

УДК 595.772 (571.651.8)

**ЭМПИДОИДНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ (DIPTERA:  
BRACHYSTOMATIDAE, EMPIDIDAE, NYBOTIDAE) ОСТРОВА  
ВРАНГЕЛЯ (ЧУКОТСКИЙ АО): СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ  
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФАУНЫ**

© 2021 г. О. А. Хрулева,<sup>1\*</sup> И. В. Шамшев,<sup>2,3\*\*</sup> Б. Дж. Синклер<sup>4\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

\*e-mail: oa-khruleva@mail.ru

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

<sup>3</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений  
ш. Подбельского, 3, Пушкин-С.-Петербург, 196608 Россия

\*\*e-mail: shamshev@mail.ru

<sup>4</sup> Канадская национальная коллекция насекомых и Канадское агентство контроля продуктов  
питания, Ottawa Plant Laboratory – Entomology

K. W. Neatby Bldg., С. Е. F., 960 Carling Avenue, Ottawa, ON, Canada

\*\*\*e-mail: bradley.sinclair@canada.ca

Поступила в редакцию 11.05.2021 г.

После доработки 14.09.2021 г.

Принята к публикации 14.09.2021 г.

В статье обобщены материалы по эмпидоидным двукрылым семействам Brachystomatidae (2 вида), Empididae (22) и Nybotidae (3 вида), собранным на о. Врангеля в XX (преимущественно в 1966, 1971 и 1972 гг.) и XXI вв. (2006 и 2015–2020 гг.). Свообразие изученной фауны определяется высоким видовым богатством (как минимум вдвое выше, чем на других арктических островах), наличием вероятных эндемиков, а также североамериканских видов, неизвестных из других районов Палеарктики. Хотя в распределении наиболее обычных видов прослеживается четкая связь с градиентом мезоклиматических условий, активность большинства из них существенно различается даже в пределах одного подзонального варианта растительности (что предполагает их нахождение на острове за пределами своего климатического оптимума). Большинство редких видов (треть фауны), в том числе и основная часть условных эндемиков острова, собраны в горах южной части, имеющих наиболее расчлененный рельеф и, соответственно, широкий диапазон микроклиматических условий. В наиболее теплой центральной части острова (анклав подзоны типичных тундр) представлены таксоны с устойчивым набором фоновых видов (*Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. nigrita*, *Rh. taimyrensis*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. shewelli*, *Platypalpus subtectifrons*). Присутствие общих доминантов определяет их сходство с таксоценами Empidoidea южных островов Канадского Арктического архипелага. Часть видов (*Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. sublongiseta*, *Rh. gorodkovi*, *Rh. mallochi*, *Rh. frigida*) тяготеют к районам с наиболее суровым климатом и сильным влиянием моря, из них лишь первый вид широко распространен в островной Арктике. Высокая численность всех пяти видов отмечена на

юго-западе о. Врангеля (северный вариант подзоны арктических тундр); таксоцены с подобным составом фоновых видов неизвестны с других арктических островов.

*Ключевые слова:* Empidoidea, о. Врангеля, Российская Арктика, тундровая зона, Берингийский сектор, ареалогический состав, фауна, население, зональная дифференциация.

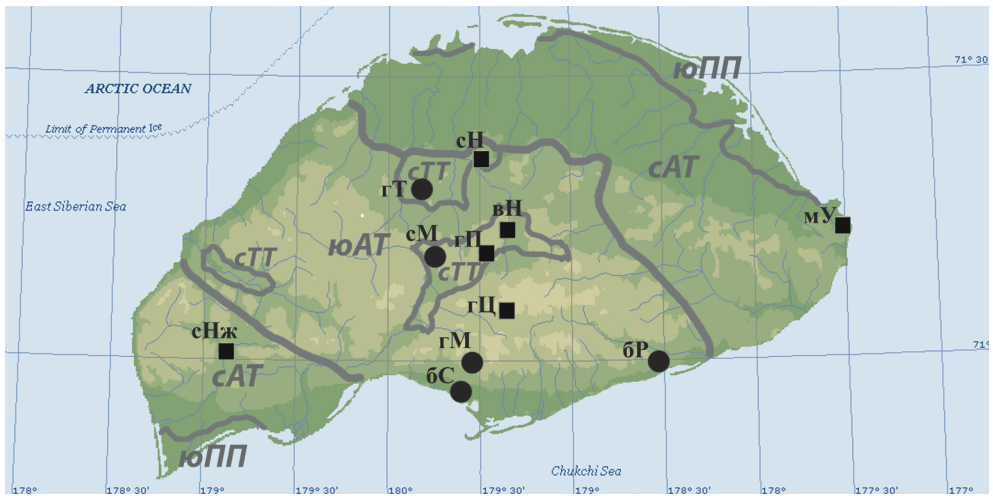
**DOI:** 10.31857/S0367144521030084

Надсем. Empidoidea – одна из крупнейших групп Diptera, включающая около 12 000 описанных видов и имеющая всеветное (кроме Антарктики) распространение. Надсемейство объединяет восемь семейств: Atelestidae, Brachystomatidae, Empididae, Nomalocnemidae, Nybotidae, Dolichopodidae (включая Microphorinae и Parathalassiinae), Iteaphilidae и Oreogetonidae (Sinclair, Cumming, 2006; Pape et al., 2011; Sinclair, 2017; Sinclair, Shamshev, 2021), хотя самостоятельность некоторых из них остается дискуссионной (Wahlberg, Johanson, 2018). Наиболее богаты видами семейства Empididae, Nybotidae и особенно Dolichopodidae.

Эмпидоидные двукрылые – одно из немногих надсемейств в подотряде Brachycera, представители которого достаточно успешно осваивают ландшафты тундровой зоны (Danks, 1981; Чернов, 1995). Особенно это касается сем. Empididae – очень заметного компонента тундровых комплексов двукрылых, в том числе их антофильной составляющей (Kevan, 1972). В настоящей работе рассматривается состав трех из пяти (исключая Dolichopodidae и Iteaphilidae) семейств эмпидоидных двукрылых, встречающихся в тундровой зоне. Фауна Dolichopodidae о. Врангеля уже обсуждалась (Grichanov, Khruleva, 2018, 2020), а представители Iteaphilidae на арктических островах отсутствуют (Sinclair, Shamshev, 2021). Далее в тексте статьи под Empidoidea понимаются семейства Brachystomatidae, Empididae и Nybotidae. До последнего времени почти не было специальных работ, посвященных тундровым фаунам этих групп. В сводке Дэнкса (1981) приводится 19 видов Empidoidea, известных из тундр Северной Америки. Чернов (1995) оценивал видовое богатство тундровой фауны Empididae примерно в 40–50 видов, однако только в островной Арктике (в циркумполярном объеме) обитает не менее 50 видов Empidoidea (без учета Dolichopodidae) (Sinclair, 1994, 2008; Sinclair et al., 2011, 2019; Shamshev et al., 2020). Обобщение всего имеющегося материала по Empidoidea арктических островов Евразии (Shamshev et al., 2020) выявило неожиданно высокое разнообразие фауны о. Врангеля, насчитывающей 27 видов, что вдвое больше, чем на крупных и находящихся в более благоприятных климатических условиях южных островах Канадского Арктического архипелага. Настоящая работа посвящена описанию состава и пространственной организации таксоценов Empidoidea о. Врангеля, а также анализу их сходства с таксоценом других арктических островов.

Остров Врангеля – северный форпост Азиатской Берингии, на протяжении большей части плейстоцена входивший в состав обширной Берингийской суши. Среди других арктических территорий этот небольшой горный остров выделяется высоким видовым богатством флоры и фауны, что связано с его географическим положением (близость к двум материкам), ландшафтным и климатическим разнообразием природной среды, а также отсутствием в плейстоцене покровных оледенений (Юрцев, 1986, 1987; Стишов, 2004; Вартанян, 2007). Влияние моря определяет наличие резкого климатического градиента: индекс континентальности увеличивается от 18 % на побережье до 30–35 % в центре острова, а средние июльские температуры – от 1–1.5 до 6–8 °C (Сватков, 1970; Скрыльник, 1976; Алфимов, 2007). Рельеф в ряде случаев также выступает

климаторазделом, обособляя территории с частыми туманами и более сухой и солнечной погодой. Согласно С. С. Холоду (2013), большая часть территории острова относится к подзоне арктических тундр, включая северный и южный ее варианты, занимающие на острове примерно равные площади (рис. 1). В наиболее холодных прибрежных районах острова представлены участки, относящиеся к южному варианту зоны полярных пустынь, а в теплых внутренних районах – к северному варианту типичных тундр. Выделение растительности этих территорий в отдельные зональные категории имеет дискуссионный характер (Матвеева, 2014), но оно наиболее полно отражает специфику ландшафтно-климатической дифференциации растительного покрова острова и поэтому использовано в данной работе. Важно отметить, что, согласно С. С. Холоду (2013), наиболее заметные изменения в структуре растительного покрова происходят на границе двух вариантов подзоны арктических тундр. В соответствии с этим, он выделяет на территории острова две основные зональные полосы – северную и южную. На мелкомасштабной карте зональной дифференциации циркулярной растительности (Walker et al., 2005, 2018) остров целиком отнесен к зоне «В», соответствующей подзоне арктических тундр.



**Рис. 1.** Подзональная дифференциация растительности (по: Холод, 2013) и точки сбора Empidoidea на о. Врангеля.

*сАТ* – северный вариант подзоны арктических тундр; *сТТ* – северный вариант подзоны типичных тундр; *юАТ* – южный вариант подзоны арктических тундр; *юПП* – южный вариант зоны полярных пустынь.

Жирная линия – граница между северной и южной зональной полосами.

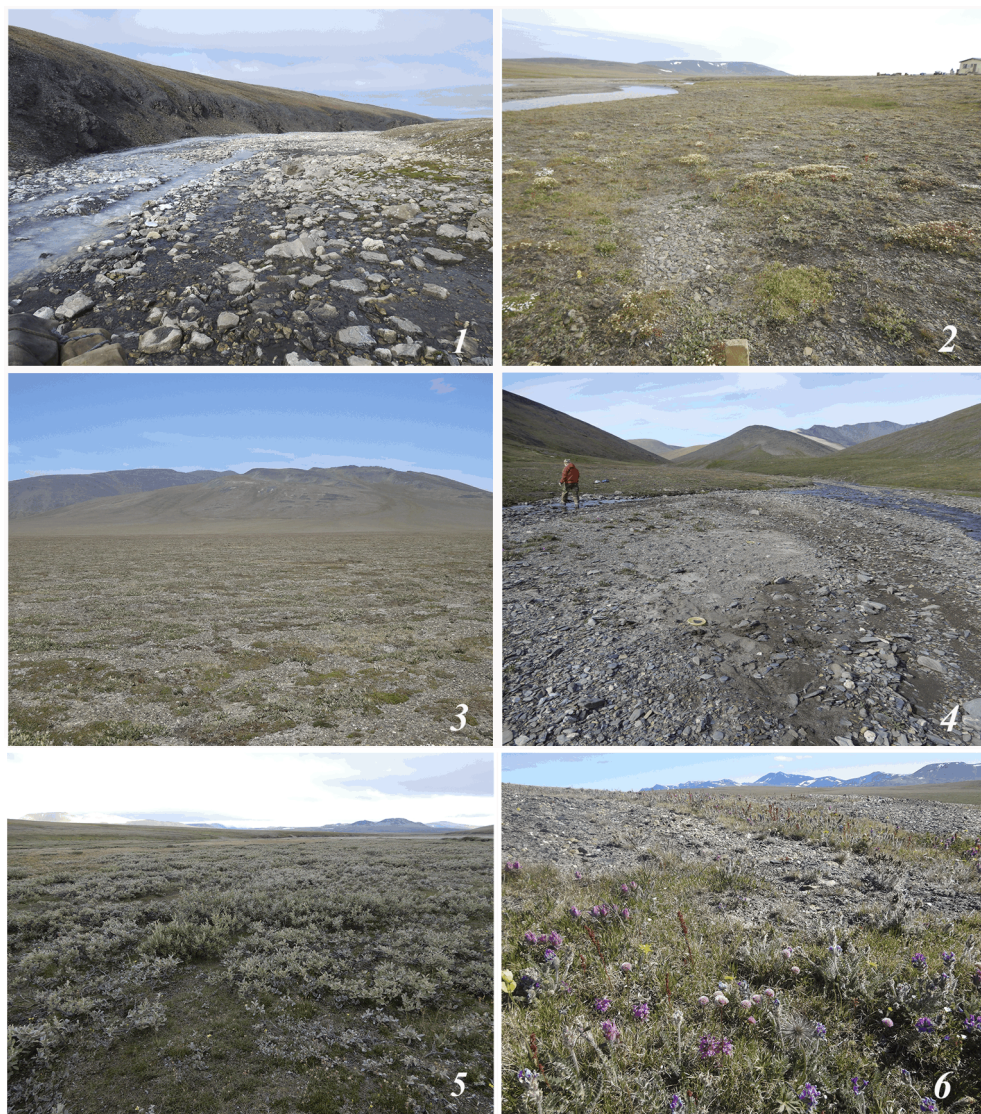
Места сборов: бР – окрестности бухты Роджерса; бС – равнина в окрестностях бухты Сомнительной; вН – верхнее течение р. Неизвестная; гМ – горы Минеева; гП – окрестности горы Первая; гТ – окрестности горы Тундровая; гЦ – Центральные горы; мУ – мыс Уэринг; сМ – среднее течение р. Мамонтова; сН – среднее течение р. Неизвестная; сНж – среднее течение р. Неожиданная.

Кружки – места сборов в XX и XXI вв.; квадраты – места, обследованные только в один период сбора.

