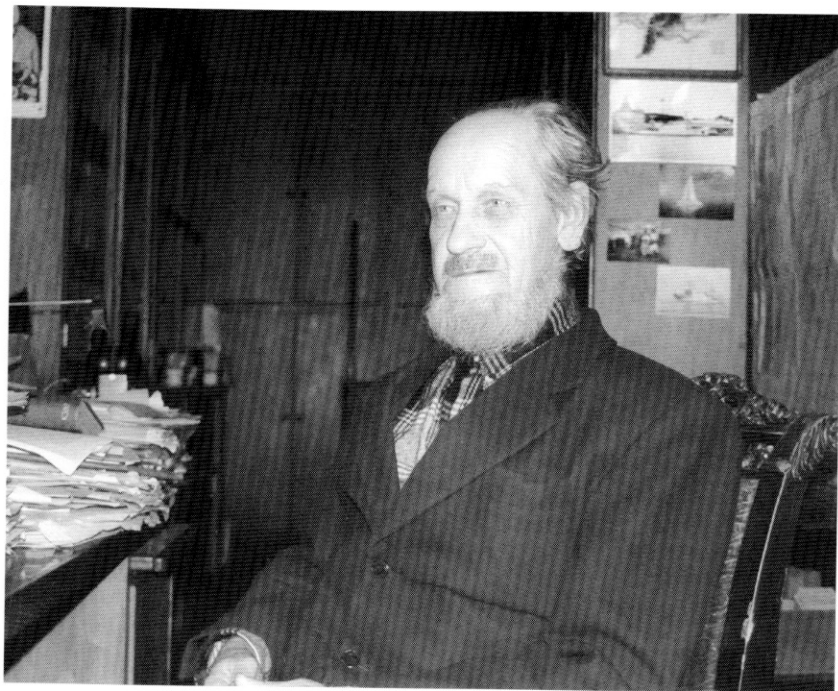


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ



Я.И. Старобогатов

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ
И ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ
ИЗУЧЕНИЯ СООБЩЕСТВ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ:
ПАМЯТИ Я.И. СТАРОБОГАТОВА**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2007

**THEORETICAL AND PRACTICAL PROBLEMS OF STUDYING
OF INVERTEBRATES ASSOCIATIONS: IN MEMORY YA.I. STAROBOGATOV**

The book, published in memory of known Russian zoologist Ya.I. Starobogatov, colligates achievements of domestic scientists in the decision of some general biological problems. Articles devoted to studying Bivalvia and Gastropoda are included. The critical analysis of use by Ya.I. Starobogatov of «the biological concept of a species» as applied to freshwater mollusks is given. The role of biotic, ecological and landscape approaches to a regional evaluation of water and terrestrial biological resources is shown. Not published article of Ya.I. Starobogatov and the full list of his scientific and popular publications are included. Conclusions of published papers give a theoretical basis for studying laws of formation and efficient use of bioresources of Russia. The book is interesting for biologists of different speciality, instructors of higher education, students and the a wide range of the readers taken an interest in a problem.

Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — 306 с., ил.

Сборник, посвященный памяти известного российского зоолога Я.И. Старобогатова, обобщает достижения отечественных ученых в решении ряда общебиологических теоретических и прикладных проблем. Включены статьи, посвященные двусторчатым и брюхоногим моллюскам. Дан критический анализ использования Я.И. Старобогатовым «биологической концепции вида» в приложении к пресноводным моллюскам. Освещается роль биотических и экосистемных и ландшафтных подходов к пространственной оценке водных и наземных биоресурсов. Приводятся ранее не публиковавшаяся работа Я.И. Старобогатова и полный список его научных и научно-популярных публикаций. Изложенные в статьях выводы представляют хорошую теоретическую основу для изучения закономерностей формирования и для рационального использования биоресурсов России. Представляет интерес для биологов разного профиля, преподавателей вузов, студентов и широкого круга читателей, интересующихся проблемой.

Редакционная коллегия:

д.б.н. А.И. Кафанов (отв. ред.), к.б.н. П.В. Кияшко, д.б.н. Б.И. Сиренко

Рецензенты:

Главный научный сотрудник ЗИН РАН, д.б.н., профессор В.В. Хлебович
д.б.н., профессор СпбГУ Н.В. Максимович

СОДЕРЖАНИЕ

Кафанов А.И. К анализу творческого наследия Я.И. Старобогатова (вместо предисловия)	5
Старобогатов Я.И. О биомах и их классификации	17
Невесская Л.А. Система и филогения двусторчатых моллюсков в работах Я.И. Старобогатова	35
Галл Я.М. Быстрый рост эволюционной мысли в раннем творчестве Чарлза Дарвина. Задержка в работе над теорией эволюции	44
Павлинов И.Я. О структуре филогенеза и филогенетической гипотезы	81
Винарский М.В., Андреева С.И. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность	130
Петров К.М. Биотические и биономические принципы морской биогеографии	148
Богатов В.В., Стороженко С.Ю., Баркалов В.Ю., Холин С.К., Макаренко Е.А., Прозорова Л.А. Биогеография острова Сахалин на примере распространения наземной и пресноводной биоты	193
Попов С.В., Амитров О.В., Бугрова Э.М., Николаева И.А. Биогеография бентоса северного Пери-Тетиса в позднем эоцене – раннем миоцене	225
Кияшко П.В. Список публикаций Ярослава Игоревича Старобогатова	266

- Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М.: Наука. 186 с.
- Перестенко Л.П. 1982. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования / Под ред. О.Г. Кусакина. М.: Наука. С. 82–90.
- Петров К.М. 1967. Танатоценозы двустворчатых моллюсков современных осадков подводного склона Азербайджанского побережья Каспийского моря // Опыт геолого-геоморфологических и гидробиологических исследований береговой зоны моря / Под ред. Д.М. Кудрицкого. Л.: Наука. С. 204–224.
- Петров К.М. 1989. Подводные ландшафты: теория, методы исследования. Л.: Наука. 128 с.
- Петров К.М. 1999. Биогеография океана. Биологическая структура океана глазами географа. СПб.: Изд-во СПб ГУ. 232 с.
- Петров К.М. 2004. Биономия океана. СПб.: Изд-во СПбГУ. 242 с.
- Солнцев Н.А. 1948. Природный географический ландшафт и некоторые его общие закономерности // Тр. II Всес. геогр. съезда. Т. 1. М.: Географгиз. С. 23–29.
- Солнцев Н.А. 1949. О морфологии природного ландшафта // Вопр. географии. Сб. 16. С. 61–86.
- Сочава В.Б. 1970. География и экология. Л.: Изд-во ГО СССР. 24 с.
- Старобогатов Я.И. 1982. Проблема минимального выдела в биогеографии и ее приложение к фаунистической (фауногенетической) зоогеографии моря // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования / Под ред. О.Г. Кусакина. М.: Наука. С. 12–18.
- Старобогатов Я.И., Логвиненко Б.М. 1967. К изучению видового состава фауны двустворчатых моллюсков танатоценозов подводного склона Азербайджанского побережья Каспия // Опыт геолого-геоморфологических и гидробиологических исследований береговой зоны моря / Под ред. Д.М. Кудрицкого. Л.: Наука. С. 225–235.
- Степанов В.Н. 1983. Океаносфера. М.: Мысль. 272 с.
- Федоров П.Ф. 1961. Четвертичные террасы Каспийского и Черного морей и их возможная корреляция с террасами Средиземного моря // Тр. Ин-та геол. АН Эст. ССР. Т. 8. С. 41–52.
- Хромов С.П. 1952. Климат, макроклимат, местный климат, микроклимат // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т. 87, вып. 3. С. 221–128.
- Чернов Ю.И. 1984. Флора и фауна, растительность и животное население // Журн. общ. биологии. Т. 45, № 6. 732–748.
- Якубова Л. И. 1935. К районированию Черного моря на основе состава фауны бентоса и его распределения у берегов Черного моря // Докл. АН СССР. Т. 1, № 4. С. 221–223.
- Cicin-Sain B., Knecht R.W. 1998. Integrated Coastal and Ocean Management: Concept and Practices // New York. Island Press. 485 p.
- Clark J.R. 1983. Coastal Ecosystem Management: A technical manual for the conservation of coastal zone resources. New York. Robert E. Krieger Publishing Company. 345 p.
- Clements F.E. 1936. Nature and Structure of the Climax // Ecology. Vol. 24, N 1. P. 252–284.

БИОГЕОГРАФИЯ ОСТРОВА САХАЛИН НА ПРИМЕРЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАЗЕМНОЙ И ПРЕСНОВОДНОЙ БИОТЫ

**В.В. Богатов, С.Ю. Стороженко, В.Ю. Баркалов, С.К. Холин,
Е.А. Макаrenchенко, Л.А. Прозорова**

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 690022, Владивосток;
e-mail: bogatov@ibss.dvo.ru

Видовое богатство и географическое распределение флоры и фауны Сахалина тесно связано 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, а также прохождение у побережий 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 видовым богатством, 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 этой территории. Смешанный характер переходной зоны Сахалина сложился уже в конце палеогена, однако общий уровень таксономического разнообразия островной биоты окончательно определили неоднократные территориальные контакты Сахалина с Хоккайдо и материком в плейстоцене.

