the coast of the Gulf of Bothnia or through its islands. Among Scandinavian syrphids there are many Western Palaearctic species in the areas which frame the Gulf of Bothnia. Such distributions can be both a manifestation of their zonal confinement and a reflection of the eastern colonisation vector of Scandinavia.

Studies of haplotypes of various animals have shown that the recolonization of Scandinavia involved natives of East Asian glacial refuges, who in the Holocene quickly colonised throughout the taiga zone (Fedorov et al., 2008; Painter et al., 2007). This direction of migration is also demonstrated by syrphids which are widespread in the Far East and Siberia and also known in central and northern parts of European Russia. In Scandinavia, their ranges usually cover the southern taiga and mixed forest. We attribute their appearance in northern Europe to the formation of a taiga zone, which they quickly inhabited from East Asian forest refuges because they were more cold-resistant (*Epistrophe annularis* [Stackelberg, 1918], *Sphegina spheginae* [Zetterstedt, 1838], *Blera eoa* [Stackelberg, 1928], *Chalcosyrphus nigripes* [Zetterstedt, 1838], *Pseudopipiza notabila* [Violovitsh, 1985], *Mallota megilliformis* [Fallén, 1817], *Xylota suecica* [Ringdahl, 1943]). Some reached only Finland, others entered central Sweden, but they did not pass over the Scandinavian mountains. Some cold-tolerant species have isolated populations in the Carpathians or the Alps, areas which they may have entered during the cold Holocene along with other elements of the taiga biota.

About ten species of hoverfly from the Scandinavian fauna are found only in Lapland or in forestless areas of the Scandinavian mountains. These species are widespread in the tundra zone and northern taiga. There is little doubt about their penetration into the peninsula from the east in the avant-garde of the tundra biota. At the beginning of the Holocene from the south, there were mainly eurybiont species, which now inhabit almost the entire subarctic. It is these species that form the Icelandic syrphid fauna, while truly subarctic and arctic species are practically absent there.

The Kamchatka syrphid fauna is almost three times poorer than the Scandinavian at the species level and almost twice as poor at the generic level (Table 1). This can only be partially attributed to its insufficient study or to the smaller territory. The reason for the low taxonomic diversity of Kamchatka lies, first of all, in the severity of its modern climate, which significantly narrowed the

range of conditions suitable for the existence of syrphids. This climatic factor has affected the biodiversity of the whole of northeastern Asia, through which Kamchatka is linked to Eurasia. If some impoverishment of the taxonomic composition of Finland's syrphids relative to Scandinavia can be explained by the severity of the climate in northeastern Europe, the climate in Kamchatka is actually milder than in northeastern Asia, which is located to the south as a whole. However, the diversity of syrphids on the peninsula is noticeably lower. The reason for this phenomenon is that Kamchatka has had limited opportunities for forest species to recolonize. The probability that forest species migrated from the south through the Kuril Ridge is virtually zero (Mutin, 2003). For migrants from boreal forests in northeastern Asia, the Parapolisky Gorge is an important filter. This narrow isthmus that connects Kamchatka with the mainland represents a geographical barrier for forest species. Apparently, only a dozen species of xylophilous syrphids, widespread in the taiga forests of the Palaearctic, have been able to overcome this barrier. Even during the Holocene Optimum, Kamchatka remained inaccessible to the Late Pleistocene forest refuges of East Asia, which were actively settled in Eurasia. Of course, genetic studies of xylophilic syrphids from modern Kamchatka populations are required to confirm their appearance on the peninsula during its Holocene recolonization, but the morphological homogeneity of these syrphids across their vast ranges indicates their recent rapid colonisation.