Сборы эмпидоидных двукрылых проводились на о. Врангеля в трех зональных вариантах тундр (рис. 2); материал из южного варианта зоны полярных пустынь отсутствует. Первые мухи были собраны еще в 30-х гг. XX века А. И. Минеевым, позже подробное изучение двукрылых острова было предпринято К. Б. Городковым (далее КБГ). В течение трех сезонов (1966, 1971 и 1972 гг.) он индивидуальным отловом собрал 475 экз. Empidoidea, относящихся к 21 виду. Следующий этап сборов (2006 и 2015–2020 гг.) пришелся на период потепления климата. В последние два десятилетия на острове зарегистрированы заметный рост летних температур (на 1–1.5 °C) и удлинение безморозного периода за счет повышения температур сентября (данные с web-сайтов [www.thermograph.ru](http://www.thermograph.ru) и [www.pogodaiklimat.ru](http://www.pogodaiklimat.ru)). В эти годы работы проводились с использованием различных количественных методов как в районах, ранее подробно обследованных КБГ, так и в других точках острова (см. рис. 1). Основная часть материала была собрана в 2006 и 2015 гг. первым автором, преимущественно путем стандартных энтомологических укусов. Они проводились в модельных биотопах нескольких районов острова сериями (не менее 4 серий по 25 взмахов) 2 или 3 раза за сезон (в 2019 г. – один раз). Единичные мухи отмечались в почвенных ловушках и при просеивании подстилки. В отдельных районах хорошие результаты дал сбор в желтые тарелки, в котором принимали участие сотрудники заповедника «Остров Врангеля» Л. Ф. Волкова, У. В. Бабий и П. С. Кулемеев. Всего в 2006–2020 гг. собрано около 590 экз., относящихся к 21 виду. Сроки и методы сборов Empidoidea отражены в табл. 1. Весь материал находится в коллекции Зоологического института РАН, С.-Петербург (ЗИН).

Анализ распределения двукрылых по острову основан на сравнении состава локальных фаун, включавших совокупность видов из отдельных районов. Как правило, обследовалась территория около стационара с радиусом около 5–6 км. В некоторых случаях объединялись данные по более обширной территории при условии ее ландшафтно-климатической однородности (например, в район бухты Роджерса включен небольшой материал, собранный у подножия г. Атертон, находящейся в 10 км западнее). Напротив, фауны равнинной и горной частей трансекта протяженностью около 10 км в окрестностях бухты Сомнительной рассматривались отдельно. Термин «таксоцен» использован для обозначения совокупности фауны и населения (особей всех видов) Empidoidea каждой из изученных точек. Зональные категории растительного покрова в тексте приводятся большей частью в сокращенном виде: *cAT* – северный вариант подзоны арктических тундр, *yAT* – южный вариант подзоны арктических тундр, *cTT* – северный вариант подзоны типичных тундр.

Сравнение фауны и населения Empidoidea изученных районов о. Врангеля, а также населения различных арктических островов проведено методом кластеризации с помощью пакета программы PAST v. 3.06 (Hammer, 2015). Ландшафтные характеристики, влияющие на особенности распределения на острове 15 наиболее обычных видов эмпирид, определяли при помощи канонического анализа (CCA). Значимость первой и последующих канонических осей анализа устанавливали при помощи теста Монте-Карло (Monte Carlo test: 1000 permutations) в программе CaNOCO version 4.5 (Ter Braak, Smilauer, 2002). Для каждого района были проведены оценки по 8 критериям: 1) зональное положение (**zone**) – *cAT*, *yAT*, *cTT*; 2) удаленность от моря (**sea**) – до 5 км, 5–14 км, 15–30 км, более 30 км; 3) тип рельефа (**relief**) – равнина, холмистые увалы, увалы с отдельными горными грядами, горные цепи; 4) наличие разных типов речных долин (**valley**) – крупные речные долины отсутствуют, крупные долины без пойменных ивняков, долины рек с пойменными ивняками; 5) распространенность в ландшафте местообитаний с избыточным увлажнением (**wetland**) – очень локально, преимущественно в долинах рек, достаточно широко, значительные площади; 6) наличие склонов южной (**southern slopes**) и 7) северной (**northern slopes**) экспозиции; 8) степень открытости ландшафтов (**open/close**) – полностью открытые, частично открытые, закрытые горами с трех сторон, полностью закрытые (межгорные котловины).



**Рис. 2.** Ландшафты о. Врангеля с различными зональными вариантами растительности.

Северный вариант подзоны арктических тундр: 1 – мыс Уэринг, долина ручья; 2 – среднее течение р. Неожиданная, долина реки. Южный вариант подзоны арктических тундр: 3 – равнина в окрестностях бухты Сомнительной; 4 – долина р. Сомнительная в горной части. Северный вариант подзоны типичных тундр (южный анклав), среднее течение р. Мамонтова: 5 – долина реки с пойменными ивняками; 6 – тундростепная группировка.

Таблица 1. Сроки и места сборов мух надсем. Empidoidea на о. Врангеля

Подзона арктических гундр						Подзона типичных гундр		
Северный вариант (сАТ)			Южный вариант (юАТ)			Северный вариант (сТТ)		
Район	Период сбора	Число экз.	Район	Период сбора	Число экз.	Район	Период сбора	Число экз.
-	-	-	БР	2.VIII.1931	1	-	-	-
-	-	-	То же	20-24.VII.1932	14	-	-	-
-	-	-	То же	26.07.1933	1	-	-	-
-	-	-	БС	19-26.VII.1966	82	сМ	21.VII.1966	21
-	-	-	ГМ	10-27.VII.1966	52	-	-	-
-	-	-	БР	20.VII.1971	3	-	-	-
-	-	-	БС	23.VII.1971	1	-	-	-
-	-	-	ГМ	23.VII-3.VIII.1971	22	-	-	-
-	-	-	ГЦ	26.VII-4.VIII.1971	27	-	-	-
-	-	-	БР	19.VII.1972	1	сМ	17-29.VII.1972	123
-	-	-	БС	6-21.VII.1972	23	ГТ	18.VII.1972	32
-	-	-	ГМ	7-28.VII.1972	27	-	-	-
-	-	-	ГЦ	11.VII-25.VII.1972	66	-	-	-
-	-	-	БС	25.V-13.VII.2006	у.к (200) - 0	сМ	18.VII-13.VIII.2006	у.к (2600) - 47; нл - 3
-	-	-	ГС, ГМ	25.V-14.VII.2006	у.к (300) - 3	ВН	2-6.VII.2006	у.к (1200) - 37
-	-	-	БС	25.V-19.VII.2015	у.к (1200) - 0	сМ	29.VI-5.VIII.2015	у.к (6920) - 131; жст (36) - 25; нл - 2; рс - 4
-	-	-	ГС, ГМ	25.V-19.VII.2015	у.к (2550) - 1	ВН	21.VI-10.VIII.2015	у.к (6490) - 43; жст (294) - 3; нл - 8

Таблица 1 (продолжение)

Подзона арктических тундр				Подзона типичных тундр			
Северный вариант (с.АТ)		Южный вариант (ю.АТ)		Северный вариант (с.ГТ)			
Район	Период сбора	Число экз.	Район	Период сбора	Число экз.	Район	Период сбора
-	-	-	-	-	-	гП	28.VI-5.VIII.2015
-	-	-	-	-	-	гТ	1-19.VII.2015
гТ	10-31.VII.2016	пл - 2	-	-	-	-	-
сНж	12-14.VII.2016	жст (48) - 155	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	гТ	30.VI-8.VIII.2018
-	-	-	-	-	-	сН	5-14.VII.2018
сНж	8-9.VII.2019	ук (1200) - 17; жст (11) - 10; рс - 9	бР	10-13.VII.2019	ук (2700) - 2; жст (110) - 2; пл - 2	сМ	17-19.VII.2019
-	-	-	бС	27.VI-10.VII.2019	жст (112) - 0	вН	20-22.VII.2019
-	-	-	гС, гМ	13-16, 24.VII.2019	жст (50) - 0; ук (900) - 0	гП	21-23.VII.2019
-	-	-	-	-	-	гТ	6-11.VII.2019
-	-	-	-	-	-	сН	4-5.VII.2019
МУ	16-24.VII.2020	жст (128) - 4	-	-	-	гТ	4-19.VII.2020
							Число экз.
							ук (1500) - 27; пл - 3 пл - 4
							жст (141) - 4 жст (33) - 15
							ук (1850) - 3; жст (24) - 0
							ук (700) - 0; жст (30) - 0
							ук (700) - 0; рс - 1
							жст (21) - 1 жст (6) - 9 жст (45) - 13

Пр и м е ч а н и е. Краткие обозначения районов как на рис. 1. Для XX в. период сборов в районе приводится по первой и последней датам на этикетках. Для XXI в. указаны использованные методы сбора: жст - желтые тарелки; пл - почвенные ловушки; рс - ручной сбор; ук - энтомологические укосы. Поскольку основная часть материала собрана с помощью первых двух методов, для них в скобках приводится число взмахов сачком и количество отработанных тарелко-суток соответственно.

Полные данные этикеток собранных на острове мух опубликованы в сводке по фауне Empidoidea арктических островов Евразии (Shamshev et al., 2020). В табл. 2 обобщены сведения о числе экземпляров, собранных в разных районах острова (по отдельным сезонам), и приведен не публиковавшийся ранее материал, полученный в 2020 г.

### Состав фауны

Всего на о. Врангеля найдено 27 видов Empidoidea, относящихся к трем семействам и 7 родам. На род *Rhamphomyia* Meigen, 1822 приходится 70 % фауны (19 видов); особенно богато представлены подроды *Dasyrhamphomyia* Frey, 1922 и *Pararhamphomyia* Frey, 1922 (5 и 10 видов соответственно). Все остальные роды представлены в фауне 1 или 2 видами, полный список их приведен ниже.

#### Сем. BRACHYSTOMATIDAE

*Heleodromia irwini* Wagner, 1985

*H. pullata* (Melander, 1902)

#### Сем. EMPIDIDAE

##### Подсем. CLINOCERINAE

*Clinocera nivalis* (Zetterstedt, 1838)

*Trichoclinocera lapponica* (Ringdahl, 1933)

##### Подсем. EMPIDINAE

*Empis septentrionalis* Shamshev et Sinclair, 2020

*Rhamphomyia* (*Ctenempis*) *albopilosa* Coquillett, 1900

*Rh.* (*Dasyrhamphomyia*) *erinacioides* Malloch, 1919

*Rh.* (*D.*) *gorodkovi* Shamshev, Sinclair et Saigusa, 2020

*Rh.* (*D.*) *hovgaardii* Holmgren, 1880

*Rh.* (*D.*) *mallochi* Shamshev, Sinclair et Saigusa, 2020

*Rh.* (*D.*) *nigrita* (Zetterstedt, 1838)

*Rh.* (*Eorhamphomyia*) *shewelli* Sinclair, Vajda, Saigusa et Shamshev, 2019

*Rh.* (*Pararhamphomyia*) *flicauda* Henriksen et Lundbeck, 1917

*Rh.* (*P.*) *frigida* Sinclair, Vajda, Saigusa et Shamshev, 2019

*Rh.* (*P.*) *hoeli* Frey, 1950

*Rh.* (*P.*) *kjellmanii* Holmgren, 1880

*Rh.* (*P.*) *septentrionalis* Sinclair, Vajda, Saigusa et Shamshev, 2019

*Rh.* (*P.*) *subflicauda* Shamshev et Sinclair, 2020



*Rhamphomyia (P.) submacrura* Shamshev et Sinclair, 2020

*Rh. (P.) subtenuiterfilata* Shamshev et Sinclair, 2020

*Rh. (P.) wrangeli* Shamshev et Sinclair, 2020

*Rh. (Pararhamphomyia) sp. 1*

*Rh. sublongiseta* Shamshev, Sinclair et Saigusa, 2020

*Rh. taimyrensis* Frey, 1950

## Сем. HYBOTIDAE

### Подсем. TACHYDROMIINAE

*Platypalpus septentrionalis* Shamshev et Sinclair, 2020

*P. subtectifrons* Shamshev et Sinclair, 2020

*Tachypeza sericeipalpis* Frey, 1913

### Экологическая и зоогеографическая характеристики фауны

Личинки Empidoidea в большинстве – хищники, очень редко – вторичные фитофаги; они встречаются чаще всего в почве и разлагающейся древесине, иногда ведут водный образ жизни. Имаго в основном хищники, но в некоторых группах известно смешанное питание, а также питание только пыльцой или нектаром. На о. Врангеля обитают виды Empidoidea с разным образом жизни. Имаго видов рода *Heleodromia* Haliday (Brachystomatidae) обычно встречаются на камнях и влажной почве вдоль рек и ручьев (Sinclair et al., 2011). Личинки *Clinocera nivalis* и *Trichoclinocera lapponica* (Empididae, Clinocerinae) развиваются в воде (важные хищники личинок мокрецов и мошек), а имаго встречаются в непосредственной близости от водоемов (обычно быстротекущих), например, на лежащих в воде камнях и на поверхности воды, где они охотятся на мелких насекомых (Sinclair, 1994, 2008). Взрослые особи *T. lapponica*, видимо, способны переносить резкое понижение температуры. На о. Врангеля они собирались на камнях у кромки воды и на водной поверхности при температуре воздуха +3 °C и температуре воды +5–7 °C (Shamshev et al., 2020). Виды родов *Rhamphomyia* Mg. и *Empis* L. (Empidinae) – хорошо известные антофилы, однако в период спаривания самки дополнительно питаются насекомыми (Chvála, 1976).

Виды родов *Platypalpus* Macquart и *Tachypeza* Mg. (Hybotidae) – хищники (Chvála, 1975). Виды *Platypalpus* обычно встречаются на листьях кустарников и деревьев, особенно многочисленны они на ивах. На о. Врангеля один из двух найденных видов (*P. subtectifrons*) также был собран на иве в долине реки, а второй (*P. septentrionalis*) был собран на цветах, как и *P. vegrandis* Frey, 1943 в Европе (Grootaert et al., 2012). Эти мухи охотятся на цветах и, возможно, используют их в качестве ночных убежищ при похолодании. Виды рода *Tachypeza* встречаются обычно на стволах деревьев, стенах строений и на крупных камнях; эти мухи преимущественно бегают и неохотно летают. На о. Врангеля единственный представитель этого рода был собран на камнях. Остров Врангеля – крайняя северная точка распространения родов *Empis* (Empididae), *Platypalpus* и *Tachypeza* (Hybotidae).