BIOGEOGRAPHY OF SAKHALIN ISLAND BY THE EXAMPLE OF THE DISTRIBUTION OF TERRESTRIAL AND FRESHWATER BIOTA

**V.V. Bogatov, S.Yu. Storozhenko, V.Yu. Barkalov, S.K. Kholin,
E.A. Makarchenko, L.A. Prozorova**

Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, 690022, Vladivostok;
e-mail: bogatov@ibss.dvo.ru

Species richness and geographical distribution of flora and fauna of Sakhalin Island strongly depend on the complex of factors, in which the most important are the

geological history (reiterated isolations and junctions with Hokkaido and mainland), the considerable longitudinal extension of island, the relief diversity, the differences in climatic conditions, and the presence of warm and cold sea currents along the coasts. The coincidence of majority boundaries of floristic and faunistic provinces and regions of vascular plants, birds, freshwater fishes and mollusks, amphibiotic and terrestrial insects show the possibility of elaboration of the unified biogeographical division of the Sakhalin Island. The Schmidt's line, which cross island on eastern macroslopes of Western Sakhalin Mountains, is the most significant biogeographical boundary within Sakhalin. The south boundary of Northern Sakhalin plain in the north and the Poyasok Isthmus in the south limit a central transitional zone characterized by high species richness. Species richness of vascular plants and terrestrial invertebrates is extremely high in the most ancient Eastern Sakhalin Mountains, the freshwater fishes, mollusks and amphibiotic insects are most diverse in the basin of Tym' River. The mosaic distribution of species within the transitional zone depends on the involved history and long period of Sakhalin biota formation.

Первые масштабные исследования природы Сахалина были проведены Ф.Б. Шмидтом (Schmidt, 1868), который обратил внимание на значительные различия в растительном и животном мире северной и южной частей острова. Он выделил два оставшихся не поименованными крупных ботанико-географических района, при этом к первому из них Ф.Б. Шмидт отнес северо-восточную часть Сахалина, включая Тымь-Поронайскую долину, а ко второму району — остальную юго-западную часть острова. Наличие на Сахалине важного ботанико-географического рубежа подтвердили японские ботаники К. Миябе и М. Татеваки, которые предложили назвать его линией Шмидта (Miyabe, Tatewaki, 1937). По их мнению этот рубеж проходит 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 совпадает с рубежом, выделенным ранее Ф.Б. Шмидтом, и в настоящее время многие специалисты через нее проводят границу, разделяющую Циркумбореальную и Восточно-Азиатскую флористические области (Тахтаджян, 1978; Харкевич, 1985).

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 (Геоботаническое..., 1947; Васильев, 1956; Колесников, 1961; Шумилова, 1962) к Восточно-Азиатской флористической области относили только юго-западную часть острова с п-вом Крилльонский в то же время другие исследователи аналогичные рубежи проводили либо по пе-

решейку Поясок (Хохряков, 1989), либо между Сахалином и Хоккайдо (Толмачев, 1955), либо в северной части о-ва Хоккайдо (Hamet-Ahti et al., 1974).

В соответствии с фаунистическими схемами биогеографического районирования через Сахалин проходят границы, разделяющие, например, Сибирско-Европейскую и Китайско-Гималайскую орнитологические подобласти (Портенко, 1965; Нечаев, 2005), Европейско-Сибирскую и Палеарктическую энтомологические подобласти Палеарктической области (Семенов-Тянь-Шанский, 1935) или Бореальную и Восточноазиатскую энтомологические области (Крыжановский, 2002). Особое значение Сахалин имеет и для распространения пресноводных гидробионтов, в том числе пресноводных моллюсков и рыб. Установлено, что бассейны сахалинских рек относятся к Амурской и Японской подобластям Сино-Индийской малакологической области (Прозорова, 2001) или Амурской и Приморской провинциям Амурской ихтиологической переходной области (Берг, 1949; Черешнев, 1998), соответственно. Однако, если энтомологические области (подобласти) на Сахалине разделялись по перешейку Поясок (Семенов-Тянь-Шанский, 1935; Крыжановский, 2002), то малакологические подобласти — по южной границе Северо-Сахалинской низменности (Прозорова, 2001), хотя ранее выдающийся российский малаколог Я.И. Старобогатов северную часть Сахалина, включая долину р. Тымь и северные отроги Западно-Сахалинских и Восточно-Сахалинских гор, относил к Палеарктической области, а остальную территорию острова — к Сино-Индийской области (Kruglov, Starobogatov, 1993). По разному специалистами разделялся Сахалин и на ихтиологические провинции. Так, если Л.С. Берг (1949) к Приморской ихтиологической провинции относил только западный макросклон Западно-Сахалинских гор, то И.А. Черешнев (1998) в ее состав включил всю южную часть острова, за исключением бассейна оз. Айнского, расположенного на юго-западном побережье чуть севернее перешейка Поясок.

Задача этого исследования состояла в выявлении современной границы между биохорами высокого ранга на основе как литературных данных, так и новейших флористических и фаунистических.

Материал и методика. В основу этого исследования положены данные по составу и распространению растений и животных, полученные специалистами из России, Японии и США в 1 морской и 4 наземных экспедициях, осуществленных в рамках Международного сахалинского проекта (МСП) в 2001–2004 гг. В ходе морской экспедиции на судне Дальневосточного научно-исследовательского гидро-

метеорологического института «Океан» в 2001 г. исследовано 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. Выполнение научной программы обеспечивали Биолого-почвенный институт ДВО РАН (Россия), Университет штата Вашингтон (США) и Хоккайдский университет (Япония). Из российских ученых в проекте участвовали также 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 проф. Теодор Питч (Университет штата Вашингтон, США), начальником морской экспедиции — д.б.н. В.В. Богатов, начальником наземных экспедиций — д.б.н. Е.А. Макаренченко (оба из Биолого-почвенного института ДВО РАН).

В целом исследованиями было охвачено около 70% территории острова. Особое внимание уделено изучению биологического разнообразия п-ова Шмидта, северо-западного и северо-восточного побережий Сахалина, восточной части Северо-Сахалинской низменности, бассейнам рек Тымь и Поронай, отдельным участкам 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.

Обработка полученных материалов вызвала всплеск публикаций по биоте Сахалина. Только за последнее время были опубликованы 2 книги (Растительный и животный мир..., 2004, 2005) и списки видов сосудистых растений (Баркалов, Таран, 2004), гетеробазидиальных и афиллофоровых грибов (Говорова, 2004), млекопитающих (Бурковский, 2004), птиц (Нечаев, 2005), пресноводных рыб (Сафронов, Никифоров, 2003; С. Шедько, М. Шедько, 2003; С. Шедько и др., 2005; С. Шедько, 2005), пресноводных и наземных моллюсков (Старобогатов и др., 2004; Прозорова и др., 2004, 2005), ракообразных (Лабай, 2005; М. Шедько и др., 2005), паукообразных (Азаркина, 2005), насекомых (Прощалыкин и др., 2004; Курзенко, 2004; Купиянская, 2005; Лелей, 2005; Макаренченко и др., 2005; Немков, 2005; Стороженко, 2005).

В основу сравнительного анализа распространения флоры и фауны и определения биогеографических границ высокого ранга было

положено детальное геоботаническое районирование Сахалина, выполненное ранее А.И. Толмачевым (1955). В качестве меры сходства флоры и фауны использован коэффициент Жаккара (Legendre, Legendre, 1983). Статистическая достоверность образования кластеров была оценена с помощью бутстреп-анализа с использованием программы Free Tree (Pavlicek et al., 1999). Оценка бутстреп-значений проведена в 1000 повторностях.

Для выявления общих биогеографических закономерностей в распределении сахалинской биоты была проведена ординация методом главных координат. Анализ был осуществлен с использованием программы NTSYS (Rohlf, 1998) и основан на данных о распространении 1886 видов, в том числе сосудистых растений (1262 вида), гетеробазидиальных и афиллофоровых грибов (227 видов) и насекомых (прямокрылые — 30 видов, муравьи — 33 вида, пчелы — 92 видов, мухи-журчалки — 242 видов).

Краткая физико-географическая характеристика Сахалина. Сахалин — крупнейший остров в северной части Тихого океана (рис. 1). Он расположен у восточного побережья Азии, вытянувшись на 948 км в меридиональном направлении между 54°24' (м. Елизаветы) и 45°54' (м. Крильон) с.ш. Площадь острова — 76,4 тыс. км². Средняя ширина Сахалина — около 100 км, наибольшая ширина достигает 157 км, а в самом узком месте у п-ова Шмидта всего 6 км (Бутовский, Гизенко, 1960; Сахалинская..., 1994). Северо-западная часть острова почти вплотную прилегает к материке против устья р. Амур; 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) проливом Лаперуза шириной 40 км.

Для береговой зоны Сахалина характерны выровненные берега с косами на западном побережье и обширным развитием лагун с озерами — на северо-восточном. На севере п-ов Шмидта заканчивается скалистыми мысами Елизаветы и Марии, между которыми лежит Северный залив. Крупные заливы — Анива и Терпения — имеются только в южной и средней частях острова. Зал. Анива находится на крайнем юге острова между полуостровами Крильонским и Тонино-Анивским, а зал. Терпения лежит на юго-востоке между основной частью острова и одноименным узким полуостровом. Оба залива открываются на юг.

