

В.В.БОГАТОВ, Т.У.ПИТЧ, С.Ю.СТОРОЖЕНКО, В.Ю.БАРКАЛОВ,
А.С.ЛЕЛЕЙ, С.К.ХОЛИН, П.В.КРЕСТОВ, В.А.КОСТЕНКО,
Е.А.МАКАРЧЕНКО, Л.А.ПРОЗОРОВА, С.В.ШЕДЬКО

Особенности формирования наземной и пресноводной биоты острова Сахалин

Видовое богатство и географическое распределение флоры и фауны Сахалина тесно связаны с комплексом факторов, из которых наибольшее значение имеют геологическая история острова (неоднократные соединения и изоляции от Хоккайдо и материка), его значительная протяженность в меридиональном направлении, разнообразие рельефа, различие климатических условий, наличие теплого и холодного морских течений. Совпадение большинства границ флористических и фаунистических провинций и округов (районов) у сосудистых растений, птиц, пресноводных рыб и моллюсков, амфибиотических и наземных насекомых свидетельствует в пользу возможности разработки единой схемы биогеографического районирования о-ва Сахалин. Наиболее важный биогеографический рубеж проходит по линии Шмидта, пересекающей остров по восточному макросклону Западно-Сахалинских гор. Вторые по значению биогеографические рубежи (южная граница Северо-Сахалинской низменности и перешеек Поясок) ограничивают переходную биогеографическую зону, характеризующуюся повышенным биоразнообразием, которое среди сосудистых растений и наземных беспозвоночных животных особенно проявляется в районе наиболее древних Восточно-Сахалинских гор, а среди пресноводных организмов – в бассейне р. Тымь. Распределение видов внутри переходной зоны отличается мозаичностью, что связано с длительной и сложной историей формирования биоты Сахалина.

Origin patterns of the terrestrial and freshwater biota of Sakhalin Island. V.V.BOGATOV (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok), Th.W.PIETSCHE (University of Washington, Seattle, USA), S.Yu.STOROZHENKO, V.Yu.BARKALOV, A.S.LELEJ, S.K.KHOLIN, P.V.KRESTOV, V.A.KOSTENKO, E.A.MAKARCHENKO, L.A.PROZOROVA, S.V.SHEDKO (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok).

Species richness and geographical distribution of flora and fauna of Sakhalin Island strongly depend on the complex of factors, among which the most important are geological history of the Island (reiterated isolations and junctions with Hokkaido and mainland), its considerable longitudinal extension, relief diversity, differences in climatic conditions, and presence of warm and cold sea currents. Coincidence of the majority of boundaries of floristic and faunistic provinces and regions of vascular plants, birds, freshwater fishes and mollusks, amphibiotic and terrestrial insects is evidence of the possibility of elaboration of the scheme of a unified biogeographical division of the Sakhalin

БОГАТОВ Виктор Всеволодович – доктор биологических наук, СТОРОЖЕНКО Сергей Юрьевич – доктор биологических наук, БАРКАЛОВ Вячеслав Юрьевич – доктор биологических наук, ЛЕЛЕЙ Аркадий Степанович – доктор биологических наук, ХОЛИН Сергей Константинович – кандидат биологических наук, КРЕСТОВ Павел Витальевич – кандидат биологических наук, КОСТЕНКО Виктор Александрович – доктор биологических наук, МАКАРЧЕНКО Евгений Анатольевич – доктор биологических наук, ПРОЗОРОВА Лариса Аркадиевна – кандидат биологических наук, ШЕДЬКО Сергей Владимирович – кандидат биологических наук (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток), ПИТЧ Теодор Уэллович – профессор (Университет штата Вашингтон, Сиэтл, США).

Работа выполнена при поддержке фундаментальных программ РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»; Biological Science Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program) и International Program Division of the U.S. National Science Foundation, гранты DEB-9400821, DEB-9505031 и DEB-0071655 (рук. Theodore W. Pietsch); грантов Президиума Дальневосточного отделения РАН: 03-3-Е-06-017 (рук. Е.А.Макарченко), 04-1-П12-010 и 06-III-A-06-140 (рук. В.В.Бога-тов), 04-3-A-06-034 и 05-III-A-06-011 (рук. А.С.Лелей) и грантов РФФИ: 05-04-49544 (рук. С.Ю.Стороженко) и 04-04-48523 (рук. П.В.Крестов).

Island. Schmidt line, which crosses the island along the eastern macroslope of the Western Sakhalin Mountains, is the most significant biogeographical boundary within Sakhalin. The southern boundary of the Northern Sakhalin Plain in the north and the Poyasok Isthmus in the south limit the central transitional zone characterized by high biodiversity. Species diversity of vascular plants and terrestrial invertebrates is extremely high in the most ancient Eastern Sakhalin Mountains, whereas freshwater fishes, mollusks and amphibiotic insects are the most diverse in the basin of Tym' River. The mosaic distribution of species within the transitional zone depends on complicated and long history of formation of Sakhalin biota.

Остров Сахалин – один из крупнейших в бореальной зоне Земли (рис. 1). Он расположен у восточного побережья Азии, вытянувшись в меридиональном направлении между 54°24' (мыс Елизаветы) и 45°54' (мыс Крильон) с.ш. на 948 км. Наибольшая ширина Сахалина достигает 157 км, а в самом узком месте, у п-ова Шмидта, – 6 км. Средняя ширина острова – около 100 км, его площадь – 76,4 тыс. км² [5, 25]. На севере и востоке Сахалин омывается водами Охотского моря, а на юге и западе – Японского. Северо-западная часть острова почти вплотную прилегает к матерiku против устья р. Амур, и их разделяет Амурский лиман и мелководный прол. Невельского, ширина которого в самом узком месте – 7,5 км. Южная часть Сахалина отделена от о-ва Хоккайдо (Япония) на 40 км прол. Лаперуза. Вытянутость острова по меридиану определяет широтные различия его природно-территориальных комплексов.

Для береговой зоны Сахалина характерны выровненные берега с косами на западном побережье и обширным развитием лагун с озерами – на северо-восточном. Северное побережье представлено п-овом Шмидта со скалистыми мысами Елизаветы и Марии, между которыми находится Северный залив. Крупные заливы – Анива и Терпения – именуются только в южной и средней части острова. Зал. Анива находится на крайнем юге острова между полуостровами Крильонский и Тонино-Анивский, а зал. Терпения – на юго-востоке между основной частью острова и одноименным узким полуостровом. Оба залива открываются на юг.

В целом рельеф Сахалина сравнительно разнообразен и сложен. В южной и центральной частях острова преобладают



Рис. 1. Карта-схема острова Сахалин

вытянутые в меридиональном направлении средневысотные горы с отметками 500–800 м, и только отдельные вершины превышают 1000 м. Восточно-Сахалинские горы, протянувшиеся от п-ова Терпения на юге до р. Набилы на севере, – одно из основных горных поднятий Сахалина. Наибольшие высоты приурочены к центральной части гор – горные массивы Лопатина (1609 м) и Невельского (1398 м). Западная часть острова занята менее высокими Западно-Сахалинскими горами, протянувшимися от мыса Крильон почти до мыса Уанди. Они состоят из нескольких параллельных хребтов, разделенных продольными долинами. Главный из них носит название Камышевого, с наиболее высокими горами Оноп (1330 м), Возвращения (1325 м) и Журавлева (1324 м) в центральной части острова. В районе мыса Ломанон (юго-западное побережье) находится обширный вулканический массив.

Западно-Сахалинские и Восточно-Сахалинские горы разделяет Тымь-Поронайская долина, которая лежит на высоте до 150 м. В северной части долины протекает р. Тымь, а в южной части – р. Поронай. Южная часть долины шире северной и более заболочена. В низовьях р. Поронай она преобразуется в Поронайскую низменность, которая выходит на северный берег зал. Терпения. Северная часть Тымь-Поронайской долины сливается с Северо-Сахалинской низменностью, которая занимает всю северную часть острова до п-ова Шмидта. Длина низменности около 300 км, наибольшая ширина – 40–50 км. В южной части Сахалина, расположенной к югу от узкого (27 км) перешейка Поясок, находятся менее обширные Сусунайская долина и Муравьевская низменность. Их прибрежные территории обычно заболочены. Всего на долю равнинных участков приходится около 25% территории Сахалина.