Большинство отмеченных на о. Врангеля видов имеет арктическое и метаарктическое (Городков, 1984) распространение (Danks, 1981; Sinclair, 1994, 2008; Sinclair et al., 2011; Barták, 2015; Sinclair et al., 2019; Shamshev et al., 2020). Северной частью тундровой зоны ограничены только *Rhamphomyia erinacioides* и *Rh. taimyrensis*, остальные виды встречаются преимущественно в центральной (*Clinocera nivalis*, *Rhamphomyia filicauda*, *Rh. hoeli*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. kjellmanii*, *Rh. nigrita*) или южной (*Heleodromia pullata*, *Trichoclinocera lapponica*, *Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. shewelli*, *Tachypeza sericeipalpis*) частях тундровой зоны. Один из видов, *Heleodromia irwini*, заселяет преимущественно высокогорные (альпийские) ландшафты бореальной зоны, хотя отдельные (судя по всему, реликтовые) популяции этого вида известны из Северной Европы и из Канады (Sinclair et al., 2011).

По долготной протяженности ареалов состав фауны о. Врангеля чрезвычайно разнообразен (табл. 2). Помимо видов с голарктическими и сибиро-американскими ареалами значительную часть составляют Empidoidea с преимущественно североамериканским распространением; в Евразии они известны только с о. Врангеля. К их числу относятся *Rhamphomyia filicauda*, *Rh. hoeli*, *Rh. shewelli* и *Platypalpus subtectifrons*. Берингийские ареалы имеют *Rhamphomyia mallochi* и *Rh. frigida*. Значительное число видов (*Empis septentrionalis*, *Rhamphomyia wrangeli*, *Rh. subfilicauda*, *Rh. submacrura*, *Platypalpus septentrionalis*) пока неизвестны за пределами о. Врангеля и могут рассматриваться как его условные эндемики. Не считая этих видов, полностью ограничены Палеарктикой ареалы у *Rhamphomyia subtenuiterfilata* и *Rh. taimyrensis*.

### Пространственно-временная организация таксоценов

Межсезонные различия в составе населения мух надсем. Empidoidea районов, обследованных неоднократно

В некоторых районах острова (табл. 3) достаточно подробные сборы Empidoidea проводились как в XX в. (путем индивидуального отлова), так и в XXI в. (с использованием различных количественных методов учета). В южной части острова КБГ в течение трех сезонов обследовал окрестности бухты Сомнительной (юАТ, рис. 2, 3, 4); сборы проводились как на приморской Южной равнине, так и в горной части (межгорная долина р. Сомнительная и склоны гор Минеева, удаленные от моря на 4–5 км и более). В горной части было собрано 15 видов; из них только *Rhamphomyia hoeli* и *Rh. albopilosa* были достаточно обычны в течение двух сезонов. На равнине было собрано восемь видов, численно преобладали *Rhamphomyia erinacioides* и *Rh. taimyrensis*.

Полученные КБГ данные свидетельствуют о высокой межсезонной изменчивости видового состава Empidoidea в этой части острова: 12 из 16 видов найдены лишь в один сезон. Большинство из них (9) собраны в 1966 г., причем некоторые оказались достаточно обычными в обеих частях трансекта (*Rhamphomyia wrangeli*, *Rh. sublongiseta*) или только в его горной части (*Platypalpus septentrionalis*). Судя по данным этикеток, даже наиболее многочисленные виды в каждый из сезонов были представлены в единичных сборах (нередко в одном), что особенно характерно для более холодной приморской равнины (см. табл. 3). Наиболее крупные серии *Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. nigrita*, *Rh. wrangeli*, *Rh. sublongiseta* и *Platypalpus septentrionalis* были собраны КБГ на цветущих растениях, в основном на *Dryas integrifolia*. В количествен-

Таблица 2. Число экземпляров мух надсем. Empidoidea, собранных в разные периоды на территории о. Врангеля

Вид	Тип арсала	Подзональные варианты растительного покрова													
		сАТ					юАТ					сПТ			
		сНж	МУ	БР	БС	ГМ	ГЦ	ГТ	сМ	гП	ВН	сН			
<i>Heleodromia irwini</i>	Г	1 <sup>7*</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. pullata</i>	Г	-	-	1 <sup>3</sup>	-	-	4 <sup>3</sup>	-	-	-	5 <sup>6</sup>	-	-	3 <sup>6</sup>	-
<i>Clinocera nivalis</i>	Г	-	1 <sup>10</sup>	3 <sup>3</sup>	-	2 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichoclinocera lapponica</i>	Г	1 <sup>9</sup>	-	-	-	16 <sup>3</sup>	22 <sup>3</sup>	1 <sup>9</sup>	4 <sup>4</sup>	-	-	-	-	-	-
<i>Empis septentrionalis</i>	Вр	-	-	-	-	1 <sup>5</sup>	-	-	-	-	-	-	1 <sup>9</sup>	2 <sup>5</sup> , 11 <sup>6</sup>	-
<i>Rhamphomyia albopilosa</i>	С-А	-	-	-	-	4 <sup>2</sup> , 18 <sup>4</sup>	33 <sup>4</sup>	20 <sup>4</sup> , 1 <sup>6</sup>	11 <sup>4</sup> , 3 <sup>5</sup> , 15 <sup>6</sup>	3 <sup>6</sup>	-	-	9 <sup>5</sup> , 2 <sup>6</sup>	1 <sup>9</sup>	-
<i>Rh. erinacioides</i>	вЕС-3А	14 <sup>7</sup> , 8 <sup>9</sup>	2 <sup>10</sup>	12 <sup>1</sup> , 1 <sup>4</sup> , 4 <sup>9</sup>	28 <sup>2</sup> , 9 <sup>4</sup>	-	2 <sup>4</sup>	3 <sup>4</sup> , 2 <sup>8</sup>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. gorodkovi</i>	вС-3А	10 <sup>7</sup> , 12 <sup>9</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1 <sup>5</sup> , 2 <sup>6</sup>	-
<i>Rh. filicauda</i>	Вр-А	-	-	-	1 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	1 <sup>4</sup>	1 <sup>7</sup>	21 <sup>2</sup> , 3 <sup>5</sup> , 1 <sup>6</sup>	1 <sup>6</sup>	-	-	-	-	-
<i>Rh. hoeli</i>	Вр-А	-	-	-	4 <sup>2</sup> , 1 <sup>4</sup>	10 <sup>2</sup> , 4 <sup>4</sup>	16 <sup>4</sup>	-	9 <sup>4</sup> , 1 <sup>6</sup>	3 <sup>6</sup>	-	-	2 <sup>6</sup>	-	-
<i>Rh. hoygaardii</i>	вЕС-А	1 <sup>7</sup>	-	-	-	-	-	1 <sup>4</sup>	9 <sup>4</sup> , 3 <sup>5</sup> , 5 <sup>6</sup>	-	-	-	1 <sup>6</sup>	-	-
<i>Rh. kjellmanii</i>	вЕС-3А	-	-	-	-	-	-	-	13 <sup>6</sup>	-	-	-	10 <sup>6</sup>	-	-
<i>Rh. mallochi</i>	Б	4 <sup>7</sup> , 8 <sup>9</sup>	-	2 <sup>1</sup>	-	1 <sup>2</sup>	-	-	1 <sup>9</sup>	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. nigrita</i>	Г	1 <sup>7</sup>	-	-	1 <sup>4</sup>	2 <sup>2</sup> , 1 <sup>3</sup> , 5 <sup>4</sup>	1 <sup>4</sup>	5 <sup>4</sup> , 1 <sup>8</sup> , 12 <sup>10</sup>	40 <sup>4</sup> , 74 <sup>6</sup> , 2 <sup>9</sup>	9 <sup>6</sup>	-	-	13 <sup>5</sup> , 12 <sup>6</sup>	3 <sup>8</sup>	-
<i>Rh. frigida</i>	Б	37 <sup>7</sup> , 7 <sup>9</sup>	-	-	-	-	1 <sup>4</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. septentrionalis</i>	С-А	-	-	-	-	-	-	-	30 <sup>4</sup> , 5 <sup>5</sup> , 10 <sup>6</sup>	6 <sup>6</sup>	-	-	1 <sup>5</sup> , 4 <sup>6</sup>	-	-
<i>Rh. shewelli</i>	Вр-А	-	-	-	-	-	-	-	1 <sup>4</sup> , 2 <sup>5</sup> , 7 <sup>6</sup>	-	-	-	2 <sup>6</sup>	6 <sup>8</sup> , 8 <sup>9</sup>	-



**Таблица 3.** Фоновые виды, собранные в разные сезоны в наиболее подробно обследованных районах о. Врангеля

Район	Год сбора	Число видов/экземпляров	Виды
Окрестности бухты Сомнительной (юАТ)			
Равнина	1966	6/81	<i>Rhamphomyia taimyrensis</i> * (3; 66 %), <i>Rh. erinacioides</i> * (3; 75 %), <i>Rh. wrangeli</i> * (1), <i>Rh. sublongiseta</i> * (1), <i>Rh. hoeli</i> (1)
	1971	1/1	[ <i>Heleodromia pullata</i> ]**
	1972	4/23	<i>Rhamphomyia taimyrensis</i> (1), <i>Rh. erinacioides</i> (1)
	2006	0	–
	2015	0	–
Горная часть	1966	12/50	<i>Rhamphomyia hoeli</i> (1) и <i>Platypalpus septentrionalis</i> * (2; 90 %), <i>Rh. wrangeli</i> * (2; 78 %), <i>Rh. sublongiseta</i> (5; 29 %), <i>Rh. albopilosa</i> (2; 50 %) и <i>Rh. taimyrensis</i> (2; 75 %)
	1971	3/19	<i>Trichoclinocera lapponica</i> (2; 81 %)
	1972	3/27	<i>Rhamphomyia albopilosa</i> (1), <i>Rh. nigrita</i> (3; 60 %), <i>Rh. hoeli</i> (3; 50 %)
	2006	2/3	[ <i>Rhamphomyia taimyrensis</i> и <i>Empis septentrionalis</i> ]
	2015	1/1	[ <i>Rhamphomyia taimyrensis</i> ]
Центральная часть острова (сТТ)			
Среднее течение р. Мамонтова	1972	9/123	<i>Rhamphomyia nigrita</i> (4; 75 %), <i>Rh. septentrionalis</i> (2; 77 %), <i>Platypalpus subtectifrons</i> (2; 69 %), <i>Rhamphomyia albopilosa</i> (3; 46 %), <i>Rh. hoeli</i> (1) и <i>Rh. hovgaardii</i> (2; 56 %), <i>Trichoclinocera lapponica</i> (1)
	2006	7/50	<i>Rhamphomyia taimyrensis</i> (5; 65 %), <i>R. septentrionalis</i> (2; 80 %)
	2015***	10/150	<i>Rhamphomyia nigrita</i> (16; 35 %), <i>Rh. taimyrensis</i> (5; 62 %), <i>Rh. albopilosa</i> (9; 23 %), <i>Rhamphomyia septentrionalis</i> (3; 70 %), <i>Rh. kjellmanii</i> (4; 50 %), <i>Rh. shewelli</i> (3; 60 %) и <i>Rh. hovgaardii</i> (1)

Примечание. В графе «Виды» перечислены виды (в порядке убывания числа собранных экземпляров), материал по которым насчитывает 4 и больше экземпляров; в скобках указано число сборов, в которых вид представлен в этот сезон и, если оно больше 1, отношение числа экземпляров в самом массовом сборе к их общему числу (%); **полужирным шрифтом** обозначены виды, входившие в число фоновых не менее чем в двух сезонах.

\* – Виды, большая часть материала по которым собрана на цветущих растениях, в основном *Dryas integrifolia* (по: Shamshev et al., 2020).

\*\* – В квадратных скобках указаны виды, собранные в эти сезоны в единичных экземплярах.

\*\*\* – Не включены данные из желтых тарелок, поскольку в 2006 г. они не использовались.

ных сборах в этом районе в XXI в. (укосы и почвенные ловушки в 2006 и 2015 гг., желтые тарелки в 2019 г.) Empidoidea были представлены крайне бедно: единичные мухи двух видов собраны только в горной части (см. табл. 3).

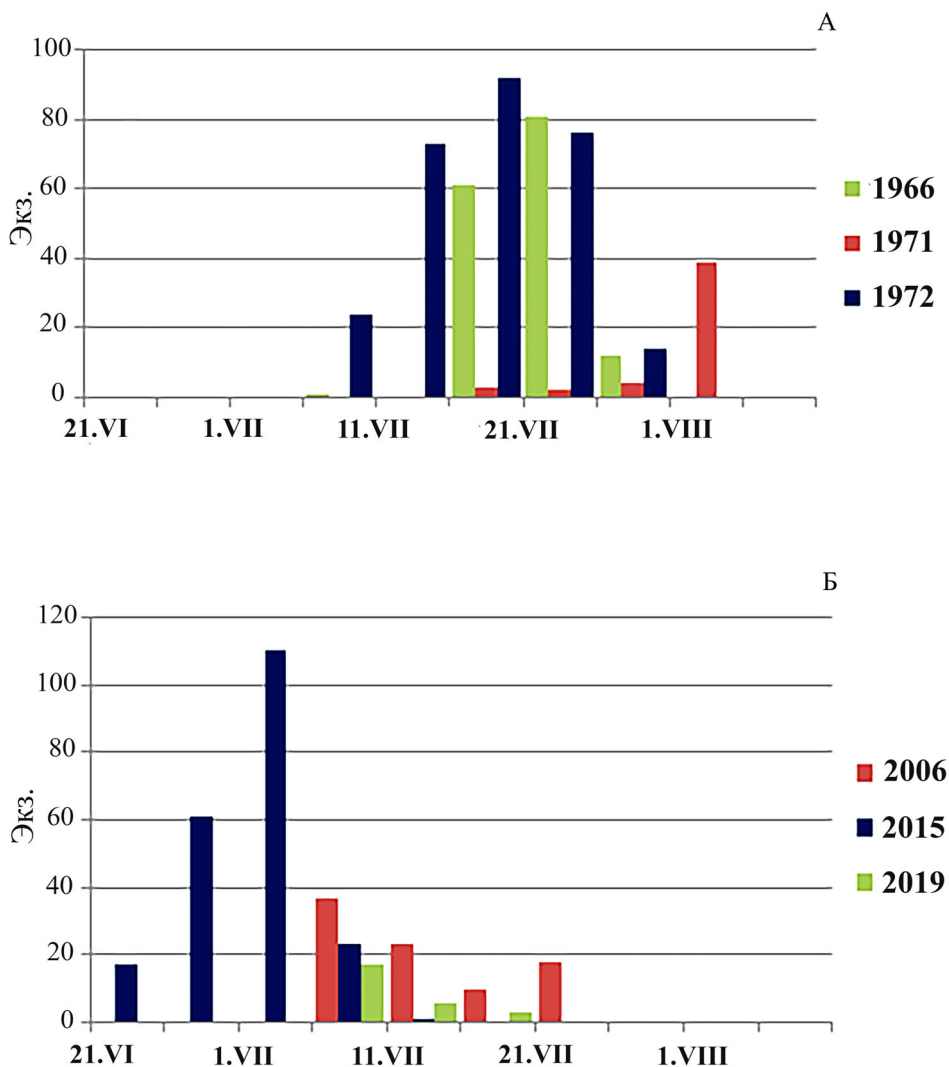
В центральной части острова (южный анклав *сТТ*, рис. 2, 5, 6) КБГ собирал мух в течение гораздо более короткого периода (согласно данным на этикетках, всего пять дней, а в среднем течении р. Мамонтовая в 1972 г. – четыре дня). Тем не менее, здесь был обнаружен ряд видов, неизвестных из других районов (*Rhamphomyia hovgaardii*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. shewelli*, *Platypalpus subtectifrons*). Как и большинство других видов, почти все они были собраны КБГ неоднократно, а общее число собранных мух оказалось сравнимо с объемом материала из лучше изученных (но более холодных) районов южной части острова. В начальный период потепления климата (2006 г.) многие из собранных КБГ видов (в том числе известные только из центральной части), были собраны повторно. В 2015 г. обилие части из них заметно выросло, а в число фоновых наряду с отмечавшимися в 1972 и 2006 гг. вошли *Rh. kjellmanii* и *Rh. shewelli*.