В целом, рельеф Сахалина сравнительно разнообразен и сложен. 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 наивысшая точка полуострова — г. Три Брата (623 м). На севере полуострова долина выходит к центральной части Северного залива.

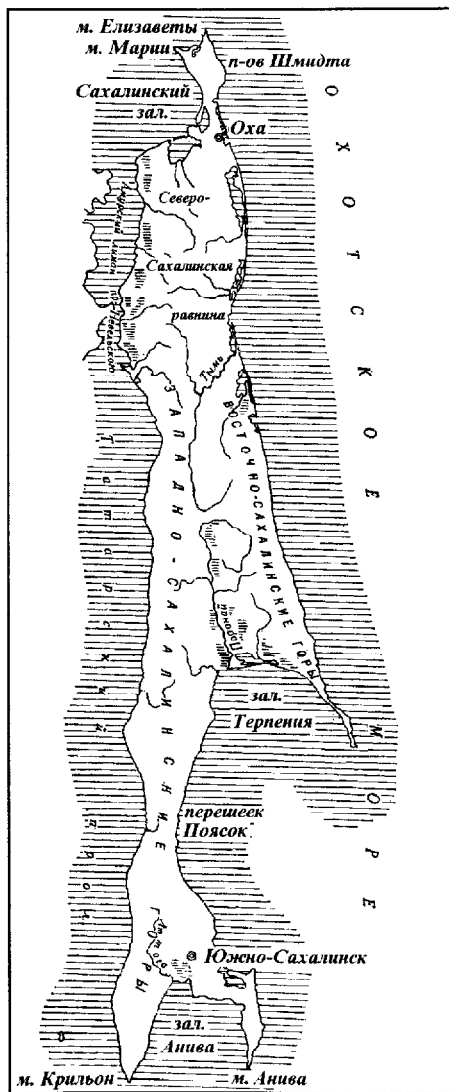


Рис. 1. Карта-схема острова Сахалин.

В южной и центральной частях острова преобладают вытянутые в меридиональном направлении средневысотные горы с отметками 500–800 м, и только отдельные вершины превышают 1000 м. Восточно-Сахалинские горы, протянувшиеся от р. Набиль на севере до п-ова Терпения на юге, являются одним из основных горных поднятий Сахалина. Наибольшие высоты приурочены к центральной части — горные массивы Лопатина (1609 м) и Невельского (1398 м). Западная часть острова занята менее высокими Западно-Сахалинскими горами, протянувшимися от м. Уанди на севере до м. Крильон на юге. Они состоят из нескольких параллельных хребтов, главный из которых — Камышовый, с наиболее высокими горами Оноп (1330 м) и Возвращения (1325 м) в центральной части острова. Обширный вулканический массив находится на юго-западном побережье в районе м. Ломанон.

На долю равнинных участков приходится около 25% территории Сахалина. Лежащая на высоте до 150 м Тымь-Поронайская долина разделяет Западно-Сахалинские и Восточно-Сахалинские горы. В северной части долины протекает р. Тымь, а в южной части — р. Поронай. Южная часть долины шире северной и более заболочена, в низовьях Пороная 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 перешейка Поясок, находятся менее обширные Сусунайская долина и Муравьевская низменность. Их прибрежные территории обычно заболочены.

Всего на Сахалине насчитывается 61 178 тыс. рек и ручьев, общей протяженностью 97 600 км. Среди наиболее крупных рек выделяются Тымь (длина 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 — апреле или мае. Значительные подъемы уровня обычно наблюдаются весной, во время таяния снега, а также 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. В северной части острова имеются термокарстовые озе-

ра, а в средней его части, особенно в поймах рек Тымь и Поронай, — озера-старицы. Ряд крупных озер морского происхождения, например Невское, Тоннай, Айнское, Вавайское и Сладкое, образованы за счет намыва прибойной волной песчаных валов-дюн, отделивших заливы от моря.

Климат острова носит ярко выраженный муссонный характер. Среднегодовая температура воздуха на Сахалине изменяется от $-2,0^{\circ}\text{C}$ до $-2,7^{\circ}\text{C}$ на севере острова и от $+4,0^{\circ}\text{C}$ до $+4,5^{\circ}\text{C}$ на юге. Январская амплитуда между температурой на юге и севере Сахалина составляет более 15°C , в то время как летняя — всего 5°C . Температурная асимметрия выражена также и с запада на восток, что вызвано влиянием с одной стороны теплого Японского моря, с другой — более холодного Охотского моря. 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 же следует вдоль всего западного побережья. Вдоль восточного побережья острова с севера на юг проходит 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 ($30\text{--}35^{\circ}\text{C}$) фиксируются в Тымь-Поронайской и Сусунайской долинах, наименьшие (25°C) — на юго-западе острова.

Палеогеография острова Сахалин. История формирования палео-Сахалина может быть прослежена с границы раннего и позднего мела (около 97 млн лет назад). 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 лет назад), алеутский (16–15 млн лет) и сахалинский (3–1 млн лет). 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 скупивания. Климат того времени характеризовался как субтропический (Фотьянова, 1987). Во второй половине эоцена – начале олигоцена (38 млн

лет), началось похолодание, продолжавшееся в течение всего палеогена (Изменение климата..., 1999). Ближе к позднему эоцену в растительных сообществах палео-Сахалина все большее участие стали приобретать элементы умеренной флоры.

В олигоцене (38,0–24,6 млн лет назад) в Хоккайдо-Сахалинской тектонической зоне возникла серия крупных разломов земной коры. Вероятно, в это время 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 (Гладенков и др., 2002). 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 п-ова и, возможно, зал. Терпения (Гладенков и др., 2002; Плетнев, 2004).

Алеутская фаза активности (конец раннего миоцена) сопровождалась усилением горообразовательных процессов, и море вновь покинуло Сахалин. В это время, по-видимому, уже существовал палео-Амур, русло которого проходило через понижение в районе озер Кизи и Кади, т.е. намного южнее современного положения (Гладенков и др., 2002). Вздвигание 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 леса (Фотьянова, 1987). 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) (Pletnev, 2004; Плетнев, 2004). Дельтовая платформа палео-Амура в этот период продвинулась до северного замыкания Западно-Сахалинского морского залива, и ее южный край располагался чуть севернее нынешнего г. Углегорска (Гладенков и др., 2002). В ходе ощутимой трансгрессии, произошедшей в начале плиоцена, значительная часть Сахалина вновь была затоплена.

В течение Сахалинской фазы сейсмической активности (3–1 млн лет назад) окончательно сформировались современный геоморфоло-

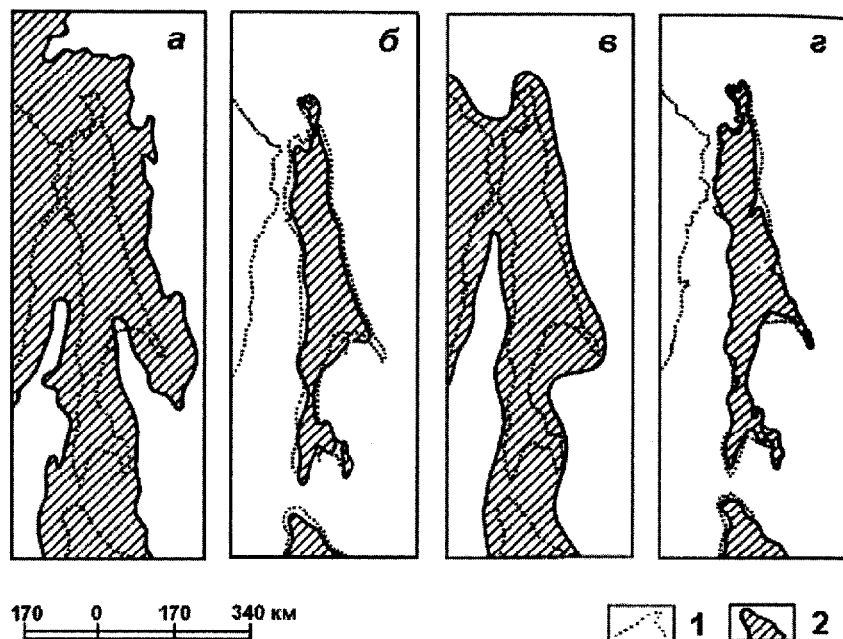


Рис. 2. Палеогеографические карты Хоккайдо-Сахалинской области в позднем миоцене (а), раннем плейстоцене (б), во время последнего климатического минимума позднего плейстоцена (в), во время климатического оптимума голоцена (г) (по: Плетнев, 2004).

1 — современная береговая линия, 2 — палеосуша.

гический облик и контуры Сахалина. Подверглась перестройке его древняя речная сеть. Если ранее водотоки имели преимущественно меридиональное направление, то в эоплейстоцене они преобразовались в сложную коленчатую ортогональную сеть (Ганешин, 1970). Кроме того, в среднем и позднем плиоцене дельта палео-Амура была максимально продвинута на восток, а её русло, вероятно, проходило по долинам наиболее крупных рек северного Сахалина: Лангры-Комулан-Вал, Теньги-Аскасай, Большая, Кадиланьи, Сабо и др. (Гладенков и др., 2002). 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 (Короткий и др., 1977), очевидно, создали благоприятные условия для проникновения на Сахалин тер-

мофильных элементов биоты. В позднем эоплейстоцене Сахалин отделился от материка и Хоккайдо (рис. 2б), а палео-Амур изменил русло на север в сторону Сахалинского залива (Гладенков и др., 2002).