На п-ове Шмидта, вдоль его западного и восточного побережий, проходят два параллельных хребта – Западный и Восточный, которые разделены продольной Пиль-Диановской долиной. На Восточном хребте находится высшая точка полуострова – гора Три Брата (623 м). На севере полуострова долина выходит к центральной части Северного залива. Здесь расположены две относительно крупных лагуны – заливы Неурту и Куэгда, отделенные от моря узкими песчаными косами.

Речная сеть Сахалина сравнительно густа. Всего на острове насчитывается 61 178 рек и ручьев общей протяженностью 97 600 км. Среди наиболее крупных рек выделяются Тымь (280 км) и Поронай (250 км). Многие из рек имеют горный характер в верховьях и равнинный в низовьях. Замерзают реки обычно в ноябре–декабре, а вскрываются в апреле или мае. Значительные подъемы уровня обычно наблюдаются весной, во время таяния снега, и в конце лета и осенью, во время выпадения муссонных дождей. Летняя межень отмечается в конце июля или в августе.

На Сахалине имеется 16 120 озер, преимущественно приуроченных к низменным или равнинным районам. Их общая площадь 1004 км². Подавляющее большинство озер имеет площадь зеркала менее 0,4 км². Ряд крупных озер морского происхождения образован за счет намыва прибойной волной песчаных валов-дюн, отделивших заливы от моря. Наиболее крупные из таких озер Невское, Тоннай, Айнское, Вавайское, Сладкое. В северной части острова имеются термокарстовые озера, а в средней его части, особенно в поймах рек Тымь и Поронай, – озера-старицы.

Климат Сахалина во многом определяет состав биоты. Вследствие неоднородных, изменяющихся от сезона к сезону влияний суши и моря атмосферная циркуляция на острове носит ярко выраженный муссонный характер. Среднегодовая температура воздуха варьирует от –2,0 до –2,7°С на севере острова и от +4,0 до +4,5°С на юге. Январская амплитуда между югом и севером Сахалина составляет более 15°С, в то время как летняя – всего 5°С. Температурная асимметрия выражена также и с запада на восток, что вызвано влиянием, с одной стороны, теплого Японского моря, с другой – более холодного Охотского. Меридиональный контраст температуры усиливается из-за циркуляции водных масс, омывающих остров. С юга к острову подходит теплое Цусимское течение, поступающее в Японское

море через Корейский пролив. Одна из его ветвей проходит через прол. Лаперуза в Охотское море, другая – вдоль всего западного побережья острова. Вдоль его восточного побережья с севера на юг протекает холодное Восточно-Сахалинское течение, которое проникает до южной части Сахалина и оказывает сильное охлаждающее влияние на всю его восточную часть. Наибольшие среднегодовые амплитуды температуры воздуха (30–35°C) фиксируются в Тымь-Поронайской и Сусунайской долинах, наименьшие (25°C) – на юго-западе острова.

Первые масштабные исследования природы Сахалина были проведены российским ученым-естествоиспытателем Ф.Б.Шмидтом [42], который впервые обратил внимание на значительные различия в растительном и животном мире северной и южной частей острова. Он выделил два крупных ботанико-географических района, при этом к первому из них Шмидт отнес северо-восточную часть Сахалина, включая Тымь-Поронайскую долину, а ко второму району была отнесена остальная юго-западная часть острова. Последующее более чем столетнее изучение Сахалина подтвердило важное значение этой островной территории в формировании природных комплексов Северо-Восточной Азии. Отмечена особая значимость острова в качестве важного миграционного пути четвертичного периода.

Одними из первых наличие на Сахалине важного ботанико-географического рубежа подтвердили японские ботаники К.Миябе и М.Татеваки, которые предложили назвать его линией Шмидта [38]. По их данным, этот рубеж проходил от западного побережья острова в районе 51° с.ш. в юго-восточном направлении вдоль восточного макросклона Западно-Сахалинских гор к восточному побережью в районе 49° с.ш. Данная линия в основном совпала с рубежом, выделенным ранее Ф.Б.Шмидтом, и в настоящее время многие специалисты через нее проводят границу, разделяющую Циркумбореальную и Восточно-Азиатскую флористические области [28]. Однако географическое положение границы между флористическими областями до последнего времени вызывало дискуссии среди ботаников, чему способствовала низкая степень изученности флоры отдельных районов Сахалина. В частности, некоторые ученые к Восточно-Азиатской флористической области относили только юго-западную часть острова с п-овом Крильонский [8, 10, 32], тогда как другие исследователи аналогичные рубежи проводили либо по перешейку Поясок, либо между Сахалином и Хоккайдо [30], либо в северной части о-ва Хоккайдо [33].

В соответствии с фаунистическими схемами биогеографического районирования через Сахалин также проведены важные границы, разделяющие, например, Сибирско-Европейскую и Китайско-Гималайскую орнитологические подобласти [19; 23, с. 246–327], Европейско-Сибирскую и Палеарктическую энтомологические подобласти Палеарктической области [26] или Бореальную и Восточноазиатскую энтомологические области [13]. Особое значение Сахалин имеет для распространения пресноводных гидробионтов, в том числе пресноводных моллюсков и рыб. Островные бассейны рек относятся к Амурской и Японской подобластям Сино-Индийской малакологической области [20] или Амурской и Приморской провинциям Амурской ихтиологической переходной области [2, 31], соответственно. Однако если энтомологические области (подобласти) на Сахалине разделялись по перешейку Поясок [13, 26], то малакологические подобласти – по южной границе Северо-Сахалинской низменности [20], хотя известный российский малаколог Я.И.Старобогатов северную часть Сахалина, включая долину р. Тымь и северные отроги Западно-Сахалинских и Восточно-Сахалинских гор, ранее относил к Палеарктической области, а остальную территорию острова – к Сино-Индийской области [34]. По-разному специалистами разделялся Сахалин и на ихтиологические провинции. Так, если Л.С.Берг [2] к Приморской ихтиологической провинции относил только западный макросклон Западно-Сахалинских гор, то И.А.Черешнев [31] в ее состав включил всю южную часть острова, кроме бассейна оз. Айнское, расположенного на юго-западном побережье чуть севернее перешейка Поясок.

Задача настоящего исследования состояла в выявлении на основе новейших флористических и фаунистических сборов современной границы между биохорами высокого ранга. Материалом послужили коллекционные сборы растений и животных, проведенные специалистами из России, Японии и США в одной морской и четырех наземных экспедициях, осуществленных в рамках Международного сахалинского проекта (МСП) в 2001–2004 гг. В ходе морской экспедиции на судне Дальневосточного научно-исследовательского гидрометеорологического института «Океан» в 2001 г. исследованы северо-восточное, северное, северо-западное и юго-западное побережья острова. Остальная часть территории Сахалина была изучена международной группой ученых в наземных экспедициях 2001–2004 гг. В целом исследованиями было охвачено около 70% территории острова. Особое внимание уделялось изучению биологического разнообразия п-ова Шмидта, северо-западного и северо-восточного побережий Сахалина, восточной части Северо-Сахалинской низменности, бассейнов рек Тымь и Поронай, отдельных участков Восточно-Сахалинских и Западно-Сахалинских гор, а также южной части острова. В ходе МСП было собрано около 600 тыс. образцов диатомовых водорослей, лишайников, мхов, грибов, сосудистых растений, олигохет, высших ракообразных и паразитических копепод, насекомых, пауков, пресноводных и наземных моллюсков, пресноводных рыб, амфибий и рептилий. Выполнение научной программы обеспечивали Биолого-почвенный институт ДВО РАН (Россия), Университет штата Вашингтон (США) и Хоккайдский университет (Япония). Из российских ученых в проекте также участвовали научные сотрудники Института биологии моря ДВО РАН, Института морской геологии и геофизики ДВО РАН, Сахалинского ботанического сада ДВО РАН и Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Директором проекта был профессор Теодор Питч (Университет штата Вашингтон, США), начальником морской экспедиции – д.б.н. В.В.Богатов (БПИ ДВО РАН), начальником наземных экспедиций – д.б.н. Е.А.Макарченко (БПИ ДВО РАН). Обработка полученных в ходе МСП материалов вызвала всплеск публикаций по биоте Сахалина, только за последнее время были опубликованы 2 книги [22, 23] и списки видов сосудистых растений [22, с. 39–66], грибов [22, с. 115–137], млекопитающих [22, с. 238–248], птиц [23, с. 246–327], пресноводных рыб [23, с. 223–233; 24], моллюсков [22, с. 138–144; 23, с. 44–51; 27], ракообразных [23, с. 52–63, 64–87], паукообразных [23, с. 88–95] и насекомых [22, с. 193–208, 154–192; 23, 106–121, 122–140, 141–167, 168–188, 189–221].