Учитывая данные из центральной части острова, различия между результатами сборов в XX и XXI веках в южной части трудно связать только с применяемыми методами, однако они хорошо объяснимы более низким обилием и локальностью распределения здесь Empidoidea по сравнению с более теплой центральной частью. При этих обстоятельствах вероятность полностью выловить мух при ручном сборе (использовавшемся КБГ) были гораздо выше, чем с помощью «слепых» количественных методов, особенно если учесть своеобразие брачного поведения представителей самого многочисленного рода фауны – роение у *Rhamphomyia* (Downes, 1970; Chvála, 1976).

#### Изменения в фенологии и активности отдельных видов Empidoidea на о. Врангеля в XX и XXI вв.

Обобщение данных по срокам сбора Empidoidea в различные сезоны свидетельствует о смещении лёта этой группы при потеплении климата в XXI в. на более ранние сроки (рис. 3). В XX в. мухи собраны преимущественно с середины июля по начало августа (рис. 3, А): в 1966 г. наибольшее число мух собрано КБГ в третьей, а в 1972 г. – во второй декадах июля. Наиболее бедными в качественном и количественном отношении были сборы 1971 г.; в этот сезон пик собранного материала пришелся на начало августа и состоял исключительно из водных эмпидид – представителей подсем. Clinocerinae (в основном *Trichoclinocera lapponica*, крайне редкого в сборах прочих лет). Хотя эта картина в первую очередь отражает характеристики лёта мух в южной части острова, высокое обилие Empidoidea во второй половине июля 1972 г. отмечалось и в центре острова. В XXI в. пик лёта пришелся здесь на заметно более ранний срок (рис. 3, Б). В более холодный сезон 2006 г. (со среднемесячными летними температурами, сравнимыми с периодом 1961–1990-х гг.) пик пришелся на первую половину июля, а в теплый сезон 2015 г. первые мухи появились уже в 20-х числах июня, тогда как в конце первой декады июля их количество в сборах резко сократилось. Активный лёт Empidoidea в конце первой декады июля наблюдался в 2019 г. в одном из наиболее холодных районов острова (*сАТ*), хотя кратковременность сборов не позволила получить его полную картину.

Изменение фенологии (сроков активности имаго) хорошо видно и на примерах некоторых наиболее обычных видов эмпидид (табл. 4). Отсутствие сведений об их эколо-



**Рис. 3.** Динамика лёта мух надсем. Empidoidea на о. Врангеля в различные летние сезоны.

Для XXI в. приводятся только сезоны, когда сбор проводился кошением. По горизонтальной оси – сроки сборов, по вертикальной оси – число собранных экземпляров.

гии (прежде всего об особенностях цикла развития) не позволяет обсуждать эти данные более подробно, но они ясно свидетельствуют о заметных изменениях условий существования этой группы в экосистемах о. Врангеля.

Полученный материал также позволяет предположить, хотя и с достаточной осторожностью, тенденцию к увеличению в XXI в. активности ряда видов в центре острова. Наиболее явное увеличение обилия в последние годы (особенно в 2015 г.) наблюдалось у *Empis septentrionalis*, *Rhamphomyia kjellmanii* и *Rh. shewelli*, из которых в сборах КБГ представлен одним экземпляром лишь последний вид. Гораздо много-

**Таблица 4.** Даты сбора некоторых видов рода *Rhamphomyia* Mg. на о. Врангеля (ручной сбор и кошение)

Вид	Годы сбора	Июнь		Июль						Август
		21–25	26–30	1–5	6–10	11–15	16–20	21–25	26–31	1–5
<i>Rh. albopilosa</i>	1966	–	–	–	–	–	2	2	–	–
	1972	–	–	–	–	32	25	24	1	–
	2006	–	–	9	3	–	–	–	–	–
	2015	1	7	7	–	–	–	–	–	–
<i>Rh. nigrita</i>	1966	–	–	–	–	–	–	1	1	–
	1971	–	–	–	–	–	–	1	–	–
	1972	–	–	–	1	1	14	31	5	–
	2006	–	–	12	1	–	–	–	–	–
<i>Rh. septentrionalis</i>	2015	4	13	68	7	1	–	–	–	–
	1972	–	–	–	–	–	21	7	–	–
	2006	–	–	1	5	–	–	–	–	–
<i>Rh. taimyrensis</i>	2015	3	7	10	–	–	–	–	–	–
	1966	–	–	–	–	–	21	9	6	–
	1971	–	–	–	–	–	–	–	2	–
	1972	–	–	–	12	–	6	–	–	–
	2006	–	–	11	10	6	18	–	–	–
	2015	5	27	5	–	–	–	–	–	–

численнее в 2015 г. оказались и некоторые другие виды (*Heleodromia pullata*, *Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. nigrita*, *Platypalpus subtectifrons*), которые в количественных сборах в начальный период климатических перестроек (2006 г.) в среднем течении р. Мамонтовая были редки или отсутствовали.

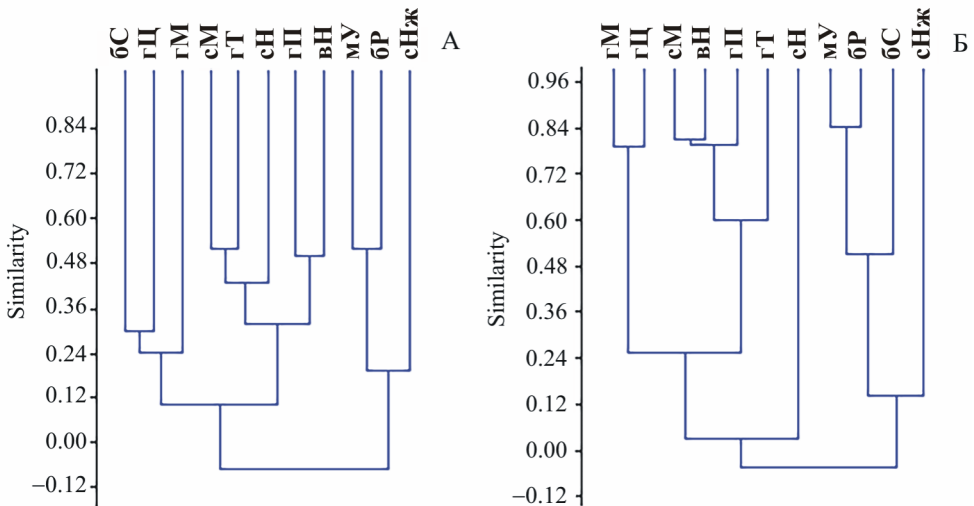
#### Пространственная организация таксоценов Empidoidea на о. Врангеля

Помимо рассмотренных выше районов сборы Empidoidea проводились в разные годы в других точках острова. Видовое богатство и обилие этой группы заметно варьируют даже в пределах одного подзонального варианта. Устойчивый и богатый набор фоновых видов отмечался в различные сезоны только в центре острова (южный анклав *сТТ*), где в XXI в. сборы проводились в нескольких точках (см. табл. 2). В северном анклаве этой подзоны (окрестности горы Тундровой) количество выявленных видов и их обилие оказались существенно ниже. Похожая картина наблюдалась и в южной части острова (*юАТ*): в отличие от богатой фауны окрестностей бухты Сомнительной, в окрестностях бухты Роджерса за все время сборов удалось собрать всего четыре вида.



Напротив, неожиданно большое число видов (9) было собрано в одном из районов острова с достаточно суровым климатом. Краткие сборы в желтые тарелки в среднем течении р. Неожиданная (*сАТ*) в 2016 г. дали массовый материал, что не наблюдалось при использовании этого метода в других районах острова. Не считая *Rhamphomyia erinacioides*, все остальные собранные здесь виды (*Rhamphomyia gorodkovi*, *Rh. frigida*, *Rh. mallochi*, *Rh. sublongiseta*) ранее были известны из других точек по единичным экземплярам. Повторные (также очень краткие) сборы 2019 г. подтвердили их высокую активность в этом районе (не был отмечен лишь *Rhamphomyia sublongiseta*). В этом же подзональном варианте на востоке острова (мыс Уэринг) аналогичные сборы в желтые тарелки содержали единичные экземпляры трех видов (см. табл. 1, 2).

Таким образом, во всех обследованных подзональных вариантах тундр наблюдалась значительная изменчивость видового богатства и численности видов Empidoidea. Несмотря на это, изменения в составе фаун вдоль климатического градиента, достаточно хорошо выражены, что иллюстрирует дендрограмма (рис. 4, А), на которой фауны климатически наиболее суровых районов объединились в один кластер. Общая черта их состава – отсутствие многих видов, встречающихся в более теплых районах острова. Во второй кластер вошли фауны остальных районов южной зональной полосы, образовавшие (в соответствии с их подзональным положением) две ветви. Группу фаун южной части острова (*юАТ*) отличает максимальное позитивное своеобразие: присутствуют все роды Empidoidea, а почти треть видов (6 из 19) неизвестна из других районов острова. Во вторую ветвь вошли фауны центральной части (*сТТ*). Несмотря на



**Рис. 4.** Дендрограмма сходства таксоценов Empidoidea в различных точках о. Врангеля.

А – сходство фаун (*Algorithm: Paired groups; Similarity measure: Rho*), Б – сходство населения (число собранных экземпляров; *Algorithm: Paired groups; Similarity measure: Correlation*).

Обозначения мест сборов как на рис. 1.

наиболее благоприятный мезоклимат, здесь было собрано несколько меньше видов (17, из них пять отмечены только в центре).

Несколько иначе изученные районы разделились на основе сравнения данных по населению Empidoidea (рис. 4, Б). Так, в кластер, объединивший районы с наиболее суровым климатом, добавилась приморская Южная равнина (окрестности бухты Сомнительной). За исключением фрагментарно изученного (сбор проводился только в пойменных биотопах) среднего течения р. Неизвестная, таксоцены районов южной зональной полосы вновь разделились в соответствии с их подзональным положением. Население Empidoidea в соответствующих вариантах растительного покрова было более сходным, чем их видовой состав, как в горах южной части (юАТ), так и в центре (сТТ). В последнем районе компактную группу образовали таксоцены различных точек южного анклава, от которых заметно обособилось население окрестностей горы Тундровая (северный анклав).

Обобщая приведенные данные, можно констатировать, что наиболее самобытны таксоцены трех районов: р. Неожиданная (юго-запад острова, сАТ), горы южной части (Минеева, Центральные, юАТ) и южный анклав сТТ в центре острова. В XXI в. многочисленное (и полностью различающееся по набору фоновых видов) население было представлено только в двух районах, занимающих крайние позиции на климатическом градиенте – на р. Неожиданная (сАТ) и в южном анклаве сТТ. Самая богатая фауна, напротив, выявлена именно в горах южной части (горы Минеева, юАТ), но многие виды известны отсюда по единичным находкам (число видов, собранных в отдельные сезоны, варьировало от 1–3 до 12 при общем видовом богатстве фауны в 16 видов). Для сравнения отметим, что в наиболее полно изученной локальной фауне центральной части (р. Мамонтовая) межсезонные различия оказались незначительными (число собранных в отдельные сезоны видов составляло 7–11 при общем видовом богатстве фауны в 13 видов).

Полученные данные, несмотря на их явную неполноту, дают возможность сделать следующие выводы о характере распределения Empidoidea на о. Врангеля: 1) вдоль климатического градиента происходит четкая смена набора фоновых видов; 2) в средней части градиента наблюдается снижение активности большинства видов, что резко увеличивает влияние применяемых методов сбора на результаты.

#### Особенности зонального и биотопического распределения видов Empidoidea на о. Врангеля

По характеру распределения на зональном градиенте острова выделяются две основные группы видов.