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. лет назад, вызвало одну из самых значительных трансгрессий плейстоцена. В последующем теплая климатическая эпоха сменилась двумя волнами похолодания (60–40 и 22–11 тыс. лет назад), разделенными периодом с умеренным климатом. Современный облик наземных экосистем острова 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 составляли единую систему, имевшую сухопутные связи с Приморьем (рис. 2в). Сплошной ледниковый покров в этот период на Сахалине, по-видимому, отсутствовал. Здесь имелись лишь незначительные горно-долинные оледенения (Короткий и др., 1977). В конце вюрма (15–13 тыс. лет назад) началось потепление. По мере подъема уровня моря Сахалин отделился сначала от Хоккайдо (12–11 тыс. лет назад), а затем и от материка (около 7 тыс. лет назад). В голоценовый климатический оптимум (6–5 тыс. лет) (рис. 2г) произошла смена растительности на морских побережьях. Так, в юго-восточной части Сахалина в этот период получили развитие дубово-ореховые широколиственные леса (Безверхний и др., 2002). Реконструированные по результатам споро-пыльцевого анализа палеотемпературы приземного воздуха на Сахалине во время голоценового оптимума достигали для августа +18–21 °С, для января –5...–7 °С (Микишин, Гвоздева, 1994), что несколько выше современных значений.

Таксономическое богатство наземной и пресноводной флоры и фауны. 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.

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 (Баркалов, Таран, 2004). Около $\frac{2}{3}$ территории Сахалина зани-

мают леса. На севере острова в пределах Северо-Сахалинской низменности преобладает редкостойная 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 породами деревьев произрастают широколиственные породы: дуб, сахалинский бархат, тис остроколючный, орех айлантолистный, лианы. Обширные площади здесь заняты также 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, ложнополья, 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 вида млекопитающих (в том числе 5 акклиматизированных видов), среди которых обычны бурый медведь, лисица, соболь, кабарга, северный олень, заяц, белка, бурундук и другие животные. Большинство видов встречается на всей территории острова. Однако местообитания некоторых из них 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*) не встречается севернее побережья зал. Чайво.

Всего на Сахалине отмечено 378 видов птиц, из которых 201 вид — гнездящиеся (Нечаев, 2005). В северной части острова зарегистрировано 152 гнездящихся вида птиц, здесь проходят южные границы распространения 20 видов и северные — 10 видов. В 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 (*Laceata vivipara*), обитающей по всей территории острова. Из земноводных на Сахалине повсеместно обитают сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingi*), сибирская (*Rana amurensis*) и хоккайдская (*Rana pirica*) лягушки, дальневосточная жерлянка (*Bombina orientalis*) и дальневосточная жаба (*Bufo gargizans*) (Кузьмин, 1999; Matsui et al., 1994). Только в юго-западной части острова на п-ове Крильонском встречается дальневосточная квакша (*Hyla japonica*) (Банников и др., 1977). Среди наземных беспозвоночных на Сахалине зарегистрирован 41 вид наземных моллюсков (Прозорова и др., 2005), 341 вид пауков (Mikhailov, 1997; Азаркина, 2005), а фауна насекомых оценивается в 7,5–8 тыс. видов (Storozhenko et al., 2002; Богатов и др., 2003).

Пресноводные рыбы и пресноводные беспозвоночные животные, в силу ограниченных возможностей к распространению, имеют особое значение при построении схем биогеографического районирования. Согласно оценкам, основанным на анализе последних данных (Никифоров, Гришин, 1989; Никифоров и др., 1997; Сафронов, Никифоров, 2003; Шедько, Шедько, 2003; Шедько, 2005), пресноводная ихтиофауна Сахалина (без учета интродуцированных видов) представлена 65 видами рыб из 16 семейств. Среди амфибиотических насекомых на Сахалине выявлено 50 видов веснянок (Тесленко, 2005), 310 видов и форм хирономид (Макарченко и др., 2005), 131 вид ручейников (Арефина и др., 2004). Из других важнейших групп гидробионтов здесь обнаружено 66 видов пресноводных моллюсков (Прозорова и др., 2004) и 51 вид высших раков (Лабай, 2005).

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 целом более высокое видовое богатство растений и многих групп животных сосредоточено в центральных и южных районах Сахалина, по сравнению с его северными территориями. Однако, например, самое большое число высокогорных и арктоальпийских видов сосудистых растений 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 (Прощалыкин и др., 2004; Лелей, 2005; Немков, 2005; Тесленко, 2005 и др.). Так, на

юге Сахалина отмечено 27 видов муравьев, в средней части — 20, на севере — 15 видов (Купянская, 2005). У хирономид определенной закономерности в изменении числа видов при продвижении с севера на юг не наблюдается, число видов в отдельных широтных выделах (проведенных с интервалом 1° с.ш.) изменяется от 32 до 123 и зависит главным образом от площади выдела (Макарченко и др., 2005). У прямокрылых насекомых наибольшее видовое богатство отмечено в центральных районах (20 видов) в сравнении с севером и югом острова (15 и 16 видов соответственно) (Стороженко, 2005).

Пресноводные моллюски распространены по острову также неравномерно. На п-ове Шмидта отмечено 2 вида. На северо-восточном побережье, от зал. Пилытун 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 и представлен 21 видом. В старичных озерах среднего и нижнего течения р. Тымь обнаружены виды, большинство из которых в бассейнах других рек, в том числе и в населенных исключительно амурской фауной водоемах северо-западных районов острова, не встречается. Это крупные двустворчатые моллюски родов *Cristaria* и *Amuranodonta*, мелкие представители рода *Musculium*, брюхоногие моллюски из родов *Boreoelona*, *Kolhymorbis*, и *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 (Bogatov et al., 2003). 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 (2001). Наиболее разнообразна малакофауна южной части острова, откуда к настоящему времени отмечено 48 видов, причем 32 из них относятся к японскому комплексу. Следует отметить, что фауна п-ова Крильонский бедна и представлена всего 7 видами пресноводных моллюсков.

Для объяснения современного распространения пресноводных моллюсков и рыб, очевидно, необходимо учитывать флуктуации направления стока р. Амур 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 на материке 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 указывает существенно большее число экологически разнообразных амурских рыб, по сравнению с остальными районами острова (Черешнев, 1998), а также остатки раковин *Bivalvia* амурских родов *Cristaria* и *Amuropaludina* в позднечетвертичных отложениях северо-западного побережья.

В целом видовое богатство Сахалина оказалось сопоставимым с расположенным в тех же широтах Курильским архипелагом (Богатов и др., 2003; Pietsch et al., 2003), 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. лет назад, а южно-курильского о-ва Кунашир — 7 тыс. лет назад. Поэтому Кунашир более интенсивно

заселялся элементами южного генезиса, которые и составили основу его видового богатства (Богатов, 2002). В то же время последнее отделение Сахалина от материка, произошедшее около 7 тыс. лет назад, создало предпосылки для преимущественного проникновения на остров бореальных видов.

Эндемизм. Для биоты острова Сахалин характерен, 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 (Стародубцев, 1990). 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 (Богатов и др., 2003). В большинстве своем сахалинские эндемы представлены редкими видами, многие из которых приурочены к древней горной части восточного Сахалина. Как и на Курилах, большинство эндемов Сахалина относится к неэндемам, у которых отличия от родственных видов выражены слабо. Низкий уровень эндемизма высших растений на Сахалине и 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 эндемов видового ранга, но представлено 7 эндемичных подвидов (Нечаев, 2005). Из 65 видов пресноводных рыб единственный эндем Сахалина — колюшка Полякова (*Pungitius polyakovi*) — был описан из юго-западной части острова по материалам МСП (Шедько и др., 2005), а еще 2 вида — сахалинская колюшка (*Pungitius tymensis*) и сахалинский голянь (*Phoxinus sachalinensis*) — являются эндемами 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 (Прозорова и др., 2002). Высокая степень эндемизма характерна для некоторых групп насекомых, при этом, как и у растений, отмечена их приуроченность к древним горным частям Сахалина, геологический возраст которых восходит к палеогену (Куренцов, 1948). Из 30 видов и подвидов сахалинских прямокрылых насекомых эндемы составляют 13,3% (Стороженко, 2005).

Среди наземных млекопитающих острова только сахалинская полевка *Microtus sachalinensis* является эндемичным видом (Костенко, 2000), тогда как эндемичных подвидов отмечено пять (*Sorex isodon sachalinensis*, *Apodemus peninsulae giliacus*, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, *Martes zibellina sachalinensis*, *Moschus moschiferus sachalinensis*). Таким образом, доля эндемов в фауне Сахалина составляет 12%. Для сравнения отметим, что в териофауне Японии насчитывается около 40% эндемичных форм млекопитающих (Millien-Patta, Jaeger, 1999).

Особенности формирования биоты и биогеографические границы. Флора и фауна Сахалина носит смешанный облик, здесь причудливо сочетаются характерные бореальные и восточно-азиатские (японо-манчжурские) элементы. При этом у разных представителей сахалинской биоты наблюдается разное соотношение широко распространенных в умеренных широтах видов и видов 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 (Баркалов, Таран, 2004).