Палеогеография острова Сахалин. История формирования палео-Сахалина может быть прослежена с границы раннего и позднего мела (около 97 млн л.н.). В этот период в зоне пра-Хоккайдо-Сахалинского разлома с запада началось мощное надвигообразование, которое привело к формированию положительной геоструктуры, разделившей охотоморский и япономорский литосферные блоки. В последующей истории палео-Сахалина выделяют три главных периода тектонической активности: ларамийский (около 65 млн л.н.), алеутский (16–15 млн л.н.) и сахалинский (3–1 млн л.н.). Данные тектонические события в основном и определяли как режим и конфигурацию осадочных бассейнов прошлого, так и формирование рельефа Сахалина со сложным сочетанием антиклинальных и синклинальных структур разного порядка.

Известно, что в ларамийский период были сформированы Шмидтовская и Восточно-Сахалинская зоны тектонического скупиванья. Климат того времени характеризовался как субтропический. Во второй половине эоцена–начале олигоцена (38 млн л.н.) началось похолодание, продолжавшееся в течение всего палеогена. Ближе к позднему эоцену в растительных сообществах палео-Сахалина все большее участие стали приобретать элементы умеренной флоры.

В олигоцене (38,0–24,6 млн л.н.) в Хоккайдо-Сахалинской тектонической зоне возникла серия крупных разломов земной коры. Вероятно, тогда были заложены Южно-Охотская

и Японская котловины. В этот же период в регионе происходило сильное похолодание, в результате которого к концу олигоцена зимние температуры на палео-Сахалине снизились до отрицательных значений, а в растительных сообществах резко возросла роль холодолюбивых растений [9]. В позднем олигоцене–начале раннего миоцена практически вся территория палео-Сахалина была покрыта морем, за исключением островов в районе современных Восточно-Сахалинских гор, Сусунайского хребта, Тонино-Анивского полуострова и, возможно, зал. Терпения [9; 22, с. 11–22].

Алеутский период тектонической активности (конец раннего миоцена) сопровождался усилением горообразовательных процессов, и море вновь покинуло Сахалин. В это время, по-видимому, уже существовал палео-Амур, русло которого на материке проходило через понижение в районе озер Кизи и Кади, т.е. намного южнее современного положения [9]. Вдвигание территории в конце раннего миоцена привело к формированию в северной части Сахалина обширной низменности, где накапливались песчано-глинистые дельтовые отложения. На фоне прогрессирующего похолодания отмечались и теплые периоды: в климатический оптимум конца раннего–начала среднего миоцена произошла трансгрессия, вызвавшая затопление значительной части Сахалина и разделение его на ряд островов, в растительности которых преобладали широколиственные породы. На протяжении позднего миоцена вновь нарастало похолодание, уровень моря снизился, что на фоне происходившего дифференцированного неотектонического подъема территорий привело к объединению Сахалина, Хоккайдо и Южных Курильских островов с материком (рис. 2а) [22, с. 11–22]. Дельтовая платформа палео-Амура в этот период продвинулась до северного замыкания Западно-Сахалинского морского залива, и ее южный край располагался чуть севернее нынешнего г. Углегорск [9]. В ходе ощутимой трансгрессии, произошедшей в начале плиоцена, значительная часть Сахалина вновь была затоплена.

В течение сахалинского периода сейсмической активности окончательно сформировались современный геоморфологический облик и контуры Сахалина. Подверглась перестройке его речная сеть. Если ранее водотоки имели меридиональное направление, то к концу

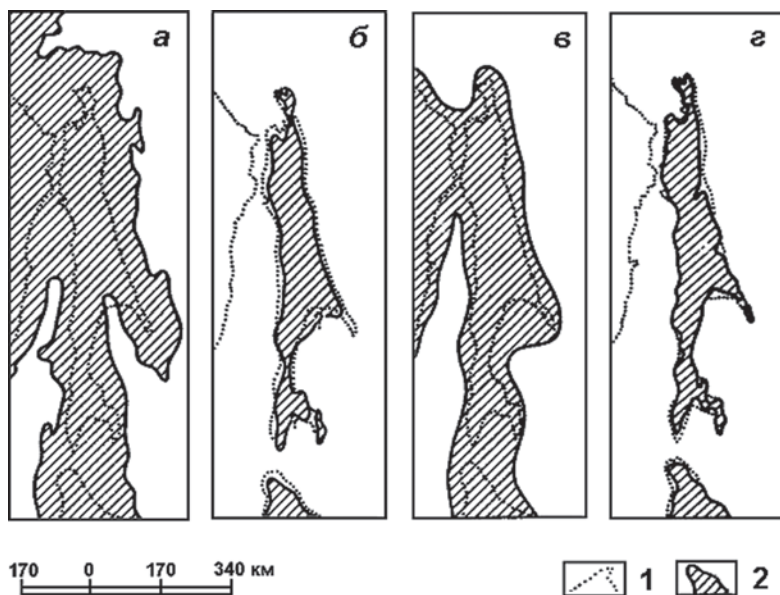


Рис. 2. Палеогеографические карты Хоккайдо-Сахалинской области в кайнозое [22, с. 11–22]. а – поздний миоцен, б – ранний плейстоцен, в – последний климатический минимум позднего плейстоцена, г – климатический оптимум голоцена. 1 – современная береговая линия, 2 – палеосуша

эоплейстоцена они преобразовались в сложную коленчатую ортогональную сеть [7]. Кроме того, в среднем и позднем плиоцене дельта палео-Амура была максимально продвинута на восток, а ее русла, вероятно, проходили по долинам наиболее крупных рек северного Сахалина: Лангры–Комулан–Вал, Теньги–Аскасай, Большая, Кадиланьи, Сабо и др. [9]. В начале плейстоцена Сахалин, Хоккайдо и Южные Курильские острова, с одной стороны, а также Японские острова и Корея, с другой – представляли собой два больших полуострова, разделенных Сангарским проливом. Низкое положение уровня моря и умеренный климат того времени [11], очевидно, создали благоприятные условия для проникновения на Сахалин термофильных элементов биоты. В позднем эоплейстоцене Сахалин отделился от материка и Хоккайдо (рис. 2б), а русло палео-Амура изменило направление на северное в сторону Сахалинского залива [9; 22, с. 11–22].

Начиная с позднего плейстоцена тектоническая активность на Сахалине заметно снизилась, и интенсивность геоморфологических процессов в основном определялась чередованием ледниковых и межледниковых эпох. Рост и таяние полярных льдов приводили к колебаниям уровня моря. Глобальное потепление климата, произошедшее 130–70 тыс. л.н., вызвало одну из самых значительных трансгрессий плейстоцена. В последующем теплая климатическая эпоха сменилась двумя волнами похолодания (60–40 и 22–11 тыс. л.н.), разделенными периодом с умеренно-климатическими условиями. Современный облик наземных экосистем о-ва Сахалин формировался в основном в ходе позднеюрмской регрессии и последующей голоценовой трансгрессии. Уровень моря в позднеюрмский климатический минимум опустился на 130 м, в результате чего Сахалин, Хоккайдо и Южные Курильские острова образовали единую систему, имевшую сухопутные связи с Приморьем (рис. 2в). Сплошной ледниковый покров в этот период на Сахалине, по-видимому, отсутствовал, имелись лишь незначительные горно-долинные оледенения [11]. В конце юрмы (15–13 тыс. л.н.) началось потепление. По мере подъема уровня моря Сахалин отделился сначала от Хоккайдо (12–11 тыс. л.н.), а затем и от материка (около 7 тыс. л.н.). В голоценовый климатический оптимум (6–5 тыс. л.н.) (рис. 2г) произошла смена растительности на морских побережьях. Так, в юго-восточной части Сахалина в этот период получили развитие дубово-ореховые широколиственные леса. Палеотемпературы приземного воздуха, реконструированные по результатам спорово-пыльцевого анализа, во время голоценового оптимума достигали для августа плюс 18–21°C, для января – минус 5–7°C [16], что несколько выше современных значений.