1. Виды, тяготеющие к районам северной зональной полосы с наиболее суровым климатом – северный комплекс. Его основу составляют пять видов (табл. 5), среди которых *Rhamphomyia erinacioides* и *Rh. sublongiseta* известны из нескольких районов; особенно широко распространен первый вид. Остальные виды (*Rhamphomyia gorodkovi*, *Rh. mallochi* и *Rh. frigida*) пока известны только из одного района сАТ (р. Неожиданная), где они весьма многочисленны и собраны в различных местообитаниях, в том числе зональных. В юАТ все пять видов встречаются локально, преимущественно в более холодных прибрежных ландшафтах (окрестности бухт Роджерса и Сомнительной). В центре острова они либо не найдены (*Rhamphomyia frigida*,

**Таблица 5.** Распределение и обилие видов надсем. Empidoidea на зональном градиенте о. Врангеля

Вид	Предпочитаемые местообитания	Подзональные варианты растительного покрова					
		сАТ (восточная часть)	сАТ (западная часть)	юАТ (побережье)	юАТ (горы)	сТТ (южный анклав)	сТТ (северный анклав)
<i>Rhamphomyia</i> sp.	Дг	+	-	-	-	-	-
<i>Heleodromia irwini</i>	(П)	-	+	-	-	-	-
<i>Rhamphomyia gorodkovi</i>	У, П	-	+++	-	-	+	-
<i>Rh. frigida</i>	Др, У	-	+++	-	+	-	-
<i>Rh. mallochi</i>	У, П	-	++	+	+	+	-
<i>Rh. erinacioides</i>	У, П	+	+++	+++	+	-	++
<i>Rh. sublongiseta</i>	У (С)	-	(++++)	++	(++)	-	-
<i>Rh. subtenuiterfilata</i>	?	-	-	-	+	-	-
<i>Rh. submacrura</i>	?	-	-	-	+	-	-
<i>Rhamphomyia</i> sp. 1	?	-	-	-	+	-	-
<i>Rhamphomyia wrangeli</i>	[Дг (С)]	-	-	(++)	(++)	-	-
<i>Clinocera nivalis</i>	[П]	+	-	+	(++)	-	-
<i>Tachypeza sericeipalpis</i>	[ГТ?]	-	-	-	(++)	-	-
<i>Platypalpus septentrionalis</i>	?	-	-	-	(++)	-	-
<i>Trichoclinocera lapponica</i>	[Дг, П]	-	+	-	(+++)	(++)	+
<i>Heleodromia pullata</i>	Др (У)	-	-	+	(++)	(++)	-
<i>Rhamphomyia filicauda</i>	С	-	-	+	+	(+++)	+
<i>Rh. hoeli</i>	П, Др	-	-	(++)	+++	++	-
<i>Rh. taimyrensis</i>	С, У	-	-	+++	++	++++	+
<i>Rh. albopilosa</i>	П, У	-	-	-	+++	+++	+++
<i>Rhamphomyia nigrita</i>	Др, П (У, С)*	-	+	+	++	++++	+++
<i>Rhamphomyia hovgaardii</i>	П	-	+	-	-	+++	+
<i>Rhamphomyia septentrionalis</i>	Ди	-	-	-	-	+++	-
<i>Rh. shewelli</i>	Ди (У)	-	-	-	-	++	+++

Таблица 5 (продолжение)

Вид	Предпочитаемые местообитания	Подзональные варианты растительного покрова					
		сАТ (восточная часть)	сАТ (западная часть)	юАТ (побережье)	юАТ (горы)	сТТ (южный анклав)	сТТ (северный анклав)
<i>Platypalpus subtectifrons</i>	Др (С)	–	–	–	–	+++	++
<i>Empis septentrionalis</i>	С, У	–	–	–	+	(++)	–
<i>Rhamphomyia subfilicauda</i>	(У)	–	–	–	–	+	–
<i>Rh. kjellmanii</i>	П (У)	–	–	–	–	(+++)	–
Всего видов		3	9	10	19	16	9

Примечание. Гт – горные тундры; Дг – галечниковые поймы рек и ручьев; Ди – пойменный ивняки в долинах рек; Др – местообитания с различным увлажнением в долинах рек; П – различные переувлажненные местообитания; С – различные сухие местообитания; У – умеренно увлажненные, в том числе зональные местообитания. В квадратных скобках приведено распределение (на основе данных этикеток) для видов, собранных КБГ. В круглых скобках указаны местообитания, где виды собраны в единичных экземплярах.

\* – Вид регулярно отмечался в умеренно увлажненных и сухих местообитаниях только в среднем течении р. Мамонтова в 2015 г.

Обозначение обилия видов: + – 1–3 экз.; ++ – 4–16 экз.; +++ – 17–64 экз.; ++++ – более 64 экз. Для районов, в которых сборы проводились неоднократно, скобки обозначают, что большинство экземпляров собрано в один из сезонов.

*Rh. sublongiseta*), либо отмечены в единичных экземплярах в наиболее холодных переувлажненных местообитаниях (*Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. gorodkovi*, *Rh. mallochi*).

2. Виды, встречающиеся почти исключительно в южной зональной полосе о. Врангеля, – южный комплекс. В эту группу включено 13 видов, большинство из которых было собрано как в XX, так и XXI вв. Половина их тяготеет к наиболее теплой центральной части острова. Большинство этих видов обычно встречается в долинах рек, преимущественно в сырых местообитаниях (*Rhamphomyia hovgaardii* и *Rh. kjellmanii*) или руслах рек с зарослями кустарниковых ив (*Rhamphomyia shewelli*, *Rh. septentrionalis* и *Platypalpus subtectifrons*). Сухие увалы и склоны сопки населяют *Empis septentrionalis* и *Rhamphomyia filicauda*. Виды этой группы наиболее полно представлены в южном анклаве сТТ. В северном анклаве высокая численность отдельных видов (*Rh. shewelli*, *P. subtectifrons*) отмечена в пойменных ивниках среднего течения р. Неизвестная (выше по течению которой расположен южный анклав с аналогичными станциями). Большинство прочих видов – *Heleodromia pullata*, *Trichoclinocera lapponica*, *Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. hoeli*, *Rh. nigrita* и *Rh. taimyrensis* – известны помимо центра из нескольких районов южной части острова, где большие их серии были собраны в отдельные годы XX в. (табл. 2). Среди этой группы также преоблада-

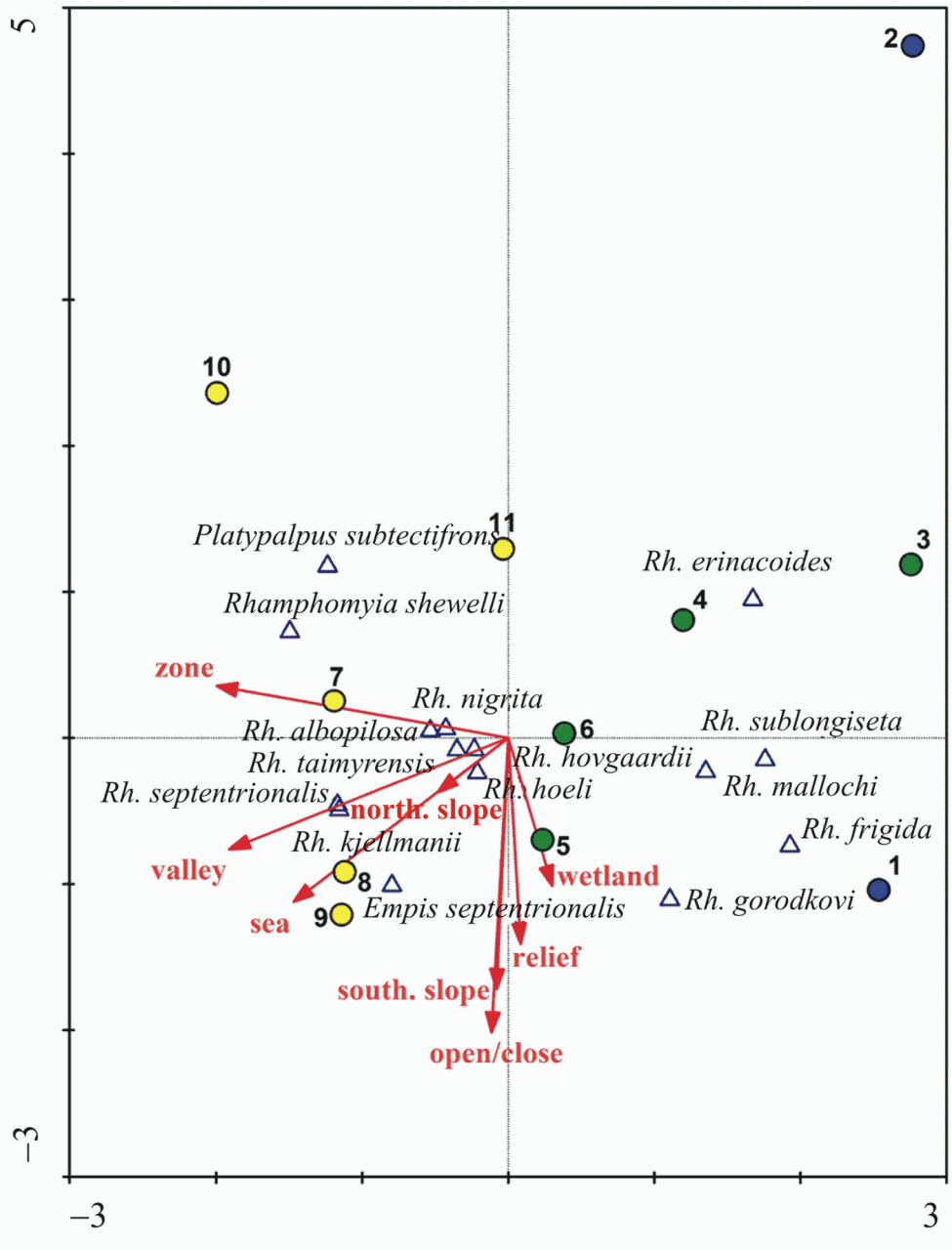
ют виды, явно тяготеющие к сырým и околородным стациям; исключение составляет *Rh. taimyrensis*.

Для оценки связей между распределением 15 наиболее обычных видов Empidoidea и ландшафтными характеристиками районов исследования был использован канонический анализ (рис. 5), с помощью которого описано 74.2 % распределения видов и 84.9 % их связей с параметрами среды. Значение собственного вектора первой оси составило 52.8 %, второй оси – 22.9 %. Статистическая значимость собственных векторов канонического анализа установлена тестом Монте-Карло (Monte Carlo: 1000 permutations,  $p = 0.006$  для первой оси и  $p = 0.036$  для всех осей).

Из 8 рассмотренных характеристик наибольшая согласованность с первой осью установлена для трех – зонального положения участка, его удаленности от моря и наличия/отсутствия речных долин с пойменными ивняками. Все они описывают изменения мезоклимата на градиенте от периферии к центру острова. Со второй осью наибольший уровень согласованности имеют наличие склонов южной экспозиции, характер рельефа и открытость/закрытость ландшафтов. Первые два фактора отражают уровень биотопического разнообразия среды, а третий связан с увеличением благоприятности мезоклимата за счет барьерной роли окружающих гор (что особенно существенно для районов, расположенных в северной зональной полосе и подверженных сильному влиянию моря).

На рис. 5 видно, что все рассмотренные виды достаточно четко разошлись вдоль градиента мезоклимата. Виды, расположенные в положительной проекции (*Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. sublongiseta*, *Rh. mallochi*, *Rh. frigida*, *Rh. gorodkovi*), относятся к северному зональному комплексу и встречаются в районах с выраженным морским влиянием. Остальные 10 видов (занимающие отрицательную проекцию первой оси) тяготеют к районам южной зональной полосы (центр и горы южной части острова). Несколько видов (*Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. hoeli*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. nigrita*, *Rh. taimyrensis*) на рис. 5 заняли позиции вблизи нулевого значения координат. Такое положение означает, что они менее зависимы от тестируемых экологических характеристик, а условия на острове, по-видимому, ближе к оптимальным, чем для большинства остальных видов. В целом это хорошо соответствует общему характеру их распределения на зональном градиенте в пределах острова (табл. 5). Виды, занимающие на рис. 5 крайние позиции в отрицательной проекции вдоль первой оси (*Platypalpus subtectifrons*, *Rhamphomyia shewelli*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. kjellmanii*, *Empis septentrionalis*), тяготеют к наиболее теплой центральной части (сТТ). Все они имеют выраженную положительную связь с таким параметром, как наличие долин с пойменными ивняками – одним из маркеров растительности подзоны типичных тундр (с подобными местообитаниями на острове особенно тесно связаны три первых вида).

На второй оси близкие к нулю позиции наряду с рассмотренными выше видами южного комплекса занимают *Rh. sublongiseta* и *Rh. mallochi*, известные из ряда районов с достаточно суровыми климатическими условиями. Виды, занимающие на второй оси позиции, наиболее удаленные от нейтральной, имеют выраженные связи с открытостью/закрытостью ландшафта. Отрицательную связь с этим параметром имеет *Rh. erinacioides* (положительная проекция второй оси); этот вид особенно явно тяготеет к холодным прибрежным районам, открытым со стороны моря (см. табл. 5). Среди видов южного комплекса сходное положение вдоль второй оси занимают *Platypalpus subtectifrons* и *Rhamphomyia shewelli*. Большинство особей этих видов собрано в наи-



**Рис. 5.** График канонического анализа (CCA) связи распределения наиболее обычных видов надсем. Empidoidea в исследованных районах о. Врангеля с ландшафтными характеристиками, приведенными в разделе «Материал и методика».

Синие кружки – сАТ (1 – сНж, 2 – бР); зеленые – юАТ (3 – бР, 4 – бС, 5 – гМ, 6 – гЦ); желтые – сТТ (7 – сМ, 8 – гП, 9 – вН, 10 – сН, 11 – гТ).

более открытых ландшафтах центральной части: среднем течении рек Мамонтова (широкая долина среди пологих увалов) и Неизвестная (долина реки на границе с северной равниной). Противоположные позиции (отрицательная проекция второй оси) занимают виды, ограниченные в распространении закрытыми межгорными котловинами. Это два вида северного комплекса, *Rhamphomyia frigida* и *Rh. gorodkovi* (правый сектор), достаточно многочисленные только в закрытой межгорной котловине р. Неожиданная (сАТ), находящейся на значительном удалении от моря. Из южного комплекса сходное положение занимает *Empis septentrionalis* – единственный из тяготеющих к центральной горной части видов, который известен только из наиболее теплых и закрытых межгорных котловин верхнего течения р. Неизвестная (сТТ).

Таким образом, канонический анализ подтверждает ведущую роль мезоклимата в освоении территории острова наиболее обычными видами надсем. Empidoidea. В их распределении наблюдаются два разнонаправленных тренда, группирующих виды в соответствующие зональные комплексы. При этом среди них практически нет видов (за исключением *Rhamphomyia erinacioides*), которые с высокой регулярностью встречались во всех обследованных районах своей зональной полосы. Большинство видов в значительном обилии отмечалось лишь в некоторых точках, нередко – только в отдельные сезоны (см. табл. 2, 5). Это позволяет предположить, что на о. Врангеля (основная часть территории которого относится к подзоне арктических тундр) они находятся за пределами своего климатического оптимума, что существенно усиливает влияние на их распределение местных (мезоклиматических и орографических) условий среды.