Среди млекопитающих, пресмыкающихся и земноводных животных преобладают широко распространенные в умеренных широтах виды (Банников и др., 1977; Тиунов, 1997; Кузьмин, 1999; Нестеренко, 1999; Костенко, 2000), а среди пресноводных рыб — виды синоиндийского и японского происхождения (Черешнев, 1998). 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% (Немков, 2005). Из 32 видов ос семейства Vespidae транспалеарктические виды составляют 56%, а голарктические и восточноазиатские — по 22% (Курзенко, 2004). Среди 91 вида пчел (Hymenoptera: Apoidea) Сахалина 63,7% относится к широко распространенному в Палеарктике комплексу, а 36,3% — к восточно-азиатскому (Проща-лыккин и др., 2004). 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 (Богатов и др., 2003).

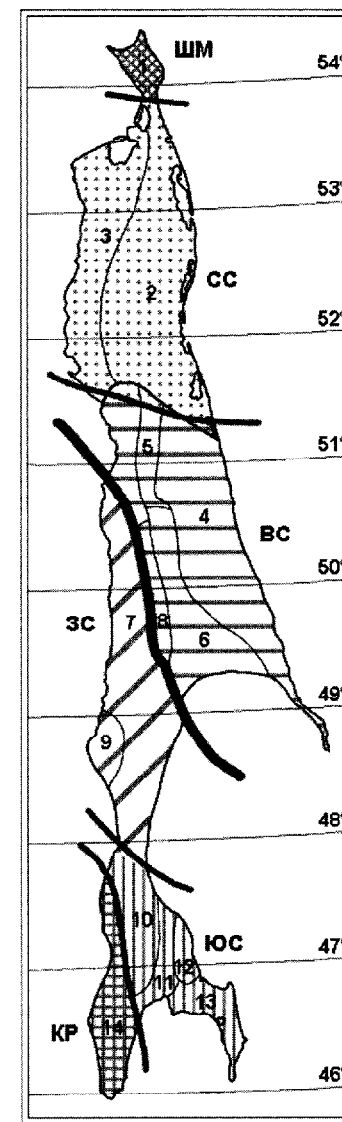
На Сахалине ясно выражена зональная дифференциация состава биоты. Например, север и юг Сахалина значительно различаются по характеру растительного покрова, флорогенетические связи которого с материковым побережьем Охотского моря наиболее четко прослеживаются на севере Сахалина, а с Японским островом Хоккайдо — на юге острова. Аналогичную картину мы наблюдаем среди беспозвоночных животных. Так, среди веснянок (Plecoptera) на севере Сахалина восточно-палеарктические виды преобладают над восточноазиатскими (палеархеоарктическими) и составляют 62%, однако на юге их доля выравнивается (по 45%) (Тесленко, 2005). 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) (Вшивкова, Холин, 1997).

Происхождение широтного флористического и фаунистического градиента в Восточной Азии очевидно связано с позднецетичным похолоданием, когда теплолюбивые виды, населявшие этот регион в раннецетичное время, сместились в более южные широты, а на смену им пришли адаптировавшиеся к холоду 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 выделов (районов).

Анализ распределения сосудистых растений 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 (Крестов и др., 2004), которая в основном совпала с линией Шмидта (рис. 3). По литературным данным, гербарным сборам и материалам МСП было показано, что на Сахалине западнее и южнее линии Шмидта не встречаются распространенные в

Рис. 3. Схема ботанико-географического районирования острова Сахалин (по: Крестов и др., 2004).

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 (1955): 1 — район о-ва Шмидта, 2 — Северо-восточный район, 3 — Северо-западный район, 4 — Восточносахалинский горный район, 5 — Тымский район, 6 — Поронайский район, 7 — Западносахалинский горный район, 8 — район Поронайской горной цепи, 9 — Ламанонский прибрежный район, 10 — Центральный (Южносахалинский) горный район, 11 — район Южносахалинской низменности, 12 — Сусунайский горный район, 13 — Юго-восточный район, 14 — Юго-западный район. Толщина линий соответствует значимости дистанции, рассчитанной для пары сравниваемых групп районов.



северных и восточных районах острова бореальные виды, принадлежащие родам *Acetosa*, *Androsace*, *Arenaria*, *Armeria*, *Papaver*, *Phyllo-doce*, *Pinguicula*, *Sagittaria* и *Trichophorum* (Баркалов, Таран, 2004). В то же время севернее и восточнее этой линии не проникают мно-

гие восточно-азиатские и манчжурские виды из 31 рода, распространенные в южной части острова. Среди теплолюбивых форм растений отметим представителей *Actinidia*, *Adenophora*, *Aralia*, *Arisaema*, *Arsenjevia*, *Asparagus*, *Brylkinia*, *Calypso*, *Caulophyllum*, *Cephalophylon*, *Coniogramme*, *Cremastra* и др. Таким образом, полученные в результате анализа данные позволяют рассматривать линию Шмидта в качестве границы между Циркумбореальной и Восточно-Азиатской флористическими областями (Крестов и др., 2004).

Значимость линии Шмидта как важного биогеографического рубежа хорошо подтверждается особенностями распространения пресноводной фауны острова. В частности, на схеме зоогеографического районирования И.А. Черешнева (1998) линия, разделяющая Амурскую и Приморскую провинции Амурской ихтиологической переходной области, практически совпадает с линией Шмидта, за исключением бассейна оз. Айнского, расположенного на западном побережье Сахалина южнее 47°40' с.ш. По линии Шмидта также происходит разделение ареалов двух видов пресноводных амфипод, являющихся хорошими маркерами при биогеографических построениях: бореального *Gammarus lacustris*, широко представленного в восточной и северной части острова, и восточно-азиатского *G. koreanus*, распространенного на западе и юге Сахалина (Лабай, 2005). В настоящее время по линии Шмидта стала проводиться граница между Амурской и Японской подобластями Сино-Индийской малакологической области, чему способствовало открытие в пределах Тымь-Поронайской долины богатого комплекса амурских пресноводных моллюсков. В пользу данного положения говорит и отмеченное преобладание восточносибирской (ангарской) фауны веснянок в реках Тымь и Поронай, а также их отсутствие в водотоках южного Сахалина (рис. 4) (Тесленко, 2005).

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. (Прошалакин и др., 2004). По этому же рубежу разделилась на северный и южный комплексы фауна роющих ос (Немков, 2005). В то же время основная граница, разделяющая аналогичные группы прямокрылых насекомых, оказалась расположенной примерно на 80–100 км севернее перешейка (рис. 5) (Стороженко, 2005). У муравьев основная разграничительная линия находится в пределах Северо-Восточной низменности, а вторая по зна-

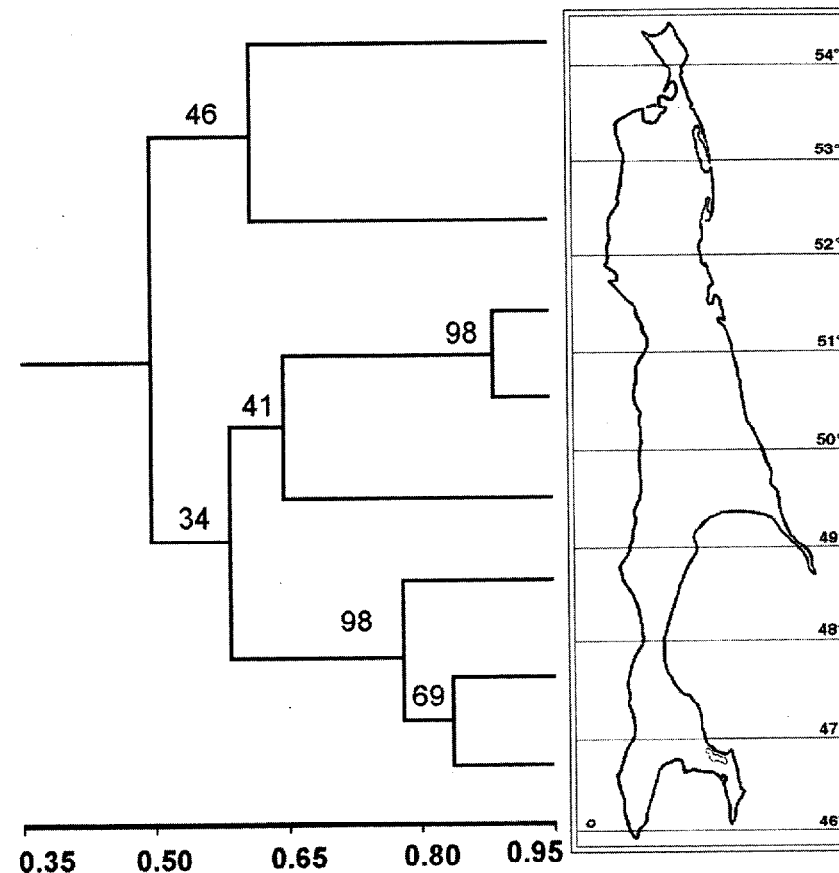


Рис. 4. Дендрограмма фаунистического сходства веснянок (Plecoptera) между широтными зонами острова Сахалин (по: Тесленко, 2005). Здесь и на последующих дендрограммах в основании каждого кластера указаны бутстреп-значения (в %).

чению линия проходит через перешеек Поясок (рис. 6) (Купянская, 2005). У хирономид анализ фаунистического сходства показал особенность фауны п-ова Шмидта и Северо-Сахалинской низменности от фауны центральных и южных районов острова (рис. 7).