Биоразнообразие острова Сахалин. Значительная протяженность острова в меридиональном направлении, разнообразие биотопов и климатических условий, различное геологическое прошлое отдельных частей островной суши обусловили своеобразие растительного и животного мира Сахалина. Видовое богатство острова оказалось сопоставимым с расположенным в тех же широтах Курильским архипелагом [4, 40], суммарная площадь островов которого (15,6 тыс. км²) почти в 5 раз меньше площади Сахалина. Причину обнаруженного сходного уровня видового разнообразия, по-видимому, следует искать не только в современном физико-географическом состоянии Сахалина и Курил, но и в истории формирования этих территорий. В частности, последнее отделение Сахалина от Хоккайдо произошло примерно 12 тыс. л.н., а южно-курильского о-ва Кунашир – 7 тыс. л.н., в силу чего Кунашир более интенсивно заселялся элементами южного генезиса, которые и составили основу его видового богатства [3]. В то же время последнее отделение Сахалина от материка, произошедшее около 7 тыс. л.н., создало предпосылки для преимущественного проникновения на остров бореальных видов.

Флора Сахалина к настоящему времени насчитывает 1521 вид сосудистых растений, относящийся к 575 родам из 132 семейств, из которых 288 видов, 101 род, 7 семейств представлены заносными видами [22, с. 39–66]. Около 2/3 территории Сахалина занимают леса. На севере острова в пределах Северо-Сахалинской низменности преобладает редкостой-

ная лиственничная тайга, которая по низинам проникает и на п-ов Шмидта. Возвышенные участки здесь занимают темнохвойные леса, образованные *Picea jezoensis*. В центральной части острова на склонах гор и дренированных террасах распространены зеленомошные темнохвойные леса с преобладанием ели, а в южной части острова – монодоминантные пихтарники и темнохвойные леса с преобладанием пихты. На равнинах и в низинах темнохвойные леса чередуются с лиственничниками и белоберезниками, образованными *Larix gmelinii* и *Betula platyphylla* соответственно. На юго-западе Сахалина вместе с хвойными произрастают широколиственные породы деревьев: дуб, сахалинский бархат, древовидный тис, орех Зибольда, лианы. Обширные площади здесь также заняты бамбучниками, которые внедряются под полог широколиственно-темнохвойных лесов. Однако в юго-восточной части Сахалина растительный покров в темнохвойных лесах в основном состоит из папоротников. В горах выше пояса темнохвойных лесов повсеместно встречаются заросли каменной березы и кедрового стланика. Кроме того, в горах центральной части Сахалина хорошо развит горно-тундровый пояс. Для речных долин острова характерны лиственные леса из тополя, чозении, ложнопотоля, ив и ольхи, а также крупнотравные луга. В пределах Поронайской низменности широко распространены сфагновые болота. Во многих районах Сахалина лесная растительность нарушена рубками и пожарами.

На Сахалине обитают 43 (в том числе 5 акклиматизированных) вида млекопитающих, среди которых обычны бурый медведь, лисица, соболь, кабарга, северный олень, заяц, белка, бурундук и др. Большинство видов встречается на всей территории острова, однако местообитания некоторых приурочены к определенным районам Сахалина. Например, на севере и отдельных центральных участках острова распространены северный олень (*Rangifer tarandus*), сахалинская полевка (*Microtus sachalinensis*), северная пищуха (*Ochotona hyperborean*). В то же время лесной лемминг (*Myopus schisticolor*) обитает на юге Сахалина и не встречается севернее побережья зал. Чайво.

Всего на острове отмечено 378 видов птиц, из которых 201 – гнездящихся [23, с. 246–327]. В северной части острова зарегистрировано 152 гнездящихся вида птиц, здесь проходят южные границы распространения 20 видов и северные – 10 видов. Из центральной части Сахалина отмечено 160 гнездящихся видов. Южнее перешейка Поясок гнездится 155 видов, здесь проходят северные границы ареалов 15 видов и южные – 4 видов. Фауна пресмыкающихся представлена обыкновенной гадюкой (*Vipera berus*), местообитания которой ограничены южной и центральной частями Сахалина, и живородящей ящерицей (*Lacerta vivipara*), обитающей по всей территории острова. Из земноводных на Сахалине повсеместно обитают сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingi*), сибирская (*Rana amurensis*) и хоккайдская (*Rana pirica* = *R. semiplicata* = *R. dybowskii*) лягушки и дальневосточная жаба (*Bufo gargizans*) [14]. Только в районе мыса Слепиковского в юго-западной части острова встречается дальневосточная квакша (*Hyla japonica*) [1, 14]. Среди наземных беспозвоночных на Сахалине зарегистрирован 41 вид наземных моллюсков [23, с. 44–51], 341 вид пауков [23, с. 88–95; 36], а фауна насекомых оценивается в 7,8 тыс. видов [45].

Пресноводные рыбы и пресноводные беспозвоночные животные, в силу своих ограниченных возможностей к распространению, имеют особое значение при построении схем биогеографического районирования. Согласно нашим оценкам, основанным на анализе последних данных [18; 23, с. 223–233; 24], в состав пресноводной ихтиофауны Сахалина входят (без учета интродуцированных) 65 видов рыб из 16 семейств с высокой степенью привязанности к пресным водам. Среди амфибиотических насекомых на Сахалине выявлено 50 видов веснянок [23, с. 96–105], 310 видов и форм хирономид [23, с. 189–221], 131 вид ручейников [22, с. 209–213]. Из других важнейших групп гидробионтов здесь обнаружено 66 видов пресноводных моллюсков [22, с. 138–144] и 51 вид высших раков [23, с. 64–87].

На территории Сахалина у разных групп организмов отмечено крайне неравномерное распределение видового богатства, что, очевидно, связано не только с разными физико-

географическими условиями разных частей острова в настоящее время, но и с историей формирования природных сообществ. В центральных и южных районах Сахалина, по сравнению с его северными территориями, в целом более высокое разнообразие видов растений и многих групп животных. Однако, например, самое высокое число высокогорных и арктоальпийских видов сосудистых растений было отмечено в наиболее древней части острова – Восточно-Сахалинских горах, а наиболее богатый комплекс островной ихтиофауны – в северо-западной части Сахалина, против устья р. Амур. Видовое богатство многих групп насекомых оказалось более высоким на юге острова [22, с. 154–192; 23, с. 96–105, 122–140, 141–167 и др.]. Так, на юге Сахалина отмечено 27 видов муравьев, в средней части – 20, на севере – 15 видов [23, с. 168–188]. У хирономид определенной закономерности в изменении числа видов при продвижении с севера на юг не наблюдается, число видов в отдельных широтных зонах изменяется от 32 до 123 и зависит главным образом от площади зоны [23, с. 189–221]. У прямокрылых насекомых наибольшее видовое разнообразие отмечено в центральных районах в сравнении с севером и югом острова (20, 15 и 16 видов соответственно) [23, с. 106–121]. Наибольшее число видов паукообразных также известно из центральной части острова [23, с. 88–95].