В еще большей степени это относится к редким видам. В эту группу включены не только виды, известные с острова по единичным находкам (*Heleodromia irwini*, *Rhamphomyia subfiliacauda*, *Rh. sublongiseta*, *Rh. subtenuiterfilata*, *Rhamphomyia* sp. 1), но и те, наибольшая часть материала по которым была собрана КБГ в один из сезонов XX в. Такковы *Rh. wrangeli* и *Platypalpus septentrionalis* (собранные только в 1966 г.), а также *Clinocera nivalis* (1971 г.) и *Tachypeza sericeipalpis* (большая часть – в 1972 г.). Большинство этих видов (7 из 9) найдено в горах южной части острова; пять из них известны только из окрестностей бухты Сомнительной. Горные ландшафты этого района отличаются разнообразием форм рельефа и, соответственно, широкий диапазон микроклиматических условий за счет соседства на террасированных склонах различной экспозиции (в том числе южных) участков с различными условиями влаго- и теплообеспеченности. Помимо Empidoidea на сравнительно небольшой территории (долина реки и прилегающие к ней склоны гор Сомнительных и Минеева) найдено еще около 25 видов членистоногих (представители 10 семейств насекомых и 3 семейств пауков), неизвестных из других точек о. Врангеля (Хрулева, Коротяев, 1999; Хрулева, 2009; Сорокина, Хрулева, 2012; Хрулева, 2014, 2017; Хрулева, Зинченко, 2017; Khruleva, Stekolshchikov, 2019; Barkalov, Khruleva, 2021). Многие из них имеют оптимум распределения в более южных подзонах тундровой зоны или горах. Концентрация в этом рефугиуме свидетельствует о важной роли рельефа для сохранения этих видов в суровых климатических условиях арктического острова.

Распределение Empidoidea по о. Врангеля имеет еще ряд особенностей. Большинство наиболее обычных видов относится к *Rhamphomyia* – единственному роду надсемейства, демонстрирующему явные признаки процветания в тундровой зоне (Чернов, 1995). Представители остальных родов распространены на острове гораздо более спо-

радикально, что соответствует общему характеру освоения ими тундровых ландшафтов. Заметно отличается распределение по острову представителей некоторых ареалогических групп (рис. 6). Так, в северный комплекс вошли виды с берингийскими ареалами или ограниченные на востоке своих ареалов этим сектором Голарктики, тогда как южный зональный комплекс составили виды с преимущественно североамериканским распространением. Интересно отметить и тот факт, что большинство условных эндемиков относится к числу редких и встречается локально (в основном они сконцентрированы в горах южной части).

Четкие связи прослеживаются между распределением видов на зональном градиенте и их топическими предпочтениями. Наиболее полнотопны виды северного зонального комплекса, заселяющие на юго-западе острова как интразональные, так и зональные местообитания. Напротив, подавляющее большинство видов Empidoidea, тяготеющих к самым теплым районам центра, встречается преимущественно в интразональных местообитаниях, в основном – сырых и(или) околородных (долинах рек).

Несмотря на то, что в течение значительной части плейстоцена развитие ландшафтов острова происходило в криоаридных условиях в составе тундростепной гиперзоны (Юрцев, 1986; Вартанян, 2007), с сухими местообитаниями связаны всего три вида эмпидид. Из них в собственно тундростепных растительных группировках постоянно

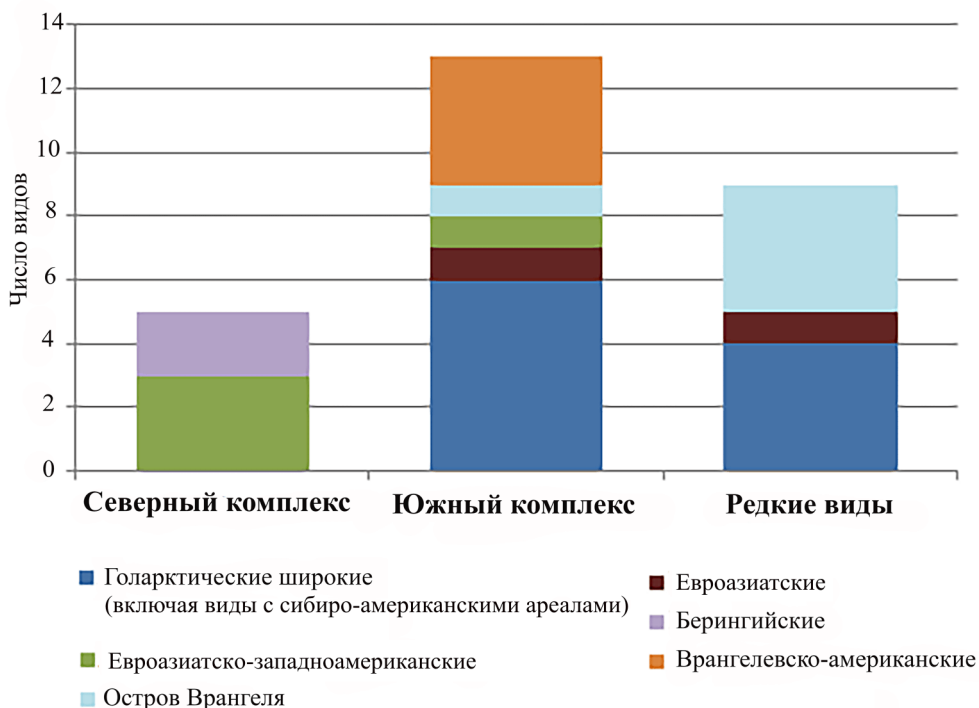


Рис. 6. Доли видов надсем. Empidoidea с разными типами долготного простиранья ареалов в группах с разными типами распределения на о. Врангеля.



отмечался лишь евразийский арктический *Rhamphomyia taimyrensis*. В различных сухих местообитаниях собран преимущественно и *Empis septentrionalis*, условный эндемик, входящий в группу видов с центром разнообразия в Центральной Азии (Shamshev et al., 2020). Третий ксерофил – *Rhamphomyia filicauda*, в массе заселяющий самые высокоширотные (о. Элмир, север Гренландии) районы американского сектора (Barták, 2015; Sinclair et al., 2019), где широко распространены карбонатные породы. На о. Врангеля почти все экземпляры этого вида собраны в кальцефитных пятнистых дриадных тундрах.

## Сравнение комплексов эмпидоидных двукрылых на о. Врангеля и других арктических островах

### Видовой состав

Фауна Empidoidea сравнительно небольшого о. Врангеля выделяется среди прочих островных территорий гораздо более высоким таксономическим разнообразием и видовым богатством (табл. 6). Особенно ярко это проявляется при сравнении с намного более разнообразными в ландшафтно-климатическом отношении и детально изученными фаунами Шпицбергена (Coulson, Refseth, 2004; Coulson, 2007), Канадского Арктического архипелага и Гренландии (Danks, 1980, 1981; Brodo, 2000; Barták, 2015; Sinclair et al., 2019). Только на о. Врангеля обнаружены все три изучаемых семейства, а фауна острова включает более половины видов Empidoidea, найденных в островной Арктике. Стоит отметить и высокую насыщенность его локальных фаун (12–16 видов), которые также превосходят по видовому богатству большинство других островных территорий. Эти же черты свойственны и фауне Dolichopodidae, еще одного семейства эмпидоидных двукрылых. На о. Врангеля собрано шесть видов из четырех родов (Grichanov, Khruleva, 2018, 2020), тогда как на других островах семейство представлено видами одного рода или вообще отсутствует (Danks, 1981; Grichanov, 2006; Coulson, 2007; Pollet, 2015).

Очевидно, что необычно высокое видовое богатство фауны о. Врангеля в значительной степени связано с его положением между двумя материками. Примерно для четверти видов Empidoidea остров является крайней точкой долготного простираения их ареалов: для двух видов – восточной и для пяти – западной. Почти половина видов его фауны не найдена на других арктических островах, а пять из них вообще пока неизвестны за пределами о. Врангеля. Помимо о. Врангеля, два условных эндемика известны еще с Новой Земли (Shamshev et al., 2020), которую объединяет с этим островом отсутствие в позднем плейстоцене покровного оледенения (Величко, 2009, карта 21). В отличие от них, гораздо более крупные острова Канадско-Гренландского сектора, основная часть территории которых была покрыта ледниками, не имеют в своем составе эндемичных элементов.

В пределах евразийского сектора Арктики фауны архипелага Новая Земля и о. Врангеля, несмотря на значительное расстояние между ними, включают много общих видов (табл. 6). В американском секторе общих с фауной о. Врангеля видов больше всего (соответственно 10 и 8) на крупных (и с наиболее богатыми фаунами) южных островах Канадского Арктического архипелага, Виктория и Баффин.

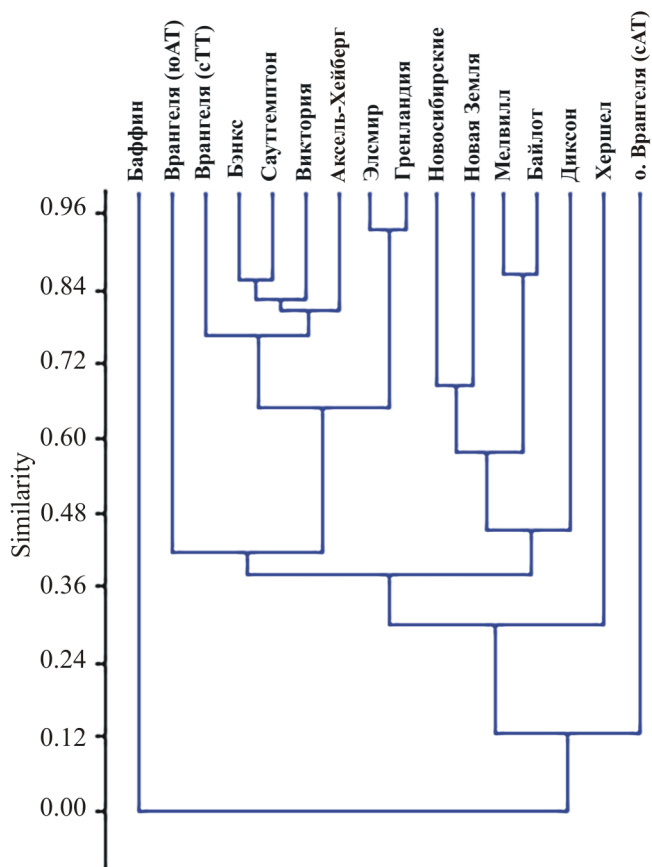
Таблица 6. Число видов разных родов надсем. Empidoidea в фаунах арктических островов

Семейство, род	О. Врангеля	Шпицберген	Новая Земля	Новосибирские острова	Хершел	Банкс	Виктория	Мелвилл	Аксель-Хейберг	Элмир	Баффин	Грэнландия	Всего видов
Сем. BRACHYSTOMATIDAE													
<i>Heleochromia</i>	2	-	1	-	-	1(1)	1(1)	-	-	-	1(1)	-	2(2)
Сем. EMPIDIDAE													
<i>Clinocera</i>	1	-	1(1)	-	1(1)	-	1(1)	-	-	-	2(1)	-	2(1)
<i>Trichoclinocera</i>	1	-	-	-	-	-	1(1)	-	-	-	1(1)	1	2(1)
<i>Empis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhamphomyia</i>	19	1	8(4)	2(1)	8(6)	6(5)	10(7)	1	4(3)	5(3)	9(5)	5(3)	41(19)
Сем. NYBOTIDAE													
<i>Platyrhynchus</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2(2)
<i>Tachytreza</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1(1)
Всего видов	27	1	10(5)	2(1)	9(7)	7(6)	13(10)	1	4(3)	5(3)	13(8)	6(3)	50(27)
Подзоны	B	ABC	ABC	B	D	BCD	BCD	ABC	ABC	ABC	BCD	ABCDE	

Пр и м е ч а н и е. В скобках указано количество видов, общих с фауной о. Врангеля. Использованные источники: Sinclair, 1994, 2008; Sinclair et al., 2011, 2019; Shamshev et al., 2020. Биоклиматические подзоны по: Walker et al., 2018 (объяснения см. в тексте).

## Сравнение наборов фоновых видов на арктических островах

Хорошая изученность фауны *Rhamphomyia* на арктических островах (Sinclair et al., 2019; Shamshev et al., 2020) позволяет оценить сходство их населения. Набор фоновых видов на о. Врангеля намного богаче за счет наличия как евразийских и североамериканских элементов, так и видов, неизвестных с других островов (табл. 7). На дендрограмме (рис. 7) наиболее компактный кластер образовали таксоцены *Rhamphomyia* островов американского сектора (включая Гренландию). В него не вошли только острова, занимающие крайние западные (Хершел, в фауне которого представлены некоторые виды с преимущественно евразийским распространением) или восточные (Байлот и Баффин, расположенные в области морского климата) позиции, а также находящийся в наиболее суровых климатических условиях Мелвилл. В этот североамериканский



**Рис. 7.** Дендрограмма сходства доли видов (%) в населении мух рода *Rhamphomyia* Mg. арктических островов (*Algorithm*: Single linkage; *Similarity measure*: Correlation).

На о. Врангеля включено население следующих районов: *сАТ* – среднее течение р. Неожиданная; *сТТ* – среднее течение р. Мамонтова и верхнее течение р. Неизвестная; *юАТ* – равнина и горная часть в окрестностях бухты Сомнительной.