Подобная ситуация указывает на наличие в центральных районах Сахалина обширной переходной биогеографической зоны, которая достаточно точно может быть выделена на основе биогеографического

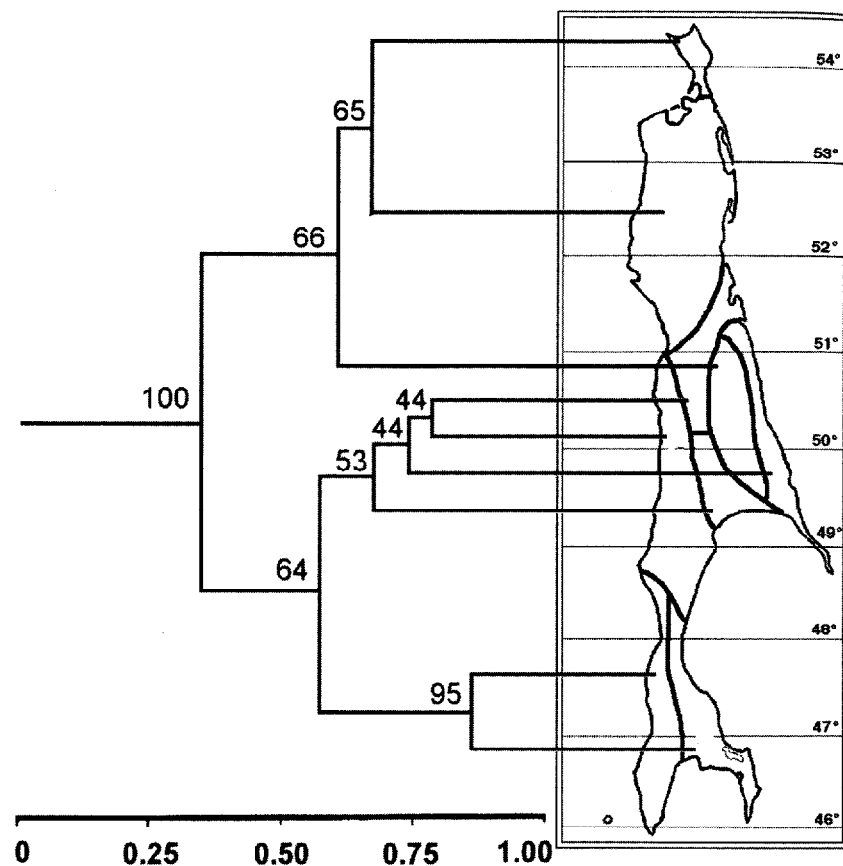


Рис. 5. Дендрограмма фаунистического сходства прямокрылых насекомых (Orthoptera) между основными физико-географическими районами о-ва Сахалин (по: Стороженко, 2005).

анализа наиболее представительных групп растений и животных. 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.

Для выявления границ между крупными биогеографическими группировками сахалинской биоты весь материал был привязан к 14 элементарным геоботаническим районам, ранее выделенным А.И. Толмачевым (1955). Проведенный нами на основании распрос-

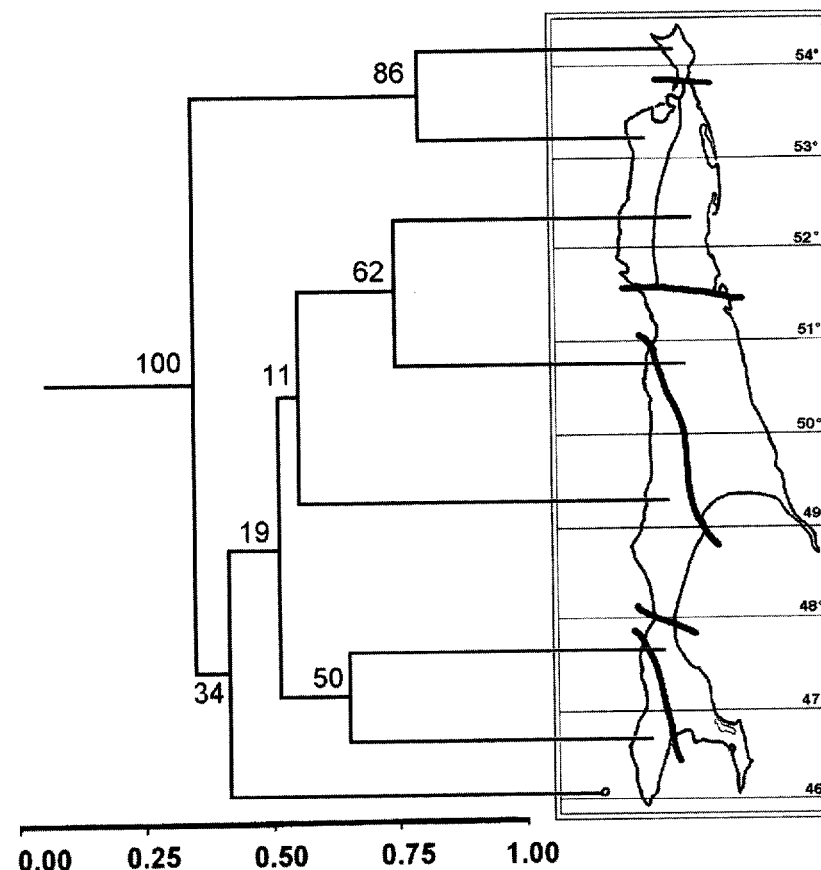


Рис. 6. Дендрограмма фаунистического сходства муравьев (Hymenoptera: Formicidae) между основными ботанико-географическими районами островов Сахалин и Монерон (по: Купянская, 2005).

транения по ботанико-географическим районам 1886 видов (в том числе 1262 видов сосудистых растений, 227 видов гетеробазидиальных и афиллофоровых грибов, 30 видов прямокрылых насекомых, 33 видов муравьев, 92 видов пчел и 242 видов мух-журчалок) анализ показал, что биота Сахалина образует две основные группы кластеров (рис. 8). Первая группа образована биотой п-ова Шмидта, Северо-Сахалинской низменности и Восточно-Сахалинских гор (кластеры 1–4). Во второй группе, характеризующей биоту центральных и южных районов острова, четко просматриваются различия между био-

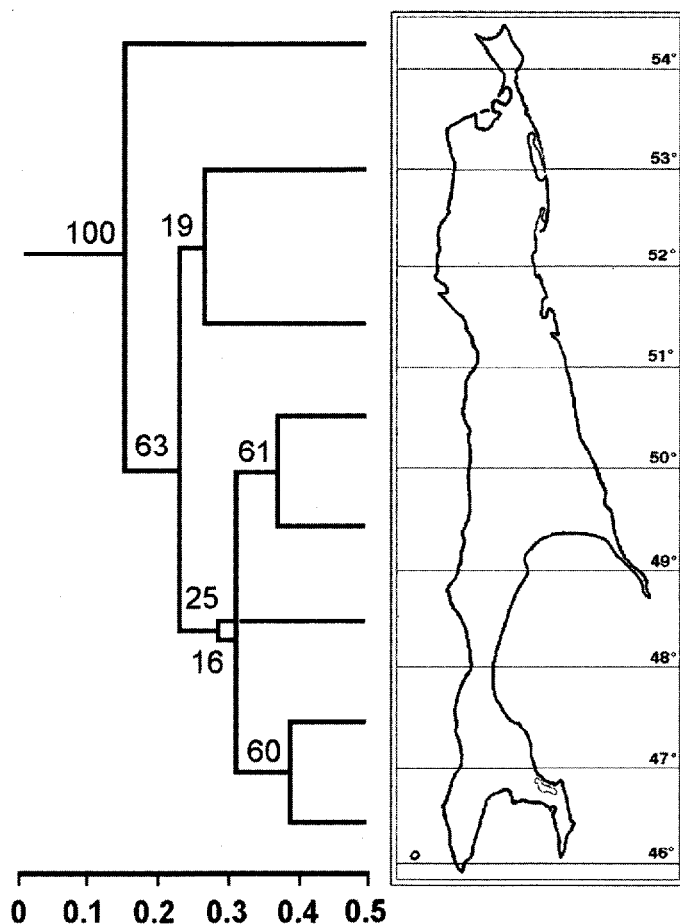


Рис. 7. Дендрограмма фаунистического сходства хирономид (Diptera: Chironomidae) между широтными зонами острова Сахалин (по: Макаренко и др., 2005).

той Тымь-Поронайской низменности (кластеры 5, 6), Западно-Сахалинскими гор на юг до перешейка Поясок (кластеры 7, 9) и юга Сахалина (кластеры 10, 11, 13, 14).