Неравномерно по острову распространены и пресноводные моллюски. На п-ове Шмидта отмечено 2 вида. На северо-восточном побережье от зал. Пильтун до р. Вал включительно зарегистрировано 25 видов. Пресноводная малакофауна северо-западного побережья Сахалина (бассейны водоемов Сахалинского залива и Амурского лимана до р. Лангры включительно) несколько отличается от предыдущей по видовому составу, хотя также насчитывает 25 видов. Весьма богатой оказалась фауна бассейна р. Тымь, откуда к настоящему времени известно 40 видов, главным образом амурского и японского происхождения. Амурский комплекс здесь весьма своеобразен, он представлен 21 видом. В старичных озерах среднего и нижнего течения р. Тымь обнаружены виды, большинство из которых в бассейнах других рек, в том числе в населенных преимущественно амурской фауной северо-западных районах острова, не встречается. Это крупные двустворчатые моллюски родов *Cristaria* и *Amuranodonta*, мелкие двустворчки *Musculium*, брюхоногие моллюски из родов *Boreoelona*, *Kolhumorbis*, *Acroloxus*. Японский комплекс в р. Тымь представлен 10 видами; здесь отмечены крупные двустворчатые моллюски рода *Kunashiria*, а также некоторые мелкие двустворчатые моллюски отряда *Luciniformes*, в частности представители подрода *Kurilipisidium* рода *Conventus*. В бассейне р. Тымь пресноводные жемчужницы рода *Kurilinaia* представлены 3 видами, обитающими в большинстве крупных рек южной части Сахалина, на Южных Курильских островах (Кунашир и Итуруп), а также островах Хоккайдо и Хонсю. В бассейне р. Поронай фауна моллюсков оказалась значительно беднее. Из амурских моллюсков сюда смогли проникнуть только крупные двустворчатые из рода *Amuranodonta* и несколько видов мелких гребнежаберных и легочных моллюсков. Таким образом, более подробное рассмотрение состава малакофауны Тымь-Поронайского бассейна в целом выявило преобладание здесь амурских элементов над японскими, что заставляет пересмотреть включение его в Японскую малакологическую подобласть по классификации Л.А.Прозоровой [20]. Наиболее разнообразна малакофауна южной части острова, откуда к настоящему времени обнаружено 48 видов, причем 32 из них относятся к японскому комплексу. Следует отметить, что фауна п-ова Крильонский бедна, она представлена всего 7 видами пресноводных моллюсков.

Для объяснения современного распространения пресноводных моллюсков и рыб, очевидно, необходимо учитывать флуктуации направления стока Амура в периоды регрессий моря, поскольку в реки северного и восточного Сахалина амурская фауна могла вселиться только при непосредственном контакте речных систем на шельфе. На северо-западе Сахалина первые подобные контакты, очевидно, происходили в конце раннего миоцена, когда основное русло Амура проходило через понижение в районе озер Кизи и Кади и имело юго-восточное направление, на что указывают песчано-глинистые дельтовые отложения

палео-Амура того периода, которые прослеживаются до Тымь-Поронайской долины. Уже в этот период р. Тымь могла относиться к древней системе палео-Амура. Не исключена возможность и более поздних контактов бассейнов этих рек, например, в период Сахалинской фазы сейсмической активности, когда происходила кардинальная перестройка речной сети (возникновение водоразделов и изменение направления стока). В этот период была высока вероятность контакта многих сахалинских рек путем перехватов их близкорасположенных верховьев. Более поздние масштабные контакты речных бассейнов на Сахалине маловероятны из-за резкого снижения сейсмической активности в конце позднего плейстоцена. Контакт Амура и рек северо-западного Сахалина, очевидно, сохранялся до недавнего времени, на что указывают существенно большее число экологически разнообразных амурских рыб, по сравнению с остальными районами острова [31], а также остатки раковин амурских родов *Cristaria* и *Amurogaludina* в позднечетвертичных отложениях северо-западного побережья.

Важная особенность биоты о-ва Сахалин – как правило, невысокий уровень эндемизма. Так, среди флоры острова отсутствуют эндемичные семейства, и имеется лишь один эндемичный монотипный род *Miyakea*, таксономический статус которого оспаривается некоторыми исследователями. На долю эндемичных видов растений на Сахалине приходится только 2,9% (36 видов) от состава местной флоры, что сопоставимо с долей эндемичных видов (около 2%) на Курильском архипелаге [4]. В большинстве своем сахалинские эндемики представлены редкими видами, многие из которых приурочены к древней горной части восточного Сахалина. Как и на Курилах, большинство эндемиков Сахалина относится к неэндемикам, у которых отличия от родственных видов слабо выражены и не всеми ботаниками признаются достаточными для выделения самостоятельных видов. Низкий уровень эндемизма высших растений как на Сахалине, так и на Курилах – свидетельство их недолгой изоляции и существования возможности потока генов между этими островами и материком в недалеком прошлом. Среди 201 вида гнездящихся на острове птиц нет эндемиков видовой ранга, но представлено 7 эндемичных подвидов [23, с. 246–327]. Из 65 видов пресноводных рыб единственный эндемик Сахалина – колюшка Полякова (*Pungitius polyakovi*) – был описан из юго-западной части острова по материалам МСП [23, с. 223–233], а еще 2 вида – сахалинская колюшка (*Pungitius tymensis*) и сахалинский голяк (*Phoxinus sachalinensis*) – являются эндемиками Сахалина и Хоккайдо.

Эндемизм у некоторых беспозвоночных животных выражен гораздо сильнее, чем у растений, рыб и птиц. Среди сахалинских пресноводных моллюсков известны 6 эндемичных видов: один на севере острова, три – в южной части и два – в бассейне р. Тымь, причем два последних вида с большой вероятностью могут быть найдены в низовьях Амура. Доля эндемичных видов пресноводных моллюсков Сахалина составляет около 7%, что гораздо ниже, чем на Курильском архипелаге в целом и особенно в его южной части [21]. Из 30 видов и подвидов сахалинских прямокрылых насекомых эндемики составляют 13,3% [23, с. 106–121]. Высокая степень эндемизма характерна для некоторых других групп насекомых, при этом, как и у растений, отмечена их приуроченность к древним горным частям Сахалина, геологический возраст которых восходит к палеогену [15].

Среди наземных млекопитающих острова только сахалинская полевка *Microtus sachalinensis* является эндемичным видом [12], тогда как эндемичных подвидов отмечено шесть (*Sorex isodon sachalinensis*, *Apodemus peninsulae giliacus*, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, *Martes zibellina sachalinensis*, *Phoca hispida ochotensis* и *Moschus moschiferus sachalinensis*). Таким образом, доля эндемиков в фауне Сахалина – 14%. Для сравнения отметим, что в териофауне Японии насчитывается около 40% эндемичных форм млекопитающих [37]. Кроме того, в фауне Сахалина представлены подвиды, эндемичные как для Сахалина и Хоккайдо (*Sorex gracillimus gracillimus* и *Clethrionomys rutilus micado*), так и для Сахалина, Хоккайдо и юга Курильского архипелага (*Sorex minutissimus hawkeri*, *S. caecutiens saevus*, *Lepus timidus orii*, *Clethrionomys sikotanensis* и *Ursus arctos lasiotus*).

Особенности формирования биоты и биогеографические границы. Одной из особенностей биоты Сахалина является ее смешанный облик, соединяющий в себе характерные бореальные черты с восточно-азиатскими (японо-маньчжурскими). При этом у разных представителей сахалинской биоты наблюдается разное соотношение видов, широко распространенных в умеренных широтах и восточно-азиатского генезиса. Например, среди систематических групп сосудистых растений Сахалина преобладающее число видов относится к покрытосеменным (1146 видов), что характерно для умеренных флор Северного полушария. Однако сравнительно большое число видов деревянистых растений (193 вида) и папоротниковидных (57 видов) указывает на южный облик островной флоры [22, с. 39–66]. Среди млекопитающих, пресмыкающихся и земноводных животных преобладают широко распространенные в умеренных широтах виды [1, 12, 14, 17, 29], а у пресноводных рыб – виды синоиндийского и японского происхождения [31]. У многих относительно хорошо изученных групп наземных насекомых преобладают виды восточно-азиатского происхождения. Так, среди 94 видов роющих ос (*Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae*) бореальные (главным образом голарктические и транспалеарктические) виды составляют 83% фауны, а восточно-азиатские (палеархеоарктические) – 17% [23, с. 141–167]. Из 32 видов ос семейства *Vespidae* транспалеарктические виды составляют 56%, а голарктические и восточноазиатские – по 22% [22, с. 193–208]. Среди 91 вида пчел (*Hymenoptera: Apoidea*) Сахалина 63,7% относится к широко распространенному в Палеарктике комплексу, а 36,3% – к восточно-азиатскому [22, с. 154–192]. Таким образом, среди некоторых групп наземных насекомых на острове отмечено преобладание широко распространенных в средних широтах видов по сравнению с восточно-азиатскими. Такая особенность в составе энтомофауны заметно отличает Сахалин от Курильского архипелага, где среди насекомых преобладают восточно-азиатские виды [4].