**Таблица 7.** Распространение наиболее обычных видов рода *Rhaphomyia* Mg. на арктических островах

	Новая Земля	Диксон	Новосибирские о-ва	О. Врангеля	Хершел	Бэнкс	Виктория	Саутгемптон	Аксель-Хейберг	Элсмир	Гренландия	Мэвилл	Байлог	Баффин
<i>Rh. brusewitzii</i>	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. ursinella</i>	-	-	++	-	-	-	+	-	+	+	-	+	+	-
<i>Rh. erinacioides</i>	++	-	++	++	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. taimyrensis</i>	+	-	-	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. sublongiseta</i>	-	-	-	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. mallochi</i>	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. gorodkovi</i>	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. wrangeli</i>	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. septentrionalis</i>	-	-	-	++	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Rh. frigida</i>	-	-	-	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. kjellmanii</i>	+	-	-	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. hovgaardii</i>	+	+	-	++	+++	-	++	+	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. albopilosa</i>	-	-	-	+++	++	++	+++	++	-	-	++	-	-	-
<i>Rh. nigrita</i>	-	-	-	+++	++	++	++	+++	+++	+++	+++	-	-	+
<i>Rh. hoeli</i>	-	-	-	++	-	+	++	++	++	+++	+++	-	-	+
<i>Rh. flicauda</i>	-	-	-	++	-	++	++	++	++	+++	+++	-	-	+
<i>Rh. shewelli</i>	-	-	-	++	-	-	++	+	-	-	-	-	-	+
<i>Rh. herschelli</i>	-	-	-	-	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. petervajdai</i>	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. leptidiformis</i>	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. diversipennis</i>	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. omassinervis</i>	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. setosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	++
<i>Rh. helleni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++
<i>Rh. hilariformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++
<i>Rh. laevigata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++

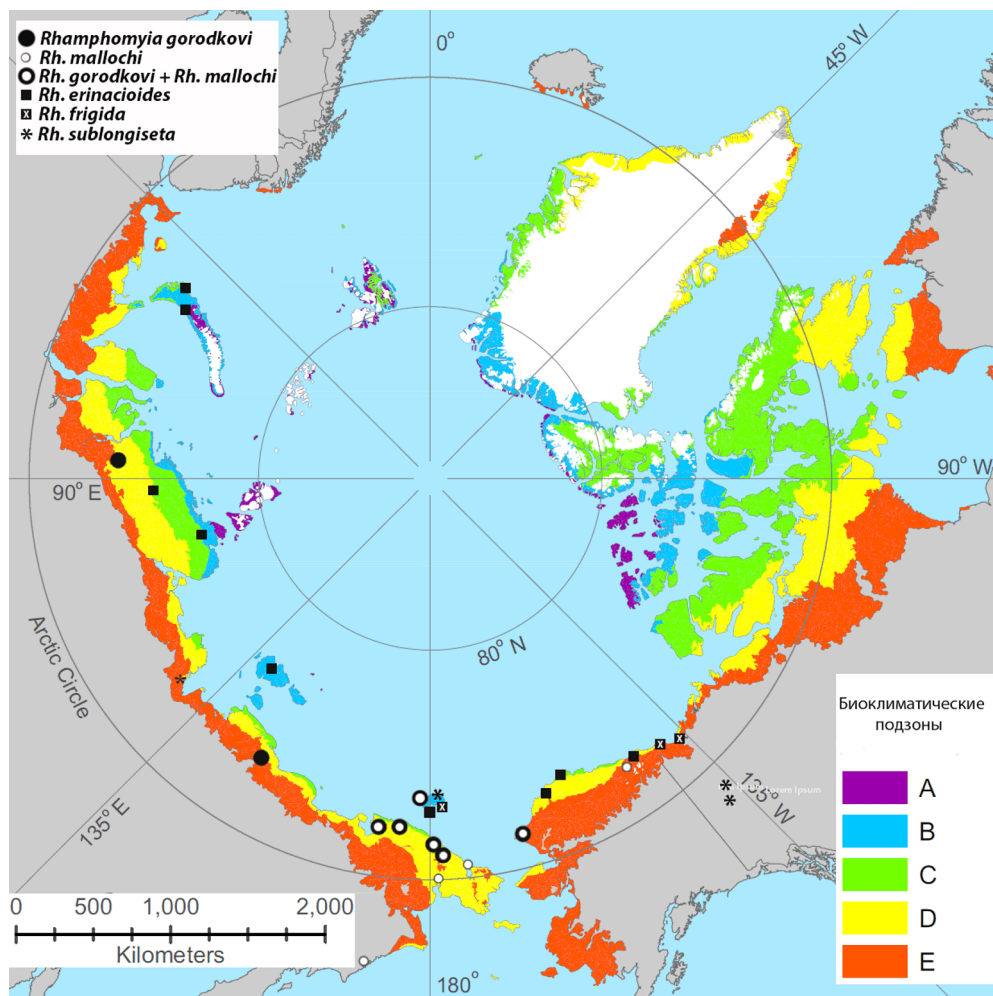
Примечание. В таблицу включены виды, собранные хотя бы на одном острове в количестве 10 экз. и более. + – 1–9 экз.; ++ – 10–99 экз.; +++ – 100 и более экземпляров.

риканский кластер вошло и население центра о. Врангеля (*cTT*), включающее все наиболее широко распространенные на Канадском арктическом архипелаге виды этого рода – *Rh. albopilosa*, *Rh. filicauda*, *Rh. hoeli*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. nigrita* и *Rh. shewelli* (см. табл. 7).

Напротив, население одного из суровых районов о. Врангеля (*cAT*), основу которого составляют пять видов северного зонального комплекса, занимает на дендрограмме обособленные от всех позиции, не имея близких аналогов на других арктических островах. Интересно, что из этих пяти видов лишь *Rh. erinacioides* тяготеет в распространении к северной части тундровой зоны (и известен с нескольких островов), тогда как местонахождения остальных лежат в более южных подзонах или прилегающих к ним горных ландшафтах (рис. 8). За исключением *Rh. sublongiseta*, имеющего метарктический ареал (включающий горные районы), концентрация мест находок остальных трех видов приходится на приморские районы Берингийского сектора, однако лишь у *Rh. frigida* распространение ограничено исключительно ими. Особый интерес представляет обитание в северной зональной полосе о. Врангеля *Rh. gorodkovi* и *Rh. mallochi*. Их ареалы включают регионы с различной континентальностью климата, а некоторые местонахождения расположены на значительном удалении от побережья. В сборах КБГ с Чукотки (Shamshev et al., 2020) именно эти два вида неоднократно встречались вместе (судя по этикеткам, не только в одном районе, но и в одних и тех же местообитаниях). Таким образом, общий характер распространения всех четырех видов – *Rh. frigida*, *Rh. gorodkovi*, *Rh. mallochi* и *Rh. sublongiseta* – слабо согласуется с их обитанием в районе о. Врангеля с весьма суровыми климатическими условиями. Имеющихся данных недостаточно, чтобы объяснить этот факт, особенно – низкую активность всех четырех видов в центре острова. Не исключено, что причины его исторические или синэкологические.

Распределение видов южного зонального комплекса, напротив, хорошо вписывается в градиент континентальности климата и сопряженный с ним рост теплообеспеченности, заметно увеличивающиеся от периферии к центру острова. Важность этих факторов отчетливо прослеживается и в характере освоения родов *Rhamphomyia* американского сектора Арктики. Так, большинство видов, имеющих высокую численность в западно-центральной части Канадского Арктического архипелага (в условиях высокой континентальности климата), в районах с сильным влиянием Атлантики (например, на Баффине) представлены в материалах единичными экземплярами (см. табл. 7). Кроме того, в пределах области с континентальным климатом места находок практически всех видов (за исключением *Rh. ursinella*) лежат в подзоне типичных тундр (соответственно, подзонах С и D на рис. 8). При этом в центральной части архипелага, расположенной в подзоне арктических тундр (В), например, на островах Девон и Батерст, эмпииды вообще не найдены (Ryan, 1977; Danks, 1980; Sinclair et al., 2019).

Таким образом, данные по распределению видов в Канадско-Гренландском секторе и на о. Врангеля в целом хорошо согласуются между собой: в обоих регионах у большинства наиболее обычных видов *Rhamphomyia* прослеживаются четкие (и достаточно узкие) зонально-секторные предпочтения, связанные с градиентами теплообеспеченности и континентальности климата. Это хорошо вписывается в общий характер освоения арктическими видами различных таксонов растений и животных тундровой зоны. Большинство из них имеет высокую активность либо в северной (эваркты), либо в центральной и южной (гемиаркты) частях тундровой зоны (Чернов, 1978; Чернов,



**Рис. 8.** Места находок видов, входящих на о. Врангеля в северный зональный комплекс.

Биоклиматическая дифференциация тундровой зоны дана по: Walker et al., 2018.

Биоклиматическая подзона А соответствует зоне полярных пустынь, В – подзоне арктических тундр, С и D – северному и южному вариантам подзоны типичных тундр,

Е – подзоне южных тундр. Использованные источники: Sinclair et al., 2019; Shamshev et al., 2020; материалы коллекции ЗИН.

Матвеева, 2002). Обе эти группы представлены и среди наиболее широко распространенных в островной Арктике видов *Rhamphomyia*. К первым относятся *Rh. erinacioides*, *Rh. brusewitzii* и *Rh. ursinella* (возможно, также *Rh. taimyrensis*), остальные – к гемиарктикам.

### Особенности фауны Empidoidea о. Врангеля как отражение своеобразия его биоты

Уникальность биоты о. Врангеля проявляется в необычно высоком видовом богатстве, насыщенности собственно арктическими видами, разнообразии североамерикан-

ских связей, наличии эндемиков и субэндемиков, а также реликтовых элементов (Петровский, 1978; Юрцев, 1987; Стишов, 2004; Хрулева, 2007, 2009). По мнению Б. А. Юрцева (1987), своеобразии флоры острова в значительной степени связано с длительной многоступенчатой адаптацией видов к экстремально холодному климату благодаря постоянному функционированию в позднем кайнозое флорогенетической системы: о. Врангеля (горы, приморские равнины, межгорные котловины) – периодически осушавшийся предгорный шлейф – нагорья Чукотки и Аляски.

Все черты, определяющие своеобразие биоты острова, в фауне Empidoidea выражены очень ярко. Некоторые из них, например, высокое (по сравнению с другими островами) видовое богатство или присутствие североамериканских элементов, характерны для различных таксонов членистоногих (Хрулева, 2007; Бабенко, 2010; Нарчук, Хрулева, 2011; Сорокина, Хрулева, 2012; Khruleva, Stekolshchikov, 2019; Barkalov, Khruleva, 2021; Sorokina, Tridrikh, 2021). Узкоареальные виды, эндемики и субэндемики (как и виды с реликтивными чертами распространения) представлены главным образом среди растительноядных групп насекомых, и большинство их неспособно к полету. Особенно много таких видов среди листоедов и долгоносиков (Хрулева, Коротяев, 1999; Хрулева, 2007, 2009). Обилие условных эндемиков среди Empidoidea – летающей группы с преимущественно плотоядным питанием – заметно выделяет ее среди других таксонов Diptera со сходной трофической специализацией. Единичные виды известны в сем. Muscidae (Sorokina, Tridrikh, 2021), а среди прочих групп двукрылых – в семействах Chironomidae (Макарченко, Макарченко, 2013), Tipulidae (Ланцов, Чернов, 1987) и Ephydriidae (Krivoshchina, Ozerov, 2016); у представителей последних двух семейств крылья у самок или у обоих полов редуцированы.

Подобный облик фауны Empidoidea мог сформироваться только в том случае, если расселительный потенциал (включая возможность пассивного переноса) большинства составляющих ее основу арктических видов достаточно низок. Это предположение выглядит вполне правдоподобным, если учесть выраженные региональные различия между высокоарктическими фаунами Empidoidea, в том числе неравномерность заселения видами островных территорий со сходными диапазонами климатических условий, но разными плейстоценовой историей и удаленностью от материка.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы посвящают эту статью памяти К. Б. Городкова, внесшего большой вклад в изучение двукрылых Арктики и собравшего на о. Врангеля обширный и чрезвычайно интересный материал по эмпидоидным двукрылым. Мы благодарим директора и сотрудников заповедника «Остров Врангеля» А. Р. Груздева, И. П. Олейникова, Л. Ф. Волкову (Симон), У. В. Бабий и П. К. Кулемеева за помощь в проведении полевых исследований и сборе насекомых. Мы также признательны Н. А. Зубрий (Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н. П. Лавёрова УрО РАН, Архангельск) за помощь в проведении канонического анализа.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа О. А. Хрулевой выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-04-00165), работа И. В. Шамшева – с использова-