Еще более наглядно распределение сосудистых растений, грибов и насекомых по ординации в пространстве двух главных координат (рис. 9). На графике четко видны различия в биоте юга (точки 11, 13, 14), севера (точки 1, 2, 3) и центральной части острова. Два южных

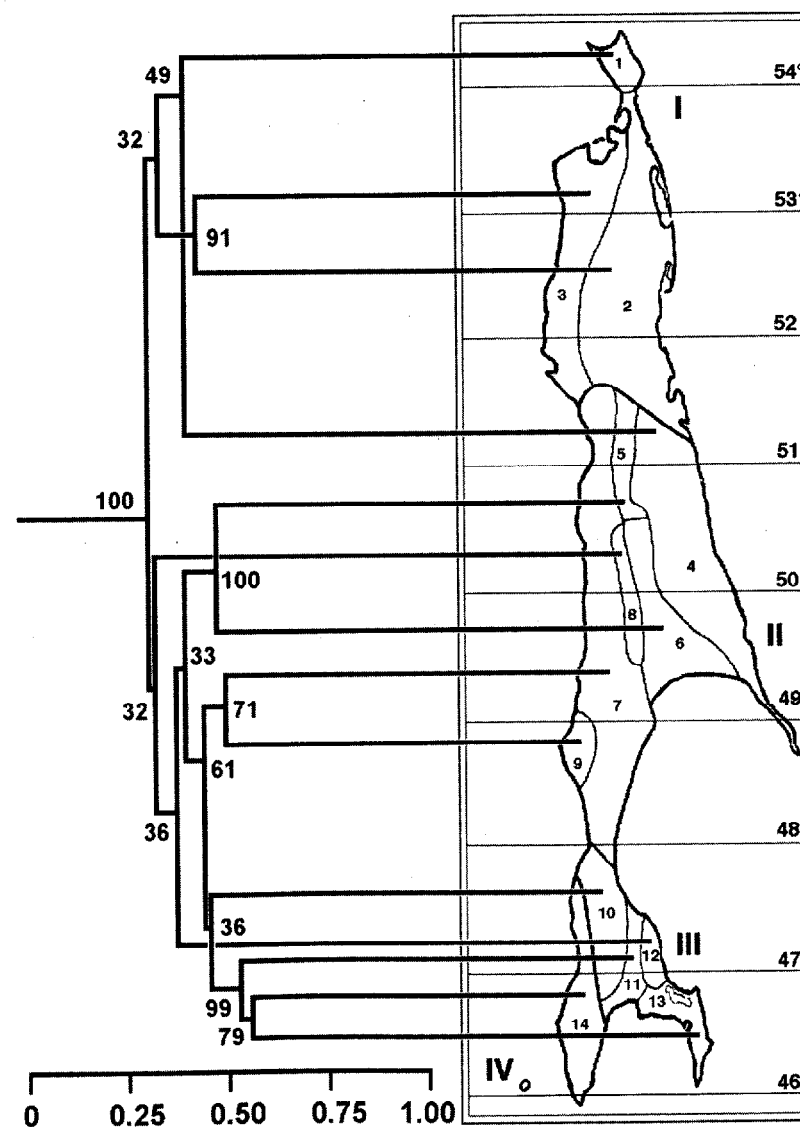


Рис. 8. Дендрограмма сходства между ботанико-географическими районами острова Сахалин на основе суммарных данных по видовому составу высших растений, грибов и насекомых.

района (точки 10, 12) попадают в область центральных районов, что, по всей видимости, обусловлено недостаточно полной изученностью флоры и фауны Сусунайского и Южносахалинского горных районов.

Подходы к разграничению биогеографических выделов на Сахалине существенно различаются у разных авторов. Так, в основу геоботанического районирования (рис. 3), анализа распространения муравьев (рис. 6) и наиболее представительных групп растений и животных (рис. 8, 9) положено распределение видов по 14 элементарным геоботаническим районам, ранее выделенным А.И. Толмачевым (1955). При анализе фауны веснянок (рис. 4) и хирономид (рис. 7) учитывалось распределение видов по 9 широтным выделам, соответствующим одному градусу широты. При анализе распространения прямокрылых насекомых (рис. 5) в качестве биогеографических традиционно используют физико-географические выделы (горные хребты, равнины, широкие долины рек). Тем не менее, несмотря на разницу подходов, совпадение большинства границ флористических районов и фаунистических округов (провинций) у сосудистых растений, птиц, пресноводных моллюсков и большинства амфибиотических и наземных насекомых свидетельствует в пользу возможности разработки



Рис. 9. Ординация ботанико-географических районов острова Сахалин в пространстве двух главных координат на основе суммарных данных по видовому составу высших растений, грибов и насекомых.

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. Важная особенность этой территории заключается в том, что хотя она целиком совпадает с подзоной зеленомошных темнохвойных лесов с преобладанием ели, но ее горный рельеф предопределяет мозаичность распределения как отдельных видов, так и ряда наземных сообществ. Хорошо выраженная вертикальная поясность, различия в инсоляции и увлажнении на склонах разной экспозиции и история формирования выражаются здесь в сравнительно высоком таксономическом богатстве биоты, связанным с одновременным присутствием многих северных и южных элементов, без явного доминирования каждого из них, и наличием в центральных районах Сахалина многих эндемичных видов растений и беспозвоночных животных. Данные обстоятельства резко отличают переходную зону Сахалина от аналогичной зоны Курильских островов, где, наоборот, отмечено крайне низкое видовое богатство биоты (Богатов и др., 2003; Pietsch et al., 2003). Таким образом, в отличие от Курильского архипелага на Сахалине переход между биогеографическими областями (подобластями) происходит через зону с высоким видовым разнообразием.

Работа выполнена при поддержке фундаментальных программ РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»; грантов Biological Science Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program) и International Program Division of the U.S. National Science Foundation (№№ DEB-9400821, DEB-9505031 и DEB-0071655, рук. Theodore W. Pietsch), грантов Президиума Дальневосточного отделения РАН № 03-III-E-06-017 (рук. Е.А. Макаrenchенко), № 06-III-A-06-140 (рук. В.В. Богатов) и № 06-III-A-06-151 (рук. С.Ю. Стороженко).

ЛИТЕРАТУРА

- Азаркина Г.Н. 2005. Аннотированный список пауков-скакунов (Aganeae, Salticidae) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 88–95.

- Арефина Т.И., Минакава Н., Нозаки Т. 2004. Новые данные по фауне ручейников (Trichoptera) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 209–213.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Список видов сосудистых растений острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 39–66.
- Безверхний В.Л., Плетнев С.П., Набиуллин А.А. 2002. Очерк геологического строения и развития Курильской островодужной системы и смежных территорий // Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного курильского проекта) / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 9–22.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 2. С. 469–925.
- Богатов В.В. 2002. Биогеографические проблемы Курильского архипелага // Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного курильского проекта) / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 150–160.
- 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 // Вест. ДВО РАН. 2003. № 3. С. 9–18.
- Бурковский О.А. 2004. История становления фауны грызунов (Mammalia, Rodentia) Сахалина // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 238–348.
- Бутовский Б.Г., Гизенко А.И. 1960. Географический очерк // Сахалинская область. Южно-Сахалинск: Сахалинск. кн. изд-во. С. 7–40.
- Васильев В.Н. 1956. Ботанико-географическое районирование Восточной Сибири // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А.И. Герцена. Вып. 116. С. 61–102.
- Вшивкова Т.С., Холин С.К. 1997. Биогеографическая и эколого-фаунистическая характеристика ручейников (Insecta, Trichoptera) о. Сахалин // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 7 / Под ред. Ю.А. Чистякова и др. Владивосток: Дальнаука. С. 57–72.
- Ганешин Г.С. 1970. Четвертичная система // Остров Сахалин. М.: Недра. С. 78–97. (Геология СССР; Т. 33.)
- Геоботаническое районирование СССР. 1947 / Под ред. Е.М. Лавренко. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.
- Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И. и др. 2002. Кайнозой Сахалина и его нефтегазоносность. М.: ГЕОС. 224 с.
- Говорова О.К. 2004. Гетеробазидиальные и афиллофоровые грибы Сахалина // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 115–137.

- Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет (кайнозой: от палеоцена до голоцена). 1999 / Отв. ред. А.А. Величко. М.: ГЕОС. 365 с.
- Колесников Б.П. 1961. Растительность // Дальний Восток: Физико-географическая характеристика. М.: Наука. С. 183–298.
- Короткий А.М., Пушкарь В.С., Гребенникова Т.А. 1977. Морские террасы и четвертичная история шельфа Сахалина. Владивосток: Дальнаука. 194 с.
- Костенко В.А. 2000. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 210 с.
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Ботанико-географическое районирование острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 67–92.
- Крыжановский О.Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: КМК. 237 с.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Купянская А.Н. 2005. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) островов Сахалин и Монерон // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 168–188.
- Куренцов А.И. 1948. К зоогеографии острова Сахалин // Докл. АН СССР (нов. сер.). Т. 60, № 8. С. 1405–1408.
- Курзенко Н.В. 2004. Фауна ос семейств Vespidae и Sapygidae (Hymenoptera) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 193–208.
- Лабай В.С. 2005. Фауна высших раков (Crustacea, Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 64–87.
- Лелей А.С. 2005. Дорожные осы (Hymenoptera, Pompilidae) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 122–140.
- Макарченко Е.А., Макарченко М.А., Зорина О.В., Холин С.К., Сергеева И.В. 2005. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 189–221.
- Микишин Ю.А., Гвоздева И.Г. 1994. Развитие природы юго-восточной части о. Сахалин в голоцене. Владивосток: ДВГУ. 130 с.
- Немков П.Г. 2005. Фауна роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae, Crabronidae) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 141–167.
- Нестеренко В.А. 1999. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука. 172 с.