На Сахалине ясно выражена зональная дифференциация состава биоты. Например, север и юг Сахалина значительно различаются по характеру растительного покрова, флорогенетические связи которого с материковым побережьем Охотского моря наиболее четко прослеживаются на севере, а с японским островом Хоккайдо – на юге острова. Аналогичную картину мы наблюдаем среди беспозвоночных животных. Так, среди веснянок (*Plecoptera*) на севере Сахалина восточно-палеарктические виды преобладают над восточно-азиатскими (палеархеоарктическими) и составляют 62%, однако на юге их доли выравниваются (по 45%) [23, с. 96–105]. Более заметно между северной и южной частями Сахалина различается фауна ручейников (*Trichoptera*). На севере острова широко распространенные виды этих насекомых достигают 80% фауны, в то время как на юге они составляют лишь 33%, при этом виды восточно-азиатского комплекса здесь становятся доминирующей группой (67% фауны) [6].

Происхождение широтного флористического и фаунистического градиентов в Восточной Азии, очевидно, связано с позднекретичным похолоданием, когда теплолюбивые виды, населявшие этот регион в раннетретичное время, сместились в более южные широты и преимущественное развитие получили холодоустойчивые виды. С последующим похолоданием в плейстоцене широтная зональность на Сахалине стала еще более выраженной. Однако проведение точной границы между северным и южным комплексом организмов вызывает определенные трудности, поскольку такие линии могут маскироваться как относительно плавным изменением таксономического состава биоты, так и мозаичным распределением отдельных таксономических групп, связанным с историей формирования природного комплекса и разнообразием физико-географических особенностей местности в пределах элементарных биогеографических единиц (районов).

Для выявления границ между крупными биогеографическими группировками сахалинской биоты весь материал был привязан к 14 элементарным геоботаническим районам, ранее выделенным А.И.Толмачевым [30]. При определении положения главной флористической линии были рассчитаны с использованием индекса Симпсона [43] меры включения флоры каждого из 14 геоботанических районов Сахалина в каждую из региональных флор 28 райо-

нов Сибири, 20 – российского Дальнего Востока, 16 – Монголии, 1 – Кореи, 1 – Хоккайдо и 4 районов Северо-Восточного Китая. Связывание кластеров осуществлялось методом Уорда [45]. Группы районов, объединившихся при кластерном анализе, на схеме были отграничены друг от друга линиями, значимость которых соответствует дистанции, рассчитанной для пары сравниваемых групп. Кластерный анализ распределения сосудистых растений, проведенный с учетом новейших гербарных сборов, показал участие региональных флор Северо-Восточной Азии в формировании современной флоры каждого флористического района Сахалина, что позволило более достоверно связать полученные разделительные линии с линиями глобальной системы фитохорий и установить флористическую границу высокого ранга [22, с. 67–92], которая в основном совпала с линией Шмидта (рис. 3), предложенной ранее К.Миябе и М.Татевачи [38]. По литературным данным, гербарным сборам и материалам МСП было показано, что на Сахалине западнее и южнее выявленной границы не встречаются распространенные в северных и восточных районах острова бореальные растения, принадлежащие родам *Acetosa*, *Androsace*, *Arenaria*, *Armeria*, *Papaver*, *Phyllodoce*, *Pinguicula*, *Sagittaria* и *Trichophorum*. В то же время севернее и восточнее этой линии не проникают многие восточно-азиатские и маньчжурские виды из 31 рода, распространенные в южной части острова. Среди теплолюбивых форм растений отметим представителей *Actinidia*, *Adenophora*, *Aralia*, *Arisaema*, *Arsenjevia*, *Asparagus*, *Brylkinia*, *Calypso*, *Caulophyllum*, *Cephalophilum*, *Coniogramme*, *Cremastra* и др. Таким образом, полученные в результате анализа данные позволяют рассматривать линию Шмидта в качестве современной границы между Циркумбореальной и Восточно-Азиатской флористическими областями [22, с. 67–92].

Значимость линии Шмидта как важного биогеографического рубежа хорошо подтверждается особенностью распространения пресноводной фауны острова. В частности, на схеме зоогеографического районирования И.А.Черешнева [31] линия, разделяющая Амурскую и Приморскую провинции Амурской ихтиологической переходной области, практически совпадает с линией Шмидта, за исключением бассейна оз. Айнское, расположенного на западном побережье Сахалина южнее $47^{\circ}40''$ с.ш. Однако последние ихтиологические данные указывают на несомненную принадлежность бассейна оз. Айнское к Приморской провинции. По линии Шмидта также происходит разделение ареалов двух видов пресноводных амфипод, являющихся хорошими маркерами при биогеографических построениях (рис. 4): бореального *Gammarus lacustris*, широко представленного в восточной и северной части острова, и восточно-азиатского *G. koreanus*, распространенного на западе и юге Сахалина [23, с. 64–87]. В настоящее время по линии Шмидта стала проводиться граница между Амурской и Японской подобластями Сино-Индийской малкологической области, чему способствовало открытие в пределах Тымь-Поронайской долины богатого комплекса амурских пресноводных моллюсков. В пользу данного положения говорит и отмеченное преобладание восточно-сибирской (ангарской) фауны веснянок в реках Тымь и Поронай, и

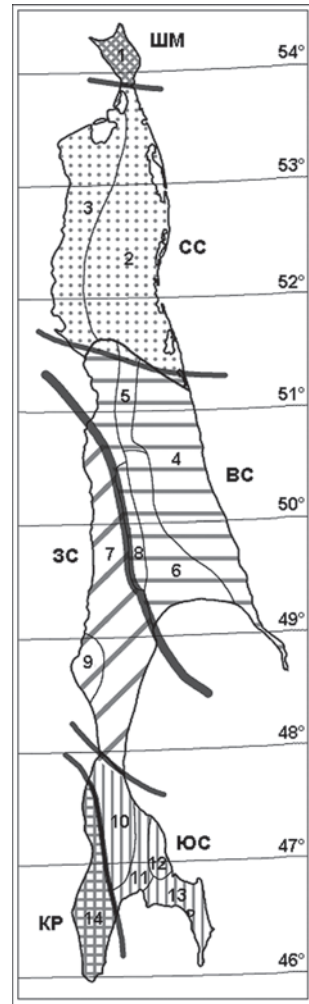


Рис. 3. Схема ботанико-географического районирования о-ва Сахалин [22, с. 67–92]. ШМ – Шмидтовский район, СС – Северо-Сахалинский район, ВС – Восточно-Сахалинский район, ЗС – Западно-Сахалинский район, ЮС – Южно-Сахалинский район, КР – Крильонский район, 1–14 – геоботанические районы по А.И.Толмачеву [30]

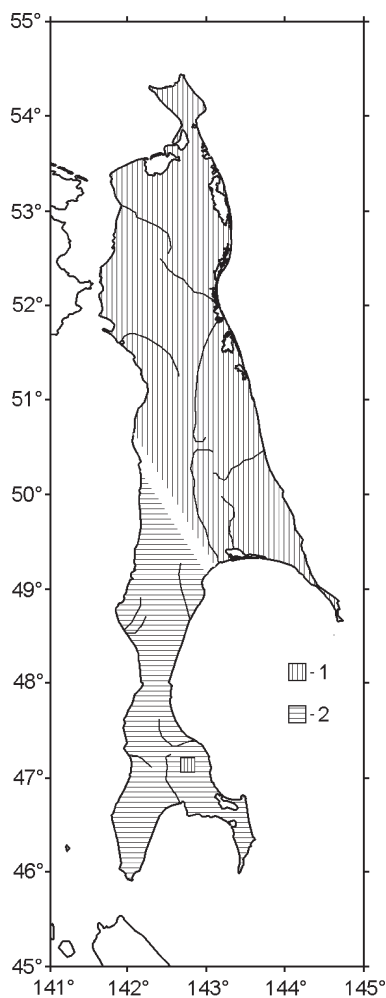


Рис. 4. Распространение бокоплавов в пресных и солоноватых водах о-ва Сахалин [23, с. 64–87]. 1 – *Gammarus lacustris*, 2 – *G. koreanus*

большинства амфибиотических и наземных насекомых свидетельствует в пользу возможности разработки единой укрупненной схемы биогеографического районирования о-ва Сахалин. Уже сейчас можно выделить вторые по значению после линии Шмидта биогеографические барьеры, один из которых проходит по южной границе Северо-Сахалинской низменности ($51^{\circ}30'$ с.ш.), а другой – через перешеек Поясок примерно в районе 48° с.ш. С севера и юга выявленные барьеры отделяют территорию, отличающуюся максимальным перекрытием ареалов бореальных и восточно-азиатских видов, что указывает на ее переходный характер. Мозаичность распределения некоторых групп растительного и животного мира в пределах переходной зоны свидетельствует о сложной истории ее формирования. Важная особенность этой территории заключается в том, что она целиком совпадает с подзоной зеленомошных темнохвойных лесов с преобладанием ели. Для нее также характерны сравнительно высокое таксономическое разнообразие, связанное с одновременным присутствием многих северных и южных элементов, без явного доминирования каждого из них, и наличие многих эндемичных видов растений и беспозвоночных животных. Данные

их полное отсутствие в водотоках южного Сахалина (рис. 5) [23, с. 96–105].