Typical Eurasian boreal forest syrphids can be divided into three groups. Most have xylophilous larvae, and all of them appear to come from East Asian forest refuges. The first group of species are as close as possible in terms of ecological requirements to the sub-boreal endemics of the Japan Sea region, so they have not gone far beyond its limits. In addition to the northern part of the East Asian region, these species are also found in the trans-Baikal region and partly in south Yakutia (*Chalcosyrphus amurensis* [Stackelberg, 1925], *Chrysotoxum coreanum* Shiraki 1930, *Volucella abdita* Violovitsh 1978). The second group was formed by species that inhabited southern Siberia outside the East Asian region. To the west, their ranges extend to the Altai (*Mallota bicolor* Sack 1910). Few are found in northeastern Asia (*Sphegina kurenzovi* Mutin 1984, *Blera violovitshi* Mutin 1991, *B. judini* Barkalov 1991). Of the Kamchatka syrphids, *Xylota nartshukae* Bagatshanova (1984) and *X. pseudoignava* Mutin (1984) belong to this group. A third group of East Asian migrants in the process of recolonizing the Palaearctic forest zone in the Holocene penetrated beyond the Urals. More thermophilic (actually sub-boreal) species in mixed forests reached the Carpathians (*Mallota rossica* Portschiński 1877, *Spheginoides obscurus* Szilady 1939), while others (almost boreal) in taiga forests penetrated Scandinavia (*Chalcosyrphus (Xylotina) nigripes* [Zetterstedt, 1838]). The third group also includes species unknown west of the Urals (*Blera nitens* [Stackelberg, 1923]), the European part of Russia (*Mallota eurasiatica* Stackelberg, 1950) or Lapland (*Blera eoa* [Stackelberg, 1928]). In Kamchatka, there are 12 xylophilous species from this group known (e.g. *Chalcosyrphus nitidus* [Portschiński, 1879], *Ch. jacobsoni* [Stackelberg, 1921], *Ch. rufipes* [Loew, 1873], *Criorhina brevipila* Loew 1871 and *Xylota caeruleiventris* Zetterstedt 1838). Half of them have not yet been found outside Kamchatka in the forests of northeastern Asia, which makes it possible that isolated Kamchatka populations of these species existed in the late Pleistocene. The wider spread of East Asian migrants in Europe is likely to be constrained by their geographical vicariants and unrelated competitors. The very configuration of the ranges of these species indicates the vector of their recent colonisation. A clear confirmation of the migration of East Asian syrphids to Europe was *Sphegina sibirica* Stackelberg 1953, which literally became a typical trans-palaearctic species widespread in the temperate latitudes of Eurasia before the eyes of one generation of entomologists. Unfortunately, the timing of [the arrival of] this species in Kamchatka is unlikely to be recorded as accurately as in Western European countries (Mutin, 2006), but it was only discovered in Kamchatka in 2008. It is known that some animals (lynx, squirrel, chipmunk) penetrated Kamchatka only in the 20th century.

In contrast to the Scandinavian Peninsula, Kamchatka was inaccessible to woodland species. Compared to the Parapolisky Gorge, the Kuril Ridge was actually impassable for forest species. If

the Kunashir fauna is saturated with xylophilous hoverflies, only one representative of this ecological group is known on Simushire (*Sphagina violovitshi* Stackelberg, 1956). Extreme conditions of the central Kuril Islands turned out to be unacceptable even for many "northerners" inhabiting Paramushyr, Shumsh and, naturally, Kamchatka. Nevertheless, the migration of "northerners" through Kamchatka has clearly had an impact on the fauna of Japan. In Priamorye some hoverflies are absent that are common throughout Europe and in the taiga zone of Siberia. They are known in north-eastern Asia, Kamchatka, the Kuril Islands and Japan. Some of them were found in the north of the Amur region (*Sphaerophoria philantha* [Meigen, 1822]) and in the Lower Priamurye (*Helophilus pendulus* [Linnaeus, 1758]). These species were probably widespread as early as in the late Pleistocene along the main drainages from the preglacial water bodies of the subarctic. At some point they settled from Beringia through Kamchatka and the Kurils to Japan, but they were not allowed to settle in Korea and Primorye by geographical vicariants. There are several other species in the fauna of Kamchatka, which by their distribution are close to the aforementioned "northerners". In fact, they are common in Europe, and through Siberia they spread to northeastern Asia and Kamchatka, but are absent in the south of the Russian Far East (*Parasyrphus vittiger* [Zetterstedt, 1843]).

[Figure 1. Dendrogram of similarity of the species composition of Palaearctic syrphid faunas, using the Czekanowski-Sorensen coefficient with 1000 bootstraps. Amur = Amur & Priamurye, Scand = Scandinavian peninsula, NEEu = north-eastern Europe, Franc = France, Kamch = Kamchatka, NEAs = north-eastern Asia]

[Figure 2. Dendrogram of similarity between the faunas of the western and eastern Palaearctic using the species composition of syrphids. Czekanowski-Sorensen coefficient with 1000 bootstraps. Symbols as in Fig 1]

Cluster analysis of the Scandinavian syrphid fauna, Kamchatka, the neighbouring mainland territories, and territories where in the Late Pleistocene there were forest biota refugia closest to Scandinavia and Kamchatka, showed a clear separation of the western Palaearctic from north-eastern Asia (Fig. 1). There is some convergence of the East Asian fauna, more precisely the Priamurye fauna, with the fauna of the western Palaearctic, probably due to the migrants from the east of Eurasia that penetrated into the fauna of northern Europe. The cluster analysis of the mainland faunas of the eastern and western Palaearctic unequivocally confirms their isolation (Fig. 2), and indirectly the influence on the formation of specific boreal faunas of the nearest glacial refuges of forest biota.

Thus, the youth of the Scandinavian and Kamchatka faunas is indicated by the absence of their own endemics, clearly manifested by syrphids. If the apparently severe climatic conditions of northeastern Asia are the main reason for the scarcity of its fauna in comparison with northern Europe, the pronounced impoverishment of Kamchatka's syrphid fauna is primarily due to geographical barriers that were insurmountable for sub-boreal and many boreal syrphids. There is a pronounced effect of Late Pleistocene forest refuges in East Asia in the formation of the entire Palaearctic boreal fauna in the Holocene.

ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА КУРЕНЦОВА

A.I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings

2014

вып. XXV

УДК 595.773.1

СКАНДИНАВИЯ И КАМЧАТКА: КЛЮЧИ К ПОЗНАНИЮ ФАУНОГЕНЕЗА В ПАЛЕАРКТИКЕ

В.А. Мутин

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

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

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

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

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

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

Материалы и методы

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

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

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

Результаты и обсуждения

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

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

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

Таблица 1

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

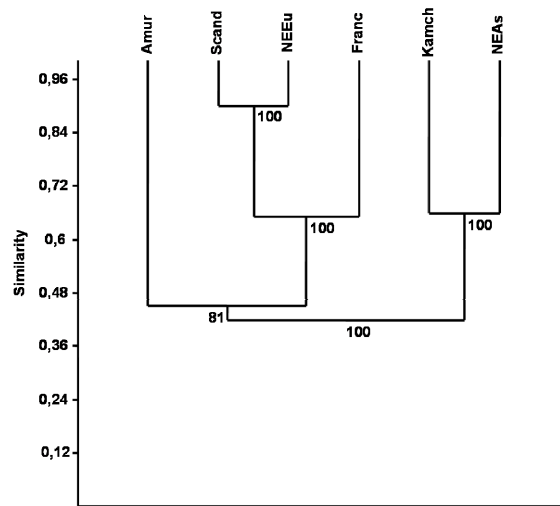


Рис. 1. Дендрограмма сходства палеарктических фаун по видовому составу мух-журчалок. Коэффициент Чекановского-Серенсена, бутстреп 1000. Условные обозначения: Amur – Приамурье и Приморье, Scand – Скандинавский полуостров, NEEu – Северо-восток Европы, Franc – Франция, Kamch – Камчатка, NEAs – Северо-Восток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

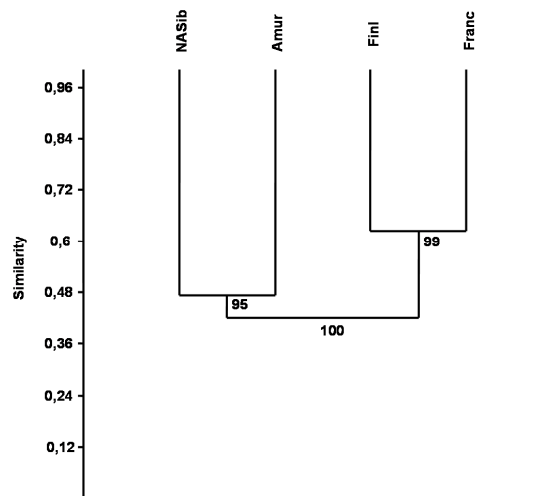


Рис. 2. Дендрограмма сходства фаун Западной и Восточной Палеарктики по видовому составу мух-журчалок. Коэффициент Чекановского-Серенсена, бутстреп 1000. Условные обозначения – см. рис. 1.

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

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

ЛИТЕРАТУРА

- Багачанова А.К.* Фауна и экология мух–журчалок (Diptera, Syrphidae) Якутии. Якутск: Якутский научный центр СО АН СССР, 1990. 164 с.
- Гросвальд М.Г.* Евразийские гидросферные катастрофы и оледенения Арктики. М.: Научный мир, 1999. 120 с.
- Дубатов В.В., Костерин О.Э.* История и происхождение неморальной фауны чешуекрылых в Сибири // Биологическое разнообразие животных Сибири: Материалы научной конференции. Томск, 1998. С. 50–52.
- Егорова И.А.* Краткий очерк истории формирования современной растительности Камчатки // Камчатка: события, люди: материалы XXV Крашенинниковских чтений. Петропавловск-Камчатский, 2008. С. 88–93.
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.М., Якубов В.В., Накамура Ю., Сато К.* Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии // Комаровские чтения. Вып. 56. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 5–63.
- Мутин В.А.* Меланизм у мух–журчалок (Diptera, Syrphidae) // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 12. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 43–49.
- Мутин В.А.* Фауна и биогеография мух–журчалок (Diptera, Syrphidae) Курильских островов // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 13. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 103–120.
- Мутин В.А.* Дальневосточные иммигранты в европейских фаунах: мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) // Энтомологические исследования в Северной Азии: материалы VII Межрегион. совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока (в рамках Сибирской зоологической конф. (Новосибирск, 20-24 сентября 2006 г.). Новосибирск, 2006. С. 108–110.
- Семериков В.Л., Полежаева М.А.* Структура изменчивости митохондриальной ДНК лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока // Генетика. 2007. Т. 43, № 6. С. 782–789.

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

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

V.A. Mutin

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

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