нием материалов биоресурсной коллекции ЗИН в рамках государственной темы АААА-А19-119020690101-6 и программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимов А. В. 2007. Температурный статус внутренних районов острова Врангеля. В кн.: А. Р. Груздев (ред.). *Природа острова Врангеля: современные исследования*. СПб.: Астерион, с. 237–253.
- Бабенко А. Б. 2010. К фауне ногохвосток (Hexapoda, Collembola) острова Врангеля. *Зоологический журнал* **89** (7): 804–816. (Babenko A. B. 2010. The springtail (Hexapoda, Collembola) fauna of Wrangel Island. *Entomological Review* 2010 **90** (5): 571–584. <https://doi.org/10.1134/S0013873810050040>)
- Вартанян С. Л. 2007. Остров Врангеля в конце четвертичного периода: геология и палеогеография. СПб.: Издательство Ивана Лимбаха, 144 с.
- Величко А. А. (ред.) 2009. Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. Атлас-монография. М.: ГЕОС, 120 с. + 24 с. цв. карт.
- Городков К. Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. В кн.: К. Б. Городков (ред.). *Ареалы насекомых европейской части СССР, карты 179–221*. Л.: Наука, с. 3–20.
- Ланцов В. И., Чернов Ю. И. 1987. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, 176 с.
- Макарченко Е. А., Макарченко М. А. 2013. Фауна комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) острова Врангеля (Чукотка, Российский Дальний Восток). В кн.: Е. А. Макарченко и др. (ред.). *Жизнь пресных вод*. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, с. 144–157.
- Матвеева Н. В. 2014. «С. С. Холод. 2013. Зональность в растительном покрове острова Врангеля: синтаксономический подход. *Растительность России* 23: 89–121». (Рецензия). *Растительность России* **25**: 116–130. <https://doi.org/10.31111/vegus/2014.25.116>
- Нарчук Э. П., Хрулева О. А. 2011. Двукрылые фитофаги (Diptera, Chlorophidae, Agromyzidae) острова Врангеля (Чукотское море). *Зоологический журнал* **90** (9): 1135–1140. (Nartshuk E. P., Khruleva O. A. 2011. Plant-feeding Dipterans (Diptera, Chloropidae, Agromyzidae) from Wrangel Island (the Chukchi Sea). *Entomological Review* **91** (7): 849–854. <https://doi.org/10.1134/S0013873807090199>).
- Петровский В. В. 1978. Географические связи флоры острова Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши). *Ботанический журнал* **58** (5): 637–648.
- Сватков Н. М. 1970. Остров Врангеля. В кн.: И. П. Герасимов (ред.). *Советская Арктика*. М.: Наука, с. 453–481.
- Скрыльник Г. П. 1976. Климат и рельеф острова Врангеля. В кн.: А. П. Капица (ред.). *Климатическая геоморфология Дальнего Востока*. Сборник статей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 20–43.
- Сорокина В. С., Хрулева О. А. 2012. Настоящие мухи (Diptera, Muscidae) острова Врангеля: видовой состав, особенности распространения и биотопической приуроченности. *Евразийский энтомологический журнал* **11** (6): 553–564.
- Стишов М. С. 2004. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия. Йошкар-Ола: Издательство Марийского полиграфкомбината, 596 с.
- Холод С. С. 2013. Зональность в растительном покрове острова Врангеля: синтаксономический подход. *Растительность России* **23**: 89–121. <https://doi.org/10.31111/vegus/2013.23.89>
- Хрулева О. А. 2007. Своеобразие фауны наземных членистоногих острова Врангеля как отражение особенностей его природной среды. В кн.: А. Р. Груздев (ред.). *Природа острова Врангеля: современные исследования*. СПб.: Астерион, с. 136–181.
- Хрулева О. А. 2009. Группировки членистоногих острова Врангеля в контексте особенностей современных и плейстоценовых тундростепных энтомофаун северо-востока Азии. В кн.: А. Б. Бабенко, Н. В. Матвеева, О. Л. Макарова, С. И. Головач (ред.). *Виды и сообщества в экстремальных условиях*. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. М.; София: Товарищество научных изданий КМК – PENSOFT Pbl, с. 124–167.
- Хрулева О. А. 2014. Комплексы наземных членистоногих острова Врангеля: изменения, отмеченные в условиях потепления климата. В кн.: Г. Г. Матишов, Г. А. Тарасов (ред.). *Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа: Материалы Международной научной конференции (Мурманск, 6–8 ноября 2014)*. Выпуск 12. М.: ГЕОС, с. 316–322.
- Хрулева О. А. 2017. Роль горных местообитаний в сохранении редких видов наземных членистоногих острова Врангеля (Чукотский АО). В кн.: *Международная конференция «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем»*. Архангельск, 30 октября – 3 ноября 2017 г. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 279–281.
- Хрулева О. А., Зинченко В. К. 2017. Падальные мухи (Diptera, Calliphoridae) острова Врангеля (Чукотский АО, Россия). *Евразийский энтомологический журнал* **16** (4): 388–394.



- Хрулева О. А., Коротяев Б. А. 1999. Жуки-долгоносики (Coleoptera: Arionidae, Curculionidae) острова Врангеля. Энтомологическое обозрение **78** (3): 648–670. (Khruleva O.A., Korotyayev B.A. 1999. Weevils (Coleoptera: Arionidae, Curculionidae) of Wrangel Island. Entomological Review **79** (9): 1119–1137).
- Чернов Ю. И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 167 с.
- Чернов Ю. И. 1995. Отряд двукрылых (Diptera) в арктической фауне. Зоологический журнал **74** (5): 68–83.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. 2002. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты. Успехи современной биологии **122** (1): 26–45.
- Юрцев Б. А. 1986. Мегаберингия и криоксеротические этапы истории ее растительного покрова. Комаровские чтения. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 3–53.
- Юрцев Б. А. 1987. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля). Ботанический журнал **72** (11): 1436–1447.
- Barkalov A. V., Khruleva O. A. 2021. Hoverflies (Diptera, Syrphidae) of Wrangel Island (Chukotka Autonomous Okrug, Russia). Nature Conservation Research. Заповедная Наука **6** (1): 78–87. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2021.013>
- Barták M. 2015. 17.13 Empididae (Dance or Dagger flies). In: J. Böcher, N. P. Kristensen, T. Pape, L. Vilhelmsen (eds). The Greenland Entomofauna. An identification manual of insects, spiders and their allies. Fauna Entomologica Scandinavica **44** (vol. 44 Leiden/Boston: Brill, Lam edition): 575–576.
- Brodo F. 2000. The insects, mites, and spiders of Hot Weather Creek, Ellesmere Island, Nunavut. In: M. Garneau, B. T. Alt (eds). Environmental Response to Climate Change in the Canadian High Arctic. Geological Survey of Canada, Bulletin 529: 145–173.
- Chvála M. 1975. The Tachydromiinae (Dipt. Empididae) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica **3**: 1–336.
- Chvála M. 1976. Swarming, mating and feeding habits in Empididae (Diptera), and their significance in evolution of the family. Acta Entomologica Bohemoslovaca **73** (6): 353–366.
- Coulson S. J. 2007. Terrestrial and freshwater invertebrate fauna of High Arctic Archipelago of Svalbard. Zootaxa **1448** (1): 41–58. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1448.1.2>
- Coulson S. J., Refseth D. 2004. The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of Svalbard (and Jan Mayen). In: P. Prestrud, H. Strøm, H. A. Goldman (eds). A Catalogue of the Terrestrial and Marine Animals of Svalbard. Skrifter 201. Tromsø: Norwegian Polar Institute, p. 57–122.
- Danks H. V. 1980. Arthropods of Polar Bear Pass, Bathurst Island, arctic Canada. Syllogeus No. 25. Ottawa: National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, 68 p.
- Danks H. V. 1981. Arctic Arthropods. A Review of Systematics and Ecology with Particular Reference to the North American Fauna. Ottawa: Entomological Society of Canada, 605 p.
- Downes J. A. 1970. The feeding and mating behaviour of the specialized Empidinae (Diptera): observations on four species of *Rhampophomyia* in the high arctic and a general discussion. The Canadian Entomologist **102** (7): 769–791.
- Gričhanov I. Ya. 2006. A checklist and keys to North European genera and species of Dolichopodidae (Diptera). St. Petersburg: VIZR, 120 p. (Plant Protection News Supplements).
- Gričhanov I. Ya., Khruleva O. A. 2018. Fauna and ecology of Dolichopodidae (Diptera) from Wrangel Island Nature Reserve (Chukotka, Russia). Nature Conservation Research **3** (3): 37–45. doi: 10.24189/ncr.2018.023
- Gričhanov I. Ya., Khruleva O. A. 2020. New records of long-legged flies (Diptera, Dolichopodidae) from Wrangel Island Nature Reserve (Chukotka AD, Russia). Acta Biologica Sibirica **6**: 551–562. doi: 10.3897/abs.6.e53065.
- Grootaert P., Shamshev I., Van de Velde I. 2012. Flowers as hunting ground for *Platypalpus vegrandis* Frey, 1943 (Diptera, Hybotidae, Tachydromiinae). Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie **147** (2011): 239–240.
- Hammer Ø. 2015. PAST: Paleontological Statistics Version 3.06. Reference manual. Finland: Natural History Museum University of Oslo, 225 p.
- Kevan P. G. 1972. Insect pollination of High Arctic Flowers. Journal of Ecology **60**: 831–847.
- Khruleva O. A., Stekolshchikov A. V. 2019. Additions to the aphid fauna of Wrangel Island due to climate change with redescription of the oviparous female of *Pterocomma groenlandicum* Hille Ris Lambers, 1952 (Hemiptera, Aphidoidea). Zootaxa **4615** (3): 511–528. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4615.3.6>
- Krivosheina M. G., Ozerov A. L. 2016. A new species of the shore-fly genus *Scatophila* Becker, 1896 (Diptera Ephydridae) with reduced wing from Wrangel Island, Russia. Far Eastern Entomologist **311**: 1–6.
- Pape T., Blagoderov V., Mostovski M. B. 2011. Order Diptera Linnaeus, 1758. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal Biodiversity: an Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness. Zootaxa **3148** (1): 222–229. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3148.1.42>
- Pollet M. 2015. Dolichopodidae. In: J. Böcher, N. P. Kristensen, T. Pape, L. Vilhelmsen (eds). The Greenland Entomofauna. An identification manual of insects, spiders and their allies. Fauna Entomologica Scandinavica Vol. 44. Leiden/Boston: Brill, Lam edition, p. 577–581.

- Ryan J. 1977. Invertebrates of Truelove Lowland. In: L. C. Bliss (ed.). Truelow Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystems. Alberta: University press, p. 699–703.
- Shamshev I. V., Sinclair B. J., Khruleva O. A. 2020. The empidoid flies (Diptera: Empidoidea, exclusive of Dolichopodidae) of the Russian Arctic islands and Svalbard Archipelago. *Zootaxa* **4848** (1): 1–75. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4848.1.1>
- Sinclair B. J. 1994. Revision of the Nearctic species of *Trichoclinocera* Collin (Diptera: Empididae; Clinocerinae). *The Canadian Entomologist* **126** (4): 1007–1059. doi:10.4039/Ent1261007-4
- Sinclair B. J. 2008. The systematics of New World *Clinocera* Meigen (Diptera: Empididae: Clinocerinae). Ottawa: NRC Research Press, viii+245 p.
- Sinclair B. J. 2017. Brachystomatidae (brachystomatid dance flies). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). *Manual of Afrotropical Diptera. Vol.2. Nematocerous Diptera and lower Brachycera*. Pretoria: Suricata 5, South African National Biodiversity Institute, p. 1251–1256.
- Sinclair B. J., Brooks S. E., Cumming J. M., Coovert G. A. 2011. Revision of the Nearctic species of *Heleodromia* (Diptera: Empidoidea: Brachystomatidae). *The Canadian Entomologist* **143** (6): 629–651. doi:10.4039/n11-036
- Sinclair B. J., Cumming J. M. 2006. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera). *Zootaxa* **1180** (1): 1–172. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1180.1.1>
- Sinclair B. J., Shamshev I. V. 2021. World revision of *Iteaphila* with unbranched radial vein (Diptera: Empidoidea: Iteaphilidae). *Zootaxa* **4968** (1): 1–89. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4968.1.1>
- Sinclair B. J., Vajda, É. A., Saigusa T., Shamshev I. V., Wheeler T. A. 2019. *Rhamphomyia* Meigen of the Canadian Arctic Archipelago, Greenland and Iceland (Diptera: Empididae). *Zootaxa* **4670** (1): 1–94. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4670.1.1>
- Sorokina V. S., Tridrikh N. N. 2021. An annotated checklist of the Muscidae (Diptera) of Chukotka (Russia), with new records. *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)* **57** (3): 205–234. doi:10.1080/00379271.2021.1939161
- Ter Braak C. J. F., Smilauer P. 2002. *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. (Microcomputer Power). URL: [www.canoco.com](http://www.canoco.com). <https://edepot.wur.nl/405659>
- Wahlberg E., Johanson K. A. 2018. Molecular phylogenetics reveals novel relationships within Empidoidea (Diptera). *Systematic Entomology* **43**: 610–636. <https://doi.org/10.1111/syen.12297>
- Walker D. A., Daniëls F. J. A., Matveyeva N. V., Šibík J., Walker M. D., Breen A. L., Druckenmiller L. A., Raynolds M. K., Bültmann H., Hennekens S., Buchhorn M., Epstein H. E., Ermokhina K., Fosaa A. M., Heiðmarsson S., Heim B., Jónsdóttir I. S., Koroleva N., Lévesque E., MacKenzie W. H., Henry G. H. R., Nilsen L., Peet R., Razzhivin V., Talbot S. S., Telyatnikov M., Thannheiser D., Webber P. J., Wirth L. M. 2018. Circumpolar Arctic Vegetation Classification. *Phytocoenologia* **48** (2): 181–201. <https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0192>
- Walker D. A., Raynolds M. K., Daniëls F. J. A., Einarsson E., Elvebakk A., Gould W. A., Katenin, A. E., Kholod S. S., Markon C. J., Melnikov E. S., Moskalenko N. G., Talbot S. S., Yurtsev B. A. 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science* **16** (3): 267–282. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02365.x

THE EMPIDOID FLIES (DIPTERA: BRACHYSTOMATIDAE, EMPIDIDAE, HYBOTIDAE) OF WRANGEL I. (CHUKCHI AUTONOMOUS AREA):  
COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF THE FAUNA

O. A. Khruleva, I. V. Shamshev, B. J. Sinclair

*Key words:* Empidoidea, Wrangel I., Russian Arctic, the tundra zone, Beringian sector, arealological composition, fauna, species assemblages, zonal differentiation.

SUMMARY

The paper summarises material on the empidoid flies of the families Brachystomatidae (2 species), Empididae (22 species) and Hybotidae (3 species) collected on Wrangel Island in the 20th (mostly in 1966, 1971 and 1972) and 21st (2006 and 2015–2020) centuries. The studied fauna is characterized by high species richness (at least double that on other Arctic isles), the presence of probable endemics as well as North American species unknown from other regions of the Palaearctic. Although clear

correlation exists between the distribution of the commonest species and the gradient of mesoclimatic conditions, the activity of most of them varies significantly even within one subzonal variant of the vegetation (which implies their existence on the island beyond limits of their climatic optimum). Most of the rare species (one-third of the fauna), including the majority of probable endemics, was collected in mountains of the southern part, which have most varied relief and, accordingly, broad range of microclimatic conditions. Taxocenes with stable sets of the most abundant species (*Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. nigrita*, *Rh. taimyrensis*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. shewelli*, *Platypalpus subtectifrons*) are represented in the warmest central part of the island (an enclave of the subzone of typical tundra). A presence of common dominants provides their similarity with the Empidoidea taxocenes of southern islands of the Canadian Arctic Archipelago. A part of the species (*Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. sublongiseta*, *Rh. gorodkovi*, *Rh. mallochi*, *Rh. frigida*) prefers areas with most rigorous climate and strong influence of the sea, of which only *Rh. erinacioides* is broadly distributed over the Arctic islands. High numbers of all five species were recorded in the southwestern part of Wrangel I. (northern variant of the Arctic tundra subzone); the taxocenes with a similar set of the predominant species are not known from other Arctic islands.