Важно отметить, что у отдельных групп наземных насекомых основные разделительные линии между северными и южными комплексами видов оказались смещены к югу или северу от линии Шмидта. В частности, кластерный анализ сходства фауны пчел, проведенный для геоботанических районов Сахалина, показал два основных кластера, которые разделили остров на северную и южную части по перешейку Поясок в районе 48° с.ш. [22, с. 154–192]. По этому же рубежу разделились на северный и южный комплексы роющие осы [23, с. 141–167]. В то же время основная граница, разделяющая аналогичные группы прямокрылых насекомых, оказалась расположенной примерно на 80–100 км севернее перешейка (рис. 6) [23, с. 106–121]. У муравьев основная разграничительная линия находится в пределах Северо-Восточной низменности, а вторая по значению линия прошла через перешеек Поясок (рис. 7) [23, с. 168–188]. Анализ фаунистического сходства хирономид [23, с. 189–221] показал обособленность фауны по-ова Шмидта и Северо-Сахалинской низменности от фауны центральных и южных районов острова (рис. 8).

Подобная ситуация указывает на наличие в центральных районах Сахалина обширной переходной биогеографической зоны, которая достаточно точно может быть выделена на основе биогеографического анализа маркерных групп растений и животных [4]. При этом за границы переходной зоны в первом приближении могут быть приняты вторые по значимости рубежи, соответствующие границам биогеографических округов (районов), примыкающих к главной разделительной линии с севера и юга соответственно.

Совпадение большинства границ флористических районов и фаунистических округов (провинций) у сосудистых растений, птиц, пресноводных моллюсков и

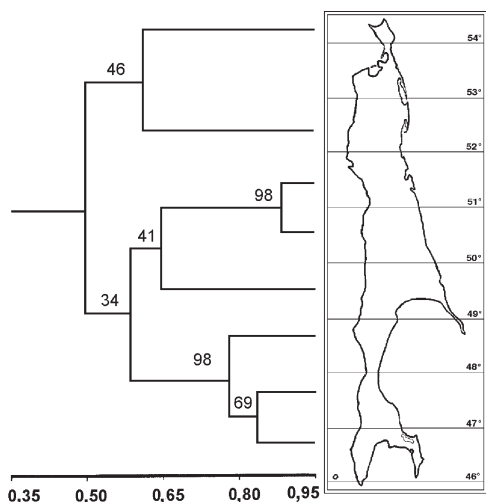


Рис. 5. Дендрогамма фаунистического сходства веснянок (Plecoptera) между широтными зонами о-ва Сахалин [23, с. 96–105]. Метод UPGMA [41]; в качестве меры сходства использован коэффициент Сьеренсена [35]; статистическая достоверность образования кластеров оценена с помощью бутстреп-анализа в 1000 повторностях с использованием программы Free Tree [39]; бутстреп-значения (в %) указаны в основании каждого кластера

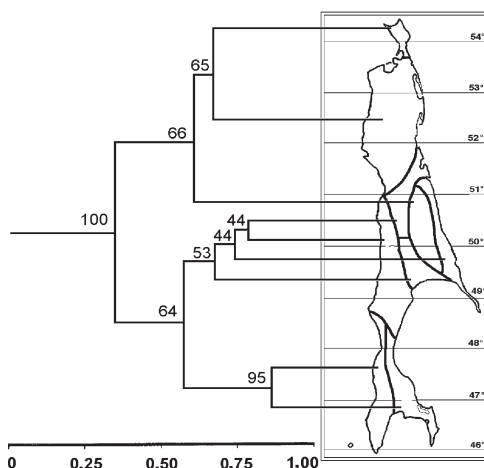


Рис. 6. Дендрогамма фаунистического сходства прямокрылых насекомых (Orthoptera) между основными физико-географическими районами о-ва Сахалин (метод UPGMA, коэффициент Сьеренсена) [23, с. 106–121]. В основании каждого кластера указаны бутстреп-значения (в %)

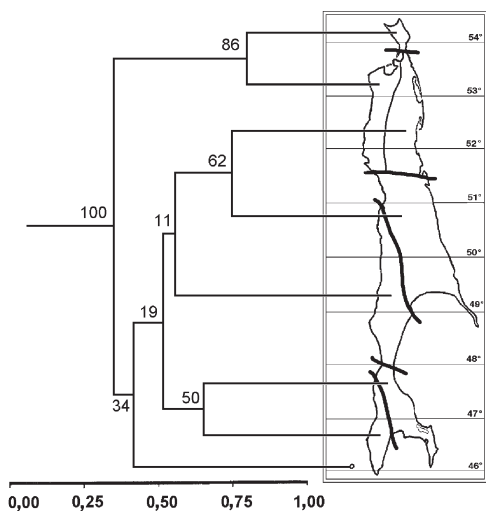


Рис. 7. Дендрогамма фаунистического сходства муравьев (Hymenoptera: Formicidae) между основными ботанико-географическими районами островов Сахалин и Монерон (метод UPGMA, коэффициент Сьеренсена) [23, с. 168–188]. В основании каждого кластера указаны бутстреп-значения (в %)

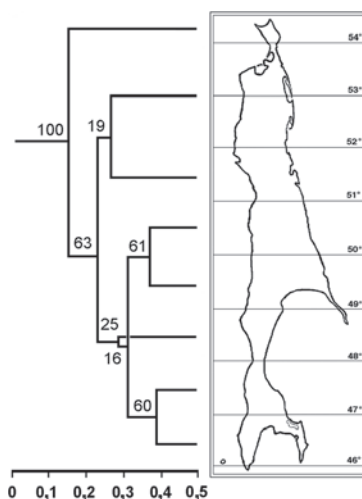


Рис. 8. Дендрогамма фаунистического сходства хирономид (Diptera: Chironomidae) между широтными зонами о-ва Сахалин (метод UPGMA, коэффициент Сьеренсена) [23, с. 189–221]. В основании каждого кластера указаны бутстреп-значения (в %)

обстоятельства резко отличают переходную зону Сахалина от аналогичной зоны Курильских островов, где, наоборот, отмечено крайне низкое видовое разнообразие биоты [4, 40]. Таким образом, в отличие от Курильского архипелага, на Сахалине между биогеографическими областями (подобластями) пролегает зона с высоким видовым разнообразием.

Как следует из данных по современному распространению растений и наземных животных, особенно пресноводных моллюсков и рыб, смешанный характер переходной зоны Сахалина сложился уже в конце палеогена, однако общий уровень биологического разнообразия островной биоты окончательно определили неоднократные территориальные контакты Сахалина с Хоккайдо и материком в плейстоцене. Напротив, основное формирование современного облика флоры и фауны Курильского архипелага в основном происходило в условиях позднего плейстоцена [3]. При этом Южные Курильские острова в связи с их более южным положением и поздней изоляцией от Хоккайдо имели существенное преимущество перед Сахалином в плане обогащения биоты теплолюбивыми видами.