- Нечаев В.А. 2005. Обзор фауны птиц (Aves) Сахалинской области // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 246–327.
- Никифоров С.Н., Гришин А.Ф. Распределение рыб в пресноводных водоемах Сахалина и возможный генезис ихтиофауны в северо-западной части острова // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 20, вып. 5. С. 746–753.
- Никифоров С.Н., Гришин А.Ф., Захаров А.В., Шелепах Г.Н. 1997. Состав ихтиофауны и распределение рыб в бассейнах рек Поронай и Тымь (Сахалин) // Вопр. ихтиол. Т. 37, вып. 3. С. 329–337.
- Плетнев С.П. 2004. Историко-геологическое развитие острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 11–22.
- Портенко Л.А. 1965. Орнитогеографическое районирование территории СССР // Фаунистика и экология животных. М.; Л.: Наука. С. 61–66. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 35.)
- Прозорова Л.А. 2001. Особенности распространения пресноводной малакофауны на Дальнем Востоке России и его биогеографическое районирование // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1 / Под ред. Е.А. Макаренченко, С.К. Холина. Владивосток: Дальнаука. С. 119–125.
- Прозорова Л.А., Саенко Е.М., Богатов В.В. 2002. Пресноводные моллюски // Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта) / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 82–95.
- Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Новые данные по фауне пресноводных моллюсков острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 138–144.
- Прозорова Л.А., Богатов В.В., Кавун К.В. 2005. Новые данные по фауне наземных моллюсков острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 44–51.
- Прошальский М.Ю., Лелей А.С., Кулянская А.Н. 2004. Фауна пчел (Hymenoptera, Apoidea) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 154–192.
- Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1. 2004 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. 256 с.
- Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2. 2005 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. 336 с.
- Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиол. Т. 43, вып. 1. С. 42–53.
- Сахалинская область. Географический обзор. 1994 / Под ред. В.М. Козынюка. Южно-Сахалинск: Сахалинск. кн. изд-во. 233 с.

- Семенов-Тянь-Шанский А.П. 1935. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. (с картой) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 2, вып. 2–3. С. 397–410 + карта.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски; Полихеты; Немертины / Под ред. В.В. Богатова, С.Я. Цалолыхина. СПб.: Наука. С. 9–491.
- Стародубцев В.И. 1990. О систематическом положении прострела цельнолистного *Pulsatilla integrifolia* (Ranunculaceae) // Хронология и таксономия растений советского Дальнего Востока / Под ред. В.Н. Стародубцева. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 101–103.
- Стороженко С.Ю. 2005. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 106–121.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области мира. Л.: Наука. 247 с.
- Тесленко В.А. 2005. Фауна веснянок (Insecta: Plecoptera) острова Сахалин и возможные пути ее формирования // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 96–105.
- Тиунов М.П. 1997. Рукокрылые Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 134 с.
- Толмачев А.И. 1955. Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 78 с.
- Фотьянова Л.И. Климаты океанов и материкового обрамления Северо-Тихоокеанского побережья в кайнозое // Климаты Земли в геологическом прошлом / Под ред. А.А. Величко, А.Л. Чеплыга. М.: Наука, 1987. С. 95–125.
- Харкевич С.С. 1985. Флористические районы советского Дальнего Востока // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л.: Наука. Т. 1. С. 20–22.
- Хохряков А.П. 1989. Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука. 152 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 131 с.
- Шедько М.Б., Шедько С.В., Виноградов С.А. 2005. Фауна пресноводных паразитических копепоид семейства Lernaeopodidae (Crustacea: Copepoda) // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 52–63.
- Шедько С.В. 2005. О таксономическом статусе *Leuciscus sachalinensis* Nikolsky, 1889 (Cypriniformes, Cyprinidae) // Вопр. ихтиол. Т. 45, вып. 4. С. 475–481.
- Шедько С.В., Шедько М.Б. 2003. Новые данные по пресноводной ихтиофауне юга Дальнего Востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2 / Под ред. Е.А. Макаренченко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 319–336.
- Шедько С.В., Шедько М.Б., Питч Т.В. 2005. *Pungitius polyakovi* sp.n. — новый вид девятииглой колюшки (Gasterosteiformes, Gasterosteidae) с юго-востока

- острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2 / Под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток: Дальнаука. С. 223–233.
- Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск. [изд-во, год.] 440 с.
- Bogatov V.V., Prozorova L.A., Starobogatov Ya.I. 2003. The family Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia) in Russia // *Ruthenica*. Vol. 13, N 1. P. 41–52.
- Ндмет-Аhti L., Ahti T., Koropen T. 1974. A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions // *Ann. Bot. Fennici*. N 11. P. 59–88.
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. 1993. 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*. Vol. 3, N 1. P. 65–92.
- Legendre L., Legendre P. 1983. Numerical ecology. Developments in environmental modelling. 3. Amsterdam; Oxford; N.Y.: Elsevier. 419 p.
- Matsui M., Basarukin A.M., Kasugai K., Takenaka S. 1994. Morphological comparisons of brown frog (genus *Rana*) from Sakhalin, Hokkaido and Primorsk // *Alytes*. Vol. 12, N 1. P. 1–14.
- Mikhailov K.G. 1997. Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei). Moscow: KMK Scientific Press. 416 p.
- Millien-Parra V., Jaeger J.J. 1999. Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna // *J. Biogeogr.* Vol. 26. P. 959–972.
- Miyabe K., Tatewaki M. 1937. On the significance of the Schmidt Line in the plant distribution in Saghalien // *Proc. Imp. Acad. (Japan)*. Vol. 13, N 1. P. 24–26.
- Pietsch T.W., Bogatov V.V., Amaoka K., Zhuravlev Y.N., Barkalov V.Y., Gage S., Takahashi H., Lelej 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. 2003. Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago // *J. Biogeogr.* Vol. 30, N 9. P. 1297–1310.
- Pletnev S.P. 2004. Benthic foraminifera as indicator of bathymetry of Japan and Ochotsk Seas in Cenozoic // *Abstr. Foraminiferal Group at Geomar*. Kiel. P. 14–15.
- Pavlicek A., Hrdá S., Flegr J. 1999. 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.* N 45. P. 97–99.
- Rholf F.J. 1998. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.02. Applied Biostatistics Inc. N.Y.: Exeter Publishing LTD. 31 p.
- Schmidt F. 1868. Reisen im Amur-Lande und auf der Insel Sachalin // *Mem. Acad. Imp. Sc. St.-Petersburg*, Ser. 7. Bd 12, H 2. S. 1–227.
- Storozhenko S.Yu., Lelej A.S., Kurzenko N.V., Tshstjakov Yu.A., Sidorenko V.S. 2002. Insect biodiversity of the Russian Far East // *Far Eastern Entomologist*. N 109. P. 1–28.

БИОГЕОГРАФИЯ БЕНТОСА СЕВЕРНОГО ПЕРИ-ТЕТИСА В ПОЗДНЕМ ЭОЦЕНЕ – РАННЕМ МИОЦЕНЕ

¹С.В. Попов, ¹О.В. Амитров, ²Э.М. Бугрова, ²И.А. Николаева

¹Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия, E-mail: serg.pop@mail.ru

²Всероссийский геологический институт, Санкт-Петербург, Россия

В позднем палеогене северная окраина океана Тетис принадлежала к Северо-европейской биогеографической области, а средиземноморская часть Тетиса — к Древнесредиземноморской области. Первая подразделялась на отдельные провинции в бассейне Северного моря (Латдорфская в приабоне, Германская в олигоцене) и Восточном Паратетисе (Туранская в эоцене, Пшехская и Соленовская в рюпеле и Скифско-Туранская в хаттс). С раннего миоцена потепление привело к миграциям бентоса средиземноморского происхождения на север. Бассейны Паратетиса получили преимущественно южные связи, в результате чего бассейны северо-западной Европы и Паратетиса вошли в единую вновь сформировавшуюся Средиземноморско-Североатлантическую область с фауной, близкой к современной по родовому составу и системе доминирования.

Замыкание и нарушение гидрологического режима бассейнов Паратетиса приводили к формированию эндемичной фауны и быстрому обособлению коротко живущих биохорий высокого ранга, которые разрушались при последующих изменениях факторов внешней среды. Так, два раза — в раннем олигоцене (солёновское время) и раннем миоцене (в коцахуре) — формировались высокоэндемичные фауны со специфичным составом двусторчатых моллюсков, гастропод и остракод.

NORTHERN PERI-TETHYS BENTHOS BIOGEOGRAPHY DURING LATE EOCENE – EARLY MIOCENE

¹S.V. Popov, ¹O.V. Amitrov, ²E.M. Bugrova, ²I.A. Nikolaeva

¹Paleontological Institute RAS, Moscow, Russia, E-mail: serg.pop@mail.ru

²All-Russian Geological Institute, St.-Petersburg, Russia

The Northern Peri-Tethys belonged to the North European Biogeographical Region and the Mediterranean part of the Tethys Ocean to the Ancient Mediterranean Region during the late Paleogene. The first one was subdivided into separated provinces of the North Sea Basin (Latdorfian at the Priabonian and Germanian at the Oligocene), the Eastern Paratethys (Turanian at the Eocene, Pshekhian and Solenovian at the Rupelian and Scythian-Turanian at the Chattian). From the Early Miocene the basins of the North-Western Europe and the Paratethys had come to the new Mediterranean — North Atlantic Region as result of the Burdigalian warming and changed paleo-geo-