Заключение. Полученные в результате выполнения МСП материалы позволили сделать вывод, что видовое богатство и географическое распределение флоры и фауны Сахалина тесно связаны с комплексом факторов, из которых наибольшее значение имеют геологическая история острова (неоднократные соединения и изоляции от Хоккайдо и материка), его значительная протяженность в меридиональном направлении, разнообразие рельефа, различие климатических условий, наличие теплого и холодного морских течений.

Наиболее важный биогеографический рубеж, разделяющий комплекс видов, характерный для умеренных широт, от восточно-азиатского теплолюбивого комплекса, проходит по линии Шмидта, пересекающей остров с северо-запада на юго-восток по восточному макросклону Западно-Сахалинских гор. Вторые по значению биогеографические рубежи (южная граница Северо-Сахалинской низменности и перешеек Поясок) ограничивают общую для растительного и животного мира Сахалина биогеографическую переходную зону. По сравнению с Курильским архипелагом выделенная переходная зона отличается повышенным биоразнообразием, которое среди сосудистых растений и наземных беспозвоночных животных особенно проявляется в районе наиболее древних Восточно-Сахалинских гор, а среди пресноводных организмов – в бассейне р. Тымь. Распределение видов внутри переходной зоны отличается выраженной мозаичностью, что связано с длительной и сложной историей формирования этой территории.

ЛИТЕРАТУРА

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР: учебное пособие для студентов биологических специальностей педагогических институтов. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
2. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469–925.
3. Богатов В.В. Биогеографические проблемы Курильского архипелага // Растительный и животный мир Курильских островов: Материалы Междунар. курильского проекта. Дальнаука, 2002. С. 150–160.
4. Богатов В.В., Питч Т.У., Журавлев Ю.Н., Стороженко С.Ю., Лелей А.С., Баркалов В.Ю., Холин С.К., Прозорова Л.А. Особенности формирования наземной и пресноводной биоты Курильского архипелага // Вестн. ДВО РАН. 2003. № 3. С. 9–18.
5. Бутовский Б.Г., Гизенко А.И. Географический очерк // Сахалинская область. Южно-Сахалинск: Сахалин. кн. изд-во, 1960. С. 7–40.
6. Вшивкова Т.С., Холин С.К. Биогеографическая и эколого-фаунистическая характеристика ручейников (Insecta, Trichoptera) о. Сахалин // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 7. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 57–72.
7. Ганешин Г.С. Четвертичная система // Остров Сахалин. М.: Недра, 1970. С. 78–97. (Геология СССР; т. 33).
8. Геоботаническое районирование СССР / под ред. Е.М.Лавренко. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 156 с.
9. Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И., Маргулис Л.С., Сальников Б.А. Кайнозой Сахалина и его нефтегазоносность. М.: ГЕОС, 2002. 224 с.
10. Колесников Б.П. Растительность // Дальний Восток: Физико-географическая характеристика. М.: Наука, 1961. С. 183–298.
11. Короткий А.М., Пушкарь В.С., Гребенникова Т.А. Морские террасы и четвертичная история шельфа Сахалина. Владивосток: Дальнаука, 1977. 194 с.
12. Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.
13. Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: КМК, 2002. 237 с.
14. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.
15. Куренцов А.И. К зоогеографии острова Сахалин // Докл. АН СССР: Н. С. 1948. Т. 40, № 8. С. 1405–1408.

16. Микишин Ю.А., Гвоздева И.Г. Развитие природы юго-восточной части о. Сахалин в голоцене. Владивосток: ДВГУ, 1994. 130 с.
17. Нестеренко В.А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. 172 с.
18. Никифоров С.Н., Гришин А.Ф., Захаров А.В., Шелепаха Г.Н. Состав ихтиофауны и распределение рыб в бассейнах рек Поронай и Тымь (Сахалин) // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37, вып. 3. С. 329–337.
19. Портенко Л.А. Орнитогеографическое районирование территории СССР // *Фаунистика и экология животных*. М.; Л.: Наука, 1965. С. 61–66. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 35).
20. Прозорова Л.А. Особенности распространения пресноводной малакофауны на Дальнем Востоке России и его биогеографическое районирование // *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 119–125.
21. Прозорова Л.А., Саенко Е.М., Богатов В.В. Пресноводные моллюски // *Растительный и животный мир Курильских островов: Материалы Междунар. курильского проекта*. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 82–95.
22. Растительный и животный мир острова Сахалин: Материалы Междунар. сахалинского проекта. Ч. 1 / ред. Стороженко С.Ю., Богатов В.В., Баркалов В.Ю., Лелей А.С., Макаренченко Е.А. Владивосток: Дальнаука, 2004. 256 с.
23. Растительный и животный мир острова Сахалин: Материалы Междунар. сахалинского проекта. Ч. 2 / ред. Стороженко С.Ю., Богатов В.В., Баркалов В.Ю., Лелей А.С., Макаренченко Е.А. Владивосток: Дальнаука, 2005. 336 с.
24. Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // *Вопр. ихтиологии*. 2003. Т. 43, вып. 1. С. 42–53.
25. Сахалинская область. Геогр. обзор. / отв. ред. Козынюк В.М. Южно-Сахалинск: Сахалин. кн. изд-во, 1994. 233 с.
26. Семенов-Тянь-Шанский А.П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых (с картой) // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. 1935. Т. 2, вып. 2–3. С. 397–410 + карта.
27. Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина*. Т. 6. Моллюски; Полихеты; Немертинги / под ред. В.В.Богатова, С.Я.Цалолыхина. СПб.: Наука, 2004. С. 9–491.
28. Тахтаджян А.Л. Флористические области мира. Л.: Наука, 1978. 247 с.
29. Тиунов М.П. Рукокрылые Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1997. 134 с.
30. Толмачев А.И. Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 78 с.
31. Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 131 с.
32. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1962. 440 с.
33. Hämet-Ahti L., Ahti T., Koropen T. A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions // *Ann. Bot. Fennici*. 1974. N 11. P. 59–88.
34. Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. Guide to Recent mollusks of northern Eurasia. 3. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas // *Ruthenica*. 1993. Vol. 3, N 1. P. 65–92.
35. Legendre L., Legendre P. Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling. 3. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Sci. Publ. Comp., 1983. 419 p.
36. Mikhailov K.G. Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei). М., 1997. 416 p.
37. Millien-Parra V., Jaeger J.J. Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna // *J. of Biogeography*. 1999. Vol. 26. P. 959–972.
38. Miyabe K., Tatewaki M. On the significance of the Schmidt Line in the plant distribution in Saghalien // *Proc. Imp. Acad. (Japan)*. 1937. Vol. 13, N 1. P. 24–26.
39. Pavliček A., Hřda S., Flegr J. Free Tree – Freeware program for construction of phylogenetic trees on the basis of distance data and bootstrap/jackknife analysis of the tree robustness. Application in the RAPD analysis of the genus *Frenkelia* // *Folia Biol*. 1999. N 45. P. 97–99.
40. Pietsch T.W., Bogatov V.V., Amaoka K., Zhuravlev Y.N., Barkalov V.Y., Gage S., Takahashi H., Lelej A.S., Storozhenko S.Y., Minakawa N., Bennett D.J., Anderson T.R., Ohara M., Prozorova L.A., Kuwahara Y., Kholin S.K., Yabe M., Stevenson D.E., MacDonald E.L. Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago // *J. of Biogeography*. 2003. Vol. 30. P. 1297–1310.
41. Rhoif F.J. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 1.40. Applied Biostatistics Inc. N. Y.: Exerter Publ. LTD, 1988.
42. Schmidt F. Reisen im Amur-Lande und auf der Insel Sachalin // *Mem. Acad. Imp. Sc. St.-Petersburg*, 1868. Ser. 7. Bd 12, N 2. S. 1–227.
43. Simpson G.G. Notes on the measurement of faunal resemblance // *Amer. J. Sci*. 1960. N 258-A. P. 300–301.
44. Storozhenko S.Yu., Lelej A.S., Kurzenko N.V., Tshistjakov Yu.A., Sidorenko V.S. Insect biodiversity of the Russian Far East // *Far Eastern Entomologist*. 2002. N 109. P. 1–28.
45. Ward J.H. Hierarchical grouping to optimize the objective function // *J. Amer. Stat. Association*. 1963. Vol. 58. P. 236–244.